

Tesis de Maestría Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) Área: Biología - Subárea: Ecología y Evolución

SINCRONÍA EN DINÁMICAS DE BIODIVERSIDAD: determinantes ambientales y consecuencias en la estabilidad metacomunitaria



Lic. Lucía Sosa-Panzera Orientador: Dr. Matías Arim Maldonado, marzo de 2022.

Sincronía en dinámicas de biodiversidad: determinantes ambientales y consecuencias en la estabilidad metacomunitaria

Autora

Lic. Lucía Sosa-Panzera

luciasosapanzera@gmail.com

Director de tesis

Dr. Matías Arim

Tribunal

Dra. Stéphanie Gascón

Dr. Sebastián Abades

Dr. Ariel Farías

Resumen

La existencia de ritmos sincronizados en las dinámicas biológicas es un fenómeno que ha sido ampliamente reportado en poblaciones de plantas, mamíferos, peces, aves y microorganismos. Específicamente, sincronía refiere a dinámicas coincidentes en abundancia, biomasa, rigueza u otras métricas estructurales en sistemas ecológicos. Recientemente, la sincronía en dinámicas de biodiversidad se ha posicionado como un importante determinante de la estabilidad ecosistémica, en donde dinámicas sincrónicas entre comunidades reducen la estabilidad de la metacomunidad al igualarse sus variaciones a las fluctuaciones locales en biomasa o rigueza. Contrariamente, las dinámicas asincrónicas compensan las variaciones entre comunidades estabilizando la dinámica a niveles superiores. La sincronización de las dinámicas de la biodiversidad puede ocurrir debido a la dispersión de individuos entre comunidades y por las respuestas similares de diferentes comunidades a una variabilidad ambiental correlacionada, lo que se denomina "efecto Moran". Esta respuesta congruente de las diferentes comunidades a la variabilidad ambiental dependería de su similitud en la composición funcional, que estaría asociada a la similitud en las condiciones ambientales locales y la distancia espacial entre ellas. Asimismo, la similitud en condiciones ambientales y en composición funcional puede favorecer el flujo de individuos entre comunidades y el acople de sus dinámicas. Por lo que, tanto por efecto Moran como por dispersión, se espera que la distancia geográfica, ambiental y en composición funcional entre comunidades, favorezca el desacople de sus dinámicas con la consecuente estabilización de la metacomunidad. Esta predicción básica del marco teórico, y clave en el contexto actual de cambio global, ha sido notablemente poco explorada en sistemas naturales.

En este trabajo se evaluó la magnitud de sincronía en las dinámicas de riqueza y biomasa vegetal entre 51 comunidades de charcos temporales, ubicados en el departamento de Rocha, Uruguay y monitoreados por 14 años. Asimismo, se exploró la conexión de la sincronía entre pares de comunidades y su efecto en la estabilidad de sus riquezas y biomasas combinadas. Para esto, se trabajó con análisis de vías basados en test de Mantel directos y parciales, evaluando la estructura causal subyacente a la sincronía y estabilidad de las comunidades.

En el sistema de estudio se detectaron una amplia gama de dinámicas, desde ritmos asincrónicos hasta sincrónicos tanto para la riqueza como para la biomasa vegetal. El análisis de vías sustentó la existencia de un efecto negativo de la sincronía sobre la estabilidad de ambas métricas. Asimismo, la sincronía en riqueza redujo la estabilidad de la biomasa, pero la sincronía en la biomasa se relacionó positivamente con la estabilidad de la dinámica de la riqueza. La distancia funcional entre pares de comunidades estabiliza las dinámicas debido a su efecto negativo sobre la sincronía en riqueza y biomasa. Esta diferencia en composición funcional de las comunidades favorece la diversidad de especies a nivel metacomunitario, promoviendo así la aparición de mecanismos de seguro espacial que pueden estabilizar la metacomunidad. Finalmente, las distancias geográficas y ambientales redujeron el acoplamiento de las dinámicas de riqueza, pero no de la dinámica de la biomasa, discrepancia que puede estar indicando una tendencia a representar la dinámica de las especies raras y dominantes.

El enfoque de este trabajo basado en el análisis de la sincronía entre pares de comunidades y su efecto sobre la estabilidad de sus dinámicas agregadas permitió evidenciar una conexión causal entre la distancia geográfica, ambiental y funcional como determinantes de la sincronía entre comunidades y la consecuente estabilización de las dinámicas de riqueza y biomasa. Asimismo, los resultados de este trabajo revelan la importancia de considerar otros abordajes que complementen los ya existentes. Este trabajo permitió evidenciar el rol que tienen la extensión espacial y el número de comunidades que una metacomunidad presenta, su heterogeneidad espacial y su diversidad funcional en la promoción de dinámicas comunitarias asincrónicas, con el consecuente efecto de seguro espacial que estabiliza las funciones y los servicios de los ecosistemas.

Agradecimientos

Especial agradecimiento a la Dra. Stéphanie Gascón, al Dr. Sebastián Abades y al Dr. Ariel Farías por su disposición y su tiempo, así como por sus aportes que enriquecieron este trabajo y aportaron significativamente a mi formación; así como también al Dr. Matías Arim por su orientación y guía constante. Esta tesis fue parcialmente financiada por Beca de Posgrado Nacional POS_NAC_M_2020_1_164374 de la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII). Las bases de datos fueron obtenidas a partir de trabajo de investigación apoyado por CSIC grupos (ID 657725) y becas Fondo Clemente Estable FCE 05-076, FCE 2007-054, FCE 2011 7117 y FCE 2014-104763.

Índice

Resumen	3
Agradecimientos	5
Índice	6
Introducción	7
Sincronía y sus mecanismos	8
Sincronía en comunidades y su relación con la estabilidad de los ecosistemas	10
Sincronía en otras disciplinas y abordajes en dinámicas de biodiversidad	12
Charcos temporales como sistema de estudio	15
Hipótesis y predicciones	16
Predicción 1	17
Predicción 2	17
Objetivos	17
Objetivo general	17
Objetivos específicos	17
Metodología	18
Sistema de estudio	
Muestreo y procesamiento de datos	19
Análisis de datos	21
Resultados	25
Discusión	
Conclusión	36
Referencias	
Material Suplementario	45

Introducción

La existencia de ritmos sincronizados en las dinámicas biológicas es un fenómeno que ha llamado la atención en diversas disciplinas y ha sido ampliamente reportado en poblaciones de plantas, mamíferos, peces, aves y microorganismos (Moran 1953, Ranta et al. 1995, Liebhold et al. 2004, Fontaine y Gonzalez 2005, Tedesco y Hugueny 2006, Defriez y Reuman 2017, Hammond et al. 2020, Lamy et al. 2021, Walter et al. 2021, Wang et al. 2021). En ecología de poblaciones y comunidades específicamente, sincronía refiere a cambios coincidentes en abundancia, biomasa, riqueza o cualquier otra variable de estado que varíe en el tiempo en sistemas ecológicos (Liebhold et al. 2004, Ripa y Ranta 2007, Walter et al. 2017, 2021). Estas fluctuaciones sincrónicas pueden involucrar poblaciones en comunidades espacialmente disjuntas (sincronía espacial) e incluso pueden ocurrir en ausencia de flujo de individuos entre ellas (Liebhold et al. 2004). Estudios recientes han centrado el análisis de la sincronía desde perspectivas tanto empíricas como teóricas, reportando este fenómeno desde diferentes aspectos que van desde fisiológicos, fenológicos o de estrategias de historias de vida de los organismos hasta dinámicas poblacionales (Bjørnstad et al. 1999, Keitt 2008, Gouhier et al. 2010, Walter et al. 2017, Lepš et al. 2019, Wang et al. 2021). Por ejemplo, van Ash y Visser (2007) reportaron la existencia de dinámicas sincrónicas entre los herbívoros y la fenología de las plantas que consumen, acople que incluso se mantiene a pesar de la tendencia a la variación temporal y espacial en la fenología de las plantas debido al cambio climático. Similares resultados obtuvieron Sheppard y colaboradores (2016) al analizar la sincronía fenológica entre especies de áfidos y el clima en Gran Bretaña, reportando una variación de la fuerza de la sincronía según la escala de tiempo considerada. Por otro lado, Couzin (2018) analizó la sincronía como fenómeno clave y con valor adaptativo en la comunicación y comportamiento de los organismos, desde los movimientos en espiral que realizan las colonias de abejas hasta los movimientos circulares en cardúmenes de peces. Nagy y colaboradores (2018) exploraron la sincronía en bandadas migratorias de cigüeñas, encontrando una organización estructural e identificando subgrupos que sincronizan sus movimientos y coordinan cambios

en su dirección de todo el grupo según la variación térmica del flujo de aire. Recientemente, Greenfield y colaboradores (2021) analizaron la relación entre la música, la danza y el lenguaje entre humanos, así como el movimiento y señalización en animales no humanos con la sincronía, encontrando una tendencia al acople de los ritmos biológicos y comportamentales en las agregaciones de individuos, incluso encontrando bases neurales y genéticas en estas asociaciones.

Sincronía y sus mecanismos

Varios son los mecanismos propuestos que tienen el potencial de sincronización de las dinámicas de biodiversidad. A nivel de poblaciones, existe un consenso sobre cuales son aquellos mecanismos que tienen el potencial de sincronizar las dinámicas: (1) dispersión, donde el flujo de individuos entre comunidades tiene el potencial de acoplar sus dinámicas (Bjørnstad et al. 1999, Liebhold et al. 2004); (2) la respuesta concordante de las comunidades a las variaciones ambientales, lo que se conoce como efecto Moran (Moran 1953, Royama 1992, Liebhold et al. 2004, 2006); y (3) el acople por medio de interacciones tróficas con poblaciones ya sincrónicas o depredadores móviles (Bjørnstad et al. 1999, Liebhold et al. 2004). El flujo de individuos ha sido identificado tempranamente como potencial determinante de los patrones de biodiversidad, desde el ensamble de comunidades debido a la llegada de propágulos desde un continente que actúa como pool de especies (MacArthur y Wilson 1967, Levins 1969, Shmida y Wilson 1985, Hubbell 2001), pasando por el concepto de metapoblaciones (Levins 1969, Hanski 1999) hasta la posterior publicación de la Teoría Unificada de la Biodiversidad y Biogeografía (Hubbell 2001) y la consolidación de la Teoría de Metacomunidades (Holyoak 2000, Borthagaray et al. 2015a, Leibold y Chase 2018). El rol de la dispersión en la sincronización de las dinámicas de biodiversidad ha sido tempranamente estudiado en poblaciones (Ranta et al. 1995, Bjørnstad et al. 1999, Kendall et al. 2000, Liebhold et al. 2004, Koenig y Knops 2013). Cuando dos poblaciones se rigen por el mismo proceso densodependiente, es decir, están reguladas de forma similar, sus dinámicas pueden fluctuar de forma sincrónica mediante el intercambio de un pequeño número de individuos (Ranta et al. 1995, Kendall et al.

2000, Liebhold et al. 2004). Como la tasa de dispersión típicamente decae con la distancia geográfica (Hanski 1999), la sincronía en las dinámicas decrece conforme aumenta la distancia espacial entre poblaciones locales (Ranta et al. 1995, Kendall et al. 2000). Asimismo, cuando los sistemas locales comparten una estructura común de regulación, tienden a sincronizarse bajo la influencia de las mismas condiciones ambientales (Moran 1953, Royama 1992, Ranta et al. 1995, Liebhold et al. 2004). Las poblaciones que están sincronizadas debido a que experimentan fluctuaciones ambientales sincrónicas (el *efecto Moran*; Moran 1953), también deberían presentar una disminución de la sincronía en sus dinámicas conforme aumenta la distancia espacial entre ellas, ya que las propias fluctuaciones ambientales van a tender a una disminución de su sincronía a medida que aumenta la distancia (Ranta et al. 1998, Bjørnstad et al. 1999, Lande et al. 1999, Koenig 2002, Fox et al. 2011). Varios estudios han reportado la existencia del efecto Moran y su impacto en la sincronía en las dinámicas de biodiversidad de una amplia gama de taxa, como por ejemplo en plantas (Koenig y Knops 2013, Defriez y Reuman 2017), en insectos fitopatógenos como los áfidos (Sheppard et al. 2016), en zooplancton (Defriez et al. 2016) y fitoplancton (Sheppard et al. 2019), peces (Tedesco et al. 2004), aves (Sæther et al. 2007), entre otros.

Con respecto al acople de dinámicas interespecíficas por medio de interacciones tróficas como potencial mecanismo sincronizador, varios son los ejemplos que se han reportado de interacciones entre pares de especies del tipo depredador-presa con dinámicas sincrónicas (Bjørnstad et al. 1999, Liebhold et al. 2004). El ejemplo más famoso es el caso del acople en la oscilación de las poblaciones de liebres (*Lepus americanus*) y su depredador especializado, el lince (*Lynx canadensis*) en América del Norte, las cuales fluctúan de manera sincrónica con ciclos de entre 9-11 años (Elton y Nicholson 1942, Royama 1992). Lo interesante de este clásico ejemplo es que estas poblaciones de linces y liebres presentan estos ciclos acoplados incluso cuando el movimiento de organismos entre las poblaciones es mínimo, manteniendo esta sincronía a lo largo de diferentes regiones de América del Norte y evidenciando así la influencia del efecto Moran también en este caso (Moran 1953, Royama 1992). En general, las respuestas numéricas

observadas en las interacciones tróficas de este tipo presentan retrasos entre sí y por consiguiente, se observa un retraso en la sincronía entre dichas dinámicas (Liebhold et al. 2004). Similares acoples pueden ocurrir entre poblaciones de diferentes especies en repuesta a la dinámica de un recurso compartido por ellas, por ejemplo Koenig (2001) reportó la existencia de sincronía en la aparición de especies de aves boreales en América del Norte, las cuales son granívoras y fluctúan en el tiempo conforme varía el recurso que comparten.

Sincronía en comunidades y su relación con la estabilidad de los ecosistemas

Muchos estudios sobre sincronía en dinámicas de biodiversidad se han enfocado en el acople de dinámicas poblacionales y recientemente se ha puesto foco en dinámicas comunitarias. A diferencia de la sincronía en dinámicas de poblaciones, la sincronía comunitaria refiere a la correlación temporal de las fluctuaciones en las dinámicas de múltiples especies, que consecuentemente, puede alterar la estabilidad de sus propiedades agregadas (Loreau y de Mazancourt 2008, Walter et al. 2021, Wang et al. 2021). En este contexto, estabilidad puede definirse como la invariabilidad temporal de alguna propiedad del ecosistema, como la riqueza, biomasa o productividad (Wang y Loreau 2014, 2016, Wang et al. 2021). La existencia de dinámicas acopladas entre comunidades reduce la estabilidad de la metacomunidad, ya que variaciones locales en biomasa o riqueza se propagan directamente a variaciones en la estructura de la metacomunidad y funciones ecosistémicas (Walter et al. 2017, Wilcox et al. 2017). Por otro lado, dinámicas locales asincrónicas tienen un fuerte efecto estabilizador ya que las variaciones locales pueden ser mutuamente canceladas, estabilizando así toda la metacomunidad (Wang et al. 2017, Wilcox et al. 2017). Cuando estas fluctuaciones asincrónicas covarían negativamente entre especies, es decir, existen dinámicas compensatorias, esto implica una respuesta heterogénea de las especies a las variaciones ambientales (lves 1995, Gonzalez y Loreau 2009, Walter et al. 2021, Shoemaker et al. 2022). Las variaciones en las condiciones ambientales han sido tempranamente identificadas como determinantes de la composición de las comunidades (Poff 1997). Estas variaciones ambientales determinan la

coherencia en la respuesta de las especies y, por ende, la sincronía en las dinámicas comunitarias, siendo esta respuesta determinada por la similitud en la composición de rasgos funcionales que las comunidades presenten (Shipley 2010, Enquist et al. 2015, Wang y Loreau 2016). Esa similitud en la composición de atributos funcionales que las comunidades presenten depende de las condiciones ambientales locales, las cuales actúan como filtro determinando la composición taxonómica y funcional de las comunidades; siendo las condiciones ambientales más similares en comunidades cercanas geográficamente (Tilman et al. 1997, Fox et al. 2011, Leibold y Chase 2018). Asimismo, como cuanto más cercanas geográficamente se encuentren las comunidades, mayor es la tasa de flujo de individuos entre ellas (Hanski 1999), la dispersión también va a contribuir a la homogenización de composición taxonómica de las comunidades y por ende, mayor similitud en composición funcional (Mouquet y Loreau 2003, Grainger y Gilbert 2016). Estas relaciones son la base de una hipótesis causal que conecta los determinantes de sincronía en dinámicas comunitarias y su estabilidad temporal (Figura 1A y 1B), la cual predice que las distancias geográficas, ambientales y funcionales entre comunidades disminuyen la sincronización de sus dinámicas, con el consecuente aumento de la estabilidad entre dichas comunidades.



Figura 1: Relación causal hipotetizada entre las distancias geográficas, ambientales y funcionales entre comunidades como determinantes de la sincronía en las dinámicas comunitarias y su consecuente disminución en la estabilidad metacomunitaria (A) y su representación como grafo dirigido (B).

Sincronía en otras disciplinas y abordajes en dinámicas de biodiversidad

El estudio de la sincronía como el grado de acople que dos (o más) series de tiempo puedan presentar, así como su cuantificación, han sido evaluados en diversas áreas y desde diferentes enfoques. Por ejemplo, en áreas como la economía, recientemente se ha evaluado el grado de sincronización que tiene la variación de precios diarios con respecto al volumen de criptomonedas en plaza (Provenzano y Baggio 2021). A nivel epidemiológico, se ha utilizado este abordaje para evaluar el grado de correlación entre el movimiento de personas y la dispersión de enfermedades como la influenza o la reciente COVID-19 (Viboud et al. 2006, Kraemer et al. 2020). Asimismo, existen abordajes desde áreas como la psicología, en los cuales se analiza la sincronía en el comportamiento interpersonal (Fujiwara y Daibo 2016); entre tantos otros ejemplos provenientes desde diversas disciplinas.

En el análisis de dinámicas de biodiversidad, uno de los abordajes más comunes para analizar la sincronía es evaluar el grado de correlación que presenta alguna métrica estructural que fluctúe en el tiempo, tal como la productividad, abundancia, riqueza o biomasa de especies. Para ello, la correlación de Pearson es una métrica ampliamente conocida que permite evaluar la magnitud de la relación lineal entre dos series temporales (Buonaccorsi et al. 2001, Koenig 2002, Liebhold et al. 2004). Varios son los trabajos que han optado por el uso de la correlación de Pearson como medida de sincronía tanto en comunidades como en poblaciones, debido a su fácil aplicación e interpretación (Bjørnstad et al. 1999, Koenig 2002, Liebhold et al. 2004, Vasseur y Fox 2009, Gouhier y Guichard 2014, Desharnais et al. 2018, Lepš et al. 2019). La correlación de Pearson permite reportar un gradiente de dinámicas sincrónicas, desde aquellas perfectamente sincrónicas cuando la correlación toma valores iguales a 1 y perfectamente asincrónicas cuando toma valores iguales a -1 (siendo el cero la ausencia de correlación). Por ejemplo, Lepš y colaboradores (2019) analizaron la variabilidad temporal y la sincronía de la biomasa vegetal comunitaria, como el coeficiente de correlación de Pearson entre pares de grupos funcionales y entre pares de unidades muestrales, comparando el efecto de monocultivos y cultivos mixtos de hierbas y pastos en las dinámicas sincrónicas, encontrando dinámicas asincrónicas cuando los cultivos eran compuestos por ambos tipos de especies.

Otra de las métricas ampliamente utilizadas para cuantificar la sincronía (en particular sincronía comunitaria) es la métrica de escala libre φ propuesta por Loreau y de Mazancourt (2008). Esta métrica, que está estandarizada entre 0 (asincronía perfecta) y 1 (sincronía perfecta), permite obtener una medida estandarizada de sincronía en toda la comunidad y hace posible las comparaciones cuantitativas entre comunidades con distinto número de especies, no limitando el análisis a comparaciones pareadas (Loreau y de Mazancourt 2008). Específicamente, compara la varianza temporal de la variable de interés a nivel de la comunidad observada (que se reduce a correlaciones imperfectas entre especies) con su valor máximo cuando las especies están perfectamente sincronizadas (Loreau y de Mazancourt 2008). Esto

representa la razón entre el coeficiente de variación temporal de riqueza, biomasa u otras métricas a nivel de toda la metacomunidad y el coeficiente de variación temporal de riqueza, biomasa u otras métricas de las comunidades constituyentes (Wang et al. 2019) (Figura 2).



Figura 2: Descripción de la métrica de escala libre φ propuesta por Loreau y de Mazancourt (2008). Imagen modificada y basada en la descripción de dicha métrica realizada por Loreau y de Mazancourt (2008) y por Wang *et al.* (2019).

Trabajos recientes han utilizado esta métrica para cuantificar sincronía a nivel comunitario (Wilcox et al. 2017, Wang et al. 2019, 2021). Por ejemplo, Wilcox y colaboradores (2017) utilizaron datos de abundancia de especies de 62 comunidades de plantas en cinco continentes para evaluar los mecanismos de estabilidad temporal metacomunitaria a través de diferentes escalas espaciales y su relación con la sincronía utilizando esta métrica. En este trabajo reportaron como la asincronía de especies aumentó la estabilidad de las comunidades locales, y la asincronía entre comunidades locales mejoró la estabilidad de la metacomunidad (Wilcox et al. 2017).

Por último, la sincronía puede cuantificarse a través de la métrica de sincronía general η propuesta por Gross y colaboradores (Gross et al. 2014). Esta métrica representa el promedio entre las comunidades locales de la correlación en la riqueza o biomasa (o la métrica estructural analizada) de cada comunidad y la riqueza o biomasa (o la métrica estructural analizada) de todas las demás comunidades (Figura 3). Gross y colaboradores (2014) utilizan este abordaje para analizar las correlaciones temporales en la biomasa en especies de pastizales y en algas, encontrando que existe una menor sincronía cuando las especies son

cultivadas juntas que cuando se encuentran en monocultivos (similares resultados que los encontrados por Lepš et al. (2019) antes mencionados).



Figura 3: Descripción de la métrica de sincronía general η propuesta por Gross y colaboradores (2014). Imagen modificada y basada en la descripción realizada por los autores en Gross *et al.* (2014).

Charcos temporales como sistema de estudio

Los charcos temporales son cuerpos de agua efímeros formados a partir de depresiones en el suelo, que típicamente se encuentran activos en la temporada de lluvias (en las estaciones de otoño e invierno, cuando el aporte de agua debido a las lluvias supera la tasa de evaporación) y tienden a secarse hacia la primavera – verano (cuando la evaporación supera el aporte por escorrentía y precipitaciones). Consecuentemente, presentan un particular hidroperíodo fuertemente asociado al régimen de lluvias. Los charcos temporales son sistemas globalmente distribuidos y que en general conforman redes de charcos conectados entre sí (Cunillera-Montcusí et al. 2021). Existe una creciente tendencia a la valorización de los sistemas de charcos temporales como sistemas ecológicos altamente diversos, que incluso contribuyen de manera desproporcionada a la diversidad regional con respecto a su tamaño (Williams et al. 2004, 2020, Kelly-Quinn et al. 2017, Hill et al. 2018). Asimismo, presentan importantes contribuciones, como servicios ecosistémicos asociados tanto a la recreación, cultura, educación, entre tantos otros (Oertli et al. 2002, Indermuehle et al. 2004, 2008, Williams et al. 2004, Oertli y Parris 2019).

Los charcos temporales presentan una gran variabilidad y heterogeneidad de condiciones abióticas, variando su tamaño, profundidad, volumen, carga de nutrientes, entre otras características (De Meester et al. 2005, Laufer et al. 2009, Arim et al. 2011, Piñeiro-Guerra et al. 2014, Borthagaray et al. 2015b). Asociado a esto, albergan una amplia diversidad tanto vegetal como animal debido a la disponibilidad de diversos hábitats y refugios, siendo esenciales en el desarrollo, ciclos de vida y dispersión de muchas especies, desde macrófitas hasta macroinvertebrados (Williams et al. 2001, 2004, Illarze et al. 2021). Cada año, los charcos temporales surgen nuevamente y cada comunidad local es ensamblada debido a la persistencia propágulos y de estructuras de resistencia conservadas en el sedimento (ej.: huevos dormantes o semillas) y debido al aporte por eventos de colonización (Arim et al. 2011, Piñeiro-Guerra et al. 2014, Borthagaray et al. 2015b). Debido a estas características, los sistemas de charcos temporales son sistemas ideales para el estudio de dinámicas comunitarias y metacomunitarias.

En este trabajo, se utilizó como modelo de estudio una metacomunidad vegetal de charcos temporales monitoreada por un período de 14 años. El presente trabajo se enfoca en las dinámicas en riqueza y biomasa de comunidades como métricas de biodiversidad complementarias, representativas de la estructura y función de la comunidad. Específicamente en esta tesis, mediante un análisis de vías basado en test de Mantel, se evaluó explícitamente la conexión hipotetizada entre las distancias geográficas, ambientales y funcionales entre comunidades como determinantes de la fuerza de sincronización en las dinámicas de riqueza de especies y biomasa, y su relación con la estabilidad temporal (Figura 1A y 1B).

Hipótesis y predicciones

La sincronización de las dinámicas de riqueza o biomasa está determinada por la respuesta concordante de las comunidades a las variaciones ambientales *—efecto Moran,* y/o por el flujo de individuos entre comunidades. La similitud de las respuestas de las comunidades a la variación ambiental está determinada por la similitud en la composición de atributos funcionales que dichas comunidades presentan. Esta similitud en la composición funcional dependerá de las condiciones ambientales locales, las cuáles son más similares en comunidades más próximas. La dispersión entre comunidades decae

conforme aumenta la distancia geográfica y ambiental entre ellas, disminuyendo consecuentemente la sincronía en sus dinámicas de biodiversidad. La sincronización de las dinámicas de riqueza o biomasa entre comunidades afecta a la estabilidad de toda la metacomunidad al acoplar su dinámica a la de las comunidades locales.

Predicción 1

La sincronización de las dinámicas de riqueza y/o biomasa entre comunidades disminuirá conforme aumentan las distancias geográficas, ambientales y funcionales entre ellas.

Predicción 2

La disminución de la sincronización de las dinámicas de riqueza y/o biomasa entre comunidades tiene como consecuencia el consiguiente aumento de la estabilidad metacomunitaria en las dinámicas de riqueza y/o biomasa.

Objetivos

Objetivo general

Evaluar los patrones de sincronía en riqueza y biomasa vegetal entre comunidades, sus determinantes ambientales y su asociación con la estabilidad metacomunitaria.

Objetivos específicos

- Analizar las distancias geográficas, ambientales y funcionales entre comunidades como determinantes de la sincronía en las dinámicas de riqueza y biomasa de una metacomunidad vegetal de charcos temporales.
- Evaluar la asociación entre la sincronía en dinámicas de riqueza y biomasa vegetal con la estabilidad temporal en riqueza y biomasa a nivel metacomunitario.

 Analizar las interrelaciones entre los determinantes de la sincronía en dinámicas de riqueza y biomasa, su asociación con la estabilidad bajo la hipótesis causal propuesta, a través de un análisis de vías basado en test de Mantel.

Metodología

Sistema de estudio

El sistema de estudio consiste en una metacomunidad compuesta por 61 charcos temporales inmersos en una matriz de pradera, localizados en la Cuenca de la Laguna de Castillos (34'25047005, 53'9801000W), departamento de Rocha, Uruguay (Figura 4); los cuales se encuentran en establecimientos privados ("Barra Grande" y "El Gurí") donde se practica la ganadería extensiva (Laufer et al. 2009, Arim et al. 2010, 2011, Piñeiro-Guerra et al. 2014). Esta región forma parte de los Humedales del Este y ha sido declarada Reserva de Biósfera por el programa MAB de la Unesco. Cada charco temporal representa una comunidad con límites físicos definidos y cada año ocupan la misma posición geográfica al volver a ensamblarse, presentando una estructura estable en el tiempo. Presentan un amplio rango de áreas que abarcan hasta cinco órdenes de magnitud (desde 1 m² hasta 66378 m²) y un gradiente de condiciones abióticas asociados a la forma, profundidad y heterogeneidad ambiental (Piñeiro-Guerra et al. 2014). Estas comunidades se encuentran conectadas debido al flujo de individuos (por dispersión tanto pasiva como activa) conformando así una metacomunidad (Cottenie et al. 2003, Borthagaray et al. 2015b, a). Ocasionalmente, en eventos de alta precipitación, los charcos pueden conectarse físicamente entre sí debido a la generación de corrientes de agua (Borthagaray et al. 2015b).

Esta metacomunidad de charcos temporales ha sido relevada ininterrumpidamente desde hace 18 años, por lo que se cuenta con una importante y representativa base de datos. Presenta una amplia diversidad de especies como peces, anfibios, invertebrados y plantas (Laufer et al. 2009, Arim et al. 2011, Borthagaray et al. 2015b). Específicamente, en este sistema se han registrado hasta el momento 216

especies y morfoespecies de invertebrados acuáticos y terrestres (en distintos estadios de vida). Se identificaron un total de cinco Phyla, 13 Clases, 23 Órdenes, 72 Familias y 58 géneros diferentes, siendo los más abundantes los oligoquetos, coleópteros, ostrácodos y basomatóforos (Illarze et al. 2021). Con respecto a la diversidad vegetal, se han identificado hasta el momento 100 especies y morfoespecies pertenecientes a 36 familias, siendo las más abundantes las pertenecientes a las Familias Poaceae y Cyperaceae, conformando así un grupo heterogéneo que incluye típicas plantas de pastizal como *Cynodon dactylon, Paspalum* spp., y *Panicum* spp., hasta especies típicamente acuáticas como *Ludwigia peploides, Myriophyllum aquaticum, y Azolla filiculoides* (Material Suplementario, Figura S2 y Tabla S1).



Figura 4: Sistema de estudio. Metacomunidad compuesta por 61 charcos temporales (indicados con su respectivo número identificatorio y círculos amarillos sobre los cuerpos de agua marcados en azul-celeste) localizados en el departamento de Rocha, Uruguay (34'2504700S, 53'9801000W). Las líneas punteadas indican los límites de los campos, en verde se indican las zonas arboladas y la línea gris refiere a una ruta vehicular.

Muestreo y procesamiento de datos

Cada primavera, desde el año 2005 al presente, este sistema ha sido relevado de forma ininterrumpida. Cada charco es georreferenciado e identificado, asegurando así la precisa ubicación de estos durante sucesivas campañas de muestreo. Para este trabajo se consideraron los muestreos

pertenecientes a un período de 14 años (2005 – 2018). En cada charco se establecieron transectas a lo largo de los ejes ortogonales, diámetro mayor y diámetro menor del cuerpo de agua. Sobre el eje correspondiente al diámetro mayor se ubicaron cinco estaciones de muestreo equidistantes, cuya locación no se repite entre las sucesivas campañas de muestreo. Como los charcos abarcan un amplio rango de órdenes de magnitud, se aumentó el número de estaciones de muestreo en los casos en que los cuadrantes estaban separados por más de diez metros y se redujeron cuando se encontraban a una distancia menor a dos metros. En cada estación de muestreo, se tomó una muestra de vegetación utilizando un cuadrante de 20 x 20 cm removiendo toda la biomasa vegetal aérea dentro del mismo. Cada unidad muestral es representativa y adecuada en relación al tamaño de las comunidades, su diversidad y densidad de plantas (Sutherland 2006, Piñeiro-Guerra et al. 2014). En el laboratorio, toda la biomasa vegetal removida fue clasificada en vegetación verde (componente fotosintético) y marrón (vegetación muerta); para luego realizar la identificación a nivel de especie de la biomasa verde utilizando bibliografía de referencia (Lombardo 1982, 1983, 1984, Zomleffer 1994, Alonso Paz 1997) y posteriormente ser secada en estufa durante 72 horas a 60 – 80°C para su conservación.

Las variables ambientales registradas en cada charco incluyen el área, forma (relación entre los diámetros mayor y menor), volumen, profundidad promedio y coeficiente de variación de la profundidad. La heterogeneidad ambiental fue estimada como el número de montículos de tierra o islas que sobresalían del cuerpo de agua a lo largo de los diámetros mayor y menor en cada charco, obteniendo el número de montículos por metro lineal de los diámetros mayor y menor. Estos montículos representan porciones de ecosistema terrestre inmersos en el sistema acuático, lo que proporciona un aporte de nutrientes, refugio de fauna y aumento de la zona de interacción agua – tierra (Piñeiro-Guerra et al. 2014). Se construyó una base de datos de rasgos funcionales de las especies utilizando bibliografía de referencia (Material suplementario, Tabla S2) registrando un total de 18 rasgos funcionales (continuos y categóricos) relacionados con los distintos síndromes de dispersión, propagación asexual, formas de vida, tipos de

metabolismo (C3 – C4), tolerancia al estrés y a la perturbación, entre otros. La descripción de los rasgos y

sus implicancias funcionales se presentan en la Tabla 1.

Rasgo	Descripción	Atributos	Función relacionada ⁸⁻¹⁰
Status	Origen, distribución y tendencia a la propagación en la flora regional ¹	Nativa, endémica, naturalizada, adventicia, cosmopolita, introducida	Dispersión, colonización, competencia.
Tamaño de semilla	Largo del eje principal ²⁻⁵	Sin semillas, <1mm, 1-3mm, 3-5mm, >5mm	
Forma de semilla	Aproximación geométrica de la forma de la semilla ²⁻⁵	Sin semillas, esférica, elipsoide, comprimida, alargada, alada	Regeneración, dispersión, respuesta a disturbios.
Síndrome de dispersión	Agentes de dispersion correlacionados con caracteres morfológicos de la semilla ²⁻⁴	Barocoria, Anemocoria, Zoocoria	Regeneración, dispersión.
Propagación vegetativa	Capacidad de producción de clones a través de rizomas, estolones y bulbos ²⁻⁶	Sí, No	Colonización, persistencia, respuesta a disturbios.
Tamaño de hoja	Área de la hoja ²⁻⁴	Sin hojas, <2cm², 2-5cm², >5cm²	Captura de luz, competencia.
Hábito	Modo de crecimiento vegetativo ²⁻⁶	Postrada, erecta, cespitosa, roseta	Ocupación del espacio, captura de recursos, respuesta a disturbios.
Sculthorpe	Ocupación de los microhábitats dentro del charco. Posición dentro de los gradientes centro-borde y superficie- fondo ⁷	No hidrófita, anfibia, enraizada y emergente, enraizada con hojas flotantes, enraizada y sumergida, libre con hojas flotantes, libre y sumergida	Ocupación del espacio, captura de recursos, competencia.
Altura de la planta	Altura vegetativa de los adultos, en dirección vertical ²⁻⁵	Continuo, en cm. Valor máximo 100 cm.	Captura de luz, competencia.
Largo del tallo	Altura vegetativa del eje principal de la planta (tallo), en cualquier dirección ²⁻⁵	Continuo, en cm. Valor máximo 180 cm.	Captura de luz y recursos, ocupación del espacio.
Persistencia	Ciclo de vida ^{2-5, 7}	Anual, bianual, perenne	Ocupación del espacio, longevidad.
Periodo reproductivo	Estación donde comienza la floración ²⁻⁵	Primavera, verano, otoño e invierno	Ocupación en el tiempo, competencia.
Tipo de tallo	Lignificación del tallo ²⁻⁶	Herbácea, semi-leñosa, leñosa	Ocupación del espacio, longevidad.
Fijación de nitrógeno	Incrementeo de la fijación de nitrógeno debido a la asociación con bacterias fijadoras de nitrógeno ^{2-5, 7}	Sí, No	Captura de recursos, competencia.
Tolerancia a la anaerobiosis	Tolerancia a niveles bajos o nulos de nitrógeno ^{6,7}	Sí, No	Tolerancia al estrés.
Tolerancia a la sequía	Tolerancia a niveles bajos o nulos de agua en el sedimento ^{6,7}	Sí, No	Tolerancia al estrés.
Metabolismo fotosintético	Tipo de vía para la fijación de carbono ⁷	C3, C4	Tolerancia al estrés, captura de recursos.
Raunkier	Relación del tejido perenne (tejido meristemático que permanece inactivo en las estaciones desfavorables) con respecto a la superficie del suelo ^{6,7}	Terófita, criptófita, hemicriptófita, caméfita, fanerófita	Tolerancia al estrés, respuesta a disturbios.

Tabla 1: Descripción de los rasgos de las especies y sus implicancias funcionales.

¹Darwinion web 2019; ²Lombardo 1982; ³Lombardo 1983; ⁴Lombardo 1984; ⁵Alonso Paz 1997; ⁶Observación de campo; ⁷Consulta a expertos; ⁸Weiher et al. 1999; ⁹Cornelissen et al. 2003; ¹⁰Pérez-Harguindeguy et al. 22013

Análisis de datos

Este trabajo se centró en evaluar la sincronía en riqueza y biomasa vegetal entre pares de comunidades y su efecto en la estabilidad de las dinámicas en riqueza y biomasa para estos pares de

comunidades. La estructura causal hipotetizada que correlaciona la dinámica de la riqueza y biomasa vegetal, con las condiciones ambientales, la distancia espacial y las diferencias en composición funcional entre pares de charcos, así como su asociación con la estabilidad de la metacomunidad (Figura 1A y 1B), fue evaluada a través de un análisis de vías basado en test de Mantel. Para abordar este objetivo, se construyó un conjunto de matrices de distancias Euclidianas entre charcos para cada uno de los componentes que se relacionaron con las matrices de sincronía en riqueza y biomasa entre pares de charcos (Figura 5).

La sincronía en dinámicas de riqueza y biomasa entre pares de charcos fue analizada mediante tres métricas ampliamente utilizadas en la literatura de referencia y anteriormente descriptas: correlación de Pearson (Koenig 2002, Gouhier y Guichard 2014, Lepš et al. 2018, 2019, Noble et al. 2018), la métrica de escala libre φ propuesta por Loreau y de Mazancourt (Loreau y de Mazancourt 2008, Wilcox et al. 2017, Wang et al. 2019, 2021) y la métrica de sincronía general η propuesta por Gross et al. (2014). Como en este trabajo se evaluó la sincronía entre todos los pares de comunidades locales, este índice propuesto por Gross y colaboradores se igualó a la correlación de Pearson obtenida. En consecuencia, considerando el amplio uso y la directa interpretación de la correlación de Pearson, se utilizó esta métrica para el resto de los análisis. No obstante, se reportan los resultados entre las estimaciones alternativas de sincronía (Material Suplementario, Figura S1). Todas las métricas de sincronía se calcularon en R (R Development Core Team 2021) utilizando la función *synchrony* del paquete *codyn* (Hallett et al. 2016).

Se calculó la estabilidad en dinámicas de riqueza y biomasa vegetal como el inverso del coeficiente de variación (μ/σ) de la riqueza total y la biomasa para cada par de charcos, siguiendo a Tilman (1999), Craven et al. (2018) y Hammond et al. (2020) (Figura 5). Dados dos charcos, se obtuvo la riqueza total y la biomasa por año durante el período de 14 años y se calculó el valor medio (μ) y la desviación estándar (σ). En consecuencia, se obtuvo una matriz de estabilidad temporal cuyos elementos representan la invariabilidad temporal en la dinámica de la riqueza o de la biomasa para cada par de comunidades. Los

datos de estabilidad temporal se transformaron a escala logarítmica, linealizándose así su asociación con la sincronía. La metacomunidad completa se compone por 61 charcos temporales, sin embargo, para este trabajo se excluyeron diez charcos del análisis debido a que se encontraban disponibles menos de cinco observaciones para cada uno de ellos.



Figura 5: Descripción esquemática del análisis realizado para evaluar el efecto de la sincronía en la dinámica comunitaria sobre la estabilidad de la metacomunidad. Primero, se evaluó el efecto que la distancia geográfica, ambiental y funcional entre los charcos (distancias Euclidianas) tiene sobre la sincronía comunitaria en dinámicas de riqueza y biomasa. Luego, se evaluó la relación entre la sincronía en dinámica de riqueza y biomasa con la estabilidad temporal de la metacomunidad. La estructura causal que correlaciona la dinámica de la riqueza y la biomasa con las condiciones ambientales, la distancia espacial y las distancias en composición funcional entre pares de comunidades se evaluó con un análisis de vías basado en test de Mantel.

Para cada atributo funcional y en cada charco, se calculó la métrica CWM — *community weighted mean*, utilizando la función de R *functcomp* del paquete *FD* (Laliberté et al. 2014). Esta función calcula las

medias ponderadas de los valores de atributos de las especies a nivel de cada comunidad, para un

conjunto de comunidades. Para un rasgo funcional continuo, CWM corresponde al valor medio del rasgo de todas las especies presentes en la comunidad ponderado por sus abundancias relativas (Laliberté et al. 2014). Por lo tanto, para cada charco se calculó la abundancia de especies (estimada como la suma de las incidencias de las especies para todas las unidades muestrales en todos los años) y se estimó el valor del atributo promedio entre las especies, ponderándolo por sus abundancias relativas. Aquellos rasgos funcionales categóricos se descompusieron en variables del tipo dummy, considerando cada nivel como un atributo numérico binario. Se calcularon las distancias Euclidianas entre charcos en función de sus valores promedio de atributos funcionales (CWM), para obtener así una matriz de distancias funcionales entre charcos. La matriz de distancia geográfica entre charcos se estimó a partir de la distancia Euclidiana entre ellos. Por último, la matriz de distancias ambientales fue estimada utilizando el promedio temporal de las variables ambientales para cada charco, también utilizando la distancia Euclidiana como métrica de distancia. De esta manera, se obtuvieron matrices de distancias entre pares de comunidades (distancias geográficas, ambientales y funcionales) y matrices de sincronía y estabilidad en dinámicas de riqueza y biomasa entre pares de comunidades. Los determinantes hipotetizados de la sincronía en dinámicas de riqueza y biomasa entre pares de comunidades (Figuras 1A, 1B y 5) incluyen un efecto directo de las distancias geográficas, ambientales y funcionales entre charcos. Asimismo, las distancias geográficas entre comunidades determinan las distancias ambientales y funcionales entre ellas, así como las distancias ambientales determinan directamente las distancias funcionales. Es esperado que el acople en las dinámicas de rigueza y biomasa entre comunidades disminuya la estabilidad temporal de sus dinámicas agregadas, tanto en riqueza como en biomasa respectivamente.

Se utilizó un análisis de vías basado en test de Mantel (Mantel 1967, Mantel y Valand 1970) para evaluar asociaciones directas (e indirectas mediante test de Mantel parciales) entre pares de matrices de distancias controlando estadísticamente el efecto de otras matrices (Naisbit et al. 2012, Shipley 2016, Canavero et al. 2019). Específicamente, el test de Mantel permite testear la hipótesis nula de que las

distancias entre los objetos de dos matrices de distancias son linealmente independientes. Para ello, genera un modelo nulo a través de permutaciones (10000 en este trabajo) de una o ambas matrices a considerar, asociándose una probabilidad a las correlaciones observadas en base a la frecuencia de correlaciones nulas mayores a las observadas (Legendre 2000). Para analizar las asociaciones hipotetizadas de los determinantes de la sincronía en dinámicas de riqueza y biomasa, y su efecto en la estabilidad temporal metacomunitaria, se realizaron test de Mantel directos y parciales para evaluar cada asociación planteada en el análisis de vías.

Resultados

Las correlaciones en riqueza y biomasa entre pares de comunidades variaron de negativas a positivas, con un claro sesgo hacia valores positivos (Figura 6). Los valores de correlación de Pearson y los valores obtenidos a través de la métrica de Gross et al. (2014) fueron idénticos. Asimismo, los valores de correlación de Pearson y los valores obtenidos con la métrica de Loreau y de Mazancourt (2008) fueron típicamente congruentes (Material Suplementario, Figura S1 y Tabla S3).



Figura 6: Sincronía en biomasa y en riqueza entre pares de comunidades vegetales de charcos temporales. A: Distribución de sincronías observadas (correlación de Pearson). B: distribución de estabilidad (inverso de variabilidad) en riqueza y biomasa agregadas entre pares de comunidades. En rojo se representa a la riqueza y en azul a la biomasa vegetal. Los paneles C y D muestran ejemplos de correlaciones en dinámicas de riqueza y biomasa, respectivamente, entre pares de charcos.

El análisis de vías inferido a partir de los test de Mantel directos e indirectos es presentado en la Figura 7 y los test de Mantel entre matrices de distancia geográfica, ambiental y funcional, matrices de sincronía y matrices de estabilidad en la Tabla 2. Todas las matrices de distancia presentaron asociaciones negativas significativas con la matriz de sincronía en dinámicas de riqueza. Sin embargo, el test de Mantel parcial permitió revelar que una gran parte de estas correlaciones en las dinámicas de riqueza está determinada por el efecto combinado de los tres determinantes de sincronía propuestos (distancias geográficas, ambientales y funcionales) y no por sus efectos aislados. Por el contrario, la correlación en dinámicas de biomasa entre comunidades sólo se asoció con la distancia funcional entre ellas. Por otro

lado, la sincronía en dinámicas de riqueza y la sincronía en dinámicas de biomasa tuvieron un efecto

negativo en la estabilidad temporal de la dinámica de riqueza y biomasa respectivamente (Figuras 6 y 7).

Tabla 2: Test de Mantel simples y parciales que respaldan el análisis de vías. Referencias: *rMantel*: correlación de Mantel entre matrices; *P.permutation:* valor p asociado a la correlación observada estimada a partir de 999 permutaciones. [*Syn S*]: matriz de sincronía en dinámicas de riqueza; [*Syn Bm*]: matriz de sincronía en dinámicas de biomasa; [*Stability S*]: Matriz de estabilidad en riqueza; [*Stability Bm*]: matriz de estabilidad en biomasa; [*xy*]: matriz de distancias geográficas; [*env*]: matriz de distancias ambientales y [*FD*] matriz de distancia funcional entre comunidades.

	r Mantel	P.permutation
[Syn S] ~ [env] [xy], [FD]	-0.18	0.022
[Syn S] ~ [xy] [env], [FD]	-0.16	0.030
[Syn S] ~ [FD] [xy], [env]	-0.13	0.030
[Syn S] ~ [env]	-0.44	0.0002
[Syn S] ~ [xy]	-0.43	0.0001
[Syn S] ~ [FD]	-0.16	0.013
[Syn Bm] ~ [env] [xy], [FD]	-0.08	n.s.
[Syn Bm] ~ [xy] [env], [FD]	0.04	n.s.
[Syn Bm] ~ [FD] [xy], [env]	-0.07	n.s.
[Syn Bm] ~ [env]	-0.09	n.s.
[Syn Bm] ~ [xy]	-0.04	n.s.
[Syn Bm] ~ [FD]	-0.09	0.064
[FD] ~ [xy]	0.04	n.s.
[FD] ~ [env]	0.13	0.083
[env] ~ [xy]	0.77	0.0001
[Syn S] ~ [Syn Bm]	0.06	n.s.
[Stability S] ~ [Syn S] [Syn Bm], [Stability Bm]	-0.55	0.0001
[Stability S] ~ [Syn Bm] [Syn S], [Stability Bm]	0.13	0.024
[Stability Bm] ~ [Syn S] [Syn Bm], [Stability S]	-0.17	0.018
[Stability Bm] ~ [Syn Bm] [Syn S], [Stability S]	-0.49	0.0001
[Stability S] ~ [Syn S]	-0.57	0.0001
[Stability S] ~ [Syn Bm]	0.06	n.s.
[Stability Bm] ~ [Syn S]	-0.24	0.0009
[Stability Bm] ~ [Syn Bm]	-0.49	0.0001
[Stability Bm] ~ [Stability S]	0.13	0.062



Figura 7: Estructura causal conectando estabilidad, sincronía y distancia ambiental entre comunidades. La estructura causal subyacente a los patrones de sincronía en riqueza involucra efectos directos e indirectos de la distancia espacial y la distancia ambiental entre charcos, más un efecto directo de la disimilitud de rasgos funcionales entre comunidades. Las flechas indican la estructura causal inferida por el test de Mantel y cada cuadro representa una matriz de distancias euclidianas entre comunidades locales. Referencias: (`) p<0.1, (*) p <0.05, (**) p <0.01, (***) p <0.001, y (n.s.) valores no significativos.

La distancia geográfica entre comunidades se asoció negativamente con la sincronización en las dinámicas de riqueza (r.Mantel = -0.43). La magnitud de esta correlación se redujo cuando en el análisis de vías se incluyeron los efectos de las distancias ambientales y funcionales en la sincronización en las dinámicas de riqueza (r.Mantel = -0.16). Asimismo, se detectaron dos efectos indirectos de la distancia geográfica en la sincronía en riqueza: uno mediado por la distancia ambiental (r.Mantel = 0.77), la cual

fomentaría una reducción de la sincronía (r.Mantel = -0.18); y otro mediado por la distancia funcional entre comunidades (r.Mantel = 0,13). La distancia ambiental afectó directamente a la sincronía en las dinámicas de riqueza (r.Mantel = -0,13). El efecto de la distancia ambiental sobre la sincronización en las dinámicas de riqueza (r.Mantel = -0.44) también estuvo supeditado al efecto de las demás variables, con una asociación directa menor (r.Mantel = -0.18) cuando se consideraron los otros determinantes. Solo la distancia funcional entre comunidades se asoció con la sincronización en las dinámicas de biomasa entre comunidades (r.Mantel = -0.09).

La estabilidad en las dinámicas de riqueza fue comparativamente más alta que la estabilidad en las dinámicas de biomasa (Figuras 6, 8A y 8D). La sincronización en las dinámicas de riqueza entre comunidades redujo la estabilidad temporal en riqueza (r.Mantel = -0.55; Figura 8A) y en la dinámica de la biomasa (r.Mantel = -0.17; Figura 8B). La sincronización en las dinámicas de biomasa entre comunidades también desestabilizó su dinámica acoplada en relación a la biomasa (r.Mantel = -0.49; Figura 8D); sin embargo, esta sincronización fomentó la estabilidad temporal en la dinámica de la riqueza (r.Mantel = 0.13; Figura 8C).



Figura 8: Relaciones entre sincronía en riqueza y estabilidad temporal en riqueza (A), entre sincronización en biomasa y estabilidad temporal en riqueza (B), entre sincronización en riqueza y estabilidad temporal en biomasa (C) y entre sincronización en biomasa y estabilidad temporal en biomasa (D). Los datos de estabilidad temporal se transformaron logarítmicamente para mostrar una relación lineal con la sincronía en las cuatro relaciones mostradas.

Discusión

La existencia de dinámicas sincrónicas en la naturaleza y su relación con la estabilidad en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas ha sido foco de atención, particularmente el contexto de cambio climático y sus consecuencias sobre la estabilidad de los ecosistemas (Crump et al. 2009, Eiler et al. 2012, Sheppard et al. 2016, Walter et al. 2017, 2021, Wilcox et al. 2017, Gilbert et al. 2020, Wang et al. 2017, 2021). Las dinámicas sincrónicas entre comunidades locales se reconocen cada vez más como un importante determinante de la estabilidad temporal a nivel metacomunitario (Wilcox et al. 2017, Wang et al. 2019, Hammond et al. 2020, Walter et al. 2021). El enfoque de este trabajo fue basado en el análisis de la sincronía entre pares de comunidades y su efecto sobre la estabilidad de sus dinámicas agregadas. Esto puede diferir de estudios previos en los que la estabilidad de la metacomunidad se engloba en una sola métrica para todo el sistema (Wang y Loreau 2014, 2016, Wilcox et al. 2017, Gilbert et al. 2020, Walter et al. 2021). El análisis de la estabilidad entre pares de comunidades reveló aquí una conexión causal con la distancia funcional, ambiental y geográfica como determinantes de la sincronía entre comunidades, lo que en consecuencia determina la estabilización de la dinámica de riqueza y la dinámica de biomasa. Estos determinantes intra-metacomunitarios de la dinámica de la biodiversidad, quedan enmascarados cuando se considera la dinámica de toda la metacomunidad en su conjunto, utilizando una sola métrica global para la cuantificación de la sincronía (Wang y Loreau 2014, 2016, Wilcox et al. 2017, Gilbert et al. 2020, Walter et al. 2021). De esta manera, el análisis de la sincronía y su efecto en la estabilidad entre pares de comunidades aquí realizado complementa los enfoques anteriores centrados en el análisis de dinámica de toda la metacomunidad (Wang et al. 2017, Wilcox et al. 2017, Hammond et al. 2020, Walter et al. 2021).

Los resultados de este trabajo evidencian la existencia de un amplio rango de dinámicas dentro de una sola metacomunidad, desde fuertemente sincrónicas hasta asincrónicas, con la consecuente desestabilización o estabilización de sus dinámicas agregadas. En este contexto, se confirmó el rol esperado de la distancia espacial, la similitud ambiental y la similitud en diversidad funcional como determinantes de la sincronía en las dinámicas de rigueza, incorporando una conexión causal plausible entre ellos (Figura 1A y 1B). La sincronía en las dinámicas de riqueza y biomasa fueron estadísticamente independientes y mostraron diferentes asociaciones con las distancias espaciales, ambientales y funcionales entre comunidades. Tal como se esperaba, el acople de la dinámica de riqueza entre comunidades se asoció negativamente con la distancia geográfica, ambiental y funcional (Figuras 1A y 7). Sin embargo, la sincronización de la dinámica de biomasa solo mostró una asociación negativa marginal con la distancia funcional entre comunidades (Figura 7). Este resultado permite analizar las diferencias entre los determinantes de la variación de las dinámicas de riqueza y de biomasa. Tradicionalmente, se ha considerado la rigueza de especies como medida de diversidad y varios estudios han reportado como comunidades más diversas presentan una mayor estabilidad temporal (Gotelli y Colwell 2001, Campbell et al. 2011, Chiarucci et al. 2011, Gross et al. 2014). Sin embargo, las dinámicas comunitarias y su efecto en la estabilidad temporal no solo varían debido a cambios en la riqueza de especies sino también dependen de cambios en la dominancia y equitatividad de las especies (Ma et al. 2017, Yu et al. 2020, Zhou et al. 2020). Si bien la dinámica de la riqueza puede verse afectada por la aparición de especies raras, la dinámica de la biomasa comunitaria puede estar determinada mayormente por el recambio o reemplazo de las especies dominantes. Cuando la dominancia de especies es alta, la mayoría de las especies contribuye poco a la biomasa de la comunidad. En consecuencia, el establecimiento de especies raras (o su reducción) tiene poco efecto en la biomasa del sistema, estando su dinámica guiada por las especies dominantes (Yu et al. 2020). Por ejemplo, Polley y colaboradores (2007) analizaron la estabilidad temporal de la biomasa de un sistema de pastizal y encontraron que las especies dominantes son las que determinan la variabilidad temporal de la producción de biomasa, más que el efecto que tiene la rigueza de especies. Esta es una explicación plausible para la discrepancia en los determinantes de la sincronía en biomasa y la sincronía de riqueza encontrados en el presente estudio, donde la variación en biomasa de pocas especies dominantes guiaría la dinámica de biomasa comunitaria y la variabilidad en la ocurrencia de especies raras guiaría la dinámica de la riqueza comunitaria (Material suplementario, Figura S2).

El rol de las condiciones ambientales, la dispersión de individuos y las interacciones bióticas como determinantes de la sincronía en las dinámicas de biodiversidad han sido previamente explorados (Fontaine y Gonzalez 2005, Fox et al. 2011). No obstante, el rango de condiciones ambientales considerados ha sido típicamente estrecho y el papel de cada uno de los determinantes ha sido analizado independientemente. El amplio rango de condiciones aquí observadas entre pares de comunidades locales permite avanzar en la comprensión de estas asociaciones y sus interrelaciones. Si bien se podría inferir una hipótesis causal a partir del marco teórico, esta no fue validada previamente considerando las asociaciones entre los determinantes de sincronía y su asociación con la estabilidad en su conjunto. De hecho, dos nuevos mensajes emergen del análisis aquí realizado. Primero, la asociación observada entre las variables cuando cada determinante potencial se considera de forma aislada cambió significativamente cuando otros determinantes se controlaron estadísticamente en el análisis de vías basado en test de Mantel. En segundo lugar, mientras que la dinámica de la rigueza cumple con la hipótesis causal, este no fue el caso de la dinámica de la biomasa. Asimismo, el modelo causal propuesto que relaciona los determinantes de la sincronía y la estabilidad temporal permitió visualizar la importancia de no sólo explorar cada uno de los determinantes por separado, ya que esto podría llegar a proporcionar pistas equivocadas sobre su importancia relativa.

Estudios previos han detectado la existencia de dinámicas sincrónicas en la diversidad a escalas geográficas que superan las capacidades de dispersión de las especies, lo que permite evidenciar el efecto Moran (Crump et al. 2009, Eiler et al. 2012, Sheppard et al. 2016, Walter et al. 2017, Wilcox et al. 2017). A su vez, la fuerza de este efecto Moran está determinada por la respuesta de la comunidad a la variación ambiental, la cual está determinada por su composición. En este estudio, esta predicción fue apoyada por

la reducción observada de la sincronía tanto en rigueza como en biomasa, con la distancia en la composición funcional de las comunidades (ver también Crump et al. 2009, Eiler et al. 2012). Por otra parte, la similitud en la composición funcional también puede afectar el nivel de dispersión entre comunidades (Figura 1A). Por un lado, esto podría deberse a que las mismas poblaciones pueden estar presentes en ambas comunidades fomentándose el flujo de individuos entre ambientes donde la especie ya está presente. Por otro lado, si la similitud funcional de las comunidades emerge por la similitud ambiental, la existencia de filtros ambientales similares en diferentes parches también favorecería el flujo de individuos entre ellos en comparación al observado entre parches con diferentes filtros ambientales. Considerando que también se espera que la dispersión sea mayor entre comunidades con ambientes similares, la similitud funcional de las comunidades también puede implicar mayores niveles de dispersión que, como consecuencia, favorece la existencia de dinámicas sincrónicas. Finalmente, la variación ambiental también puede determinar la fuerza de la sincronización por otros mecanismos además del efecto Moran (Gilbert et al. 2020). La coexistencia de especies debido a la partición de nichos temporales requiere variabilidad en las condiciones ambientales (Adler y Drake 2008). Los niveles moderados de variabilidad ambiental pueden fomentar la existencia de dinámicas asincrónicas (Gilbert et al. 2020). Sin embargo, cuando la variabilidad ambiental es lo suficientemente grande como para reducir el pool de especies, se espera como consecuencia, una sincronización de las dinámicas de la metacomunidad (Gilbert et al. 2020).

La reducción de la sincronía con la distancia geográfica aquí reportada podría explicarse por su efecto en la dispersión y por un decaimiento en el efecto Moran con la distancia (Koenig 2002). Sin embargo, como incluso los charcos más distantes (2000 metros de distancia) experimentan la misma dinámica climática, la asociación entre la sincronía y la distancia espacial que se observó puede estar reflejando el efecto de la distancia espacial en la dispersión y no tanto con una disminución del papel del efecto Moran (ver por ej.: Koenig 2002, Fox et al. 2011). El flujo de individuos entre comunidades puede involucrar organismos de diferentes especies con diferentes rasgos funcionales y habilidades de dispersión (De Bie et al. 2012, Borthagaray et al. 2015, Grainger y Gilbert 2016), lo que podría explicar la falta de correlación entre la distancia geográfica y la composición de la diversidad funcional en el sistema de estudio. Asimismo, los consumidores móviles también tienen el potencial de sincronizar dinámicas (Ims y Andreassen 2000, Walter et al. 2017). Cuando los consumidores se agregan en puntos críticos de biomasa o riqueza, pueden sincronizar la estructura de la comunidad porque atenúan las desviaciones de las condiciones promedio (Ims y Andreassen 2000). En nuestro sistema, hay una gran diversidad de herbívoros que pueden concentrarse en charcos con alta biomasa (Laufer et al. 2009, Arim et al. 2011, Borthagaray et al. 2015b, Rodríguez-Tricot and Arim 2020, Illarze et al. 2021). Este proceso podría haber involucrado coleópteros que se mueven entre charcos, ya que representan el grupo más abundante dentro de la diversidad de invertebrados del sistema (Illarze et al. 2021); así como también la presencia de ganado y aves que pastan dentro de los charcos y se mueven libremente entre los mismos (Laufer et al. 2009, Arim et al. 2011, Borthagaray et al. 2011, Borthagaray et al. 2015b).

Estudios previos han reportado un efecto de la riqueza de especies en la estabilidad del ecosistema en términos de producción de biomasa (McGrady-Steed et al. 1997). Específicamente, la "hipótesis del seguro espacial" o *spatial insurance* plantea que la riqueza de especies puede "asegurar" a las comunidades en caso de que se dé una reducción de su funcionamiento (por ejemplo, la producción de biomasa); ya que más especies proporcionarán una mayor garantía de mantener el funcionamiento (Yachi y Loreau 1999). Este seguro espacial permite conectar la existencia de dinámicas comunitarias asincrónicas con la estabilidad metacomunitaria y de los ecosistemas (Loreau et al. 2003). En este trabajo, el rol del seguro espacial en la estabilidad de la metacomunidad está respaldado por la asociación negativa entre la sincronía y la distancia ambiental, así como entre la sincronía y la distancia funcional. Las diferencias en la composición de las comunidades aumentan la diversidad de especies de toda la metacomunidad, debido a la persistencia espacial de las especies en comunidades ricas cuando otras

comunidades experimentan bajos niveles de diversidad en condiciones desfavorables (Loreau et al. 2003). En este contexto, la colonización del pool de especies permite que las comunidades se recuperen de períodos de baja diversidad, y consecuentemente, se estabiliza la metacomunidad gracias a estos mecanismos de seguro espacial (Loreau et al. 2003, Gonzalez y Loreau 2009, Hammond et al. 2020). Por el contrario, cuando las comunidades tienen ambientes similares y/o presentan una fuerte dispersión entre ellas, pueden converger en composiciones de especies más similares y dinámicas más sincronizadas, lo que reduce la estabilidad de la toda la metacomunidad (González y Loreau 2009).

En resumen, los resultados de este trabajo respaldan el papel principal del tamaño total de la metacomunidad (por ejemplo, la extensión espacial y el número de comunidades locales) debido a su efecto en la dispersión, la heterogeneidad espacial y la diversidad funcional en la promoción de dinámicas comunitarias asincrónicas y el consiguiente efecto de seguro espacial que estabiliza las funciones y los servicios del ecosistema (Loreau et al. 2003, Wang et al. 2017, 2019, Wilcox et al. 2017).

Conclusión

Este estudio contribuye un sustento empírico que respalda la importancia de la sincronización en las dinámicas de biodiversidad como un fenómeno ubicuo en la naturaleza estrechamente relacionado con la estabilidad de los ecosistemas (Crump et al. 2009, Eiler et al. 2012, Sheppard et al. 2016, Walter et al. 2017, Wilcox et al. 2017, Wang et al. 2019, Gilbert et al. 2020, Wang et al. 2021). El enfoque de este trabajo basado en el análisis de la sincronía entre pares de comunidades y su efecto sobre la estabilidad de sus dinámicas agregadas permitió evidenciar la necesidad de contemplar otros abordajes complementarios a los previamente existentes. Los resultados sugieren que el cambio climático y sus consecuencias en la variabilidad de las condiciones ambientales, la homogeneización y simplificación de los ambientes, la fragmentación del paisaje y su efecto en la dispersión y la invasión de especies exóticas, entre otras, pueden ser impulsores importantes de la sincronización y la consecuente desestabilización de las dinámicas de biodiversidad.

Referencias

Alonso Paz, E. 1997. Plantas acuáticas de los humedales del Este. - PROBIDES. Montevideo, Uruguay.

- 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.
- Bjørnstad, O. N. et al. 1999. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. Trends Ecol. Evol. (Amst.) 14: 427–432.
- Borthagaray, A. I. et al. 2015a. Chapter 4 Effects of Metacommunity Networks on Local Community Structures: From Theoretical Predictions to Empirical Evaluations. - In: Belgrano, A. et al. (eds), Aquatic Functional Biodiversity. Academic Press, pp. 75–111.
- Borthagaray, A. I. et al. 2015b. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. Oikos 124: 1383–1390.
- Buonaccorsi, J. P. et al. 2001. Measuring and Testing for Spatial Synchrony. Ecology 82: 1668–1679.
- Campbell, V. et al. 2011. Experimental design and the outcome and interpretation of diversity–stability relations. Oikos 120: 399–408.
- Canavero, A. et al. 2019. A metabolic view of amphibian local community structure: the role of activation energy. Ecography 41: 388–400.
- Chiarucci, A. et al. 2011. Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. -Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 366: 2426–2437.
- Cottenie, K. et al. 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. Ecology 84: 991–1000.
- Couzin, I. D. 2018. Synchronization: The Key to Effective Communication in Animal Collectives. Trends Cogn. Sci. (Regul. Ed.) 22: 844–846.
- Craven, D. et al. 2018. Multiple facets of biodiversity drive the diversity–stability relationship. Nature Ecology & Evolution 2: 1579–1587.
- Cunillera-Montcusí, D. et al. 2021. Metacommunity resilience against simulated gradients of wildfire: disturbance intensity and species dispersal ability determine landscape recover capacity. -Ecography 44: 1022–1034.
- De Meester, L. et al. 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystystems, 15, 715-725.
 Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 15: 715–725.

- Defriez, E. J. and Reuman, D. C. 2017. A global geography of synchrony for terrestrial vegetation. Global Ecology and Biogeography 26: 878–888.
- Defriez, E. J. et al. 2016. Climate change-related regime shifts have altered spatial synchrony of plankton dynamics in the North Sea. Global Change Biology 22: 2069–2080.
- Desharnais, R. A. et al. 2018. Temporal scale of environmental correlations affects ecological synchrony. - Ecology Letters 21: 1800–1811.
- Elton, C. and Nicholson, M. 1942. The Ten-Year Cycle in Numbers of the Lynx in Canada. Journal of Animal Ecology 11: 215–244.
- Enquist, B. J. et al. 2015. Scaling from traits to ecosystems: Developing a general Trait Driver Theory via integrating trait-based and metabolic scaling theories. arXiv:1502.06629 [q-bio] in press.
- Fontaine, C. and Gonzalez, A. 2005. Population Synchrony Induced by Resource Fluctuations and Dispersal in an Aquatic Microcosm. Ecology 86: 1463–1471.
- Fox, J. W. et al. 2011. Phase locking, the Moran effect and distance decay of synchrony: experimental tests in a model system. Ecol. Lett. 14: 163–168.
- Fujiwara, K. and Daibo, I. 2016. Evaluating Interpersonal Synchrony: Wavelet Transform Toward an Unstructured Conversation. Frontiers in Psychology in press.
- Gonzalez, A. and Loreau, M. 2009. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. - Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 40: 393–414.
- Gotelli, N. J. and Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecology Letters 4: 379–391.
- Gouhier, T. C. and Guichard, F. 2014. Synchrony: quantifying variability in space and time. Methods in Ecology and Evolution 5: 524–533.
- Gouhier, T. C. et al. 2010. Synchrony and Stability of Food Webs in Metacommunities. The American Naturalist 175: E16–E34.
- Grainger, T. N. and Gilbert, B. 2016. Dispersal and diversity in experimental metacommunities: linking theory and practice. Oikos 125: 1213–1223.
- Greenfield, M. D. et al. 2021. Synchrony and rhythm interaction: from the brain to behavioural ecology. -Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 376: 20200324.
- Gross, K. et al. 2014. Species Richness and the Temporal Stability of Biomass Production: A New Analysis of Recent Biodiversity Experiments. The American Naturalist 183: 1–12.
- Hallett, L. M. et al. 2016. codyn: An r package of community dynamics metrics. Methods in Ecology and Evolution 7: 1146–1151.

- Hammond, M. et al. 2020. Disentangling local, metapopulation, and cross-community sources of stabilization and asynchrony in metacommunities. Ecosphere 11: e03078.
- Hanski, I. 1999. Metapopulation dynamics. Nature 396: 41–49.
- Hill, M. J. et al. 2018. New policy directions for global pond conservation. Conservation Letters 11: e12447.
- Holyoak, M. 2000. Habitat subdivision causes changes in food web structure. Ecology Letters 3: 509– 515.
- Hubbell, S. P. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press
- Illarze, M. et al. 2021. LA DIVERSIDAD ESCONDIDA: INVERTEBRADOS DE CHARCOS TEMPORALES EN BARRA GRANDE URUGUAY. - Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay 30: e30.2.5-e30.2.5.
- Indermuehle, N. et al. 2004. An overview of methods potentially suitable for pond biodiversity assessment. Archives des Sciences 57: 131.
- Indermuehle, N. et al. 2008. Pond conservation in Europe: the European Pond Conservation Network (EPCN). SIL Proceedings, 1922-2010 30: 446–448.
- Ives, A. R. 1995. Predicting the Response of Populations to Environmental Change. Ecology 76: 926– 941.
- Keitt, T. H. 2008. Coherent ecological dynamics induced by large-scale disturbance. Nature 454: 331– 334.
- Kelly-Quinn, M. et al. 2017. Preface: The importance of small water bodies. Hydrobiologia 793: 1–2.
- Kendall, B. E. et al. 2000. Dispersal, Environmental Correlation, and Spatial Synchrony in Population Dynamics. The American Naturalist 155: 628–636.
- Koenig, W. D. 2001. Synchrony and Periodicity of Eruptions by Boreal Birds. American Ornithological Society 103: 725–735.
- Koenig, W. D. 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. Ecography 25: 283–288.
- Koenig, W. D. and Knops, J. M. H. 2013. Large-scale spatial synchrony and cross-synchrony in acorn production by two California oaks. Ecology 94: 83–93.
- Kraemer, M. U. G. et al. 2020. The effect of human mobility and control measures on the COVID-19 epidemic in China. Science 368: 493–497.
- Laliberté, E. et al. 2014. Package 'FD.' Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology in press.
- Lamy, T. et al. 2021. The dual nature of metacommunity variability. Oikos 130: 2078–2092.

- Lande, R. et al. 1999. Spatial Scale of Population Synchrony: Environmental Correlation versus Dispersal and Density Regulation. The American Naturalist 154: 271–281.
- Laufer, G. et al. 2009. Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. Neotropical Ichthyology 7: 77–86.
- Legendre, P. 2000. Comparison of permutation methods for the partial correlation and partial mantel tests. Journal of Statistical Computation and Simulation 67: 37–73.
- Leibold, M. A. and Chase, J. M. 2018. Metacommunity Ecology, Volume 59. Princeton University Press
- Lepš, J. et al. 2018. Stabilizing effects in temporal fluctuations: management, traits, and species richness in high-diversity communities. Ecology 99: 360–371.
- Lepš, J. et al. 2019. Competition among functional groups increases asynchrony of their temporal fluctuations in a temperate grassland. Journal of Vegetation Science in press.
- Levins, R. 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. - Bull Entomol Soc Am 15: 237–240.
- Liebhold, A. et al. 2004. Spatial Synchrony in Population Dynamics. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 35: 467–490.
- Liebhold, A. M. et al. 2006. Geographic variation in density-dependent dynamics impacts the synchronizing effect of dispersal and regional stochasticity. Popul Ecol 48: 131–138.
- Lombardo, A. 1982. Flora montevidensis Tomo I. Intendencia Municipal de Montevideo.
- Lombardo, A. 1983. Flora montevidensis Tomo II. Gamopétalas. Intendencia Municipal de Montevideo.
- Lombardo, A. 1984. Flora montevidensis Tomo III. Monocotiledóneas. Intendencia Municipal de Montevideo.
- Loreau, M. and de Mazancourt, C. 2008. Species Synchrony and Its Drivers: Neutral and Nonneutral Community Dynamics in Fluctuating Environments. - The American Naturalist 172: E48–E66.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press
- Mantel, N. 1967. The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. Cancer Res 27: 209–220.
- Mantel, N. and Valand, R. S. 1970. A Technique of Nonparametric Multivariate Analysis. Biometrics 26: 547–558.

McGrady-Steed, J. et al. 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. - Nature 390: 162–165.

Moran, P. a. P. 1953. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. - Aust. J. Zool. 1: 291–298.

- Mouquet, N. and Loreau, M. 2003. Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. The American Naturalist 162: 544–557.
- Nagy, M. et al. 2018. Synchronization, coordination and collective sensing during thermalling flight of freely migrating white storks. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 373: 20170011.
- Naisbit, R. E. et al. 2012. Phylogeny versus body size as determinants of food web structure. Proc. R. Soc. B: rspb20120327.
- Noble, A. E. et al. 2018. Spatial patterns of tree yield explained by endogenous forces through a correspondence between the Ising model and ecology. PNAS 115: 1825–1830.
- Oertli, B. and Parris, K. M. 2019. Review: Toward management of urban ponds for freshwater biodiversity. Ecosphere 10: e02810.
- Oertli, B. et al. 2002. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. Biological Conservation 104: 59–70.
- 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.
- Poff, N. L. 1997. Landscape Filters and Species Traits: Towards Mechanistic Understanding and Prediction in Stream Ecology. - Journal of the North American Benthological Society 16: 391– 409.
- Polley, H. W. et al. 2007. Dominant species constrain effects of species diversity on temporal variability in biomass production of tallgrass prairie. Oikos 116: 2044–2052.
- Provenzano, D. and Baggio, R. 2021. Complexity traits and synchrony of cryptocurrencies price dynamics. Decisions Econ Finan 44: 941–955.
- R Development Core Team 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.Rproject.org.
- Ranta, E. et al. 1995. Synchrony in population dynamics. Proc. R. Soc. Lond. B 262: 113–118.
- Ranta, E. et al. 1998. Population Variability in Space and Time: The Dynamics of Synchronous Population Fluctuations. - Oikos 83: 376–382.
- Ripa, J. and Ranta, E. 2007. Biological filtering of correlated environments: towards a generalised Moran theorem. Oikos 116: 783–792.
- Rodríguez-Tricot, L. and Arim, M. 2020. From Hutchinsonian ratios to spatial scaling theory: the interplay among limiting similarity, body size and landscape structure. Ecography in press.

Royama, T. 1992. Analytical Population Dynamics. - Springer Science & Business Media.

- Sæther, B.-E. et al. 2007. The extended Moran effect and large-scale synchronous fluctuations in the size of great tit and blue tit populations. Journal of Animal Ecology 76: 315–325.
- Sheppard, L. W. et al. 2016. Changes in large-scale climate alter spatial synchrony of aphid pests. -Nature Climate Change 6: 610–613.
- Sheppard, L. W. et al. 2019. Synchrony is more than its top-down and climatic parts: interacting Moran effects on phytoplankton in British seas. PLOS Computational Biology 15: e1006744.
- Shipley, B. 2010. Community assembly, natural selection and maximum entropy models. Oikos 119: 604–609.
- Shipley, B. 2016. Cause and Correlation in Biology. A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference with R. Cambridge University Press.
- Shmida, A. and Wilson, M. V. 1985. Biological Determinants of Species Diversity. Journal of Biogeography 12: 1–20.
- Shoemaker, L. G. et al. 2022. The long and the short of it: Mechanisms of synchronous and compensatory dynamics across temporal scales. Ecology n/a: e3650.

Sutherland, W. J. 2006. Ecological Census Techniques: A Handbook. - Cambridge University Press.

- Tedesco, P. and Hugueny, B. 2006. Life history strategies affect climate based spatial synchrony in population dynamics of West African freshwater fishes. Oikos 115: 117–127.
- Tedesco, P. A. et al. 2004. Spatial synchrony in population dynamics of West African fishes: a demonstration of an intraspecific and interspecific Moran effect. Journal of Animal Ecology 73: 693–705.
- Tilman, D. 1999. The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles. Ecology 80: 1455–1474.
- Tilman, D. et al. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. -Science 277: 1300–1302.
- van Asch, M. and Visser, M. E. 2007. Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. Annu. Rev. Entomol. 52: 37–55.
- Vasseur, D. A. and Fox, J. W. 2009. Phase-locking and environmental fluctuations generate synchrony in a predator-prey community. Nature 460: 1007–1010.
- Viboud, C. et al. 2006. Synchrony, Waves, and Spatial Hierarchies in the Spread of Influenza. Science 312: 447–451.
- Walter, J. A. et al. 2017. The geography of spatial synchrony. Ecology Letters 20: 801–814.
- Walter, J. A. et al. 2021. The spatial synchrony of species richness and its relationship to ecosystem stability. Ecology: e03486.

- Wang, S. and Loreau, M. 2014. Ecosystem stability in space: α , β and γ variability. Ecology Letters 17: 891–901.
- Wang, S. and Loreau, M. 2016. Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities. -Ecology Letters 19: 510–518.
- Wang, S. et al. 2017. An invariability-area relationship sheds new light on the spatial scaling of ecological stability. Nature Communications 8: 15211.
- Wang, S. et al. 2019. Stability and synchrony across ecological hierarchies in heterogeneous metacommunities: linking theory to data. Ecography 42: 1200–1211.
- Wang, S. et al. 2021. Biotic homogenization destabilizes ecosystem functioning by decreasing spatial asynchrony. Ecology n/a: e03332.
- Wilcox, K. R. et al. 2017. Asynchrony among local communities stabilises ecosystem function of metacommunities. Ecology Letters 20: 1534–1545.
- Williams, P. et al. 2001. History, origins and importance of temporary ponds. Freshwater Forum 17: 7– 15.
- Williams, P. et al. 2004. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. Biological Conservation 115: 329–341.
- Williams, P. et al. 2020. Nature based measures increase freshwater biodiversity in agricultural catchments. Biological Conservation 244: 108515.
- Yachi, S. and Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. PNAS 96: 1463–1468.
- Zomleffer, W. B. 1994. Guide to Flowering Plant Families. The University of Northon Carolina Press. Chapel Hill and London.: 430 pp.

Material Suplementario

Figura S1. Distribución de la sincronización en las dinámicas de riqueza y sincronización en las dinámicas de biomasa. Debido al análisis de sincronización entre pares de comunidades, tanto la correlación de Pearson como la métrica de Gross et al. (2013) proporcionan resultados idénticos.





Figura S2. Distribución de abundancia de especies (en logaritmo en base 10). La distribución muestra como el sistema presenta pocas especies dominantes en las 100 especies identificadas hasta el momento.

Tabla S1. Listado de especies y morfoespecies relevadas en el sistema de estudio. Se muestran Familias para cada especie.

Especie	Familia	Especie	Familia
Alternanthera philoxeroides	Amaranthaceae	Lolium multiflorum	Poaceae
Alternanthera sp	Amaranthaceae	Lotus sp	Fabaceae
Aster squamatus	Asteraceae	Ludwigia peploides	Onagraceae
Axonopus fissifolius	Poaceae	Luziola peruviana	Poaceae
Azolla filiculoides	Salviniaceae	Marsilea ancylopoda	Marsileaceae
Baccharis trimera	Asteraceae	Mentha aquatica	Lamiaceae
Bromus sp	Poaceae	Mentha pulegium	Lamiaceae
Callitriche lechleri	Plantaginaceae	Micranthemum umbrosum	Plantaginaceae
Carex sp	Cyperaceae	Montia fontana	Montiaceae
Centella asiatica	Apiaceae	Moss	Moss
Centunculus minimus	Primulaceae	Myriophyllum aquaticum	Haloragaceae
Chaptalia piloselloides	Asteraceae	Nothoscordum af. Bonariense	Amaryllidaceae
Chara sp	Charophyceae	Nymphoides indica	Menyanthaceae
Cirsium vulgare	Asteraceae	Oxalis paludosa	Oxalidaceae
Crassula peduncularis	Crassulaceae	Panicum cf schwackeanum	Poaceae
Cuphea varia	Lythraceae	Paspalidium paludivagum	Poaceae
Cynodon dactylon	Poaceae	Paspalum dilatatum	Poaceae
Cyperus sp	Cyperaceae	Paspalum modestum	Poaceae
Dichondra microcalyx	Convolvulaceae	Paspalum notatum	Poaceae
Echinodorus longiscapus	Alismataceae	Paspalum pumilum	Poaceae
Eclipta elliptica	Asteraceae	Paspalum vaginatum	Poaceae
Eleocharis bonariensis	Cyperaceae	Phyla nodiflora	Verbenaceae
Eleocharis haumaniana	Cyperaceae	Picrosia longifolia	Asteraceae
Eleocharis montana	Cyperaceae	Poa annua	Poaceae
Eleocharis radicans	Cyperaceae	Polygonum acuminatum	Polygonaceae
Eleocharis sellowiana	Cyperaceae	Polygonum hydropiperoides	Polygonaceae
Eleocharis viridans	Cyperaceae	Polygonum punctatum	Polygonaceae
Elodea sp	Hydrocharitaceae	Pontederia cordata	Pontederiacea
Enydra sessilis	Asteraceae	Potamogeton sp	Potamogetonaceae
Eragrostis sp	Poaceae	Ranunculus apiifolius	Ranunculaceae
Eryngium eburneum	Apiaceae	Ranunculus bonariensis	Ranunculaceae
Eryngium echinatum	Apiaceae	Saccharum angustifolium	Poaceae
Eryngium nudicaule	Apiaceae	Sagittaria montevidensis	Alismataceae
Eryngium pandanifolium	Apiaceae	Scutellaria racemosa	Lamiaceae
Eryngium serra	Apiaceae	Selaginella sp	Selaginellaceae
Filamentous algae	Alga	Senecio selloi	Asteraceae
Galium uruquayense	Rubiaceae	Senecio tweediei	Asteraceae
Gamochaeta sp	Asteraceae	Setaria parviflora	Poaceae
, Glvceria multiflora	Poaceae	Solanum alaucophvllum	Solanaceae
Gratiola peruviana	Plantaginaceae	Soliva macrocephala	Asteraceae
, Hydrocotyle bonariensis	Araliaceae	Sonchus sp	Asteraceae
Hvdrocotyle cryptocarpa	Araliaceae	, Sporobolus indicus	Poaceae
Hypochaeris radicata	Asteraceae	, Steinchisma hians	Poaceae
lsoetes sp	Isoetaceae	Stellaria media	Cariophyllaceae
Juncus dichotomus	Juncaceae	Stenotaphrum secundatum	Poaceae
Juncus microcephalus	Juncaceae	Trifolium repens	Fabaceae
Kyllinga odorata	Cyperaceae	Triglochin scilloides	Juncaginaceae
Leersia hexandra	Poaceae	Utricularia sp	Lentibulariaceae
Lemna aibba	Araceae	p	
Lilaeopsis attenuata	Apiaceae		
Limnobium laevigatum	Hydrocharitaceae		
Lobelia hederacea	Campanulaceae		

Tabla S2. Matriz de especies con sus respectivos rasgos funcionales y estructurales. Se relevaron 18rasgos diferentes.

Especie	Origen	Tipo de tallo	Ciclo de vida	Forma de crecimiento	Raunkiaer	Sculthorpe	Altura	Largo	Tamaño de hoja	Periodo reproductivo	Clonalidad	Fijación Nitrógeno	Carnívora	Tolerancia Anaerobiosis	Tolerancia Sequía	Vía Fotosintética	Tamaño semilla	Forma semilla
Alternanthera philoxeroides	Nativa	Herbácea	Perenne	Decumbente	Criptófita	Enraizada emergente	30	100	2-5cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Baja	C4	1-3mm	Comprimida
Alternanthera so	Nativa	Herbácea	Perenne	Decumbente	Hemicrintófita	Enraizada	6	50	<2 cm ²	Verano	sí	No	No	Alta	Baia	64	<1mm	Comprimida
Aster squamatus	Nativa	Herbácea	Perenne	Erecta	Caméfita	No hidrófita	20	100	5-10cm ²	Verano	No	No	No	Baja	Baja	C3	1-3mm	Alada
Axonopus fissifolius	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada	Hemicriptófita	No hidrófita	10	100	5-10cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Baja	C4	1-3mm	Elipsoide
Azolla filiculaidas	Nativa	Harbácan	Anual	Soportada por	Toréfitar	Eletante libro	1	,	2 cm ²	Sin floror	e:	e:	No	Alter	Paia	~	(1mm	Ectórica
Raccharis trimera	Nativa	Semi leñosa	Perenne	Erecta	Caméfita	No hidrófita	40	5 70	2-5cm ²	Verano	No	No	No	Baia	Alta	C3	1-3mm	Alada
				Erecta														
Bromus sp	Nativa	Herbácea	Perenne	cespitosa	Hemicriptófita	No hidrófita	10	40	5-10cm ²	Primavera	No	No	No	Baja	Baja	C3	>5mm	Alargada
Callitriche lechleri	Exótica	Herbácea	Anual	Soportada por agua	Terófitas	Enraizada sumereida	30	50	<2cm ²	Invierno	No	No	No	Alta	Baia	C3	<1mm	Elipsoide
				Erecta														
Carex sp	Nativa	Herbácea	Perenne	cespitosa	Hemicriptófita	No hidrófita	30	60	5-10cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Alta	C3	3-5mm	Comprimida
Centella asiatica	Nativa Naturaliza	Herbácea	Perenne	Postrada	Hemicriptófita	Anfibia Enraizada	5	100	2-5cm*	Verano	Si	No	No	Baja	Alta	C3	3-5mm	Comprimida
Centunculus minimus	da	Herbácea	Anual	Erecta	Terófitas	emergente	5	10	<2cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	<1mm	Poliédrica
Chaptalia piloselloides	Endémica	Herbácea	Perenne	Roseta	Hemicriptófita	No hidrófita	10	10	5-10cm ²	Primavera	No	No	No	Baja	Baja	C3	>5mm	Alargada
Chara so	Nativa	Herbácea	Anual	Soportada por	Terófitas	Enraizada	20	50	Sin hoise	Sin flores	No	No	No	Alta	Raia	63	<1mm	Esfárica
chara sp	Naturaliza	The Duced	- Industry	0500	rerontas	SourceBroa	20	50	omnojas	Sinnores				7444	Daja		-21111	Carence
Cirsium vulgare	da	Herbácea	Bienal	Roseta	Caméfita	No hidrófita	50	150	>10cm ²	Verano	No	No	No	Baja	Alta	C3	3-5mm	Alada
Crassula peduncularis	Nativa	Herbácea	Anual	Decumbente	Terófitas	Anfibia	5	10	<2cm ⁴	Invierno	Sí	No	No	Alta	Alta	CAM	<1mm	Elipsoide
Cuphea varia	Nativa	Herbacea	Anual	Erecta	lerofitas	Antibia	20	30	<2cm*	Verano	No	No	No	Alta	Baja	C3	<1mm	Esterica
Cynodon dactylon	da	Herbácea	Perenne	Postrada	Hemicriptófita	No hidrófita	15	100	2-5cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C4	1-3mm	Comprimida
0	Martine	Unitedana	D	Erecta	CrimelEes	No bidoffee	20	50	F 10-m ²		e:			A 14-2	A 14-5	C1	1.2	Flineside
Cyperus sp Dichondra microcalux	Nativa	Herbácea	Perenne	Cespitosa Postrada	Uniptonita	No hidrófita	30	80	2-5cm ²	Invierno	51	No	No	Alta	Alta	C4	1-3mm	Elipsoide
Dictionara microcatyx	Hativa	Tierbacea	rerenne	Rizomatoza o	riemcripconta	No moronta	1	00	2-2611	invieno					Daja		1-3000	copsoide
				cespitosa		Enraizada			,									
Echinodorus longiscapus	Endémica	Herbácea	Perenne	estolonifera Portrada	Criptófita	emergente No bidrófito	50	70	>10cm" 2 Ecm ²	Primavera	Si	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Elipsoide
Echpta emplica	Nativa	nerbacea	rerenne	Rizomatoza o	Hemicriptonta	NO HIDronta	2	50	2-50m	verano	51	NO	NO	Daja	Ddjd	6	1-5000	comprimida
				cespitosa														
Eleocharis bonariensis	Nativa	Herbácea	Perenne	estolonífera	Hemicriptófita	Anfibia	15	50	2-5cm*	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C4	1-3mm	Elipsoide
				cespitosa		Enraizada												
Eleocharis haumaniana	Endémica	Herbácea	Perenne	estolonífera	Criptófita	emergente	30	60	5-10cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C4	1-3mm	Elipsoide
				Rizomatoza o														
Eleocharis montana	Nativa	Herbácea	Perenne	estolonífera	Criptófita	Anfibia	40	100	5-10cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Alta	C4	1-3mm	Poliédrica
				Rizomatoza o														
Eleocharis radicans	Nativa	Herbácea	Perenne	cespitosa estolonífera	Hemicrintófita	Anfihia	5	10	<2 cm ²	Verano	sí	No	No	Alta	Raia	C4	<1mm	Flipsoide
Liebenans radicans	Hativa	Therbacea	rerenne	cespitosa	riemenpeonea	Enraizada	1	10	-2011	verano					Daja		-	copsoide
Eleocharis sellowiana	Nativa	Herbácea	Perenne	estolonífera	Criptófita	emergente	20	50	2-5cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C4	<1mm	Elipsoide
Electronic visidana	Endémin	Usebássa	Deserves	Erecta	Hamistine/Ees	Anthin	10	40	-2 m ²	Deimensen	e:	Ne		A 14-2	A.14-5	~	-	Dellidation
Eleocharis viriaaris	chuennica	Herbacea	rerenne	Soportada por	nemicriptonta	Enraizada	10	40	×200	Flinavela	31	NO	NO	Alta	Alta	04	<1000	rolleurica
Elodea sp	Exótica	Herbácea	Perenne	agua	Hemicriptófita	sumergida	15	100	2-5cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C4	>5mm	Alargada
Enudra sessilis	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada	Hemicrintófita	Anfihia	10	80	2-5cm ²	Verano	No	No	No	Alta	Raia	63	1-3mm	Flinsoide
Enyura sessiiis	Nativa	Herbacea	retenne	Erecta	Herniciptonta	Annoia	10	80	2-5011	verano	NO	NO	NO	Alla	baja	63	1-51000	Enpsolde
Eragrostis sp	Nativa	Herbácea	Perenne	cespitosa	Hemicriptófita	No hidrófita	15	50	5-10cm ²	Primavera	Sí	No	No	Baja	Alta	C4	<1mm	Elipsoide
Frungium ehurneum	Endémica	Herbácea	Perenne	Roseta	Hemicrintófita	Enraizada	40	60	>10cm ²	Verano	No	No	No	Alta	Alta	63	1-3mm	Alada
Li yngiain ebarneann	chidentica	Herbacea	rerenne	Postrada	riennenpeonea	emergence	-10	00	-100111	verano	140	140	140	Alte	Alta	03	1-511111	Alaua
Eryngium echinatum	Endémica	Herbácea	Perenne	cespitosa	Hemicriptófita	Anfibia	10	60	5-10cm ²	Verano	No	No	No	Alta	Alta	C3	1-3mm	Alada
Eryngium nudicaule	Nativa	Herbácea	Perenne	Roseta	Hemicriptófita	Anfibia	10	40	5-10cm ²	Primavera	No	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Alada
Eryngium pandanifolium	Nativa	Herbácea	Perenne	Roseta	Hemicriptófita	emergente	80	150	>10cm ²	Verano	No	No	No	Alta	Alta	C3	1-3mm	Alada
Eryngium serra	Endémica	Herbácea	Perenne	Roseta	Hemicriptófita	Anfibia	30	50	>10cm ²	Verano	No	No	No	Alta	Alta	C3	1-3mm	Alada
-				Soportada por		Sumergida												
Filamentous algae	Nativa	Herbacea	Anual	agua Sonortada nor	Terofitas	libre	15	50	Sin hojas	Sin flores	Si	No	No	Alta	Ваја	C3	<1mm	Esterica
Galium uruguayense	Endémica	Herbácea	Anual	agua	Terófitas	Anfibia	10	25	<2cm ²	Primavera	No	No	No	Alta	Baja	C3	<1mm	Esférica
Gamochaeta sp	Nativa	Herbácea	Perenne	Roseta	Hemicriptófita	No hidrófita	5	20	2-5cm ²	Primavera	No	No	No	Baja	Alta	C3	<1mm	Alada
Glucaria multiflora	Nativa	Harbácan	Peroppe	Erecta	Cométito	Anfihin	60	80	>10cm ²	Primawara	e:	No	No	Alto	Paia	C2	1.2mm	Elipsoido
Civcena malagiora	Nativa	Herbacea	rerenne	cespicosa	Camenta	Enraizada	00	00	>10cm	Thinavera	31	140	140	Alta	Daja		1-511111	Lipsoide
Gratiola peruviana	Nativa	Herbácea	Perenne	Erecta	Hemicriptófita	emergente	10	30	2-5cm ²	Verano	No	No	No	Alta	Baja	C3	<1mm	Elipsoide
Hydrocotyle bonariensis	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada	Hemicriptófita	Anfibia	20	100	5-10cm ²	Primavera	Sí	No	No	Baja	Baja	C3	1-3mm	Comprimida
						Enraizada hoias												
Hydrocotyle cryptocarpa	Endémica	Herbácea	Anual	Postrada	Terófitas	flotantes	5	20	<2cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	3-5mm	Elipsoide
the second second second	Naturaliza					N		~~~	5 4 0 ²									
Hypochaeris radicata	da	Herbacea	Perenne	Roseta	Hemicriptofita	No hidrofita Enraizada	10	60	5-10cm	Verano	No	No	No	Baja	Alta	C3	>5mm	Alada
Isoetes sp	Nativa	Herbácea	Perenne	Roseta	Criptófita	emergente	10	30	2-5cm ²	Sin flores	No	No	No	Alta	Alta	C3	3-5mm	Elipsoide
to a second second second	Martine	Undefine	D	Erecta	Hamistine (Free	A - Eb la	20	70	2.52		e1			414-	Dele	~		Flipschide
Juncus dichotomus	Nativa	Herbacea	Perenne	cespitosa Rizomatoza o	Hemicriptofita	Antibia	30	/0	2-5cm*	Primavera	51	NO	No	Alta	ваја	63	<1mm	Elipsoide
				cespitosa		Enraizada			-									
Juncus microcephalus	Nativa	Herbácea	Perenne	estolonífera	Criptófita	emergente	50	70	>10cm ²	Primavera	No	No	No	Alta	Baja	C3	<1mm	Elipsoide
Kyllinga odorata	Nativa	Herbácea	Perenne	Erecta cespitosa	Hemicriptófita	No hidrófita	30	40	2-5cm ²	Primavera	Sí	No	No	Baja	Baja	C4	1-3mm	Elipsoide
			-	-		Enraizada												
Leersia hexandra	Nativa	Herbácea	Perenne	Decumbente Sonortada na	Hemicriptófita	emergente	20	100	5-10cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Elipsoide
Lemna gibba	ita	Herbácea	Anual	agua	Terófitas	Flotante libre	0.4	0.6	<2cm ²	Primavera	Sí	No	No	Baja	Baja	C3	<1mm	Esférica
						Enraizada	_											
Lilaeopsis attenuata	Endémica	Herbácea	Anual	Postrada	Terófitas	emergente	7	100	2-5cm*	Verano	Si	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Esférica

					Soportada por														
	Limnobium laevigatum Lobelia hederacea	Nativa Endémica	Herbácea Herbácea	Perenne Perenne	agua Postrada	Hemicriptófita Hemicriptófita	Flotante libre Anfibia	10 15	30 80	2-5cm ² <2cm ²	Primavera Verano	Sí Sí	No No	No No	Alta Baja	Baja Baja	C3 C3	>5mm <1mm	Alargada Elipsoide
	Lolium multiflorum	Naturaliza da	Herbácea	Anual	Erecta cespitosa	Terófitas	No hidrófita	15	60	2-5cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	3-5mm	Elipsoide
	Lotus sp	Naturaliza da	Herbácea	Perenne	Erecta	Hemicriptófita	No hidrófita Enraizada	10	20	2-5cm ²	Primavera	Sí	Sí	No	Baja	Baja	С3	<1mm	Comprimida
	Ludwigia peplaides	Nativa	Herbácea	Perenne	Decumbente	Hemicriptófita	hojas flotantes	40	100	2-5cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Alta	C3	<1mm	Elipsoide
	Luziola peruviana	Nativa	Herbácea	Perenne	Decumbente	Hemicriptófita	Enraizada emergente Enraizada	20	100	5-10cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Elipsoide
	Marsilea ancylopoda	Nativa Naturaliza	Herbácea	Perenne	Postrada	Hemicriptófita	hojas flotantes	25	80	2-5cm ²	Sin flores	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	>5mm	Esférica
	Mentha aquatica	da Naturaliza	Herbácea	Perenne	Decumbente	Hemicriptófita	Anfibia	30	80	2-5cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	<1mm	Elipsoide
	Mentha pulegium Micranthemum	da	Herbácea	Perenne	Decumbente	Hemicriptófita	Anfibia Enraizada	10	70	2-5cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	<1mm	Elipsoide
	umbrosum Montia fontana	Nativa	Herbácea Herbácea	Perenne	Postrada Decumbente	Hemicriptófita Terófitas	sumergida Anfihia	5	40 20	2-5cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Baja Baja	C3	3-5mm <1mm	Elipsoide Esférica
	Moss	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada	Hemicriptófita	Enraizada	5	30	<2cm ²	Sin flores	si	No	No	Alta	Baia	3	<1mm	Esférica
1	Myriophyllum aquaticum	Nativa	Herbácea	Perenne	Decumbente	Hemicriptófita	Enraizada sumergida	25	100	2-5cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	<1mm	Elipsoide
	Nothoscordum af. Bonariense	Nativa	Herbácea	Anual	Erecta	Criptófita	Anfibia	15	25	2-5cm ²	Primavera	No	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Poliédrica
		Cosmopol			Soportada por		Enraizada hojas									-			
	Nymphoides indica	ita	Herbácea	Perenne	agua	Criptófita	flotantes	30	60	>10cm ²	Verano	Sí	No	No	Baja	Baja	C3	1-3mm	Esférica
	Oxalis paludosa Panicum cf	Endémica	Herbácea	Anual	Erecta Erecta	Criptófita	Anfibia	25	50	<2cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Comprimida
f	schwackeanum Paspalidium paludivagum	Nativa Nativa	Herbácea Herbácea	Perenne Perenne	cespitosa Postrada	Hemicriptófita Hemicriptófita	No hidrófita Anfibia	20 30	80 60	5-10cm ² 5-10cm ²	Verano Verano	Sí Sí	No No	No No	Baja Baja	Baja Baja	C4 C4	<1mm 1-3mm	Elipsoide Elipsoide
	Paspalum dilatatum	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada cespitosa	Hemicriptófita	No hidrófita	15	40	5-10cm ²	Verano	No	No	No	Alta	Alta	C4	1-3mm	Elipsoide
	Paspalum modestum	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada cespitosa	Hemicriptófita	Anfibia	10	80	5-10cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Alta	C4	1-3mm	Elipsoide
	Paspalum notatum	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada cespitosa	Hemicriptófita	No hidrófita	15	40	5-10cm ²	Primavera	No	No	No	Baja	Alta	C4	1-3mm	Elipsoide
	Paspalum pumilum	Nativa	Herbácea	Perenne	cespitosa	Hemicriptófita	Anfibia	10	40	5-10cm ²	Verano	No	No	No	Alta	Alta	C4	1-3mm	Comprimida
	Paspalum vaginatum	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada	Hemicriptófita	Anfibia	10	20	2-5cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Baja	C4	1-3mm	Elipsoide
	Phyla nodiflora	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada	Hemicriptófita	No hidrófita	10	100	<2cm ²	Verano	Sí	No	No	Baja	Baja	C3	1-3mm	Esférica
	Picrosia longifolia	Nativa Naturaliza	Herbácea	Perenne	Roseta	Caméfita	Anfibia	20	80	5-10cm ²	Primavera	No	No	No	Baja	Baja	C3	>5mm	Alada
	Poa annua	da	Herbácea	Anual	Erecta	Terófitas	No hidrófita Enraizada	15	30	2-5cm ²	Otoño	No	No	No	Baja	Baja	C3	1-3mm	Elipsoide
	Polygonum acuminatum Polygonum budeoninaraidas	Nativa	Herbacea	Perenne	Erecta	Caméfita	emergente Enraizada	50	100	5-10cm ²	Otono	51	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Comprimida
	Polyaonum punctatum	Nativa	Herbácea	Perenne	Frecta	Caméfita	Enraizada	50	100	2-5cm ²	Verano	sí	No	No	Alta	Baja	3	1-3mm	Comprimida
	roygonam panetatam		Therefore	. erenne	Soportada por	Camerica	Enraizada hojas	50	100	2-3011	Verano	51	140			Daja		1-31111	comprimitia
	Pontederia cordata	Nativa	Herbácea	Perenne	agua	Criptófita	flotantes Enraizada	50	90	>10cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Elipsoide
	Potamogeton sp	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada	Criptófita	flotantes Enraizada	15	100	2-5cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Elipsoide
	Ranunculus apiifolius	Nativa	Herbácea	Anual	Erecta	Terófitas	sumergida	40	60	>10cm ²	Invierno	No	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Comprimida
	Ranunculus bonariensis	Nativa	Herbácea	Anual	Erecta Erecta	Terófitas	Anfibia	15	35	2-5cm ²	Primavera	No	No	No	Alta	Baja	C3	<1mm	Comprimida
1	Saccharum angustifolium	Nativa	Herbácea	Perenne	cespitosa	Caméfita	Anfibia Enraizada	100	150	>10cm ²	Verano	Sí	No	No	Alta	Baja	C4	3-5mm	Elipsoide
	Sagittaria montevidensis	Nativa	Herbácea	Perenne	Roseta	Criptófita	emergente	60	100	>10cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Alada
	Scutellaria racemosa	Nativa	Herbácea	Perenne	Erecta	Caméfita	Anfibia	15	30	<2cm	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C3	<1mm	Esférica
	Selaginella sp	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada	Hemicriptófita	Anfibia	3	30	<2cm*	Sin flores	Si	No	No	Alta	Baja	C3	<1mm	Esférica
	Senecio selloi Senecio tweediei	Endémica	Semi lenosa Herbácea	Anual	Erecta Erecta	Camefita Terófitas	No hidrofita Anfibia	50 60	100 150	>10cm ² 5-10cm ²	Primavera Primavera	No	No	No	Baja Alta	Alta Baja	C3	>5mm 3-5mm	Alada Alada
	Setaria parviflora	Nativa	Herbácea	Perenne	cespitosa	Hemicriptófita	Anfibia	20	90	5-10cm ²	Primavera	No	No	No	Baja	Alta	C4	1-3mm	Elipsoide
	Solanum glaucophyllum	Nativa	Leñosa	Perenne	Erecta	Fanerofítica	Anfibia	80	150	>10cm ²	Verano	No	No	No	Alta	Baja	C3	>5mm	Esférica
	Soliva macrocephala	Endémica	Herbácea	Anual	Roseta	Terófitas	No hidrófita	10	30	2-5cm ²	Primavera	No	No	No	Alta	Baja	C3	3-5mm	Alada
	Sonchus sp	Naturaliza da	Herbácea	Anual	Roseta	Terófitas	No hidrófita	40	100	5-10cm ²	Primavera	No	No	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Alada
	Sporobolus indicus	Nativa	Herbácea	Perenne	Erecta cespitosa	Hemicriptófita	No hidrófita	20	100	5-10cm ²	Primavera	No	No	No	Baja	Alta	C4	<1mm	Elipsoide
	Steinchisma hians	Nativa	Herbácea	Perenne	Postrada cespitosa	Hemicriptófita	No hidrófita	20	60	5-10cm ²	Primavera	Sí	No	No	Baja	Baja	C4	1-3mm	Comprimida
	Stellaria media	Naturaliza da	Herbácez	Anual	Postrada	Terófitar	No hidrófitz	15	25	2-5cm ²	Invierno	No	No	No	Rain	Rais	C3	<1mm	Comprimide
	Stenotaphrum					1.01.011000									o o Je	a aja		-	- service in more
	secundatum	Nativa Naturaliza	Herbácea	Perenne	Postrada	Hemicriptófita	No hidrófita	10	100	2-5cm ²	Primavera	Sí	No	No	Alta	Baja	C4	1-3mm	Comprimida
	Trifolium repens	da	Herbácea	Perenne	Postrada Erecta	Hemicriptófita	No hidrófita Enraizada	15	100	2-5cm ²	Primavera	Sí	Sí	No	Alta	Baja	C3	1-3mm	Comprimida
	Triglochin scilloides	Nativa	Herbácea	Anual	cespitosa Soportada por	Terófitas	emergente Enraizada	25	40	>10cm ²	Primavera	No	No	No	Alta	Baja	C3	3-5mm	Elipsoide
	Utricularia sp	Nativa	Herbácea	Anual	agua	Teròfitas	sumergida	15	50	<2cm*	Primavera	Sí	No	Si	Alta	Baja	C3	1-3mm	Alada

Tabla S3. Test de Mantel simples y parciales que respaldan el análisis de vías. La sincronización en dinámicas de riqueza y la sincronización en dinámicas de biomasa se estimaron con la correlación de Pearson y las métricas propuestas por Gross et al. (2014) y Loreau y Mazancourt (2008). Referencias: *rMantel*: correlación de Mantel entre matrices; *P.permutation:* valor p asociado a la correlación observada estimada a partir de 999 permutaciones. *[Syn S]*: matriz de sincronía en dinámicas de riqueza; *[Syn Bm]*: matriz de sincronía en dinámicas de biomasa; *[Stability S]*: Matriz de estabilidad en riqueza; *[Stability Bm]*: matriz de estabilidad en biomasa; *[xy]*: matriz de distancias geográficas; *[env]*: matriz de distancias ambientales y *[FD]* matriz de distancia funcional entre comunidades.

	Р	earson		Gross	Loreau		
	r Mantel	P.permutation	r Mantel	P.permutation	r Mantel	P.permutation	
[Syn S] ~ [env] [xy], [FD]	-0.18	0.022	-0.18	0.022	-0.17	0.031	
[Syn S] ~ [xy] [env], [FD]	-0.16	0.030	-0.16	0.030	-0.15	0.036	
[Syn S] ~ [FD] [xy], [env]	-0.13	0.030	-0.13	0.030	-0.13	0.030	
[Syn S] ~ [env]	-0.44	0.0002	-0.44	0.0002	-0.42	0.0002	
[Syn S] ~ [xy]	-0.43	0.0001	-0.43	0.0001	-0.40	0.0006	
[Syn S] ~ [FD]	-0.16	0.013	-0.16	0.013	-0.16	0.013	
[Syn Bm] ~ [env] [xy], [FD]	-0.08	n.s.	-0.08	n.s.	-0.11	0.047	
[Syn Bm] ~ [xy] [env], [FD]	0.04	n.s.	0.04	n.s.	0.06	n.s.	
[Syn Bm] ~ [FD] [xy], [env]	-0.07	n.s.	-0.07	n.s.	-0.08	0.066	
[Syn Bm] ~ [env]	-0.09	n.s.	-0.09	n.s.	-0.11	0.059	
[Syn Bm] ~ [xy]	-0.04	n.s.	-0.04	n.s.	-0.04	n.s.	
[Syn Bm] ~ [FD]	-0.09	0.064	-0.09	0.064	-0.1	0.032	
[FD] ~ [xy]	0.04	n.s.	0.04	n.s.	0.04	n.s.	
[FD] ~ [env]	0.13	0.083	0.13	0.083	0.13	0.083	
[env] ~ [xy]	0.77	0.0001	0.77	0.0001	0.77	0.0001	
[Syn S] ~ [Syn Bm]	0.06	n.s.	0.06	n.s.	0.05	n.s.	
[Stability S] ~ [Syn S] [Syn Bm], [Stability Bm]	-0.55	0.0001	-0.55	0.0001	-0.57	0.0001	
[Stability S] ~ [Syn Bm] [Syn S], [Stability Bm]	0.13	0.024	0.13	0.024	0.12	0.049	
[Stability Bm] ~ [Syn S] [Syn Bm], [Stability S]	-0.17	0.018	-0.17	0.018	-0.17	0.022	
[Stability Bm] ~ [Syn Bm] [Syn S], [Stability S]	-0.49	0.0001	-0.49	0.0001	-0.55	0.0001	
[Stability S] ~ [Syn S]	-0.57	0.0001	-0.57	0.0001	-0.59	0.0001	
[Stability S] ~ [Syn Bm]	0.06	n.s.	0.06	n.s.	0.05	n.s.	
[Stability Bm] ~ [Syn S]	-0.24	0.0009	-0.24	0.0009	-0.23	0.0021	
[Stability Bm] ~ [Syn Bm]	-0.49	0.0001	-0.49	0.0001	-0.54	0.0001	
[Stability Bm] ~ [Stability S]	0.13	0.062	-	-	-	-	