

# **Determinantes locales y metacomunitarios de la distribución de tamaños corporales en comunidades ictícolas de la cuenca del Río Negro**

**Autor: Felipe Maresca Urioste**

**Tutor: Dr. Matías Arim**

**Cotutora: Dra. Ana Borthagaray**

**Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República**

**Año 2020**



## **Resumen**

La distribución de tamaños corporales nos permite inferir mecanismos ecológicos y evolutivos que favorecen o limitan la viabilidad de los organismos. Varios estudios han demostrado la existencia de discontinuidades y agregaciones en las distribuciones de tamaños corporales a distintas escalas y grupos taxonómicos. Sin embargo, pocos estudios empíricos han logrado avanzar en los determinantes de estos patrones de distribución discontinua en distintos gradientes ecológicos. A través de modelos nulos, la presente tesina analiza la existencia de discontinuidades en la distribución de tamaños corporales en 48 ensamblajes locales de peces carnívoros en la cuenca del Río Negro. Los resultados muestran que la distribución de tamaños corporales está relacionada con el gradiente de nacimiento-desembocadura de la cuenca -estructura del paisaje- así como con la carga de nutrientes local. El escalamiento en la demanda de recursos y la capacidad de dispersión de los organismos con el tamaño corporal son determinantes putativos de los patrones observados. Además, la distribución espacial de los sitios de reclutamiento y las interacciones tróficas podrían estar jugando un papel. Esta tesina es un intento de reducir la brecha existente entre teoría y datos empíricos en relación a las distribuciones de tamaños corporales y resalta la importancia de la estructura del paisaje para la comprensión de la estructura y función de las comunidades locales

## **Abstract**

Body size distribution allows us to infer the ecological and evolutionary mechanisms that favor or limit the viability of organisms. Several studies have shown the existence of gaps and clumps in body size distribution along a wide variety of scales and taxa. However, few empirical studies have been able to advance on the determinants of gaps and aggregations along sound ecological gradients—e.g. local conditions and community isolation. By means of null models we assessed the existence of discontinuities in the body size distribution in 48 local assemblages of carnivorous fishes in the Rio Negro basin, Uruguay. Our results show that body size distribution is related to the headwater-outlet gradient—landscape structure—of the basin and with local nutrient load. The scaling in resource demand and organisms dispersal with body size are putative determinants of the observed patterns. In addition, spatial location of nursery areas and trophic interaction may also play a role. Our study attempts to reduce the gap between theory and data in relation with body size distribution and highlights the importance of landscape structure for the understanding of local communities structure and function.

## Introducción

### **Patrones y procesos en la distribución de tamaños corporales**

El tamaño corporal es un atributo correlacionado con la mayoría de los rasgos funcionales y tasas vitales (Brown, Marquet, Taper 1993, Peters 1983, McNab 2002, Woodward 2005), siendo clave para entender la relación de un organismo con su ambiente. Atributos como la posición trófica, la demanda energética, tasas de natalidad y mortalidad, distancias de desplazamiento, así como variables emergentes como la abundancia, biomasa y diversidad se relacionan estrechamente con el tamaño corporal (Brown et al 2004). Dada la importancia central del tamaño de los organismos para entender los fenómenos biológicos, el análisis de la distribución de tamaños corporales es una aproximación repetidamente utilizada para intentar identificar los mecanismos subyacentes al ensamblaje de las comunidades (Allen et al. 2006). Esta contiene información sobre el uso y la disponibilidad de recursos, y puede ser un factor estructurador de las comunidades (Thibault et al. 2011, White 2007). Es así como la estructura de dicha distribución permite tanto hacer nuevas predicciones como avanzar en la evaluación empírica de teorías (Brown, Marquet, Taper 1993; Allen et al 2006).

La distribución de tamaños corporales también permite inferir la existencia de mecanismos ecológicos y evolutivos que favorecen o limitan la viabilidad de los organismos (Holling 1992; Brown, Marquet, Taper 1993). Varios estudios, en diferentes taxa, han mostrado una estructura de agregaciones y discontinuidades en la distribución de tamaños corporales (Holling 1992; Allen et al. 2006; Borthagaray et al. 2012; Raffaelli et al. 2015; Thibault et al. 2011). Esta distribución polimodal ha sido evidenciada a diversas escalas desde faunas continentales completas a comunidades locales (Raffaelli et al 2015). Este patrón respondería a la existencia de valores de tamaño con mejor desempeño relativo ("óptimos") —i.e. agregaciones--, y otros rangos de valores donde la viabilidad de individuos estaría más comprometida—i.e. discontinuidades o gaps (Holling 1992; Allen y Holling 2002; Borthagaray et al. 2012; Raffaelli et al 2015).

Para explicar este patrón de agregaciones y discontinuidades, Holling (1992) desarrolló la **hipótesis de discontinuidad de texturas (TDH)**. Esta hipótesis propone que la distribución discontinua de tamaños corporales refleja las discontinuidades en la distribución de recursos y oportunidades a diferentes escalas espaciales y temporales. Estas discontinuidades pueden estar determinadas por ejemplo por la arquitectura de la vegetación o la estructura del paisaje limitando los tamaños viables. El mecanismo de

la TDH opera en la mesoescala, moldeando procesos que suceden a escalas más pequeñas y supeditado a los procesos que actúan a mayor escala (Allen et al 2006). Además de la TDH se han identificado cinco grandes hipótesis no excluyentes para explicar las observaciones sobre la distribución de tamaños (Ver Figura 1):

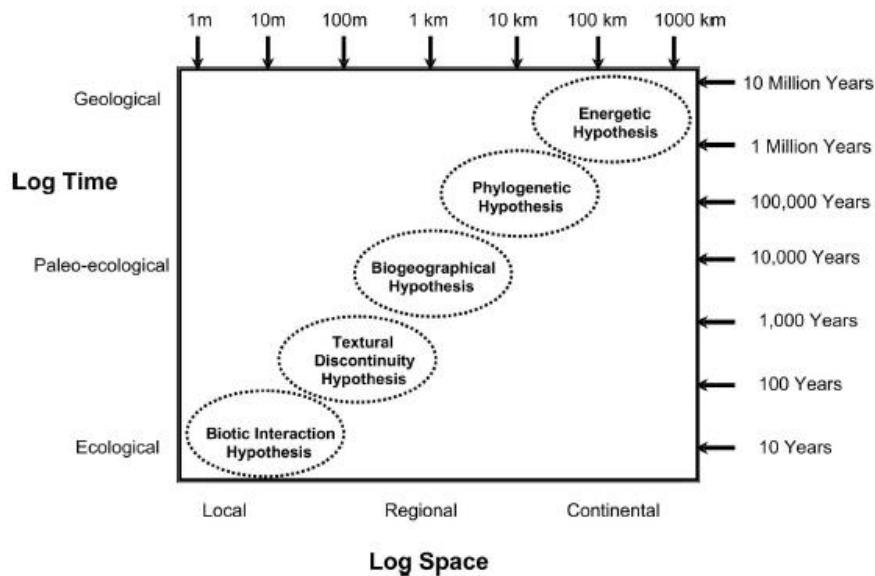
**Hipótesis energética:** Bajo esta hipótesis es la tasa a la que los organismos pueden extraer energía de su entorno y dirigirla hacia trabajo reproductivo lo que determina la masa corporal. La hipótesis plantea la existencia de un tamaño óptimo para maximizar la adecuación biológica. Consecuentemente se predice una distribución unimodal a lo largo del gradiente de tamaños corporales, identificando principalmente a la competencia como el mecanismo que evita que los tamaños se acumulen alrededor del tamaño óptimo (Allen et al 2006; Brown, Marquet, Taper 1993). No obstante, la existencia de heterogeneidad espacial, temporal, taxonómica o funcional (ej. Carnívoro-herbívoro) en la tasa de suministro de recursos, permite que múltiples modas puedan emerger (Marquet et al. 2008). En términos generales, estos mecanismos energéticos probablemente actúan a grandes escalas de espacio y tiempo, generando restricciones a otros mecanismos actuando a menor escala (Allen et al 2006).

**Hipótesis filogenética:** De acuerdo a esta hipótesis es la historia macroevolutiva de la biota lo que determina la distribución de tamaños de las especies. Específicamente, la inercia filogenética y la conservación de nicho determinarían que las especies derivadas se parezcan a las ancestrales (Allen et al. 2006). Esto determina agregaciones en atributos, como el tamaño corporal, en los rangos de tamaño próximos a las especies ancestrales. Un ejemplo de esto es que la distribución de tamaños de los mamíferos sudamericanos presenta tres modas, resultado del gran intercambio generado por el surgimiento del istmo de Panamá, dos correspondientes a los mamíferos de América del Norte y una correspondiente a los mamíferos Sudamericanos que habitaban antes de dicho surgimiento (Allen et al 2006).

**Hipótesis biogeográfica:** En principio, esta hipótesis se enfoca en los mecanismos neutrales relacionados a la dispersión y las barreras geográficas lo que determina a mesoescala la distribución de tamaños corporales tanto o más que mecanismos relacionados al nicho de las especies (Allen et al 2006). La diferenciación por deriva en dos biotas con limitado flujo de individuos determina agregaciones a diferentes tamaños que al combinarse dan cuenta de patrones multimodales (Allen et al 2006). No obstante, cuando la agregación entorno a diferentes tamaños en diferentes regiones responde a procesos selectivos, mecanismos no neutrales estarían dando cuenta del patrón multimodal.

**Hipótesis de las interacciones comunitarias:** Actuando a escala local, esta hipótesis engloba los mecanismos mediante los cuales las distintas interacciones comunitarias moldean los posibles tamaños corporales para la obtención de recursos (Hutchinson 1959). La existencia de límites a la similitud entre especies promovería la aparición de una distribución multimodal, donde las especies se agrupan en gremios viéndose favorecidas por la baja competencia con otros grupos de especies (gremios) a pesar de tener alta competencia con especies del mismo gremio (Pianka 1974).

**Hipótesis de neutralidad emergente:** La existencia de agregaciones y desagregaciones también podría responder a procesos de coevolución que favorecen tanto la segregación como la agregación de los atributos específicos. La coexistencia entre especies puede emerger evolutivamente por la segregación de la dimensión tamaño corporal pero también por la agregación en tamaños similares (Scheffer y van Nees 2006). Cuando las especies son suficientemente similares, la selección no puede diferenciarlas, siguiendo entre ellas una deriva ecológica (Scheffer y van Nees 2006). Los tiempos de exclusión por deriva pueden ser tan largos que las especies coexisten de hecho (Hubbell 2001). Consecuentemente, la observación de varias especies con



**Fig. 1. Representación esquemática de las escalas espaciales y temporales tomada de Allen et al 2006. a las que cada hipótesis mecanicista explica el fenómeno de las discontinuidades en las distribuciones de tamaños corporales. Obsérvese que no hay solapamiento entre ellas. La hipótesis de la neutralidad emergente no fue incluida en el trabajo original de Allen pero actúa a escalas de tiempo y espacio de procesos evolutivos. La escala de trabajo de la presente tesina se corresponde con las dos primeras hipótesis mecanicistas, la de interacciones bióticas y la de discontinuidad de texturas.**

tamaños similares, puede ser consecuencia de la competencia (Scheffer y van Nees 2006).

La ecología de comunidades sufre un déficit importante entre sus predicciones teóricas y su respaldo empírico (Borthagaray et al 2015). El marco teórico que rodea a las distribuciones polimodales de tamaños corporales no es la excepción (Allen y Holling 2008). Esta carencia de evaluaciones robustas es importante en el reporte de patrones de agregación y desagregación significativos (Allen y Holling 2008). No obstante, probablemente más importante, pocos estudios han avanzado en la identificación explícita de los atributos del paisaje, recursos y biotas que determinan la distribución de agregaciones y discontinuidades en los tamaños corporales (Borthagaray et al. 2012).

### **El aislamiento como variable relevante para entender los patrones de biodiversidad**

El escenario actual de cambio global trae aparejado entre otras cosas cambios en la estructura de los paisajes naturales en casi todo el planeta--e.g. fragmentación, pérdida de hábitats (Haddad et al. 2015, Chase et al 2020). Esto implica típicamente aumento en el aislamiento de las comunidades y cambios en la matriz que las separa, lo cual reduce el nivel de flujo hacia y desde las comunidades (Haddad et al. 2015). En este contexto, la teoría de metacomunidades se ha posicionado como marco central para entender el rol del paisaje y el aislamiento sobre la estructura local de las comunidades. Una metacomunidad es un conjunto de comunidades conectadas por flujo de individuos entre ellas, y es en este escenario en que la estructura de las comunidades debería ser entendidas. Notablemente, el efecto de este componente del cambio global sobre los patrones de biodiversidad ha sido comparativamente poco abordado (Haddad et al. 2015). Esto es particularmente importante si consideramos que la estructura del paisaje ha demostrado ser fundamental en la generación de los patrones de biodiversidad (Borthagaray et al. 2012, 2015; Economo y Keitt 2008, 2010; Leibold y Chase 2018). Explícitamente, esta estructura refiere al arreglo espacial de las comunidades y la capacidad de flujo de individuos entre ellas (Urban y Keitt 2001). El nivel relativo de aislamiento-centralidad que presentan las comunidades locales ha sido identificado como una importante propiedad emergente de esta estructura, sistemáticamente asociada con los patrones de biodiversidad observados en el paisaje. De hecho, la mayoría de los procesos ecológicos han mostrado interactuar o estar determinados por el nivel de flujo de individuos entre comunidades o entre un pool regional de especies y las comunidades locales (Leibold y Chase 2018). El aislamiento determina la tasa total del flujo de individuos que una comunidad recibe, pero además la cantidad de otras

comunidades involucradas en dicho flujo (Economu y Keitt 2008, 2010). Ambos aspectos determinan la estructura local observada en las comunidades. Específicamente, el aislamiento es un determinante de la riqueza taxonómica (Borthagaray et al 2015, Scheffer et al 2006), la incidencia de la depredación y la relación depredador-presa (Chase et al 2010, Scheffer et al 2006), la diversidad beta (Lu, Vasseur, Jetz 2019), así como la distribución de tamaños corporales (Borthagaray 2012). Notablemente, de todos los paisajes en donde se ha analizado teórica o empíricamente el efecto del aislamiento sobre la estructura local comunitaria, los paisajes dendríticos, como ríos y arroyos, son los que han mostrado tener un mayor impacto (Altermatt 2013, Arim et al. 2016, Henriques-Silva et al 2018, Harvey y Altermatt 2019).

Los individuos perciben al paisaje según su tamaño corporal (MacArthur 1959, Ritchie y Olf 1999, Urban y Keitt 2001). De esta forma, para un organismo de pequeño tamaño un paisaje puede ser experimentado como heterogéneo y fragmentado, mientras que para un organismo de mayor tamaño el mismo paisaje es percibido como homogéneo y continuo (Hutchinson y MacArthur 1959, Urban y Keitt 2001). La capacidad de dispersión que tiene un individuo por el paisaje también es dependiente de su tamaño corporal, tanto si se dispersa de manera pasiva o activa (De Bie et al 2012). Por otro lado, las demandas energéticas de un organismo, así como su posición en la red trófica, suelen depender del tamaño corporal (McNab 2002; Arim et al 2010, Woodward et al 2005). La baja eficiencia de la transferencia energética entre niveles tróficos hace que el movimiento entre parches de alimentos sea esencial para la persistencia de individuos de mayor tamaño (McCann et al 2005). De este modo, la distribución de tamaños corporales en el ensamble local debería reflejar las diferentes percepciones de la estructura del paisaje (Hutchinson y MacArthur 1959, Urban y Keitt 2001, Borthagaray et al 2012).

Este efecto del tamaño corporal sobre la dispersión y la viabilidad en comunidades locales estaría interactuando con uno de los principales mecanismos metacomunitarios, el efecto de masa. El efecto de masa ocurre cuando una especie se establece en un sitio donde no puede mantener una población viable por sí misma, y esta población necesita de la inmigración de poblaciones cercanas para mantenerse en el tiempo (Shmida y Wilson 1985, Leibold y Chase 2018, Leibold 2004). Esto también significa que podrá recolonizar el sitio si ocurre una extinción local, lo que se llama efecto rescate (Brown y Kodric 1977). Por estas causas, la capacidad de dispersión de los organismos,

su posición trófica y demanda energética, suelen interactuar con la estructura del paisaje en la determinación de los patrones de diversidad (Borthagaray et al. 2015).

Los sistemas fluviales y los peces en particular constituyen un modelo excepcional para intentar comprender el efecto del aislamiento sobre los patrones comunitarios locales. Esto se debe a que la dispersión estrictamente por agua de los peces, limitada a la estructura natural dendrítica de los ríos, genera importantes gradientes de centralidad-aislamiento comunitario (Altermatt 2013). Además, las redes dendríticas tienen características propias que las diferencian de otro tipo de redes. Tanto las ramas como los nodos sirven de hábitat y la conectividad espacial y la jerarquía organizacional de sus elementos interactúan con los hábitos de dispersión de los individuos resultando en que la dispersión direccional sea común (Altermatt 2013).

La presente tesina tiene dos objetivos. Por un lado aportar evidencia empírica sobre la existencia de agregaciones y discontinuidades en la estructura de tamaños corporales de las comunidades locales. Por otro lado, evaluar los determinantes tanto locales (enmarcado en la hipótesis de las interacciones bióticas) y regionales (enmarcado en la hipótesis de discontinuidad de texturas). Cabe resaltar que la conexión explícita entre discontinuidades en la distribución de tamaños corporales y la estructura espacial del paisaje no ha sido casi abordada del punto de vista empírico, menos aún en sistemas fluviales. Para esto me enfoqué en la fauna ictícola de la cuenca del Río Negro como modelo de estudio, considerando que tanto la biota ictícola como el paisaje dendrítico representan excelentes modelos de estudio para el marco teórico considerado. Asimismo, se trata de un sistema prioritario para el país con importantes cambios a diferentes escalas, siendo clave la comprensión de los mecanismos detrás de sus patrones de diversidad y funcionamiento.

## **Métodos**

### **Sitio de estudio**

El Río Negro y su cuenca de drenaje ocupan aproximadamente 70.000 km<sup>2</sup>; esto es más de un tercio de la superficie del Uruguay (Serra et al 2014). Asimismo, casi la mitad de las especies de agua dulce del país están presentes en esta cuenca (121 especies). La principal causa de fragmentación de hábitat, reconocida para este sistema, ha sido la construcción de tres represas, Rincón del Bonete, Baygorria y Palmar. Estas represas



han alterado el curso principal del río interrumpiendo el flujo de peces en los diques de contención (Serra et al 2014). Más aún, las represas construidas en el Río Negro, a diferencia de la represa de salto Grande en el Río Uruguay, carecen de pasajes de peces (Teixeira de Mello et al 2011). Si bien la eficiencia de estos pasajes es discutida a nivel mundial (Agostinho et al., 2012; Baigún et al. 2012), su completa ausencia en el Río Negro podría haber favorecido la extinción regional en la cuenca de grandes especies migradoras que llegaban desde el Río Uruguay. Si bien no hay evidencia robusta en este sentido, varios relatos de pobladores locales confirman que los sábalos, dorados, bogas, surubíes y patíes han desaparecido de la mayor parte de la cuenca donde fueron comunes décadas atrás (Serra et al 2014). Por otro lado, esta cuenca es fuente de agua para uso doméstico, agropecuario e industrial (Brugnoli et al 2011). En los últimos años se han identificado distintos problemas ambientales asociados a la biodiversidad del Río Negro. El avance y establecimiento de especies invasoras es una importante problemática para varias actividades productivas y para la biodiversidad de especies nativas (Brugnoli et al 2011). El cambio en los usos del suelo, la pérdida de calidad de agua y la ocurrencia de algas tóxicas también vienen siendo fenómenos de incremental importancia en el Río Negro (Paruelo et al 2006, 2012; Redo et al 2012). Estos fenómenos además de impactar localmente a las comunidades también se han identificados como una fuente de fragmentación, afectando así a la diversidad de todo el sistema (Araújo et al. 2019).

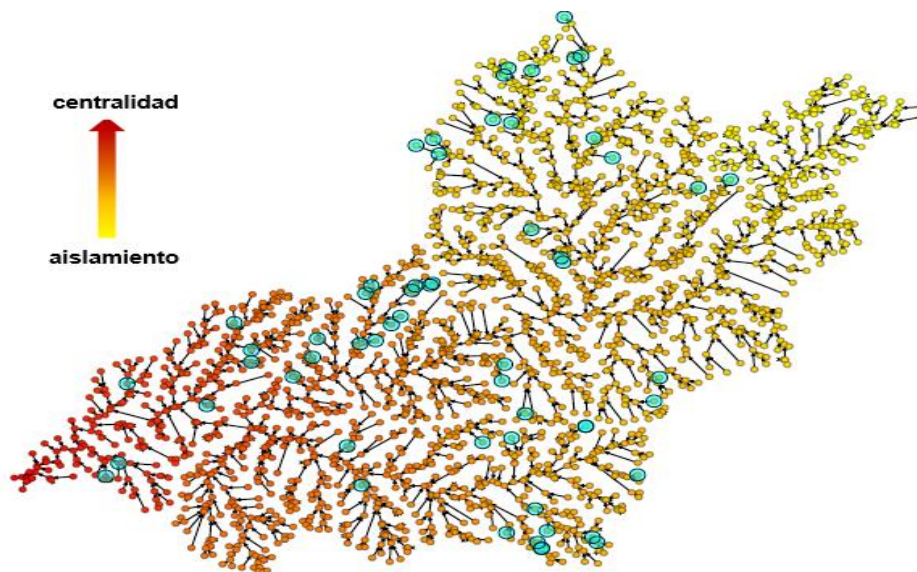


Figura 2. Grafo representando la estructura espacial del Río Negro y la centralidad relativa (out-closeness) de las diferentes regiones del río. Tomado de Borthagaray et al. 2020.

## **Construcción del Grafo para el Río Negro**

En el contexto de teoría de metacomunidades, la representación de redes metacomunitarias a través de grafos se viene consolidando como un abordaje robusto a la estimación de la estructura del paisaje y la centralidad o aislamiento de las comunidades locales (Keitt 1997; Urban y Keitt 2001; Altermatt 2013; Borthagaray et al. 2015, 2020). El paisaje dendrítico de la cuenca del Río Negro fue representado como un grafo dirigido. Esto es un conjunto de comunidades conectadas por el flujo de agua en donde se reconoce el sentido de su flujo. Dicho grafo fue tomado de Borthagaray et al. 2020 (Figura 2). De la base de datos HidroSHEDS se extrajeron las fronteras de la cuenca del Río Negro así como una red de los ríos de Sudamérica con una resolución de 450 metros. De la intersección entre las fronteras de la cuenca y los mapas de la red de ríos se extrajo una red vectorizada del curso del río negro, que luego fue transformada en un grafo dirigido.

A partir de este grafo se estimaron los valores de centralidad de proximidad dirigida o “out-closeness” para cada comunidad local (Borthagaray et al. 2020). Esta métrica de centralidad representa el inverso de la distancia topológica de un nodo a todos los demás nodos de la red. Al considerar una red dirigida las secciones del río ubicadas río arriba no estarían conectadas. A estas secciones se le asigna una distancia igual al número total de nodos en la red. Debe destacarse que se trata de una métrica de centralidad y no de flujo de individuos, los cuales pueden moverse río arriba. Esta métrica fue seleccionada por presentar un excelente desempeño capturando la ubicación espacial de las secciones del río en términos de su aislamiento relativo y por su asociación en otros trabajos con la estructura de las comunidades locales (Figura 2 y Borthagaray et al. 2020).

## **Muestreo**

Se trabajará con la base de datos realizada a partir de proyecto “Estructura espacial y flujo de individuos como determinante de la diversidad, funcionamiento y estabilidad de los sistemas fluviales: la cuenca del Río Negro como modelo” CSIC I+D 2016. En el marco de este, durante la primavera del 2017 se tomaron muestras ictícolas en 58 sitios en toda la cuenca del Río Negro siguiendo un diseño representativo del gradiente de aislamiento - centralidad. La elección de sitios para el muestreo se centró en lugares no perturbados con efectos antrópicos reducidos. Brevemente, en cada sitio se delimitó una zona de 50 metros, identificándose 6 transectos transversales a la sección del río separados por 10 metros. En cada transecto, siguiendo una aproximación de pesca

eléctrica llevado a cabo por grupos de 3 personas (Texeira de Mello et al 2014), se realizaron 10 pulsos eléctricos de una duración de 5-10 segundo cada uno, capturando los peces con una red de mano. Los peces fueron sacrificados con una dosis letal de 2ml/L de eugenol y etanol 95% en proporción 1:10 durante quince minutos y fijados en una solución de formaldehído (4%) y preservados en etanol (70%). Estos procedimientos fueron aprobados por la CHEA. Toda la colecta de cada sitio fue agrupada en única muestra, y ésta trasladada al laboratorio del CURE- Maldonado. Una vez en el laboratorio se identificaron las especies y se midió peso y largo de cada individuo. También se cuenta con información taxonómica: orden, familia, género y especie para los 9761 individuos colectados.

En cada sitio se realizó una caracterización de varias variables ambientales de interés. pH, Conductividad ( $\mu\text{S}$ ), temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y oxígeno disuelto fueron medidos en cada sitio con una sonda multiparámetro (YSI 6600V2). Se colectaron muestras de agua para determinar fosforo total y nitrógeno total (APHA, 1985). Profundidad y sección fueron registrados para parcelas de 25x25cm colocadas adyacentemente a lo largo de las 6 transectas (Teixeira-de Mello et al., 2014). La riqueza de especies vegetales fue determinada como el número total de especies de micrófitas sumergidas, erectas y flotantes, en cada sitio. La altitud fue tomada de la base de datos HydroSHEDS (Lehner et al., 2008).

### **Análisis de los Datos**

Si el aislamiento y las condiciones locales no afectan a la distribución de tamaños corporales en una comunidad, entonces esta distribución sería una muestra aleatoria de la observada en la metacomunidad (Gaston y Blackburn 2000). Con esta lógica se construyó un modelo nulo que predice la distribución de tamaños corporales esperada en las comunidades locales. La distribución esperada se estima mediante 2000 muestreos al azar de la metacomunidad, tomando un número de individuos igual al observado en la comunidad local. Con este procedimiento, se estimará la distribución de tamaños "nula" reteniendo su valor promedio e intervalo de confianza al 95% para toda la distribución de tamaños (siguiendo a Borthagaray et al. 2012). De la comparación de la distribución observada y la nula se identificarán tamaños corporales sobre o subrepresentados en las comunidades locales. El o los valores de tamaño corporal donde ocurren estas agregaciones o discontinuidades se relacionarán con las condiciones locales (ancho del río, riqueza de plantas, tipo de sustrato, profundidad,

nutrientes) y el aislamiento de las comunidades (centralidad de proximidad o out-closeness).

Para esto se utilizarán modelos lineales generalizados (Zuur et al. 2009). La medida utilizada para analizar tamaños corporales fue el peso del individuo.

Para comparar la distribución observada con la esperada se utilizó el valor del estadístico Z estandarizado, en donde:

$$Z = \frac{\text{Tamaño observada} - \text{Media nula}}{\text{desvío nulo}}$$

Media y el desvío nulo son estimados por a partir de los valores obtenidos para esa clase corporal a partir de las 2000 iteraciones del modelo nulo. La principal razón para usar el estadístico Z es que permite hacer directamente comprables los resultados entre sistemas y por tanto relacionar las agregaciones y discontinuidades con los gradientes ambientales, lo cual no sería posible sin la estandarización. El valor del estadístico Z representa la magnitud de la diferencia entre las desviaciones observadas y las esperadas por lo que refleja la magnitud del fenómeno, o sea que tan diferentes son los valores observados a los esperados. Si el valor del estadístico Z es superior a 2 o inferior a -2 significa que las diferencias son estadísticamente significativas, ya que significa una diferencia mayor a dos desvíos estándar, y dado que la distribución de las estimaciones nulas de tamaño corporal son normales (Teorema central del límite), un p-valor inferior a 0.05.

Para determinar las agregaciones se tomó el valor máximo de Z de cada comunidad local, así como la masa donde este valor se observaba (Masa de las discontinuidades y Z de las discontinuidades). Para determinar las discontinuidades o gaps se hizo lo mismo para los valores mínimos de Z y la masa donde ocurriría (Masa agregaciones y Z agregaciones). Con estos valores de Z y de masa se realizaron GLMs para encontrar a qué variables ambientales se correlacionan (ver figuras en Anexo 1). Para esto se realizó una exploración completa de posibles modelos, los cuales fueron ordenados por AIC, identificando los modelos con menor AIC y diferencias de dos unidades en relación a los modelos alternativos.

A raíz de observar una elevada correlación entre ellas, se realizó un ACP con las variables ambientales (conductividad y pH), altitud y out-closeness. El primer eje de este ACP fue utilizado como una potencial variables explicativa de la estructura de tamaños corporales como representación del gradiente naciente-desembocadura, junto con las variables ambientales sin combinar. Las variables que formaban el primer eje del ACP

no fueron removidas debido a que de hacerlo, no sería posible observar el efecto directo de estas variables.

En la presente tesina se trabajó con el ensamblaje de peces carnívoros. Esto se debe a que es esperable que entre los peces carnívoros y los no carnívoros existan diferencias entre las tallas donde existen discontinuidades (Borthagaray et al. 2012, Marquet et al. 2008). Al incorporar más de un grupo trófico se podrían mezclar diferentes discontinuidades y agregaciones y sus respectivos mecanismos. Consecuentemente es razonable la deconstrucción del patrón por grupos tróficos realizando independientemente los análisis empíricos (ver Marquet et al. 2004; Marquet et al. 2008). Se muestrearon 3618 individuos del ensamble de peces carnívoros. A continuación puede verse una tabla con las especies y número de individuos de cada una, así como la media del peso por especie y su desvío estándar.

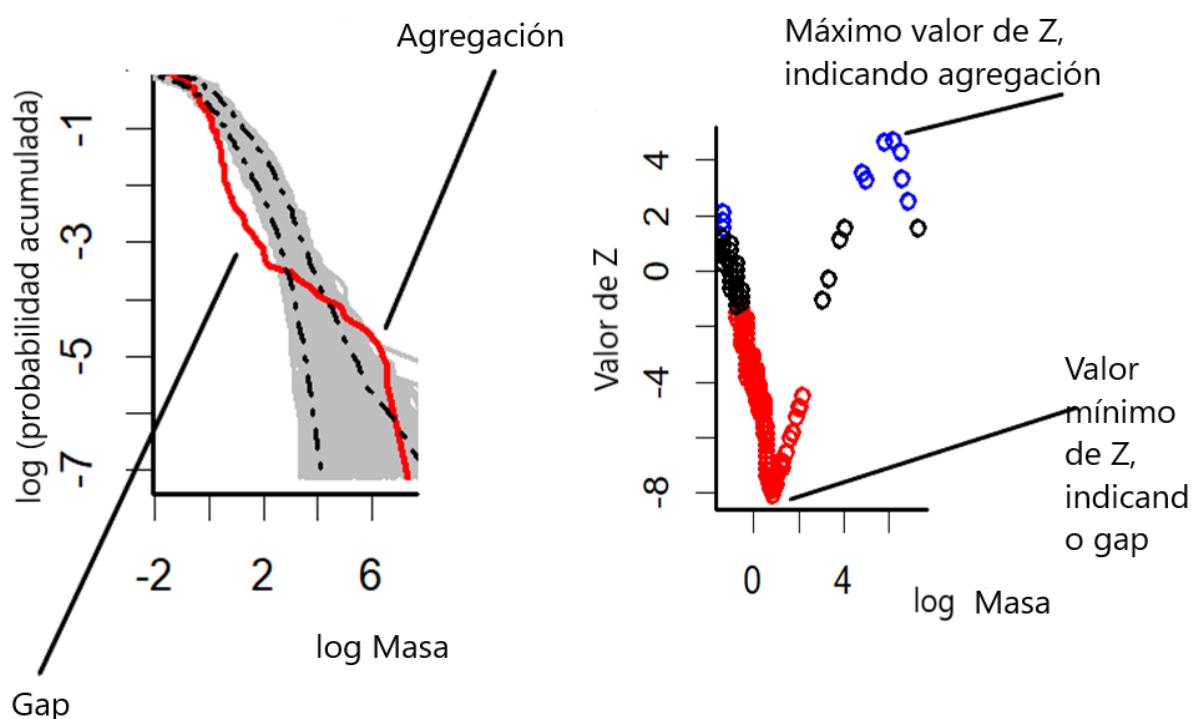
**Tabla 1- Número de individuos por especie, su peso medio medido en gramos y el desvío estándar.**

N° de individuos	Especie	Peso medio (g)	Desvío estándar peso
1	<i>Bunocephalus doriae</i>	0.50	NA
539	<i>Characidium pterostictum</i>	2.23	2.49
384	<i>Characidium rachovii</i>	0.98	0.58
121	<i>Characidium tenue</i>	1.10	0.77
4	<i>Characidium zebra</i>	1.75	0.39
44	<i>Charax stenopterus</i>	3.33	2.32
149	<i>Crenicichla lepidota</i>	9.15	11.22
44	<i>Crenicichla missioneira</i>	12.75	15.26
130	<i>Crenicichla scottii</i>	16.51	32.26
552	<i>Cyanocharax uruguayensis</i>	1.29	0.95
4	<i>Gymnotus omarorum</i>	19.58	4.92
1033	<i>Heptapterus mustelinus</i>	5.91	5.49
2	<i>Homodiaetus anisitsi</i>	0.25	0.07
3	<i>Hoplias lacerdae</i>	2193.97	433.15
35	<i>Hoplias malabaricus</i>	97.38	170.23
1	<i>Ituglanis australis</i>	8.20	NA
2	<i>Microglanis cottoides</i>	3.35	2.05
30	<i>Oligosarcus jenynsii</i>	24.61	22.05
55	<i>Pimelodella australis</i>	3.50	2.80
1	<i>Pseudobunocephalus iheringii</i>	1.30	NA
60	<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	2.58	1.75
19	<i>Rhamdella longiuscula</i>	6.15	6.07
6	<i>Rhamdia quelen</i>	131.50	152.98
234	<i>Scleronema angustirostre</i>	0.80	0.59
9	<i>Scleronema sp.</i>	2.44	2.87
20	<i>Synbranchus marmoratus</i>	18.60	27.04
136	<i>Ectreopopterus uruguayensis</i>	1.89	0.71

Todos los análisis se realizaron en el ambiente R. Los valores de medias y desvíos estándar de cada una de las métricas utilizadas pueden verse en el Anexo, así como histogramas de frecuencia.

## **Resultados**

Se observó una distribución discontinua de los tamaños corporales a lo largo de la metacomunidad con agregaciones y desagregaciones significativas, las cuales variaron en magnitud y ubicación en las diferentes comunidades. De las 58 comunidades muestreadas, 10 no fueron consideradas por haberse observado menos de 16 individuos, lo cual imposibilitaba el análisis de la distribución de tamaños a escala local. De las 48 restantes, tres no tenían ni discontinuidades ni agregaciones (Valores de Z



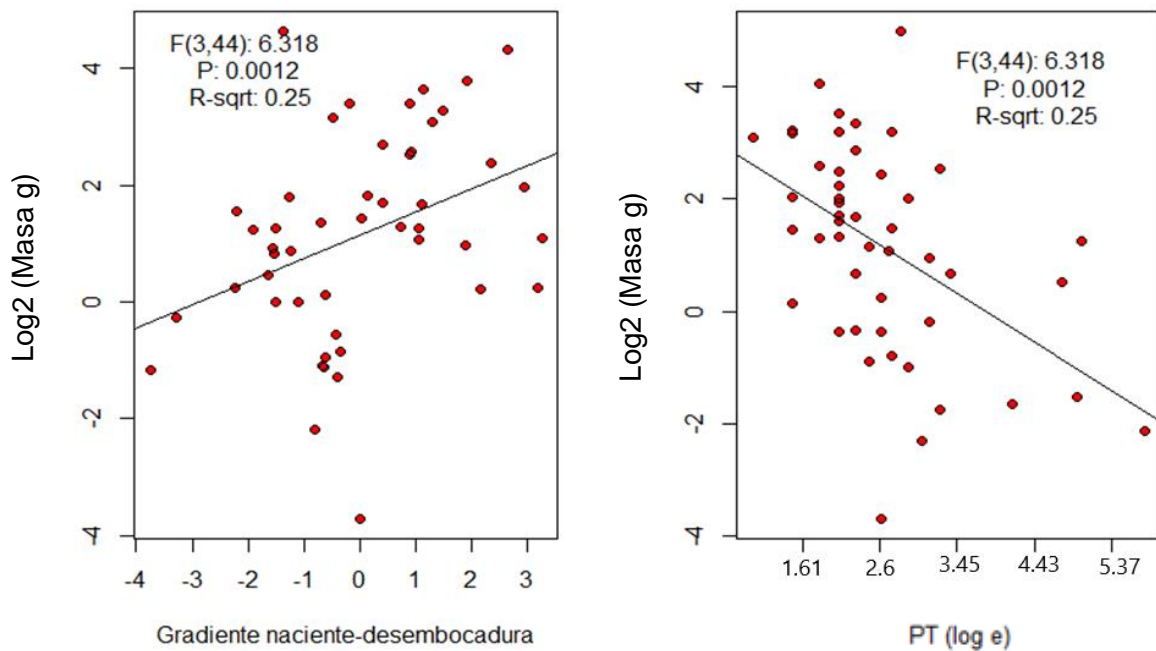
**Fig. 3. Agregaciones y discontinuidades de la comunidad local Monte coral. Figura modelo para ejemplificar las agregaciones y discontinuidades para un sitio. En el panel de la izquierda se muestra la probabilidad acumulada inversa de cada tamaño corporal observada (en rojo) y el resultado de las corridas por el modelo nulo (gris) para cada comunidad. En el panel de la derecha, se muestra la distribución de Z para cada comunidad. Los valores en azul corresponden a agregaciones y los valores en rojo corresponden a discontinuidades. Las figuras para cada una de las comunidades locales pueden verse en el anexo.**

mayores a 2 o menores a -2), 17 mostraron únicamente agregaciones, 22 mostraron únicamente discontinuidades, en seis había tanto discontinuidades como agregaciones. Las gráficas de probabilidad acumulada inversa, las predicciones del modelo nulo y los valores de Z se presentan en el Anexo.

El primer eje del ACP de las variables ambientales estuvo asociado con altitud (Carga en el factor: 0.550), out-closeness (0.564), conductividad (0.504), y pH (0.354), que en conjunto explican el 66% de la varianza de los datos. Consecuentemente, este eje representa el gradiente naciente-desembocadura en condiciones locales y aislamiento comunitario. De aquí en más nos referiremos a este eje como gradiente naciente-desembocadura, y debe diferenciarse del efecto directo de la centralidad (ej. out-closeness).

En las rutinas de selección de modelos para las cuatro variables de respuesta siempre se identificó más de un modelo congruente con los datos en términos de AIC. No obstante, esto involucraba típicamente el eje naciente-desembocadura o alguna de sus variables asociadas o sus términos cuadráticos o lineales. Consecuentemente, siempre se optó por modelos con parámetros significativos e incluir al eje del ACP en lugar de las variables individuales asociadas a él. En el Anexo pueden verse todos los modelos, para cada una de las cuatro variables, que tenían un valor de AIC con una diferencia menor a 2 con aquel de menor AIC, así como las figuras con una exploración gráfica de las relaciones entre las variables.

Para el tamaño corporal donde ocurrieron las discontinuidades-i.e. **Masa discontinuidades**-el modelo con el menor AIC incluía el fósforo total ("PT") y el gradiente aislamiento-centralidad ("E") y la sección como únicas variables ( $R^2= 0.24$ ,  $F_{3,44}: 6.32$ , p-valor 0.001, ver Figura 3 y Figura 4). El test de razones de verosimilitud en los modelos con y sin la variable indicaron que tanto el fosforo como el gradiente naciente-desembocadura contribuyen significativamente al desempeño del modelo, pero no así la sección (p-valor de chi cuadrado PT:<0.01; E=0.01, Sec=0.14).

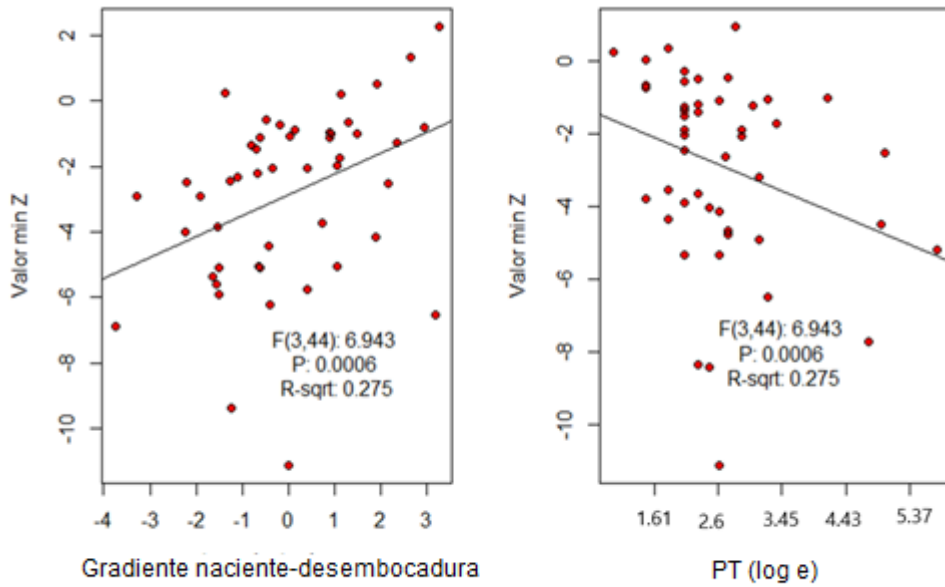


**Fig. 4: Determinantes ambientales del tamaño corporal al cual se observa una discontinuidad. En los ejes y se grafican los residuos parciales de la regresión.**

Para el valor de **Z de las discontinuidades** el modelo incluye fósforo total, gradiente naciente-desembocadura y el  $\text{pH}^2$  ( $R^2=0,28$ ,  $F_{3,44}$ : 6,94, p-valor:  $<0,001$ ) y todas las variables eran estadísticamente significativas (p-valor chi cuadrado  $\text{PT}=0,05$   $E=0,01$ ,  $\text{pH}^2=0,01$ , ver Figura 5). El valor  $\text{pH}$  fue incluido en el modelo final, siendo significativo, no obstante, el gráfico de residuos parciales evidencia un efecto desproporcionado de un punto, por lo que no fue incluido en el análisis posterior (ver Figura 2 del Anexo).

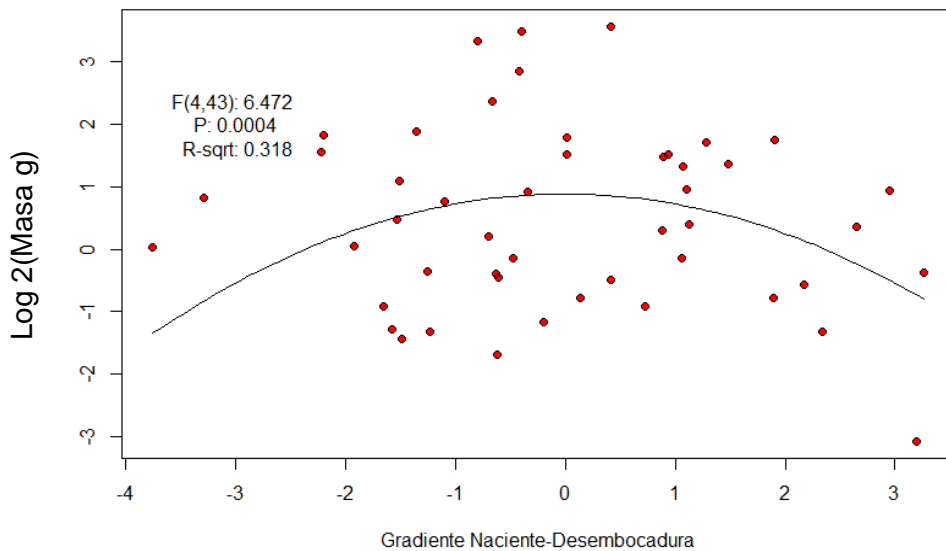
Para el valor de masa donde ocurrían las agregaciones-i.e. **Masa agregaciones**-, el modelo incluyó fósforo total, gradiente aislamiento-centralidad<sup>2</sup>, out-closeness y el  $\text{pH}$  ( $R^2=0,32$ ,  $F_{4,43}$ :6,47, p-valor:  $<0,01$ , ver Figura 6) y de acuerdo a la prueba de razones de verosimilitud solo el gradiente nacimiento-desembocadura<sup>2</sup> es significativo (p-valor del chi cuadrado,  $\text{PT}=0,06$ ,  $E=0,02$ , out-closeness= 0,06,  $\text{pH}=0,11$ ).





**Fig. 5: Determinantes ambientales de la desviación de la masa esperada por el modelo nulo en la discontinuidad de tamaños. En los ejes y se grafican los residuos parciales de la regresión.**

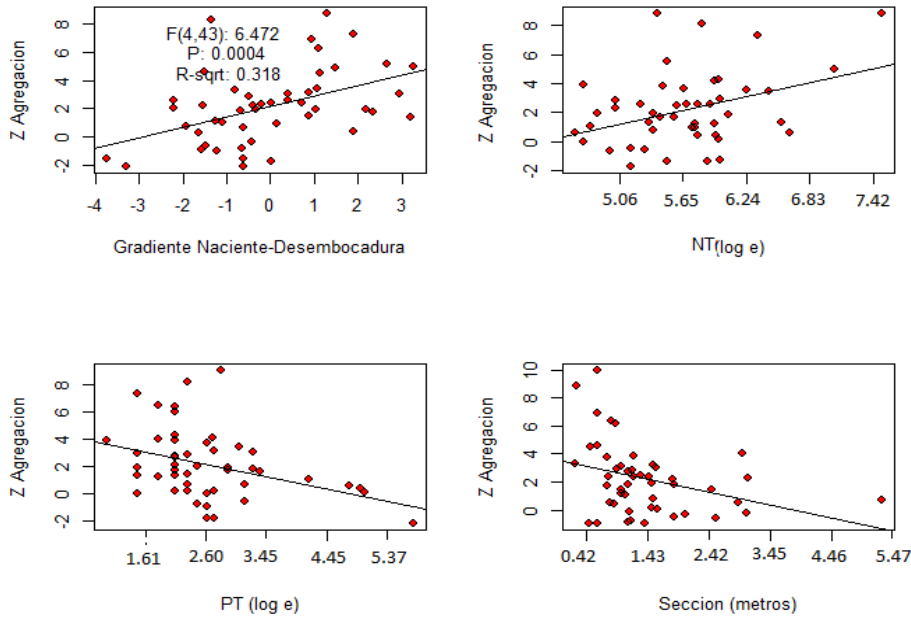
Para el valor de **Z de las agregaciones** se identificaron 3 modelos igualmente congruentes con los datos, siendo seleccionado para el análisis el modelo que incluía el primer componente del ACP (Ver tablas 2 a la 5 del Anexo). Las variables incluidas en



**Fig. 6: Determinantes ambientales del tamaño corporal al cual se observa una agregación. En los ejes y se grafican los residuos parciales de la regresión.**

dicho modelo fueron fósforo total, el nitrógeno total, la sección del curso de agua (Sec)

y el gradiente Naciente desembocadura ( $R^2=0.37$ ,  $F_{4,43}:7.81$ ,  $p\text{-valor}<0.01$ , ver Figura 7), todos significativos ( $p\text{-valor}$  para el chi cuadrado  $PT=0.01$ ,  $NT<0.01$ ,  $Sec=0.02$ ,  $E<0.01$ ).



**Fig. 7: Determinantes ambientales de la desviación de la masa esperada por el modelo nulo en la agregación de tamaños. En los ejes y se grafican los residuos parciales de la**

En resumen, el conjunto de resultados indica que el gradiente naciente-desembocadura, capturado por el primer eje del ACP, se asocia con tendencias sistemáticas en la estructura de tamaños corporales en lo que refiere a agregaciones y discontinuidades. En las comunidades más periféricas ocurren las discontinuidades en los tamaños más pequeños y con un mayor valor de Z, es decir con mayores discrepancias con relación a lo esperado por el modelo nulo.

La masa a la que ocurren las discontinuidades y la magnitud del desvío en relación a la expectativa nula estuvieron asociados con el gradiente naciente-desembocadura, disminuyendo en magnitud y ocurriendo en tamaños más grandes en las comunidades más centrales. De hecho, a partir de cierto valor de centralidad las discontinuidades no fueron estadísticamente significativas. Con respecto a las agregaciones, estas no se detectaron en comunidades periféricas, mientras que si se observan en las comunidades intermedias en tamaños corporales grandes. A medida que aumenta la centralidad de las comunidades el tamaño donde ocurre la agregación fue disminuyendo, pero aumentando la magnitud de alejamiento de la predicción nula (ver

Figura 8). Con respecto al fósforo total, a concentraciones relativamente bajas de fosforo hay una discontinuidad en los tamaños más grandes, mientras que en concentraciones de fosforo más altas la discontinuidad se da en los tamaños pequeños (ver Figura 8).

**Tabla 2- Variables explicativas y coeficientes de regresión para las cuatro métricas de distribución de tamaños corporales analizadas: Masa donde ocurren las discontinuidades (Masa discontinuidades), mínimo valor de Z (Z discontinuidades), masa donde ocurren las agregaciones (Masa agregaciones) y máximo valor de Z (Z Agregaciones).**

	<b>Masa discontinuidades (Log<sub>2</sub>) (g)</b>	<b>Z discontinuidades</b>	<b>Masa Agregaciones (Log<sub>2</sub>) (g)</b>	<b>Z Agregaciones</b>
<b>Intercepto</b>	1.17	-2.48	0.84	2,14
<b>Fósforo Total</b>	-0.87	-0.73	0.39	-0.92
<b>Gradiente naciente-desembocadura</b>	0.40	0.67	-0.16 <sup>1</sup>	0.74
<b>pH<sup>2</sup></b>	-----	-0.38	0.38	-----
<b>out-Closeness</b>	-----	-----	0.43	-----
<b>Nitrógeno Total</b>				0.95
<b>Sección</b>	-0.39	-----	-----	-0.90

<sup>1</sup> En estos casos los coeficientes se asocian con las variables al cuadrado

## **Discusión**

Los resultados obtenidos en este trabajo indican al fósforo total y la posición en el gradiente naciente-desembocadura en el paisaje como determinantes de la estructura de tamaños corporales en términos de sus agregaciones y discontinuidades. La presente tesina aporta en primer lugar evidencia empírica sobre la existencia de agregaciones y discontinuidades en la estructura de tamaños corporales en la mayoría de las comunidades ictícolas analizadas. Esto respalda a las agregaciones y discontinuidades en tamaños como un fenómeno relevante de la estructuración de comunidades que debería ser foco de más atención teórica y empírica (Allen y Holling 2008; Raffaelli et al. 2016). En un marco teórico con casi 30 años de historia la evidencia empírica no es tan amplia como se esperaría y pocas veces ha trascendido el análisis de un solo ensamblaje de fauna a una escala espacial específica (Marquet y Cofre 1999). Esta es por tanto una contribución que resaltar.

Notablemente, el tamaño corporal al cual las agregaciones y discontinuidades ocurrían, así como su magnitud, presentaron una importante variación entre comunidades. Consecuentemente, la segunda contribución de esta tesina fue poder relacionar esta variación con condiciones locales y la ubicación espacial de las comunidades. Si bien la teoría predice estas asociaciones, la evidencia empírica en este sentido ha sido limitada (Marquet y Cofre 1999; Borthagaray et al. 2012).

La interacción entre el efecto de masa y la capacidad de dispersión tamaño dependiente podría explicar el efecto observado del aislamiento sobre la distribución de tamaños corporales. Los peces de mayor tamaño relativo, al tener mayor capacidad de dispersión (De Bie et al 2012) perciben un paisaje más continuo a menores niveles de centralidad que peces de tamaños más pequeños (Urban y Keitt 2001). Esto les daría una ventaja a la hora de habitar comunidades con una centralidad intermedia ubicadas en el rango intermedio del gradiente naciente-desembocadura, ya que les permitiría forrajear en otras comunidades, ser subsidiadas poblacionalmente o recolonizar con mayor facilidad en caso de extinción local (Arim et al. 2016); cosa que peces de menor tamaño no podrían. Esta ventaja asociada al tamaño lleva a que se observe una agregación de tamaños grandes en comunidades ubicadas en posiciones intermedias del gradiente naciente-desembocadura. A medida que las comunidades son aún más centrales, peces de menor tamaño relativo y menor capacidad de dispersión podrían acceder a estos beneficios del efecto de masa, haciendo que la ventaja de la que disponían los peces

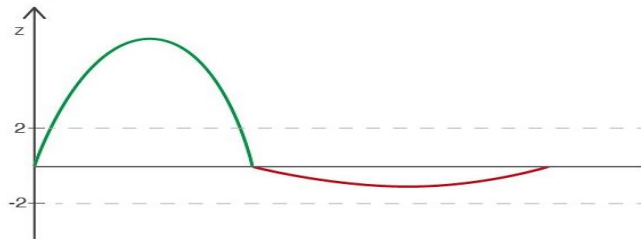
más grandes ya no sea exclusiva. En estas comunidades más centrales, los carnívoros más pequeños son los que se ven beneficiados de tener menores demandas energéticas (Clarke et al. 1999; McNab 2002) a la vez de poder dispersarse por la red de comunidades, lo que lleva a que tamaños relativamente pequeños sean los óptimos a estos niveles de centralidad. En las comunidades más periféricas (i.e. cabeceras) serían los peces más pequeños los que sufrirían más las consecuencias del aislamiento, teniendo menores posibilidades de rescate en casos de extinción local, así como menor subsidio poblacional (Borthagaray et al. 2015).

Menores concentraciones de fósforo podrían llevar a sistemas menos productivos. Esto explicaría la discontinuidad observada en los tamaños más grandes a menores concentraciones de fósforo, a baja productividad primaria, es más factible que los peces de menor tamaño corporal satisfagan sus demandas energéticas, pero no así los de mayor tamaño (Arim et al. 2007, McNab 2002, Elton 1927, Lindeman 1942, Hutchinson 1959, Schoener 1989). Cuando las concentraciones de fósforo son relativamente altas los sistemas podrían ser más productivos, por lo que los tamaños corporales más grandes ya no estarían limitados energéticamente, haciendo que la discontinuidad pase a las tallas más pequeñas. Esto puede deberse así como un posible aumento de la depredación intragremio sobre los peces más pequeños (Arim y Marquet 2004, Marquet et al 2008). No obstante, debe notarse que este mecanismo implicaría una agregación en los peces de mayor tamaño, cosa que no se observa en los resultados de este trabajo. Sin embargo, una mayor tasa de consumo por los peces ya presentes y/o una mayor tasa de reemplazo de individuos que entran y salen de la comunidad podrían hacer congruentes ambos resultados. Es importante destacar que el muestreo fue realizado en sitios poco perturbados, por lo que no es esperable que los sitios con mayores concentraciones de nutrientes estén eutrofizados. Los resultados vinculados a las concentraciones de nutrientes también podrían ser consecuencia de que la cuenca del Río Negro se encuentra sobre distintas regiones geológicas (Underwood 2011), lo que podría repercutir en el régimen hidrológico y con ello en los tamaños corporales observados. También es posible que el efecto del nitrógeno sobre el valor de Z de las agregaciones este excesivamente influido por un único punto. Por último, el efecto de la sección del curso de agua sobre el valor de Z de las agregaciones puede estar relacionado con una mayor disponibilidad de microhábitats en cursos de mayor sección.

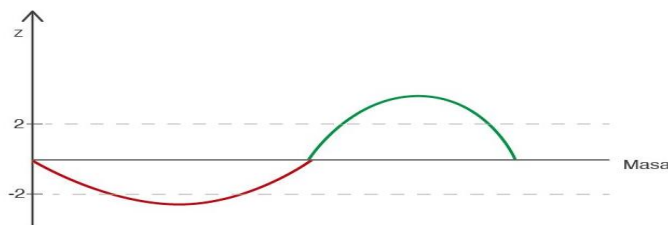
Una fracción importante de la variación en la estructura de tamaños corporales fue explicada por el gradiente naciente-desembocadura y la productividad local. Es esperable que parte de la varianza que los modelos de este trabajo no logren capturar

se deba a que estos tuvieron en cuenta mayoritariamente variables ambientales abióticas. Esto deja por fuera el efecto de dos mecanismos posibles que se mencionaron previamente para explicar las distribuciones discontinuas de tamaños corporales: las interacciones comunitarias y la neutralidad emergente (Scheffer y Van Ness 2006, Pianka 1974, Allen et al 2006). Otra parte de la varianza de los datos de tamaños corporales podría estar asociada a efectos de las historias evolutivas y biogeográficas de las especies presentes en el Río Negro (Allen et al 2006); así como a los tiempos de desove y la historia de vida particular de las especies presentes, que podría repercutir en las proporciones de adultos y juveniles. La presente tesina solo se enfocó en uno de los mecanismos propuestos, el de la hipótesis de discontinuidad de texturas, que opera a una escala particular y que es solo uno de los mecanismos detrás del fenómeno complejo de las discontinuidades en la distribución de tamaños corporales. De todas maneras, poder explicar entre la cuarta y la tercera parte de la varianza en estos modelos es algo a destacar teniendo en cuenta el uso de variables proxy y el hecho de que el modelo no incluya variables bióticas de la comunidad o de la fisiología de las especies. Una forma de mejorar este modelo sería incluir variables bióticas como riqueza, equitatividad o biomasa, pero eso requeriría de análisis de vías para discernir causas de efectos de la estructura de tamaños corporales. La metodología utilizada para detectar discontinuidades y agregaciones fue tomada de Borthagaray 2012. Existen otras metodologías para evaluar discontinuidades en distribuciones de tamaños corporales (Marquet 2008, Holling 1992) que podrían utilizarse para complementar las evaluaciones realizadas en este trabajo. Dicho esto, la presente tesina logra dar cuenta de una fracción importante de la variación en estructura de tamaños corporales, por variables que sugieren una combinación de procesos locales y metacomunitarios.

## Central



## Intermedia



## Periférica



**Fig. 8. Representación esquemática de la distribución de Z en función del tamaño corporal para comunidades centrales y de centralidad intermedia de acuerdo a los resultados obtenidos. La línea verde refiere a agregaciones y la línea roja refiere a discontinuidades o gaps. Asimismo, valores por encima de 2 y menores a 2 corresponde a valores de Z significativos**

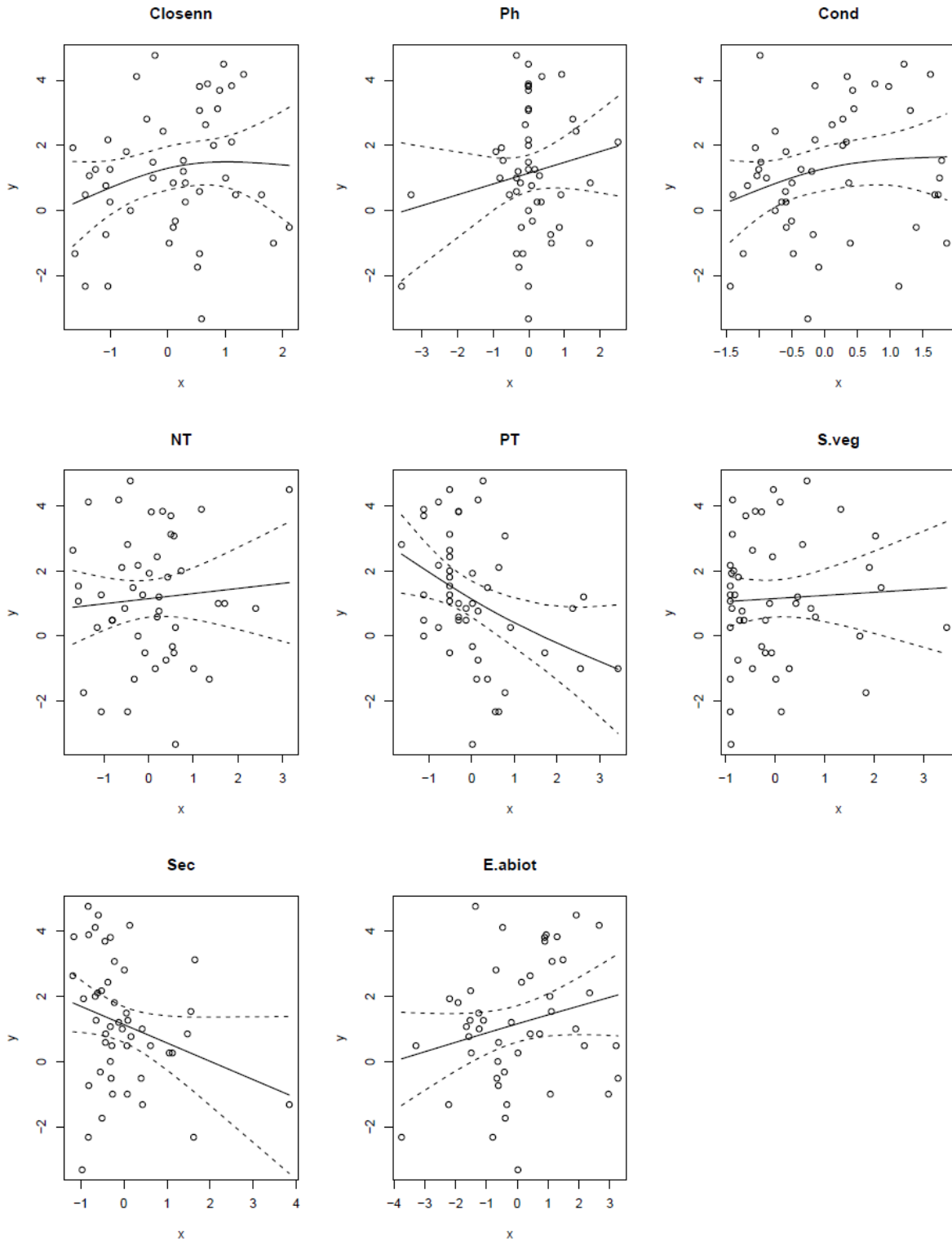
## Conclusión

La presente tesina provee evidencia empírica de la existencia de agregaciones y discontinuidades significativas en la distribución de tamaños corporales de los peces del Río Negro. Notablemente, se logró además relacionar estos atributos de la estructura de tamaños con propiedades del del paisaje (aislamiento) y de las condiciones locales (concentración de fósforo). Estas relaciones han sido destacadas por varios autores desde lo conceptual pero no ha sido, hasta donde yo sé, empíricamente analizado desde la perspectiva de agregaciones y discontinuidades en sistemas lénticos. Estas

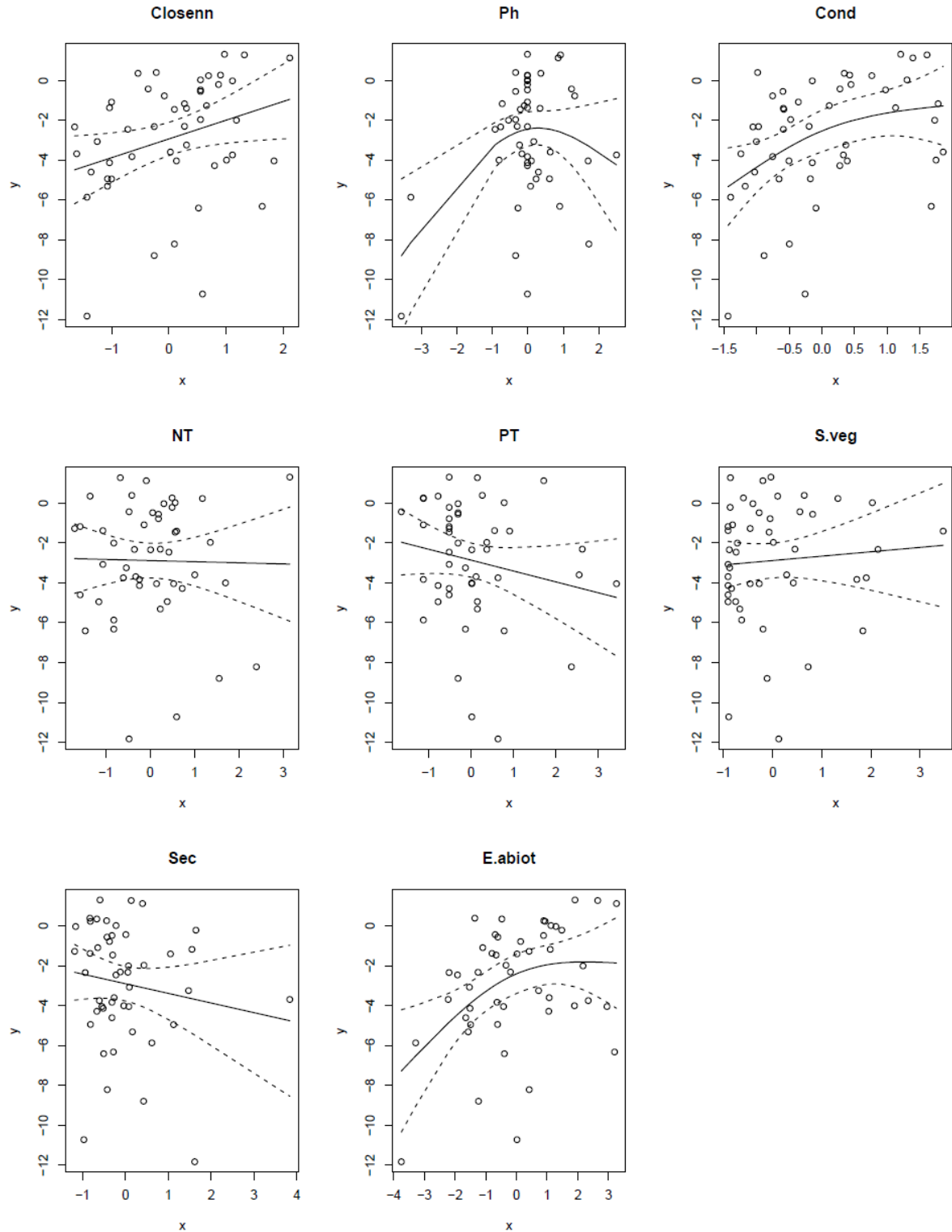
discontinuidades y agregaciones reflejan cambios en las presiones de selección a escalas particulares que emergen de la interacción entre las condiciones locales, las regionales y la estructura de la metacomunidad. Esto significa que una propiedad muy importante de una comunidad como es su estructura de tamaños corporales es dependiente de la interacción de procesos que suceden a nivel local pero también de cómo se configura el paisaje a su alrededor, por lo que los patrones y procesos dependientes del tamaño corporal deberían de analizarse con la mirada puesta en ambas dimensiones.



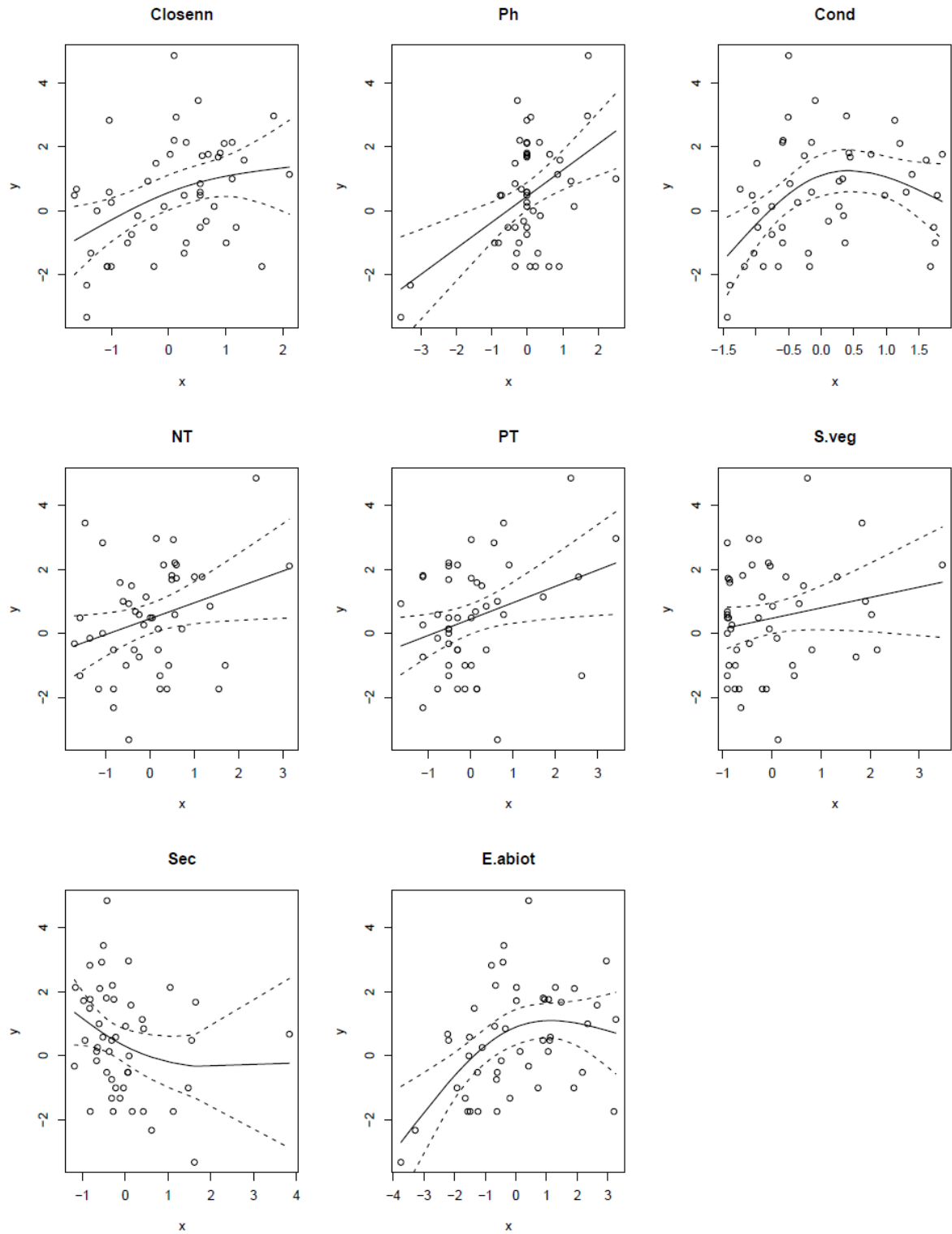
## Anexo



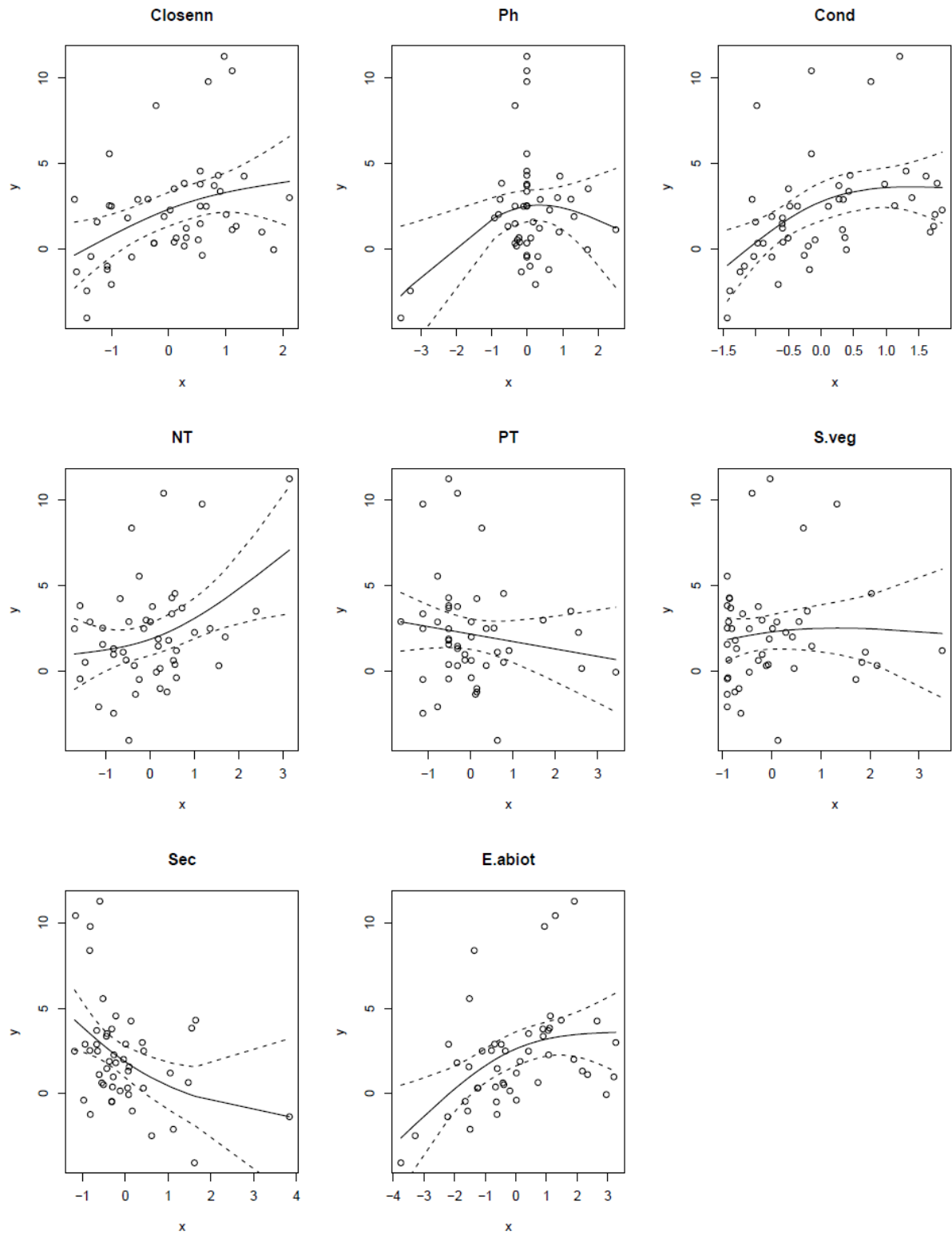
**Anexo Fig. 1: Relación entre las variables y la masa donde ocurren las discontinuidades. En el eje y valores de masa (Log2) y en el eje X cada una de las variables, valores centrados y estandarizados.**



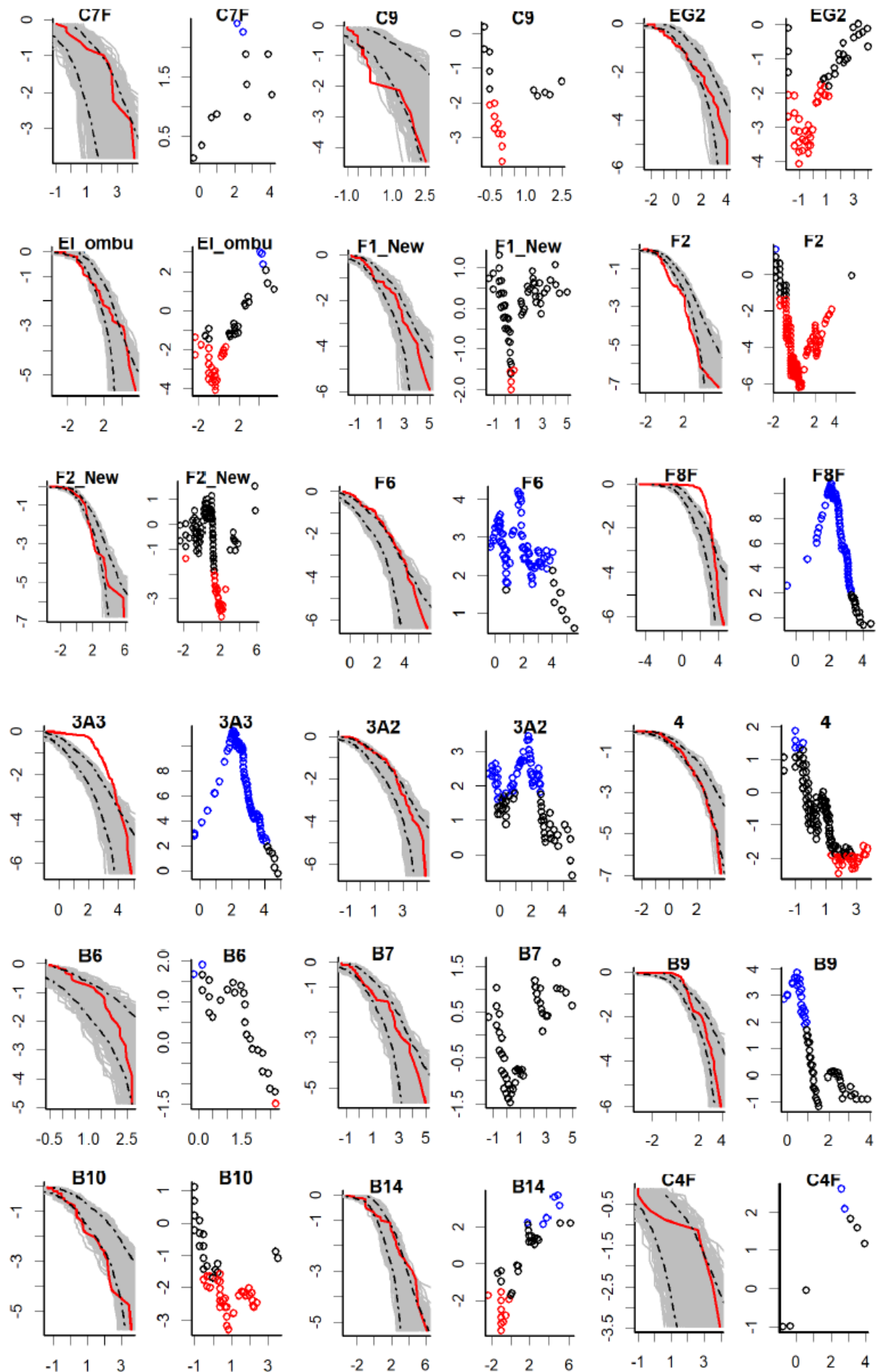
**Anexo Fig. 2: Relación entre las variables y el valor de Z de las discontinuidades. En el eje Y valores de Z y en el eje X cada una de las variables, valores centrados y estandarizados.**

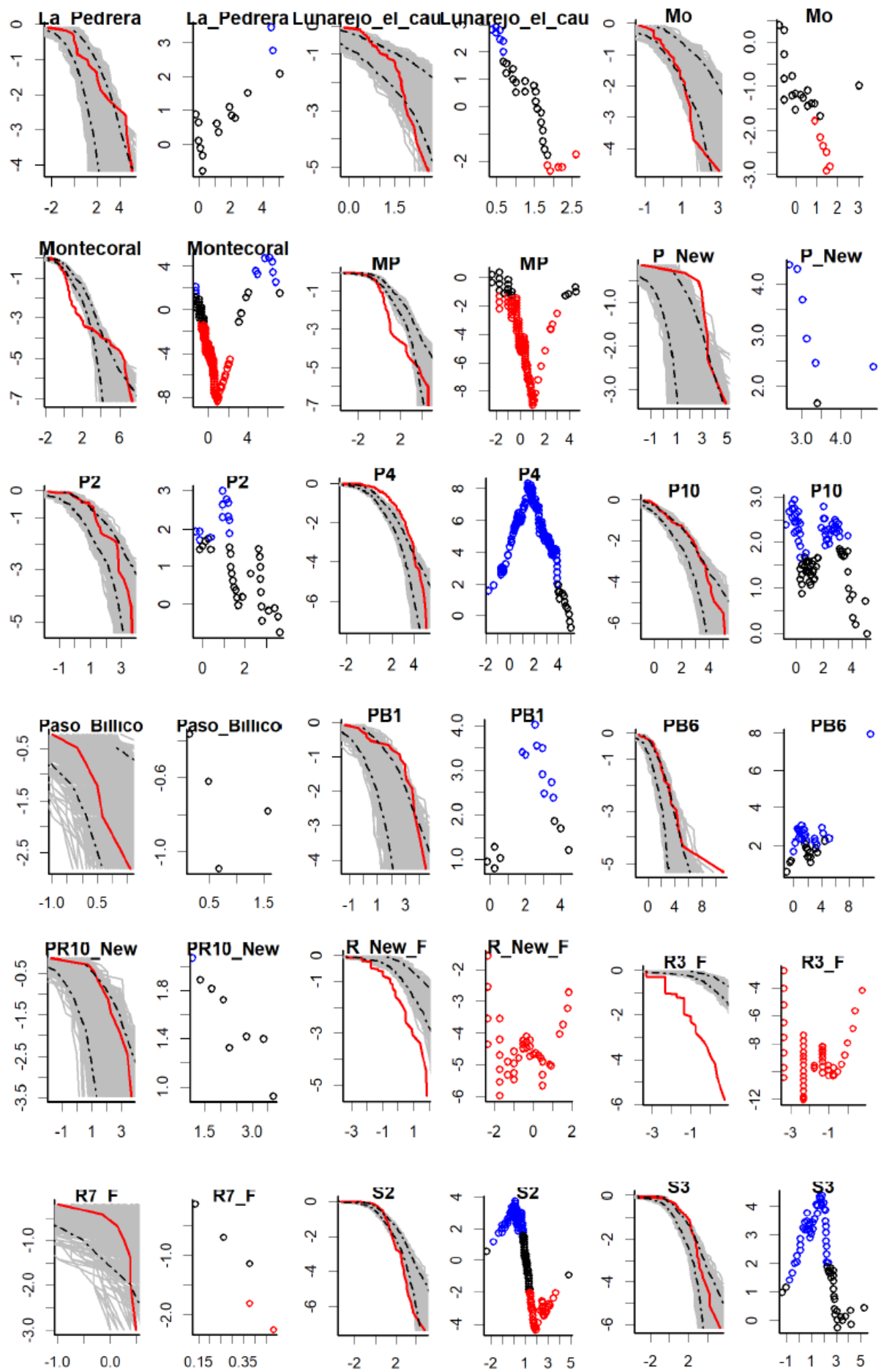


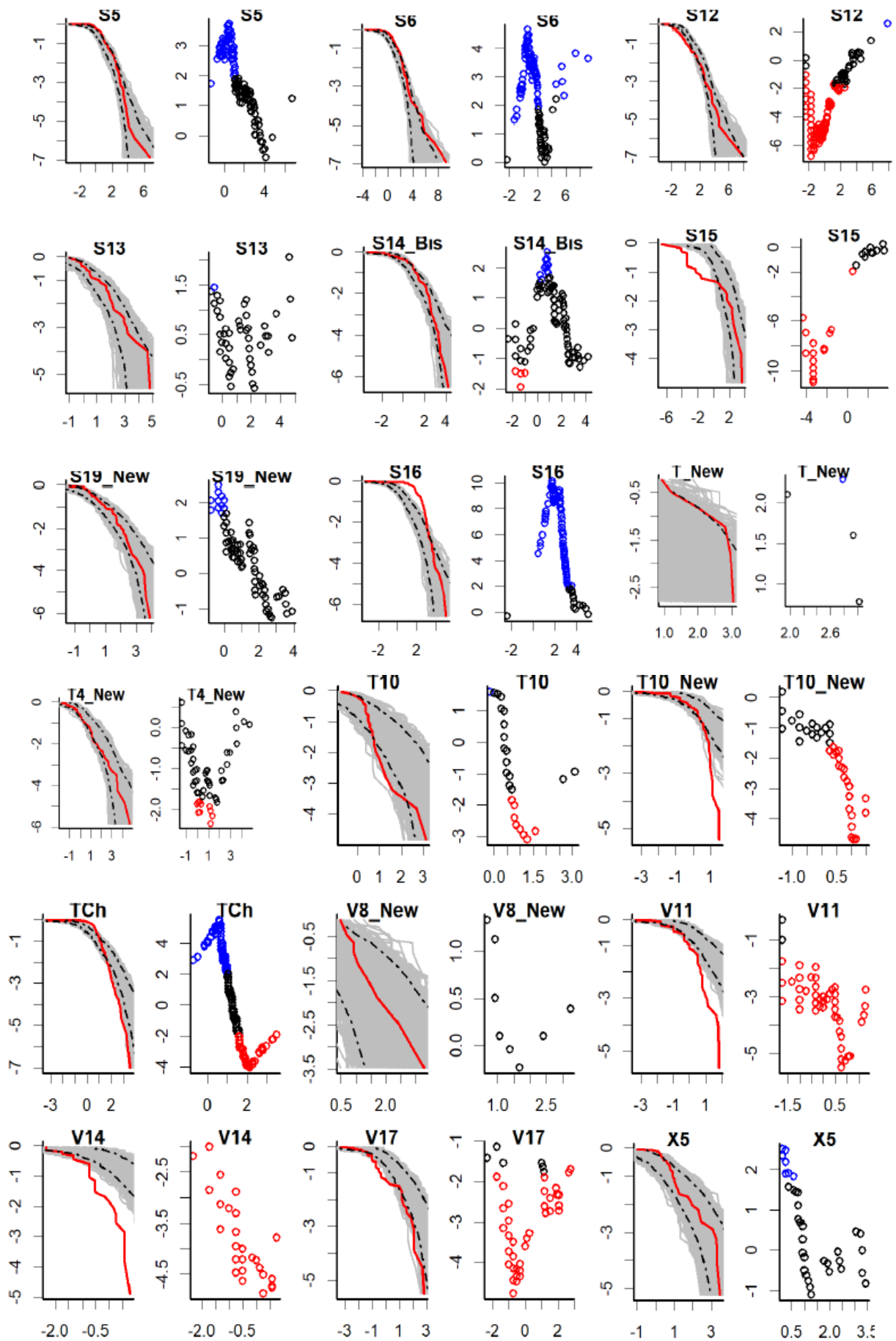
**Anexo Fig. 3: Relación entre las variables y la masa donde ocurren las agregaciones. En el eje y valores de masa (Log2) y en el eje X cada una de las variables, valores centrados y estandarizados.**

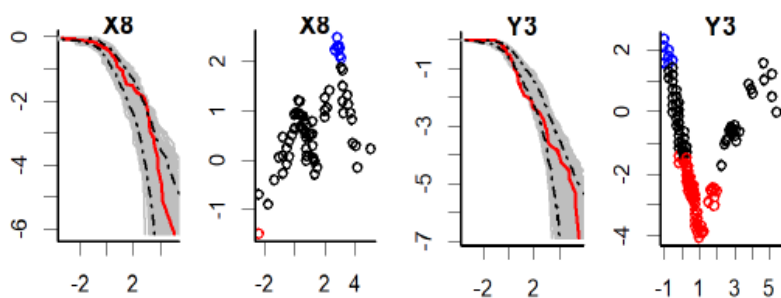


Anexo Fig. 4: Relación entre las variables y el valor de Z de las agregaciones. En el eje Y valores de Z y en el eje X cada una de las variables, valores centrados y estandarizados.







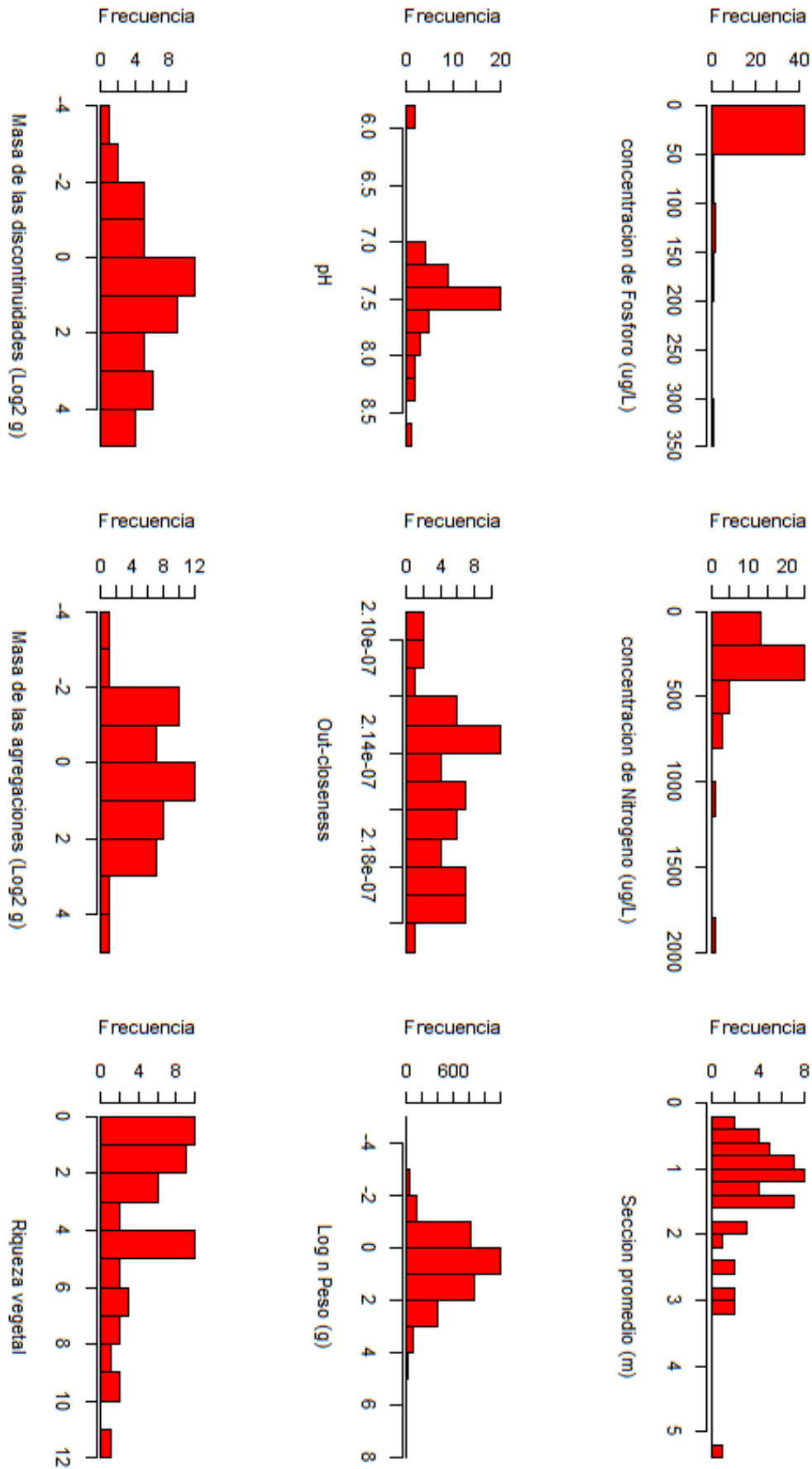


Anexo Fig. 5: Cada sitio está representado por dos figuras. El panel de la izquierda se muestra la probabilidad acumulada inversa de cada tamaño corporal observada (en rojo) y el resultado de las corridas por el modelo nulo (gris) para cada comunidad. En el panel de la derecha, se muestra la distribución de Z para cada comunidad. Los valores en azul corresponden a agregaciones y los valores en rojo corresponden a discontinuidades.

Anexo Tabla 1. Medias y desvíos para las variables consideradas.

Variable	Media	Desvío Estándar
Peso (g)	7,10	67,59
pH	7,486	0,45
Cond (uS)	198,5	125,01
Fósforo Total (logaritmo en base e)	2,55	0,94
Nitrógeno total (logaritmo en base e)	5,65	0,59
Altitud (m)	129,2	51,09
Out-closeness	2.154e-07	2.782123e-09
Riqueza Vegetal	4,03	3,00
Sección (m)	1,43	1,01
Masa de las discontinuidades (Log2)	1,15	1,95
Masa de las agregaciones (Log2)	0,47	1,69





Anexo Fig. 6: Histogramas de distribución de frecuencias de las distintas variables de interés para la presente tesina.

**Anexo Tabla 2. Variables presentes en los distintos modelos explicativos para la masa de las discontinuidades de tamaños. Están incluidos en la tabla los modelos cuyo valor de AIC tenía una diferencia menor a 2 con el menor valor de AIC. Las variables que aparecen con la letra T son parte del modelo, mientras que las que aparecen con la letra F no lo son.**

	Clos	pH	Cond	NT	PT	S.Veg	Sec	HW-O	Clos <sup>2</sup>	pH <sup>2</sup>	Cond <sup>2</sup>	NT <sup>2</sup>	PT <sup>2</sup>	S. Veg <sup>2</sup>	Sec <sup>2</sup>	HW-O <sup>2</sup>	AIC
1	F	F	F	F	T	F	T	T	F	F	F	F	F	F	F	F	51,87
2	F	F	F	F	T	F	F	T	F	F	F	F	F	F	F	F	52,02
3	F	F	F	F	T	F	F	T	T	F	F	F	F	F	F	F	52,20
4	F	F	F	F	T	F	T	T	T	F	F	F	F	F	F	F	52,73
5	F	F	F	F	T	T	F	T	F	F	F	F	F	F	F	F	52,84
6	F	F	F	F	T	T	T	T	F	F	F	F	F	F	F	F	52,97
7	F	F	F	F	T	F	F	T	F	F	F	F	F	F	T	F	53,00
8	F	F	F	F	T	F	F	T	F	F	F	T	F	F	F	F	53,11
9	F	F	F	F	T	F	F	T	F	F	F	F	T	F	F	F	53,11
10	F	F	F	F	T	F	F	T	T	F	F	F	T	F	F	F	53,13

	Clos	pH	Cond	NT	PT	S. Veg	Sec	HW-O	Clos <sup>2</sup>	pH <sup>2</sup>	Cond <sup>2</sup>	NT <sup>2</sup>	PT <sup>2</sup>	S. Veg <sup>2</sup>	Sec <sup>2</sup>	HW-O <sup>2</sup>	AIC
1	F	F	F	F	T	F	F	T	F	T	F	F	F	F	F	F	91,60
2	F	F	T	F	T	F	F	F	F	T	F	F	F	F	F	F	91,94
3	F	F	T	F	T	T	F	F	F	T	F	F	F	F	F	F	92,22
4	F	F	F	F	T	T	F	T	F	T	F	F	F	F	F	F	92,49
5	F	F	T	F	F	F	F	F	F	T	F	F	F	F	F	F	92,61
6	F	F	F	F	T	F	F	T	F	T	F	F	T	F	F	F	92,77
7	F	F	T	F	T	F	F	F	F	T	F	F	T	F	F	F	92,92
8	T	F	F	F	T	F	F	F	F	T	F	F	F	F	F	F	92,93
9	F	F	T	F	T	F	F	T	F	T	F	F	F	F	F	F	92,99
10	T	F	T	F	T	F	F	F	F	T	F	F	F	F	F	F	93,01

**Anexo Tabla 3. Variables presentes en los distintos modelos explicativos para la desviación de la masa esperada por el modelo nulo en la discontinuidad de tamaños.**

**Están incluidos en**

**la tabla los modelos cuyo valor de AIC tenía una diferencia menor a 2 con el menor valor de AIC. Las variables que aparecen con la letra T son parte del modelo, mientras que las que aparecen con la letra F no lo son.**

**Anexo Tabla 4. Variables presentes en los distintos modelos explicativos para la masa de las agregaciones de tamaños. Están incluidos en la tabla los modelos cuyo valor de AIC tenía una diferencia menor a 2 con el menor valor de AIC. Las variables que aparecen con la letra T son parte del modelo, mientras que las que aparecen con la letra F no lo son.**

	Clos	pH	Cond	NT	PT	S. Veg	Sec	HW-O	Clos <sup>2</sup>	pH <sup>2</sup>	Cond <sup>2</sup>	NT <sup>2</sup>	PT <sup>2</sup>	S. Veg <sup>2</sup>	Sec <sup>2</sup>	HW-O <sup>2</sup>	AIC
1	T	T	F	F	T	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	T	34,64
2	T	F	F	F	T	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	T	35,14
3	T	F	F	F	T	F	F	F	T	F	F	F	F	F	F	T	35,16
4	F	F	F	F	T	F	F	T	F	F	F	F	F	F	F	T	35,48
5	T	F	F	F	T	F	F	F	F	F	F	T	F	F	F	T	35,49
6	F	F	F	F	T	F	F	T	F	F	T	F	F	F	F	T	35,54
7	T	T	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	T	F	F	T	35,73
8	T	F	F	F	T	F	F	F	F	F	F	F	F	F	T	T	35,75
9	F	T	F	F	T	F	F	F	F	F	F	T	F	F	F	T	35,79
10	T	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	T	F	T	T	35,93

**Anexo Tabla 5. Variables presentes en los distintos modelos explicativos para la desviación de la masa esperada por el modelo nulo en las agregaciones de tamaños. Están incluidos en la tabla los modelos cuyo valor de AIC tenía una diferencia menor a 2 con el menor valor de AIC. Las variables que aparecen con la letra T son parte del modelo, mientras que las que aparecen con la letra F no lo son.**

	Clos	pH	Cond	NT	PT	S. Veg	Sec	HW-O	Clos <sup>2</sup>	pH <sup>2</sup>	Cond <sup>2</sup>	NT <sup>2</sup>	PT <sup>2</sup>	S. Veg <sup>2</sup>	Sec <sup>2</sup>	HW-O <sup>2</sup>	AIC
1	F	F	T	T	T	F	T	F	F	F	F	F	F	F	F	F	88,72
2	F	F	T	T	F	F	T	F	F	F	F	F	F	F	T	F	88,98
3	F	F	F	T	T	F	T	T	F	F	F	F	F	F	F	F	89,28



## **Bibliografía**

- Agostinho, Angelo A., et al. "Conservation of the Biodiversity of Brazil's Inland Waters." *Conservation Biology*, vol. 19, no. 3, 2005, pp. 646–652., doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00701.x.
- Allen, C. R. "Discontinuities in Ecological Data." *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 103, no. 16, 2006, pp. 6083–6084., doi:10.1073/pnas.0601668103.
- Allen, C. R., et al. "Patterns in Body Mass Distributions: Sifting among Alternative Hypotheses." *Ecology Letters*, vol. 9, no. 5, 2006, pp. 630–643., doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00902.x.
- Allen, Craig R., and C. S. Holling. *Discontinuities in Ecosystems and Other Complex Systems*. Columbia University Press, 2008.
- Altermatt, Florian. "Diversity in Riverine Metacommunities: a Network Perspective." *Aquatic Ecology*, vol. 47, no. 3, 2013, pp. 365–377., doi:10.1007/s10452-013-9450-3.
- Araújo, Cristiano V.m., et al. "Habitat Fragmentation Caused by Contaminants: Atrazine as a Chemical Barrier Isolating Fish Populations." *Chemosphere*, vol. 193, 2018, pp. 24–31., doi:10.1016/j.chemosphere.2017.11.014.
- Arim, Matías, et al. "Food Web Structure and Body Size: Trophic Position and Resource Acquisition." *Oikos*, vol. 119, no. 1, 2010, pp. 147–153., doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17768.x.
- Arim, Matías, et al. "Food Web Structure and Body Size: Trophic Position and Resource Acquisition." *Oikos*, vol. 119, no. 1, 2010, pp. 147–153., doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17768.x.
- Arim, Matías, et al. "Determinants of Density–Body Size Scaling Within Food Webs and Tools for Their Detection." *Advances in Ecological Research The Role of Body Size in Multispecies Systems*, 2011, pp. 1–39., doi:10.1016/b978-0-12-386475-8.00001-0.
- Arim, Matías, et al. "Energetic Constraints to Food Chain Length in a Metacommunity Framework." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 73, no. 4, 2016, pp. 685–692., doi:10.1139/cjfas-2015-0156.
- Arim, Matías, and Pablo A. Marquet. "Intraguild Predation: a Widespread Interaction Related to Species Biology." *Ecology Letters*, vol. 7, no. 7, 2004, pp. 557–564., doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00613.x.
- Arim, Matías, et al. "On the Relationship between Productivity and Food Chain Length at Different Ecological Levels." *The American Naturalist*, vol. 169, no. 1, 2007, pp. 62–72., doi:10.1086/510210.
- Arim, Matías, et al. "On the Relationship between Trophic Position, Body Mass and Temperature: Reformulating the Energy Limitation Hypothesis." *Oikos*, vol. 116, no. 9, 2007, pp. 1524–1530., doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15768.x.
- Baigún, Claudio R. M., et al. "Fish Passage System in an Irrigation Dam (Pilcomayo River Basin ): When Engineering Designs Do Not Match Ecohydraulic Criteria." *Neotropical Ichthyology*, vol. 10, no. 4, 2012, pp. 741–750., doi:10.1590/s1679-62252012000400007.
- Bie, T., et al. "Body Size and Dispersal Mode as Key Traits Determining Metacommunity Structure of Aquatic Organisms." *Ecology Letters*, vol. 15, no. 7, 2012, pp. 740–747., doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01794.x.
- Bodin, Örjan, and Jon Norberg. "A Network Approach for Analyzing Spatially Structured Populations in Fragmented Landscape." *Landscape Ecology*, vol. 22, no. 1, 2006, pp. 31–44., doi:10.1007/s10980-006-9015-0.
- Borthagaray, Ana I., et al. "Connecting Landscape Structure and Patterns in Body Size Distributions." *Oikos*, vol. 121, no. 5, 2011, pp. 697–710., doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19548.x.
- Borthagaray, Ana I., et al. "Effects of Metacommunity Networks on Local Community Structures." *Aquatic Functional Biodiversity*, 2015, pp. 75–111., doi:10.1016/b978-0-12-417015-5.00004-9.

- Borthagaray Ana I., Teixeira-de Mello F., Tesitore G., et al. Community isolation drives lower fish biomass and species richness, but higher functional evenness, in a river metacommunity. *Freshwater Biology*, 2020, pp.1–15., <https://doi.org/10.1111/fwb.13603>
- Borthagaray, Ana I., et al. “Effects of Metacommunity Networks on Local Community Structures.” *Aquatic Functional Biodiversity*, 2015, pp. 75–111., doi:10.1016/b978-0-12-417015-5.00004-9.
- Brown, James H., et al. “Evolution of Body Size: Consequences of an Energetic Definition of Fitness.” *The American Naturalist*, vol. 142, no. 4, 1993, pp. 573–584., doi:10.1086/285558.
- Brown, James H. *Macroecology*. University of Chicago Press, 2004.
- Brown, James H., and Astrid Kodric-Brown. “Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction.” *Ecology*, vol. 58, no. 2, 1977, pp. 445–449., doi:10.2307/1935620.
- Brugnonli, Ernesto, et al. “Limnoperna Fortunei (Dunker 1857) En El Sistema De Embalses Del Rio Negro, Uruguay.” *Oecologia Australis*, vol. 15, no. 3, 2011, pp. 576–592., doi:10.4257/oeco.2011.1503.10.
- Chase, Jonathan M., et al. “Ecosystem Decay Exacerbates Biodiversity Loss with Habitat Loss.” *Nature*, 2020, doi:10.1038/s41586-020-2531-2.
- Chase, Jonathan M., et al. “Habitat Isolation Moderates the Strength of Top-down Control in Experimental Pond Food Webs.” *Ecology*, vol. 91, no. 3, 2010, pp. 637–643., doi:10.1890/09-0262.1.
- Clarke, Andrew, and Nadine M. Johnston. “Scaling of Metabolic Rate with Body Mass and Temperature in Teleost Fish.” *Journal of Animal Ecology*, vol. 68, no. 5, 1999, pp. 893–905., doi:10.1046/j.1365-2656.1999.00337.x.
- Economu, Evan P., and Timothy H. Keitt. “Network Isolation and Local Diversity in Neutral Metacommunities.” *Oikos*, vol. 119, no. 8, 2010, pp. 1355–1363., doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18272.x.
- Economu, Evan P., and Timothy H. Keitt. “Species Diversity in Neutral Metacommunities: a Network Approach.” *Ecology Letters*, 2007, doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01126.x.
- Elton, Charles. *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, 1927.
- Estrada, Ernesto, and Örfjan Bodin. “Using Network Centrality Measures To Manage Landscape Connectivity.” *Ecological Applications*, vol. 18, no. 7, 2008, pp. 1810–1825., doi:10.1890/07-1419.1.
- Gaston, Kevin J., and Tim M. Blackburn. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, 2000.
- Haddad, Nick M., et al. “Habitat Fragmentation and Its Lasting Impact on Earth’s Ecosystems.” *Science Advances*, vol. 1, no. 2, 2015, doi:10.1126/sciadv.1500052.
- Harvey, Eric, and Florian Altermatt. “Regulation of the Functional Structure of Aquatic Communities across Spatial Scales in a Major River Network.” *Ecology*, vol. 100, no. 4, 2019, doi:10.1002/ecy.2633.
- Henriques-Silva, Renato, et al. “A Comprehensive Examination of the Network Position Hypothesis across Multiple River Metacommunities.” *Ecography*, vol. 42, no. 2, 2018, pp. 284–294., doi:10.1111/ecog.03908.
- Holling, C. S. “Cross-Scale Morphology, Geometry, and Dynamics of Ecosystems.” *Ecosystem Management*, 1994, pp. 351–423., doi:10.1007/978-1-4612-4018-1\_30.
- Hubbell, Stephen P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, 2001.
- Hutchinson, G. E. “Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?” *The American Naturalist*, vol. 93, no. 870, 1959, pp. 145–159., doi:10.1086/282070.
- Hutchinson, G. E., and Robert H. Macarthur. “A Theoretical Ecological Model of Size Distributions Among Species of Animals.” *The American Naturalist*, vol. 93, no. 869, 1959, pp. 117–125., doi:10.1086/282063.
- Keitt, Timothy, et al. “Detecting Critical Scales in Fragmented Landscapes.” *Conservation Ecology*, vol. 1, no. 1, 1997, doi:10.5751/es-00015-010104.

- Lehner, Bernhard, et al. "High-Resolution Mapping of the World's Reservoirs and Dams for Sustainable River-Flow Management." *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 9, no. 9, 2011, pp. 494–502., doi:10.1890/100125.
- Leibold, Mathew A., and Thomas E. Miller. "From Metapopulations to Metacommunities." *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*, 2004, pp. 133–150., doi:10.1016/b978-012323448-3/50008-8.
- Leibold, Mathew A., and Jonathan M. Chase. *Metacommunity Ecology*. Princeton University Press, 2018.
- Lindeman, Raymond L. "The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology." *Ecology*, vol. 23, no. 4, 1942, pp. 399–417., doi:10.2307/1930126.
- Lu, Muyang, et al. "Beta Diversity Patterns Derived from Island Biogeography Theory." 2018, doi:10.1101/292490.
- Marquet, Pablo A., et al. "4. Discontinuities in Body- Size Distributions A View from the Top." *Discontinuities in Ecosystems and Other Complex Systems*, 2008, doi:10.7312/alle14444-004.
- Marquet, Pablo A., and Hernan Cofre. "Large Temporal and Spatial Scales in the Structure of Mammalian Assemblages in South America: A Macroecological Approach." *Oikos*, vol. 85, no. 2, 1999, p. 299., doi:10.2307/3546496.
- Marquet, Pablo, and Fernández, M., and Navarrete, Sergio, and Valdovinos, Claudio. (2004). Diversity emerging: Toward a deconstruction of biodiversity patterns. *Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature*. 191-209.
- McNab, Brian Keith. *The Physiological Ecology of Vertebrates: a View from Energetics*. Comstock, 2002.
- Mccann, K. S., et al. "The Dynamics of Spatially Coupled Food Webs." *Ecology Letters*, vol. 8, no. 5, 2005, pp. 513–523., doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00742.x.
- Mello, Franco Teixeira-De, et al. "Monitoring Fish Communities in Wadeable Lowland Streams: Comparing the Efficiency of Electrofishing Methods at Contrasting Fish Assemblages." *Environmental Monitoring and Assessment*, vol. 186, no. 3, 2013, pp. 1665–1677., doi:10.1007/s10661-013-3484-9.
- Paruelo, J., et al. "Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis". *Agrociencia*. vol. 10, 2006. pp. 47-61.
- Paruelo, José M. "Ecosystem Services and Tree Plantations in Uruguay: A Reply to Vihervaara Et Al. (2012)." *Forest Policy and Economics*, vol. 22, 2012, pp. 85–88., doi:10.1016/j.forpol.2012.04.005.
- Peters, Robert H. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge Univ. Press, 1983.
- Pianka, E. R. "Niche Overlap and Diffuse Competition." *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 71, no. 5, 1974, pp. 2141–2145., doi:10.1073/pnas.71.5.2141.
- Raffaelli, Dave, et al. "The Textural Discontinuity Hypothesis: an Exploration at a Regional Level. Shortened Version: Exploring Holling's TDH." *Oikos*, vol. 125, no. 6, 2015, pp. 797–803., doi:10.1111/oik.02699.
- Redo, Daniel J., et al. "Impacts of Internal and External Policies on Land Change in Uruguay, 2001–2009." *Environmental Conservation*, vol. 39, no. 2, 2012, pp. 122–131., doi:10.1017/s0376892911000658.
- Ritchie, Mark E., and Han Olf. "Spatial Scaling Laws Yield a Synthetic Theory of Biodiversity." *Nature*, vol. 400, no. 6744, 1999, pp. 557–560., doi:10.1038/23010.
- Scheffer, M., and E. H. Van Nes. "Self-Organized Similarity, the Evolutionary Emergence of Groups of Similar Species." *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 103, no. 16, 2006, pp. 6230–6235., doi:10.1073/pnas.0508024103.
- Scheffer, M., et al. "Small Habitat Size and Isolation Can Promote Species Richness: Second-Order Effects on Biodiversity in Shallow Lakes and Ponds." *Oikos*, vol. 112, no. 1, 2006, pp. 227–231., doi:10.1111/j.0030-1299.2006.14145.x.
- Schoener, Thomas W. "Food Webs From the Small to the Large: The Robert H. MacArthur Award Lecture." *Ecology*, vol. 70, no. 6, 1989, pp. 1559–1589., doi:10.2307/1938088.
- Serra S., et al. *Peces del Río Negro. Montevideo*. MGAP-DINARA, 2004.

- Shmida, Avi, and Mark V. Wilson. "Biological Determinants of Species Diversity." *Journal of Biogeography*, vol. 12, no. 1, 1985, p. 1., doi:10.2307/2845026.
- Thibault, Katherine M., et al. "Multimodality in the Individual Size Distributions of Bird Communities." *Global Ecology and Biogeography*, vol. 20, no. 1, 2010, pp. 145–153., doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00576.x.
- Teixeira de Mello, F, and González-Bergonzoni, I., and Loureiro, M. *Peces de agua dulce del Uruguay*. PPR-MGAP, 2011.
- Urban, Dean, and Timothy Keitt. "Landscape Connectivity: A Graph-Theoretic Perspective." *Ecology*, vol. 82, no. 5, 2001, pp. 1205–1218., doi:10.1890/0012-9658(2001)082[1205:lcagtp]2.0.co;2.
- White, Ethan P., et al. "Relationships between Body Size and Abundance in Ecology." *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 22, no. 6, 2007, pp. 323–330., doi:10.1016/j.tree.2007.03.007.
- Woodward, G, et al. "Body Size in Ecological Networks." *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 20, no. 7, 2005, pp. 402–409., doi:10.1016/j.tree.2005.04.005.
- Underwood, J., et al. *Clasificación jerárquica de paisajes de Uruguay*. Informe Técnico. Convenio MAGAP/PPR – Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR/SZU/Facultad de Ciencias, 2011.
- Zuur, et al. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, 2009.