

Evaluación de las teorías Neutral y de Nichos en comunidades temporales

Lic. Mauro Berazategui

12 de marzo de 2012



Evaluación de las teorías Neutral y de Nichos en comunidades temporales

Autor:

Lic. Mauro Berzategui
(trama01@gmail.com)

Director de tesis:

Dr. Matías Arim
(arim@fcien.edu.uy)

Resumen

Comprender los mecanismos que determinan los patrones de diversidad es una meta central en Ecología. La Teoría de Nichos postula que la coexistencia de especies depende de las diferencias entre ellas. La Teoría Neutral Unificada de la Biodiversidad y Biogeografía (TNUBB) parte de la equivalencia funcional entre los individuos presentes en comunidades saturadas, determinando una suma-cero donde cada muerte lleva al reclutamiento desde la comunidad o la metacomunidad. Esta teoría se basa en dos parámetros: la tasa de migración metacomunidad-comunidad y el ‘número fundamental de biodiversidad’, función del tamaño de la metacomunidad y la tasa de especiación. Las teorías de nicho y neutrales proponen mecanismos complementarios, reconociéndose la necesidad de una síntesis entre ambas.

En esta tesis se evaluaron predicciones centrales de ambas teorías en comunidades vegetales de charcos temporales en Rocha, Uruguay. El ensamblaje en base a nichos se evaluó mediante las co-ocurrencias en grupos funcionales y por complementariedad funcional. La TNUBB fue analizada desde sus supuestos de saturación comunitaria y dinámica de suma-cero, hasta predicciones de abundancias relativas y escalamiento especies-área. Se introdujo un test de neutralidad basado en la verosimilitud de los parámetros estimados y la diversidad beta observada entre comunidades.

Las predicciones asociadas a Teoría de Nichos fueron apoyadas solo en la escala espacial más pequeña. Los supuestos de TNUBB fueron apoyados por los datos, así como el patrón metacomunitario de abundancias relativas. La relación especies-área presentó una discrepancia cuantitativa con el modelo evaluado. El test de neutralidad aparece como un aporte importante a la comprensión del funcionamiento del sistema. Esta tesis logra la evaluación más amplia de la TNUBB realizada hasta la fecha, considerando sus supuestos y principales predicciones, así como las alternativas basadas en Teoría de Nichos. Se destaca el potencial de abordajes neutrales para avanzar en la comprensión de sistemas particulares.

Abstract

Understanding the mechanisms which determine biodiversity patterns is a main goal of ecology. Niche Theory states that species coexistence depends on critical differences between species. Alternatively, Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (UNTBB) assumes functional equivalence of individuals belonging to different species and community saturation, leading to a zero-sum game in which a death is followed by the recruitment of a new individual from the local community or the metacommunity. UNTBB predictions are based on two key parameters: the migration rates from the metacommunity to local communities and a ‘fundamental biodiversity number’, which is a function of metacommunity size and speciation rate. Both theories propose complementary mechanisms, and their reconciliation is regarded as a need.

In this thesis, key predictions associated to both theories were evaluated in plant communities from temporal ponds in eastern Uruguay. Niche-based assembly rules were evaluated through the co-occurrence of species within functional groups and assembly following functional complementarity. UNTBB was tested from its assumptions of community saturation and zero-sum dynamics to rank-abundance and species-area relationships. A neutral test based on parameter likelihood and beta diversity among local communities was also performed.

Niche Theory predictions were supported only to the smallest spatial grain evaluated. UNTBB assumptions and relative abundance prediction were consistent with data. The species-area model presented some quantitative differences with data. The neutral test performed seems to improve our comprehension on the functioning of the system. This thesis achieves the broadest UNTBB evaluation to date, including assumptions, main predictions and alternative Niche mechanisms. The potential of neutral tests on understanding particular species systems is highlighted.

Agradecimientos

Agradezco a mi familia, porque más allá del apoyo a lo largo de la carrera me han dado muchos motivos para seguir en esto. Agradezco también a Lucía Bartesaghi porque, sin ningún tipo de dudas, sin ella esta tesis no hubiera sido lo mismo. Agradezco a su familia, que también es mi familia. Agradezco a Matías por la oportunidad, por la confianza y el entusiasmo puestos en este proyecto. Agradezco a los miembros del tribunal por su respuesta y valoraciones sobre el trabajo presentado. Un agradecimiento enorme a todos los integrantes del Jolgory-Lab, mi hogar en Facultad y donde me siento parte de una hermosa y disfuncional familia. Agradezco a los amigos que encontré por la vida, dentro y fuera de la carrera. Particularmente aquellos que, sin vernos muy seguido, cada vez que nos encontramos es como si el tiempo no hubiese pasado. Agradezco a la gente que participó en los muestreos y en el trabajo de laboratorio. Un reconocimiento particular a César Fagúndez, por la enorme mano con la identificación de las plantas, por su disposición y por su ingenio a la hora de improvisar instalaciones. Agradezco a los responsables de los establecimientos 'Barra Grande' y 'El Gurí' por permitirnos el acceso a sus predios. Por último, un agradecimiento particular a Octavio Terra, porque ese lugar grandioso que es la Barra Grande de Laguna de Castillos no sería lo mismo sin él.

Índice

Introducción y antecedentes	1
Ensamblaje de comunidades.....	1
Ensamblaje por nicho ecológico.....	2
Ensamblaje por dispersión, Teoría Neutral	5
Distribución de abundancias.....	7
Relación riqueza-área	8
Estimación de parámetros y evaluación empírica de TNUBB	9
Necesidad de integración.....	10
Sistemas de charcos temporales	10
Objetivos e hipótesis.....	12
Teoría de Nicho Ecológico	12
Teoría Neutral.....	12
Objetivo general	13
Objetivos específicos.....	13
Metodología y área de estudio.....	14
El área de estudio.....	14
Muestreo	15
Ensamblaje por grupos funcionales.....	15
Teoría Neutral.....	17
Resultados.....	24
Muestreo	24
Ensamblaje por grupos funcionales.....	24
Teoría Neutral.....	27
Discusión	37
Ensamblaje por grupos funcionales.....	37
Teoría Neutral.....	38
Teorías Neutral y de Nicho.....	45
Conclusiones.....	47
Bibliografía.....	48
Anexo 1: Frecuencias observadas para las especies en el área de estudio	57

Introducción y antecedentes

La comprensión de los patrones de riqueza y abundancia de las distintas especies y los mecanismos que los determinan es sin duda uno de los más importantes tópicos en ecología (Ricklefs y Schluter, 1993; Rosenzweig, 1995; Gotelli y Graves, 1996; Morin, 1999; Weiher y Keddy, 1999b; Hubbell, 2001; Chase y Leibold, 2003; Jaksic y Marone, 2007). La riqueza de las comunidades es una muestra de la riqueza regional de especies, acotada por mecanismos operando a diferentes escalas espaciales y temporales (Ricklefs y Schluter, 1993; Gotelli y Graves, 1996; Hubbell, 2001; Chase, 2003). Algunos de los procesos involucrados en la determinación de las comunidades son las características abióticas del ambiente local, las interacciones interespecíficas que promueven o limitan la coexistencia, eventos estocásticos de colonización y extinción local y factores históricos, como la especiación y las invasiones y extinciones regionales (Pimm, 1991; Ricklefs y Schluter, 1993; Rosenzweig, 1995; Hanski, 1999a; Morin, 1999; Weiher y Keddy, 1999b; Hubbell, 2001; Chase y Leibold, 2003). De este modo, los diferentes patrones de riqueza y abundancia de especies son resultado de procesos operando en el propio nivel jerárquico en que son observados y en niveles superiores e inferiores, un fenómeno ampliamente reportado en ecología (Levin, 1992) y cuyas raíces históricas se encuentran en la Teoría General de Sistemas (Naveh et al., 2002). En la presente tesis se intentan evaluar los supuestos y principales predicciones derivadas de los mecanismos asociados a dos diferentes enfoques teóricos sobre el establecimiento y mantenimiento de la diversidad biológica en comunidades vegetales, a través de algunos patrones observados en las mismas.

Ensamblaje de comunidades

Respecto al ensamblaje y mantenimiento de la diversidad en comunidades, existen dos perspectivas. Según se entienda que la estructura de las comunidades está determinada por rasgos de las especies que las componen, relevantes para el establecimiento en un determinado hábitat o mediando interacciones entre las propias especies, estaremos hablando de ensamblaje por nicho ecológico. Por el contrario, si se considera que la historia de especiación, colonización y extinción a nivel regional y local es más importante que los rasgos de las especies particulares, estaremos hablando de ensamblaje por dispersión (Hubbell, 2001).

Ensamblaje por nicho ecológico

El ensamblaje por nicho ecológico considera la composición de especies en las comunidades como el resultado de los filtros impuestos por el ambiente e interacciones interespecíficas. Bajo esta perspectiva la competencia entre especies tiene un rol central en la estructuración de las comunidades. La explotación de recursos limitados en el ambiente por parte de las distintas especies determina que exista un límite a la similitud entre especies para que puedan coexistir, de acuerdo con el principio de exclusión competitiva (Hardin, 1960; MacArthur y Levins, 1967). La acción de este mecanismo genera patrones característicos de segregación entre especies similares, cambios morfológicos o en el uso de recursos en especies en presencia de un competidor y partición de nicho en alguna dimensión que permita la coexistencia (Schoener, 1974; Gotelli y Graves, 1996; Weiher y Keddy, 1999b; Chase y Leibold, 2003). El abordaje de los procesos que generan algunos de estos patrones ha llevado a un gran debate en torno a la formulación de ‘reglas de ensamblaje’ de comunidades y en particular a la validez y generalidad de las mismas (Weiher y Keddy, 1999b). Históricamente este debate se inicia con la formulación de reglas de ensamblaje que realizara Jared Diamond en 1975. Diamond propuso explicaciones para los patrones de distribución de aves en el archipiélago de Bismarck en base a siete reglas, en términos de combinaciones permitidas o prohibidas de especies de aves emparentadas y ecológicamente similares (Gotelli y Graves, 1996; Weiher y Keddy, 1999b; Gotelli y McCabe, 2002; Ulrich, 2004). Estas reglas, habiendo sido cuestionadas desde el punto de vista lógico (Connor y Simberloff, 1979; Keddy, 1992; Gotelli y Graves, 1996), generaron sin embargo un foco de debate muy rico desde el punto de vista estadístico y metodológico. Al cuestionarse que los patrones observados por Diamond podrían haber sido generados por azar y no por exclusión competitiva (Connor y Simberloff, 1979), se introdujeron los modelos nulos como herramienta estándar muchos análisis ecológicos (Gotelli y Graves, 1996). Pasados más de 30 años desde la formulación inicial de Diamond parece existir consenso entre los defensores del ensamblaje por nicho ecológico en cuanto a la no aleatoriedad en el proceso de ensamblaje de comunidades (Weiher y Keddy, 1995, 1999b; Weiher et al., 1998; Gotelli y McCabe, 2002; Sfenthourakis et al., 2004; Bangert et al., 2006), sin embargo existen otros focos de debate cuyo desarrollo es más reciente.

La formulación de nuevas reglas de ensamblaje ha sido un importante motor del desarrollo teórico, a través de la discusión y el contraste empírico (Connor y Simberloff, 1979; Weiher y

Keddy, 1999b, 1995; Weiher et al., 1998; Gotelli y Ellison, 2002; Gotelli y McCabe, 2002; Feeley, 2003; Stubbs y Wilson, 2004; Ulrich, 2004; Bangert et al., 2006; Holdaway y Sparrow, 2006). El centro del debate refiere a qué tipo de procesos deben ser abarcados por estas reglas (Gotelli, 1999; Weiher y Keddy, 1999b), la generalidad a la que deben apuntar las mismas (Wilson, 1999a) y la importancia relativa que tiene la historia particular de cada comunidad local en la determinación de su composición específica (Chase, 2003). Una línea de autores incluye desde las interacciones entre especies hasta factores abióticos e históricos para explicar la estructura observada en las comunidades locales, partiendo de todas las especies presentes en un pool regional (Keddy, 1992; Weiher et al., 1998; Weiher y Keddy, 1999a). Otros proponen sólo tener en cuenta las interacciones interespecíficas en la identificación de reglas de ensamblaje, limitando su alcance a las especies con potencialidad real de coexistencia local (Fox, 1999; Wilson, 1999a). Este punto en la controversia va a la definición misma de las reglas y su solución es central en el fortalecimiento del marco teórico.

En cuanto a la generalidad de las reglas, se pueden distinguir cuatro tipos: (1) reglas basadas en especies particulares, (2) reglas basadas en presencia/ausencia, (3) reglas basadas en caracteres funcionales, y (4) reglas basadas en abundancia específica (Wilson, 1999a). Las reglas de los tipos 1, 2 y 4 apuntan explícitamente a la identidad de las especies, llegando al extremo de ser elaboradas y aplicables sólo para casos particulares. Las reglas basadas en caracteres funcionales, o en grupos de especies con caracteres funcionales similares (grupos funcionales), presentan la ventaja de ganar generalidad y comprensión del sistema en estudio (Holdaway y Sparrow, 2006). A partir de un pool regional de especies, podemos limitar el análisis a las que presentan similares requerimientos ambientales y potencialidad histórica de coexistir. Estas especies que comparten su distribución espacial de acuerdo a condiciones ambientales conforman grupos funcionales beta (Wilson, 1999b). Dentro de las comunidades es posible distinguir subgrupos de especies que utilizan recursos en forma similar. La capacidad de utilizar recursos se refleja en atributos funcionales (Weiher et al., 1999; Booth et al., 2003; Díaz et al., 2004), a partir de los cuales es posible asignar a las distintas especies a grupos funcionales alfa más o menos objetivos (Wilson, 1999b). Dentro de estos grupos alfa compuestos por especies ecológicamente muy similares la competencia es mayor que entre especies de diferentes grupos, generándose patrones congruentes de exclusión de especies y dispersión de caracteres (Wilson, 1999b; Holdaway y Sparrow, 2006).

Los patrones de co-ocurrencia no aleatorios son todas las asociaciones o exclusiones de especies que difieran de lo esperado aleatoriamente, como los patrones segregados (Gotelli y Graves, 1996), anidados (Almeida-Neto et al., 2007; Ulrich y Gotelli, 2007), patrones compartimentados de especies y patrones generados por recambio de especies en un gradiente (Almeida-Neto et al. 2007). Muy fuertemente asociados al marco teórico de reglas de ensamblaje se encuentran los patrones segregados, en los que ciertas especies tienden a coexistir con menor frecuencia que la esperada en ausencia de competencia (Gotelli y Graves, 1996; Gotelli y McCabe, 2002; Ulrich, 2004) y han sido reportados en comunidades de aves, mamíferos, hormigas y plantas (Gotelli y McCabe, 2002). Sin embargo otros mecanismos, como el filtrado de hábitat, asociaciones particulares a microhábitats, dispersión limitada de las especies y procesos históricos (*e.g.* fantasma de la competencia pasada) o evolutivos (*e.g.* alopatría), pueden dar lugar al mismo tipo de patrones (Ulrich y Gotelli, 2007). Lo cual debe ser tenido en cuenta en la identificación de un sistema modelo para su evaluación. Una correcta identificación de grupos funcionales alfa representa un aporte a la detección de estos patrones. No todos los grupos funcionales son igualmente afectados por la disponibilidad de recursos, por lo que el análisis de estos patrones teniendo en cuenta esta clasificación puede decirnos mucho del funcionamiento de las comunidades.

Una de las reglas de ensamblaje más controvertidas es la que supone el ensamblaje de las comunidades según secuencias cíclicas de complementariedad funcional. Las nuevas especies que ingresan exitosamente a las comunidades pertenecen a grupos funcionales diferentes, debido a la complementariedad en el uso de recursos. Una vez representados los diferentes grupos funcionales que componen el pool de especies se reinicia el ciclo. Esto genera un patrón denominado ‘estados favorecidos’, en que los diferentes grupos funcionales aparecen representados en las comunidades por similar cantidad de especies (Fox, 1999; Kelt y Brown, 1999). La principal crítica a esta regla se basa en que estos patrones podrían ser resultado de un artefacto de análisis, acusándose a sus proponentes de no tener en cuenta hábitat, rango geográfico ni factores históricos. También se argumenta que los mismos patrones pueden haberse generado por pérdida sucesiva de especies en las comunidades locales o porque la estructuración está dada a nivel de rangos geográficos (Simberloff *et al.* 1999). Atendiendo a estas críticas y a lo notablemente limitado de la evaluación empírica disponible el primer punto abordado en esta tesis es el análisis de dicha regla en un conjunto de comunidades locales sin discontinuidades biogeográficas y a diferentes niveles en la escala espacial.

Ensamblaje por dispersión, Teoría Neutral

Alternativamente, el ensamblaje por dispersión se basa en la capacidad de los organismos de colonizar nuevos hábitats (Hubbell, 2001). Bajo este enfoque los mecanismos biogeográficos y evolutivos tienen un rol central en la explicación de los patrones observados, excluyéndose notablemente los mecanismos ecológicos asociados a las interacciones entre especies. Los primeros se centran en los procesos de arribo y persistencia de especies en las comunidades (MacArthur y Wilson, 1967; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007), mientras que desde la perspectiva evolutiva se destacan los eventos globales y locales de especiación (Gillespie, 2004; Losos y Ricklefs, 2009). Algunos de los desarrollos más notables de esta perspectiva sobre el ensamblaje de comunidades son la Biogeografía de islas, y la ecología de metapoblaciones y metacomunidades (MacArthur y Wilson, 1967; Hanski, 1999a; Holyoak et al., 2005).

En este marco fue propuesta la Teoría Neutral Unificada de Biodiversidad y Biogeografía (TNUBB) (Hubbell, 1997, 2001). En esta teoría las comunidades, definidas como grupos de especies simpátricas que obtienen sus recursos en el mismo nivel trófico, son el resultado de procesos estocásticos de muerte y reclutamiento de individuos (Hubbell, 2001). El primer supuesto detrás de esta teoría es que las comunidades son finitas, ya que ocupan un espacio físico limitado, saturado de individuos. Cada individuo muerto en las comunidades será remplazado por un individuo cuya identidad específica es una función probabilística de la cantidad de individuos de cada especie en la comunidad local o, por migración, de la metacomunidad. Esta equivalencia funcional a nivel individual constituye el segundo supuesto. El cumplimiento de estos dos supuestos determina el establecimiento de una dinámica de suma-cero, donde la ganancia de individuos por parte de una especie es compensada por la pérdida sufrida por otra. Este mecanismo lleva en comunidades cerradas al aumento de la abundancia de las especies más abundantes en detrimento de las raras, derivando en el largo plazo hacia la monodominancia (Hubbell, 1997, 2001). La inmigración desde la metacomunidad balancea la pérdida de riqueza local, siendo la principal fuente de diversidad en las comunidades. El mantenimiento de la diversidad en la metacomunidad se da a través de eventos esporádicos de especiación (Hubbell, 2001). En el planteo original de la teoría se presentan una serie de predicciones sobre patrones de diversidad esperados bajo la acción del mecanismo propuesto. Éstas van desde los patrones de riqueza y abundancia relativa de especies en comunidades locales y metacomunidades, hasta patrones de extinción

(Halley y Iwasa, 2011), especiación, filogenias y longevidad de las especies (Davies et al., 2011) en las comunidades (Hubbell, 2001). Las predicciones cuantitativas se basan en la estimación precisa de dos parámetros para el sistema en estudio. (1) El ‘número fundamental de biodiversidad’, θ , resume el efecto del tamaño de la metacomunidad (J_M) y la tasa de especiación (v) sobre la diversidad del sistema como $\theta = 2J_M v$, con un valor aproximado al α de Fisher (Hubbell, 2001). (2) La tasa de inmigración desde la metacomunidad hacia cada comunidad local, m , representando la probabilidad de que un individuo que muere en la comunidad local sea remplazado por un migrante desde la metacomunidad. Un valor cercano a 0 implica que la comunidad local es relativamente cerrada o limitada por dispersión, lo que genera un patrón de abundancias cuasi-lognormal con pocas especies raras (Hubbell, 2001; Magurran, 2005). Por el contrario, cuanto más próximo a 1 sea este valor más importante será la inmigración en la estructura de la comunidad local, observándose una cola larga de especies raras más parecido a una serie de Fisher (Hubbell, 2001; Magurran, 2005). En forma similar a este parámetro se puede utilizar el ‘número fundamental de inmigración’, I , que puede interpretarse como la cantidad de individuos intentando llegar desde la metacomunidad a la comunidad local, y que se relaciona a m como $I = \frac{m}{(1-m)}(J-1)$, donde J es el tamaño, en cantidad de individuos, de la comunidad local (Etienne et al., 2007; Munoz et al., 2007). Se ha criticado a la TNUBB argumentando que la simplicidad de sus supuestos y predicciones no logra captar la complejidad de las comunidades naturales, o que son aún implausibles (Fuentes, 2004; Turnbull et al., 2005; Purves y Turnbull, 2010). Sin embargo, sus proponentes y defensores reconocen que de ninguna manera las comunidades están compuestas por individuos idénticos, no existen en la vida real las comunidades “neutrales” (Hubbell, 2001; Alonso et al., 2006). TNUBB es una teoría ideal, que asume la equivalencia entre individuos como abordaje de base a las dinámicas de las comunidades, y cuyo mayor mérito, al menos desde el punto de vista del planteo de esta tesis, radica en ser una teoría de muestreo orientada al contraste empírico, “a medida del empiricista” (Alonso et al., 2006; McGill et al., 2007). Sin embargo, el mayor aporte de este planteo a la ecología como ciencia ha sido la renovación de la discusión sobre determinantes de los patrones de biodiversidad (Chase y Leibold, 2003; Magurran, 2004, 2005; Leibold y McPeck, 2006; McGill, 2010; Rosindell et al., 2011).

A pesar de que varios estudios han evaluado algunas predicciones de TNUBB, la consideración simultánea de supuestos y predicciones alternativas es escasa (McGill et al., 2006). La falta de evaluaciones empíricas amplias es notable, ya que las comunidades podrían

ser la eventual realización de procesos de nicho y/o neutrales (Gravel et al., 2006; Héroult, 2007; Jabot et al., 2008; Perry et al., 2009) demandando la crisis actual en biodiversidad de una robusta teoría en ecología de comunidades. Uno de los principales focos de crítica ha sido que algunos patrones usualmente atribuidos a TNUBB pueden ser obtenidos bajo mecanismos de nicho, poniendo el foco en los supuestos de la teoría neutral (Doncaster, 2009; Chisholm y Pacala, 2010; Du et al., 2011). En este contexto, la investigación empírica debería apuntar a la evaluación simultánea de supuestos y predicciones que involucren un mayor riesgo, enfocándose por ejemplo en aquellos patrones o sistemas no utilizados para generar la teoría (Ginzburg y Jensen, 2004; Paine, 2005; McGill et al., 2006; Ginzburg et al., 2007). A continuación, se presentan los principales atributos comunitarios y biogeográficos focos de debate entre teoría de nicho y teoría neutral.

Distribución de abundancias

Comprender los mecanismos que dan cuenta de los patrones de abundancia relativa de especies en las comunidades representa una meta básica, pero parcialmente alcanzada, en ecología (Gotelli y Graves, 1996; Hubbell, 2001; Magurran, 2004, 2005; Begon et al., 2006; Gotelli, 2008). El abordaje metodológico empleado para su comprensión se basa en el ajuste de datos observados a funciones conocidas, según aproximaciones inductivas o deductivas. En los primeros se intenta describir el patrón observado sin asumir mecanismos *a priori* (Hubbell, 2001; Magurran, 2004; Begon et al., 2006). A este grupo pertenecen la serie logarítmica (Fisher et al., 1943) y la distribución log-Normal (Preston, 1948). Los abordajes deductivos construyen modelos de distribución de abundancias en base a la acción de algún mecanismo biológico (Hubbell, 2001; Magurran, 2004; Begon et al., 2006). A este grupo pertenecen, el modelo de 'vara quebrada', basado en la división aleatoria de recursos entre las especies (MacArthur, 1957) y la serie geométrica basada en el pre uso de nicho donde las nuevas especies utilizan una fracción fija de los recursos no utilizados por las ya presentes en la comunidad (Motomura, 1932). A pesar de que los modelos inductivos proveen buenos ajustes a los patrones observados, los deductivos son preferidos como hipótesis biológicas explícitas (MacArthur, 1957). La TNUBB propone evaluar "qué tan lejos podemos llegar" con un modelo deductivo en el que se asume que los individuos de un mismo grupo trófico son igualmente afectados por cualquier proceso ecológico (Hubbell, 2001). La distribución suma-cero multinomial de abundancias de especies predicha por esta teoría ha sido evaluada en forma adecuada apenas una decena de veces hasta 2006, siendo apoyada en menos de la

mitad de los casos (McGill et al., 2006). Sin embargo, en terrenos estadísticos y biológicos podría ser difícil favorecer mecanismos alternativos sólo con el análisis de distribución de abundancias de especies, por lo que actualmente se considera el ajuste de curvas de abundancia como una evaluación débil de las teorías (Magurran, 2005; McGill et al., 2006; Harte, 2011). La evaluación de este patrón no debe realizarse como única prueba de los mecanismos propuestos para su generación, debiendo ser complementada con predicciones sobre otros patrones (McGill et al., 2006, 2007)

Relación riqueza-área

Otro patrón importante al que se ha dedicado amplia atención es el incremento en la cantidad de especies en función del área. Inicialmente reportado por Watson en 1859, este patrón constituye la regla más general en ecología (Rosenzweig, 1995; Lawton, 1999) y el más fundamental problema a abordar desde la biogeografía (Hubbell, 2001). En su tratamiento se suele dividir según la escala de observación y la continuidad de los hábitats. Existen tres patrones diferentes según aumentamos la escala espacial de observación desde localidades a todo el planeta (**Fig. 1**). Las escalas intermedias de observación presentan una relación característica entre el área y la riqueza, siguiendo una ley de potencia según la ecuación propuesta por Arrhenius en 1921, $S = cA^z$ (Preston, 1960; Rosenzweig, 1995; Hubbell, 2001). Este mismo patrón se observa al comparar la riqueza de especies entre islas de diferente tamaño de un archipiélago o islas de hábitat en un paisaje discontinuo (Rosenzweig, 1995). Bajo las dos perspectivas de ensamblaje se han propuesto diferentes hipótesis para explicar la acumulación de especies al aumentar el área (Rosenzweig, 1995; Gotelli y Graves, 1996; Hubbell, 2001). Los mecanismos basados en nicho se enfocan en el incremento de oportunidades de encontrar condiciones adecuadas para las diferentes especies o de mitigar interacciones bióticas en áreas mayores (Rosenzweig, 1995; Gotelli y Graves, 1996; Weiher y Keddy, 1999b; Chase y Leibold, 2003). Las teorías de ensamblaje basado en dispersión destacan el rol del tamaño y conectividad de parches en el establecimiento de especies, y consecuentemente en la riqueza de especies (MacArthur y Wilson, 1967; Hubbell, 2001; Holyoak et al., 2005). La TNUBB propone evaluaciones cuantitativas con predicciones concretas respecto a este fenómeno (Hubbell, 2001). Esto representa un enorme aporte a su valor como teoría, ya que constituye un insumo directo a su falsabilidad (Paine, 2005). El desarrollo de modelos neutrales espacialmente explícitos ha apuntado directamente al

abordaje de este patrón, generando a su vez la revisión de los modelos de dispersión y especiación (Rosindell y Cornell, 2009; Rosindell et al., 2010; Etienne y Rosindell, 2011).

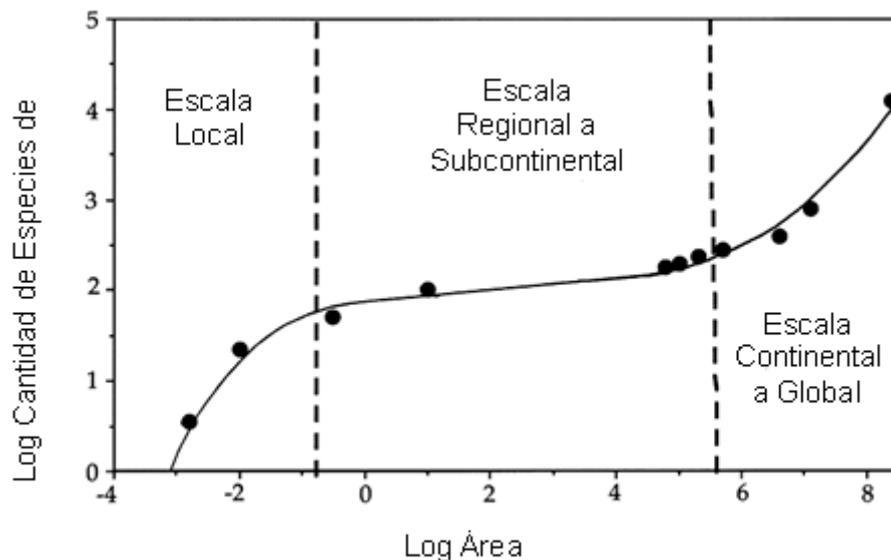


Figura 1 – Curva de acumulación especies-área de la avifauna del mundo según datos de Preston (1960). Modificado de Hubbell (2001).

Estimación de parámetros y evaluación empírica de TNUBB

Las evaluaciones empíricas de TNUBB se han enriquecido al cambiar su foco, partiendo del ajuste de abundancias relativas hacia predicciones sobre patrones de acumulación de especies bajo modelos espacialmente implícitos (Etienne, 2007; Munoz et al., 2008) y explícitos (Rosindell y Cornell, 2009; Etienne y Rosindell, 2011). Esto ha llevado a exigir un notable perfeccionamiento en la estimación de parámetros para evaluar el desempeño de los modelos, teniendo en cuenta el tipo de sistema en que han sido colectados los datos para la evaluación empírica (Etienne, 2007, 2009a, 2009b; Munoz et al., 2007, 2008; Beeravolu et al., 2009). Los primeros métodos de estimación de parámetros se basaban en el ajuste de curvas de diversidad-abundancia en la metacomunidad (Hubbell, 2001). El desarrollo de métodos de estimación de parámetros basados en otros patrones (Etienne, 2007, 2009a, 2009b; Munoz et al., 2007) permitió la evaluación de predicciones de distribución de abundancias sin caer en el sobreajuste. A su vez, entre estos métodos se han mejorado las estimaciones. Modelos sin gran detalle en las diferencias de permeabilidad a migrantes de las comunidades locales (Etienne, 2005, 2007) dieron paso a estimaciones que tienen en cuenta estas diferencias

(Munoz et al., 2008; Etienne, 2009a), llegando a métodos de estimación simultánea de combinaciones óptimas de parámetros (Etienne, 2009b).

Respecto a la evaluación de la acción de mecanismos neutrales, quizá el avance más notable ha sido el desarrollo de métodos que permiten evaluar si las comunidades observadas pueden haber sido generadas bajo la acción exclusiva de mecanismos neutrales. El test ‘exacto’ evalúa la probabilidad de que comunidades reales puedan ser generadas bajo mecanismos neutrales, comparando la verosimilitud de las abundancias observadas en función de los parámetros obtenidos contra la verosimilitud de comunidades simuladas por mecanismos estrictamente neutrales a partir de estos parámetros (Etienne, 2007). La aplicación de este método puede representar un enorme avance en la identificación del aporte relativo de los mecanismos neutrales a la estructura de las comunidades frente a mecanismos alternativos, por ejemplo el filtro que impone el ambiente a las distintas comunidades (Perry et al., 2009).

Necesidad de integración

A pesar del instaurado debate los enfoques de nicho y dispersión no deben verse como mutuamente excluyentes, sino como dos procesos complementarios. La necesidad de integración entre los distintos marcos teóricos referentes al ensamblaje de comunidades ha sido planteada como uno de los grandes desafíos de la ecología en la última década (Hubbell, 2001; Chase y Leibold, 2003; Chave, 2004; Chase, 2005; Gaston y Chown, 2005; Gravel et al., 2006; Leibold y McPeck, 2006; Hérault, 2007; Jabot et al., 2008; McGill, 2010; Mutshinda y O’Hara, 2010; Rosindell et al., 2011). Para lograr esta integración es necesario el fortalecimiento del marco teórico disponible a través del contraste de predicciones frente a patrones observados en comunidades reales, condición *sine qua non* en el desarrollo de la investigación científica (Cuddington y Beisner, 2005). Una ecología empírica amplia y orientada a la teoría surge entonces como requisito fundamental para alcanzar una teoría ecológica robusta y confiable (Arim et al., 2007).

Sistemas de charcos temporales

Los charcos temporales consisten en depresiones del terreno que forman cuerpos de agua someros, cuya formación y mantenimiento están sujetos al régimen de lluvias. Son ambientes localmente abundantes, cuya superficie abarca de unos pocos metros cuadrados a varias hectáreas y que presentan gran variedad de atributos, desde variaciones en la carga de nutrientes a diferencias en los niveles de estrés antropogénico a los que están sujetos (De

Meester et al., 2005; Céréghino et al., 2008; Laufer et al., 2009). Su tamaño permite realizar muestreos representativos y replicables con poco esfuerzo, siendo fácilmente manipulables en abordajes experimentales (Wilbur, 1997; Blaustein y Schwartz, 2001; De Meester et al., 2005; Céréghino et al., 2008). Son sistemas que sin ser particularmente diversos individualmente, presentan grandes diferencias en composición aún en la misma región, lo que los hace muy importantes en el mantenimiento de la biodiversidad a nivel de paisaje (De Meester et al., 2005; Céréghino et al., 2008). Las especies observadas en estos ambientes presentan adaptaciones particulares a la temporalidad de los mismos, particularmente en la habilidad para colonizar y tasas de crecimiento y maduración rápidas para completar el ciclo de vida antes que desaparezca el charco (Wilbur, 1997; Blaustein y Schwartz, 2001), siendo un caso paradigmático el de los peces anuales (Laufer et al., 2009). A nivel del paisaje los charcos son islas discretas de hábitat acuático en matrices terrestres. Esto los hace particularmente adecuados para la evaluación de dinámicas metapoblacionales y metacomunitarias (Blaustein y Schwartz, 2001; De Meester et al., 2005; Céréghino et al., 2008). A todas estas características debe agregarse que cada nuevo evento de formación de charcos genera espacio a nuevos eventos de colonización y dinámicas comunitarias (Wilbur, 1997), por lo que representan un sistema ideal para la evaluación de hipótesis referentes al ensamblaje de comunidades. Los modelos de Teoría Neutral han sido evaluados principalmente en comunidades relativamente estables donde los organismos presentan una vida larga (Hubbell, 2001; Etienne, 2007; Munoz et al., 2007; Perry et al., 2009), por lo que su evaluación en un sistema con estas características representa sin dudas una novedad.

La presente tesis presenta una evaluación empírica de mecanismos de ensamblaje y mantenimiento de la diversidad biológica asociados a las teorías de Nicho Ecológico y Neutral Unificada de Biodiversidad y Biogeografía. La misma comprende la evaluación de predicciones respecto de algunos de los patrones más importantes abordados por la ecología, en un sistema identificado como modelo para estos fines.

Objetivos e hipótesis

Se plantean dos hipótesis, debido al rol complementario de las teorías mencionadas en la estructuración de las comunidades, con predicciones concretas a evaluar en cada caso.

Teoría de Nicho Ecológico

La coexistencia de especies en las comunidades está determinada por la forma en que utilizan los recursos disponibles y el impacto que producen sobre la disponibilidad de los mismos, de modo que la coexistencia de diferentes especies está limitada por la similitud que presentan en estos atributos.

Predicciones

La co-ocurrencia entre especies pertenecientes al mismo grupo funcional es menor a la esperada por azar tanto en el nivel espacial correspondiente a los puntos de muestreo como en el nivel de los charcos.

El aumento en la riqueza de las comunidades presenta un patrón característico de adición de especies de grupos funcionales complementarios (estados favorecidos), de modo que no hay grandes diferencias en la cantidad de especies de cada grupo funcional en las comunidades.

Teoría Neutral

La equivalencia funcional en los parámetros demográficos de los individuos presentes en una comunidad saturada determina una dinámica comunitaria de suma-cero, siendo los patrones observados en comunidades locales el resultado del balance entre la deriva ecológica hacia la monodominancia y el flujo de migrantes desde la metacomunidad. A nivel de la metacomunidad la extinción de especies es balanceada por la especiación.

Predicciones

Las comunidades observadas presentan saturación de individuos y dinámicas poblacionales de suma-cero, cumpliendo los supuestos básicos del planteo de esta teoría.

La distribución de abundancias relativas en la metacomunidad presenta un mejor ajuste a la distribución suma-cero multinomial que a distribuciones alternativas.

Modelos planteados en el marco de Teoría Neutral dan cuenta de los patrones observados de acumulación de especies en función del área.

Simulaciones realizadas bajo la acción exclusiva de mecanismos de teoría neutral reproducen los patrones observados de riqueza, abundancia y recambio de especies entre comunidades.

Objetivo general

Evaluar el ensamblaje y mantenimiento de la diversidad en un sistema de comunidades vegetales, contrastando los patrones observados con los predichos por modelos planteados bajo Teoría Neutral y de Nichos.

Objetivos específicos

Evaluar el cumplimiento de predicciones planteadas bajo el enfoque de ensamblaje por grupos funcionales, frente a los patrones de diversidad observados.

Evaluar la validez de supuestos de Teoría Neutral en comunidades vegetales.

Evaluar el cumplimiento de predicciones de riesgo de la Teoría Neutral frente a patrones de diversidad y acumulación y recambio de especies en el espacio en este sistema.

Metodología y área de estudio

El área de estudio

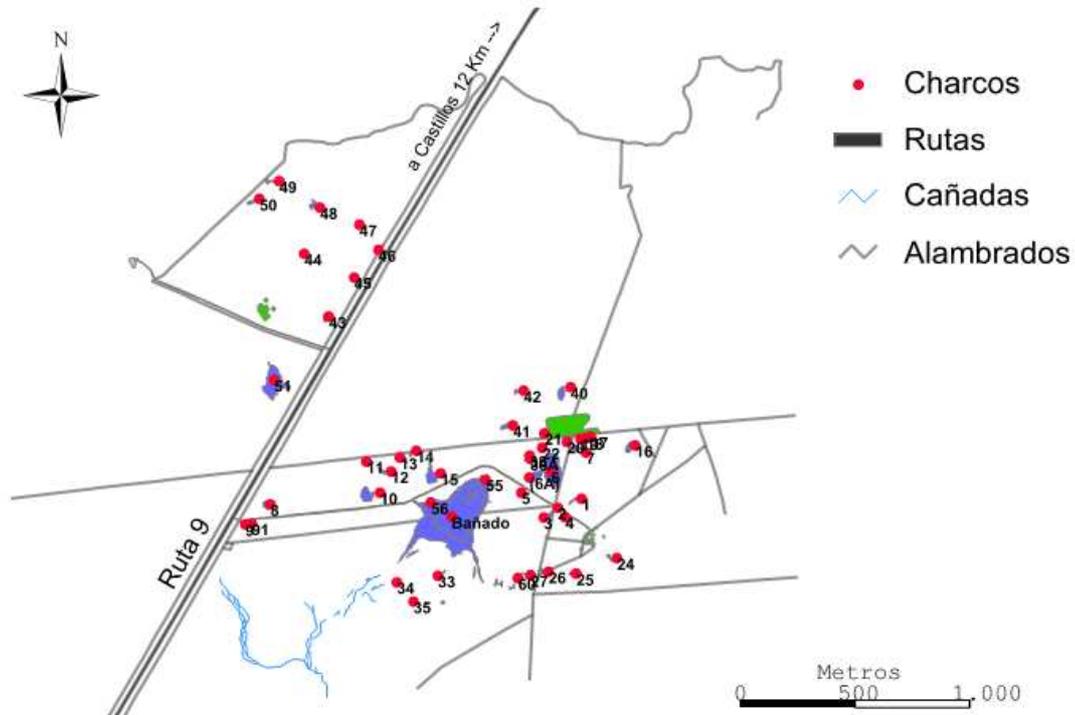


Figura 2 – Mapa del área de estudio. El sistema está ubicado en la cuenca de la Laguna de Castillos, a unos 12 Km de la localidad homónima.

Los datos para este trabajo fueron obtenidos en un sistema de charcos temporales ubicado en la cuenca de la Laguna de Castillos, en el departamento de Rocha (**Fig. 2**). Los predios se encuentran en padrones de dos establecimientos rurales ('Barra Grande' y 'El Gurí') en los que se practica ganadería extensiva. En nuestro país los charcos temporales se forman en el otoño, permaneciendo formados hasta mediados de la primavera, cuando la pérdida por evaporación supera a la precipitación (Laufer et al., 2009). En este sistema cada año se forman un conjunto de más de 50 charcos temporales, presentando diferencias de área de hasta 5 órdenes de magnitud (Piñeiro-Guerra, 2008; Laufer et al., 2009). En los mismos se han colectado e identificado más de 120 especies vegetales, 200 de invertebrados, 5 de peces y 4 de anfibios. Esta riqueza de especies representa un buen punto de partida para estudiar determinantes de patrones de biodiversidad. En esta tesis se trabajó con comunidades vegetales. Las mismas están compuestas por plantas que van desde especies características de pradera (e.g. *Cynodon dactylon*, *Eryngium echinatum*, *Paspalum spp.*) hasta plantas

netamente acuáticas (*e.g. Myriophyllum aquaticum, Luziola peruviana, Azolla filiculoides*) y algas filamentosas. Las distintas adaptaciones al medio terrestre o acuático no están restringidas a zonas específicas de los charcos (*i.e.* centro-bordes), siendo posible encontrar plantas de ambos extremos del gradiente en prácticamente cualquier zona de los mismos (obs. pers.).

Muestreo

Se realizaron 12 muestreos en el sistema de charcos desde el año 2005 al 2009 inclusive. Los muestreos se distribuyeron a lo largo de la temporada de charcos, realizándose cada año uno (2005), dos (2006) o tres muestreos (2007-2009). En cada charco temporal se tomaron 5 muestras de vegetación equidistantes a lo largo del diámetro mayor, excepto en los casos en que el diámetro mayor era menor a 10 metros (una muestra cada 2 metros) o mayor a 50 metros (una muestra cada 10 metros). Las muestras se tomaron extrayendo la vegetación en un cuadrante de 20 cm de lado en cada punto de muestreo, siendo posteriormente etiquetadas y transportadas frescas al laboratorio para su identificación a nivel de especie mediante claves (Lombardo, 1982, 1983, 1984). Debido a la dificultad para diferenciar entre individuos de la misma especie, ya que la mayoría presentan reproducción vegetativa, se cuantificaron las ocurrencias en las muestras como aproximación a la abundancia relativa de las especies (Booth et al., 2003). El área cubierta por cada unidad muestral ($0,04 \text{ m}^2$) es adecuada para el estudio de comunidades diversas y densas de plantas pequeñas (Sutherland, 2006), siendo lo suficientemente pequeño para minimizar la subestimación de abundancias (Sutherland, 2006; pero ver McGinnies, 1934, para una evaluación explícita sobre este punto). Este procedimiento fue repetido en los doce eventos de muestreo.

Ensamblaje por grupos funcionales

Clasificación en grupos funcionales

De la base de datos de 118 especies y morfoespecies del sistema de charcos temporales se seleccionaron las especies que aparecían en al menos 10 puntos de muestreo en todo el período. A las 46 especies seleccionadas se adjudicaron caracteres en función de 8 variables. Seis de éstas fueron caracteres funcionales (Weiher et al., 1999) y las dos restantes clasificaciones preexistentes, una en base a forma de vida de macrófitas (Sculthorpe, 1967) y otra taxonómica (**Tabla 1**). A los caracteres funcionales se le adjudicaron valores ordinales (Booth et al., 2003) obtenidos de la bibliografía (Lombardo, 1982, 1983, 1984), mientras que

las dos clasificaciones fueron codificadas mediante valores nominales. Con la matriz obtenida se realizó un análisis de cluster UPGMA, que une grupos en función de la distancia media entre todos los miembros de los mismos (Hammer, 2011). Para las variables ordinales se utilizó el índice de similitud de Gower, que promedia las diferencias entre todas las variables normalizando los rangos de cada variable (Hammer, 2011). Para las variables nominales se utilizó la distancia de Hamming, que cuantifica las discrepancias en las variables entre pares de elementos y en PAST son normalizadas al rango de 0 a 1 (Hammer, 2011). Las distancias obtenidas se combinan como la media ponderada según la cantidad de variables de cada tipo (Hammer, 2011). La combinación del algoritmo de agrupamiento UPGMA con el índice de Gower ha sido recomendada para análisis de diversidad funcional basados en dendrogramas (Podani y Schmera, 2006). Este análisis fue realizado en el software estadístico PAST 2.07 (Hammer et al., 2001).

Tabla 1 - Variables utilizadas en la construcción del cluster de grupos funcionales

Variables	Codificación
VARIABLES ORDINALES	
<i>Forma de semilla</i>	esférica; elíptica; comprimida; alargada
<i>Reproducción vegetativa</i>	no; sí
<i>Tamaño de hoja</i>	áfila; <2cm ² ; 2-5cm ² ; >5cm ²
<i>Hábito</i>	postrada; roseta; cespitosa; erecta
<i>Ciclo de vida</i>	anual; bianual; perenne
<i>Comienzo de floración</i>	invierno; primavera; verano; otoño
VARIABLES NOMINALES	
<i>Forma de vida</i>	no hidrófita; palustre a sumergida; enraizadas sumergidas; hoja flotante; emergentes; sumergida libre; flotante libre
<i>Filiación taxonómica (Orden)</i>	13 órdenes diferentes

Análisis de estructura de comunidades

Para la siguiente parte del análisis se utilizaron matrices de presencia-ausencia de las especies clasificadas. Se utilizaron matrices de cada uno de los doce muestreos a los niveles espaciales de charcos y puntos de muestreo, ya que los patrones de co-ocurrencia son dependientes de la

escala, siendo la segregación por exclusión competitiva más fuerte a escalas espaciales más acotadas (Holdaway y Sparrow, 2006). Las matrices se ingresaron al software EcoSim 7.72 (Gotelli y Entsminger, 2010), agregando en una primera columna el grupo funcional adjudicado a cada especie. El análisis de estructura de grupos funcionales consiste en el contraste de la co-ocurrencia observada en los mismos frente a simulaciones donde se adjudican grupos funcionales a la matriz inicial en forma aleatoria. Los índices de co-ocurrencia observados en la matriz inicial y la varianza entre grupos funcionales se comparan con los valores obtenidos en las simulaciones para determinar si la co-ocurrencia de especies entre grupos funcionales y dentro de los mismos es significativamente diferente de la esperada por azar. El índice utilizado para cuantificar la co-ocurrencia de especies fue el C-score. Este índice cuantifica la cantidad de pares segregados de especies sin necesidad de que la segregación sea estricta. Presenta una buena capacidad de detección del patrón y una baja probabilidad de rechazar la hipótesis nula equivocadamente (Gotelli, 2000; Gotelli y Entsminger, 2010). Los índices obtenidos fueron normalizados según $(X_{obs} - \bar{X}_{sim})/\sigma_{sim}$, donde X_{obs} es el índice observado, \bar{X}_{sim} la media de las simulaciones y σ_{sim} el desvío estándar de éstas. Mediante esta transformación los valores significativos de segregación son aquellos mayores a 2 (Ulrich y Gotelli, 2007). Se analizó también si la adición de especies presenta el patrón descrito por la regla de ensamblaje de estados favorecidos (Fox, 1999). Este análisis consiste en la comparación entre la frecuencia de estados favorecidos observada y la frecuencia obtenida en las simulaciones. Este análisis se ejecuta como complemento al análisis de estructura de grupos funcionales en EcoSim (Gotelli y Entsminger, 2010). Se corrieron en total 1000 rondas de simulación.

Teoría Neutral

La evaluación de la Teoría Neutral Unificada de Biodiversidad y Biogeografía (TNUBB) incluye varios aspectos. En este trabajo se procedió a evaluar supuestos que deben cumplirse para su aplicación y predicciones que van desde el patrón de abundancias relativas en la metacomunidad y el patrón general de acumulación de riqueza respecto al área de las comunidades locales (Hubbell, 2001), hasta la evaluación propuesta según el modelo de test 'exacto' de neutralidad (Etienne, 2007). Los análisis fueron planteados tomando los charcos como unidad espacial mínima, y entendiendo el sistema de charcos como un conjunto de comunidades locales conectadas por dispersión. Los modelos neutrales evaluados fueron en

todos los casos modelos espacialmente implícitos publicados por Hubbell en el planteo original de la TNUBB (2001) o congruentes con esa versión de la misma.

Saturación de las comunidades

La saturación de las comunidades, o sea una densidad de individuos relativamente constante a nivel de paisaje es primer supuesto básico de la TNUBB (Hubbell, 2001, p. 53). Este supuesto fue evaluado a partir de dos métodos. Acorde a la formulación original, la acumulación de ocurrencias de plantas en cada comunidad fue relacionada a la superficie muestreada acumulada en la misma, utilizando un modelo de regresión lineal. En segundo lugar, se utilizó la cobertura vegetal acumulada como aproximación a la saturación espacial. Con este propósito, la cobertura vegetal fue cuantificada como el porcentaje de celdas ocupadas por vegetación en un cuadrante de 20 cm de lado, dividido en 100 celdas de 2 cm de lado cada una. Este muestreo se realizó especialmente en el mes de Julio de 2009 en paralelo a la recolección de muestras. Se muestrearon 53 charcos, en los que se tomaron hasta 49 muestras aleatorias en función de la superficie de cada charco. La relación entre cobertura vegetal y área fue evaluada relacionando la cobertura acumulada en función del área muestreada. La secuencia de unidades muestrales fue aleatorizada 1000 veces para estimar los intervalos de confianza esperados del 95% en todo el sistema de charcos, e identificar si existen comunidades con densidad de cobertura vegetal significativamente diferente a lo observado a nivel de paisaje. Se evaluaron a su vez modelos lineales de acumulación de cobertura vegetal en función del área para cada charco, como forma de evaluar la saturación dentro de los mismos.

Dinámica de suma-cero

El cumplimiento de la dinámica de suma-cero implica que el incremento de una población es compensado por la reducción en otras en la comunidad (Hubbell, 2001, p. 54). Como consecuencia de esta dinámica compensatoria, es esperable que las tasas de crecimiento poblacionales en las comunidades presenten una distribución Laplace (Keitt y Stanley, 1998; Marquet et al., 2007). Por el contrario, el patrón nulo esperado para comunidades que no presentan dinámicas de este tipo es una distribución Normal o Gaussiana. La tasa de crecimiento poblacional en las comunidades fue estimada como el logaritmo de la relación entre incidencias relativas (ocurrencias observadas / total de muestras tomadas) consecutivas. Para este análisis, las especies con menos de 5 ocurrencias en todo el período de muestreo

fueron agrupadas en la categoría ‘raras’. Dos tamaños de grano temporal fueron considerados, muestreos consecutivos dentro de cada año y años consecutivos en el período 2007-2009. En estos años el sistema fue muestreado tres veces por año, incluyendo toda la temporada de charcos. Consideramos a su vez dos niveles espaciales para el análisis, todo el sistema y cada comunidad local. Las cuatro combinaciones resultantes –intra e interanuales en charcos individuales y todo el sistema– de tasas de crecimiento poblacionales fueron ajustadas a distribuciones de Laplace y Gaussianas. El ajuste de cada modelo fue evaluado mediante el peso del Criterio de Información de Akaike (AICw), que indica la probabilidad del mejor modelo entre los evaluados (Burnham y Anderson, 2002).

Estimación de parámetros

La naturaleza de los datos colectados, consistente en pequeñas muestras de varias comunidades locales requiere que la estimación del parámetro clave de la TNUBB, el número fundamental de biodiversidad θ , sea realizada con modelos consistentes con este tipo de datos (Beeravolu et al., 2009). La estimación de parámetros para la metacomunidad fue realizada utilizando las muestras obtenidas en los charcos durante todo el período muestreado como una red de pequeñas comunidades locales. La metacomunidad resultante de este procedimiento es más representativa y menos sesgada que si sólo tomáramos los datos colectados en cada evento de muestreo (Magurran, 2005). Posteriormente utilizamos métodos analíticos para la estimación de los parámetros, θ para toda la metacomunidad y m para cada comunidad local. Los métodos utilizados fueron el de dos etapas presentado por Munoz y colaboradores (2007) y su versión mejorada publicada por Etienne (2009a). Estos métodos estiman en una primera etapa el valor de θ para la metacomunidad en forma similar, en base a una solución analítica relativa a la riqueza de especies observada (Munoz et al., 2007; Etienne, 2009a). La mejora del segundo método consiste en un cambio en el tratamiento de los datos, devolviendo estimaciones más robustas (Etienne, 2009a). La segunda etapa es esencialmente similar en ambos métodos, obteniéndose una estimación de m para cada comunidad local congruente con la fórmula de muestreo de Etienne (Etienne, 2005, 2009a; Munoz et al., 2007). En el caso del primer método se utilizaron 1000 réplicas de bootstrap para obtener estimaciones de media e intervalos de confianza de los parámetros, utilizando la función ‘optimal.params.sloss’ en R (Hankin, 2007). En el segundo método se realizaron 1000 corridas de Montecarlo utilizando el programa provisto por el autor (Etienne, 2009a) en el software PARI/GP 2.3.4 (The PARI Group, 2008). El método de máxima verosimilitud de un

paso, que estima combinaciones óptimas de todos los parámetros simultáneamente (Etienne, 2009b), fue descartado en esta etapa ya que no se pudieron obtener estimaciones en un tiempo razonable. Esto puede deberse a la estructura de los datos, de 434 comunidades locales con muestras consistentes en pocos individuos, algo que ha sido utilizado como argumento de precaución en el uso de métodos de dos etapas (Etienne, 2009a).

Los parámetros obtenidos se ajustaron a un modelo no lineal por mínimos cuadrados a través de la relación $m \approx J^{-\omega}$ (Hubbell, 2001). El resultado esperado de este análisis es una relación significativa entre las variables evaluadas y una estimación del parámetro ω . Este parámetro fue teóricamente propuesto como una estimación del efecto del tamaño del sistema (J) en su permeabilidad a la llegada de individuos desde la metacomunidad. Si bien esta relación forma parte esencial de la teoría su evaluación empírica ha sido limitada (Hubbell 2001).

Distribución de abundancias

Se utilizaron datos de varios eventos de muestreo como estimación de la estructura de la metacomunidad. Este tratamiento permite obtener datos menos sesgados debido a condiciones particulares que los de un solo muestreo, en series en que la disponibilidad de datos es adecuada (Magurran, 2005). La distribución de abundancias obtenida para la metacomunidad fue ajustada a los modelos de vara quebrada, serie geométrica y lognormal, utilizando la función ‘radfit’ en R (Oksanen et al., 2010). La estimación de la distribución suma-cero multinomial esperada bajo TNUBB fue obtenida como la media de las abundancias ordenadas de 1000 simulaciones para la cantidad de individuos observada, utilizando el θ estimado en la sección anterior. Las simulaciones fueron realizadas utilizando la función ‘rand.neutral’ en R (Hankin, 2007), que simula una metacomunidad de J_M individuos siguiendo el modelo propuesto por Hubbell (2001, p. 291). El mejor modelo fue seleccionado mediante AICw (Burnham y Anderson, 2002).

Relación riqueza-área

Esta relación fue aproximada a la relación Especies-Individuos, asumiendo $J_k \approx \rho A_k$ (Hubbell, 2001). Las comunidades locales, de tamaño J_k y riqueza observada S_k fueron ajustadas a los siguientes modelos: (1) la curva de Arrhenius $S \approx c \cdot J^z$, que provee una descripción fenomenológica de la relación observada; (2) muestreo pasivo, un modelo nulo de

dispersión aleatoria de organismos, donde la riqueza esperada para cualquier comunidad local k sigue la ecuación

$$E(S_k | S, J_M, J_k, n) = \sum_{i=1}^S \left[1 - \left(1 - \frac{J_k}{J_M} \right)^{n_i} \right]$$

donde J_M es el tamaño total de la metacomunidad y n es el vector de abundancias de las especies en la metacomunidad (Gotelli, 2008); (3) un modelo neutral sin dispersión limitada, según

$$E(S_k | \theta, J_k) \approx \theta \cdot \ln \left(1 + \frac{J_k - 1}{\theta} \right)$$

(Hubbell, 2001), utilizando el valor estimado de θ ; (4) un modelo neutral con dispersión limitada en cada comunidad local como $m(J_k) \approx J_k^{-\omega}$, según la ecuación

$$E(S_k | \theta, J_k) \approx \sum_{i=1}^{J_k} \frac{\theta \cdot i^{-\omega}}{\theta + i - 1}$$

(Hubbell, 2001) utilizando una estimación por mínimos cuadrados no lineal (NLSE) de ω ; y (5) el mismo modelo, pero utilizando un valor constante de m estimado por NLSE para todas las comunidades locales, según

$$E(S_k | \theta, J_k) \approx \sum_{i=1}^{J_k} \frac{\theta \cdot m}{\theta + i - 1}.$$

Todos los modelos neutrales evaluados fueron directamente planteados o derivan de modelos planteados en la formulación original de la TNUBB (Hubbell, 2001). El modelo con mejor ajuste mejor modelo fue seleccionado utilizando AICw (Burnham y Anderson, 2002).

En los casos que la cobertura vegetal relativa al área varía entre comunidades locales, la TNUBB permite realizar predicciones explícitas para las desviaciones de una relación general del escalamiento S-A. Para este propósito, los tamaños de las comunidades locales en el muestreo de Julio de 2009 fueron ajustados a los mismos modelos de riqueza-individuos descritos anteriormente. Los tamaños de las comunidades locales fueron corregidos utilizando los coeficientes de variación de la cobertura vegetal observada respecto a la esperada en cada comunidad local. Los valores de ajuste de la relación riqueza-individuos observada a los modelos fue comparada con los obtenidos con los datos corregidos. El resultado esperado de este análisis es un mejor ajuste de los modelos a los datos corregidos.

También se comparó la riqueza observada en cada comunidad local con la esperada por el modelo de m constante utilizando los parámetros estimados. Los valores de riqueza esperada

fueron obtenidos en este caso para cada una de las comunidades locales, en función de su tamaño y el valor correspondiente a su tasa de migración m . El resultado esperado es una función lineal significativa entre las estimaciones y lo observado, que ajuste en forma muy aproximada a la función identidad $f(x) = x$.

Test exacto de neutralidad

Este test debe su rótulo de ‘exacto’ a que, dada la calidad de los métodos disponibles para la simulación bajo mecanismos neutrales, para la estimación de probabilidades mediante fórmulas de muestreo adecuadas y para la estimación de parámetros, es posible realizar una evaluación de la desviación de datos provenientes de comunidades reales respecto a lo esperado bajo la acción exclusiva de mecanismos neutrales sin necesidad de comparar con un modelo alternativo (Etienne, 2007). El uso de este procedimiento requiere que se tomen datos de un solo evento de muestreo en el sistema, ya que el patrón a evaluar es el resultante de la dinámica en estudio en una ventana de tiempo acotada (Perry et al., 2009). Se procedió a realizar la estimación de parámetros mediante el método de máxima verosimilitud de un paso (Etienne, 2009b), que no se había podido aplicar a toda la metacomunidad. Este método requiere de estimaciones previas para iniciar con un conjunto de parámetros a partir del que buscar combinaciones óptimas, por lo que se aplicó a cada muestreo el método de 2 etapas mejorado (Etienne, 2009a). Tras las rondas de estimación de parámetros, sólo se pudo completar en datos de 4 muestreos, debido a problemas en las corridas de estimación. El primer método aplicado falló al intentar realizar estimaciones de m para comunidades (muestras) compuestas por 5 ocurrencias o menos. El segundo método falló en el cálculo de errores de estimación cuando había valores de m muy próximos a 1. Para cada uno de los cuatro muestreos se evaluó el ajuste de las abundancias relativas observadas respecto a los cuantiles de las simulaciones.

Con los parámetros de los cuatro muestreos exitosamente estimados se procedió a realizar 1000 simulaciones de comunidades con la misma cantidad de individuos para cada uno de los cuatro conjuntos de parámetros. Las simulaciones fueron realizadas mediante el programa ‘urn2.gp’ (Etienne, 2007) en el software PARI/GP 2.3.4 (The PARI Group, 2008). Se evaluó la desviación de los datos observados respecto al modelo neutral mediante la comparación de índices calculados para los datos de comunidades reales frente a los mismos índices obtenidos en las simulaciones (Etienne, 2007). Los índices utilizados fueron medidas de verosimilitud (log-likelihood) de las comunidades reales en función de los parámetros estimados y el

recambio de especies (diversidad β) entre pares de comunidades. Los valores de log-likelihood fueron estimados en PARI/GP 2.3.4 (The PARI Group, 2008), modificando el programa de la estimación de parámetros de 1 paso a fin de que devuelva sólo este valor para los datos ingresados. La diversidad β entre pares de comunidades fue estimada mediante el índice de distancias de Sørensen (Etienne, 2007). Esta evaluación permite identificar pares de comunidades observadas más o menos parecidas entre sí que las simuladas con el fin de detectar desviaciones consistentes con lo esperado por el modelo que pudieran deberse a mecanismos alternativos (Perry et al., 2009).

Todos los modelos y análisis estadísticos fueron realizados en R 2.11.1 (R Development Core Team, 2010), excepto en los casos especificados.

Resultados

Muestreo

Se muestrearon 2364 unidades muestrales en 434 charcos a lo largo de 5 años. En cada muestreo se colectaron muestras de entre 14 y 53 charcos. Se registraron 8918 ocurrencias de 118 especies o morfoespecies de plantas acuáticas o palustres y algas filamentosas. La especie más común fue *Eleocharis viridans*, que presentó 1681 ocurrencias, apareciendo en todos los eventos de muestreo. En el otro extremo del espectro de abundancias hubo 57 especies que sólo aparecieron en un evento de muestreo, de las que 37 sólo presentaron una ocurrencia. A pesar de que muchas de estas especies fueron identificadas al menos a nivel de género, una proporción importante de las mismas lo fueron sólo a nivel de familia o mayor.

Ensamblaje por grupos funcionales

El análisis de cluster realizado dio como resultado el agrupamiento de 40 de las especies analizadas en 8 grupos funcionales (**Tabla 2; Fig. 3**). Las restantes 6 especies quedaron por fuera de los grupos obtenidos y no fueron tenidas en cuenta para el análisis de ensamblaje por grupo funcional. Los grupos obtenidos, además de ser consistentes con los caracteres utilizados para su asignación, reflejan lo esperado según la bibliografía en cuanto a la ocurrencia en determinados microhábitats (Lombardo, 1982, 1983, 1984).

En el análisis de estructura de grupos funcionales a nivel de charcos, la comunidad no presentó co-ocurrencia segregada diferente a la esperada por azar (**Tabla 3**). En el análisis de cada grupo funcional, el grupo C (pastos acuáticos) presentó co-ocurrencia segregada en los charcos muestreados en junio de 2009 y el D (pastos de pradera) presentó este patrón en junio de 2008. No hubo estructuración significativa en estados favorecidos a este nivel espacial en ninguna de las matrices analizadas.

En el análisis de co-ocurrencia al nivel espacial de puntos de muestreo, la comunidad presentó segregación mayor a la esperada por azar en 8 de los muestreos (**Tabla 4**). La varianza entre grupos fue significativamente mayor a la esperada en todos estos muestreos excepto en octubre de 2009. Una varianza mayor a la esperada por azar se interpreta como una gran diferencia en los patrones de exclusión competitiva entre los diferentes grupos funcionales. Estas diferencias se explican por el recurrente patrón segregado del grupo funcional C en este nivel espacial, siendo significativamente mayor al esperado en 10 eventos de muestreo. En 2

eventos las especies del género *Eleocharis* (grupo E) presentaron segregación. En el muestreo correspondiente a junio de 2009 la estructura de grupos funcionales observada apoya la adición de especies según la regla de estados favorecidos a este nivel de la escala espacial. Este evento coincide con la mayor segregación a nivel de la comunidad y la mayor varianza entre grupos observada.

Tabla 2 - Grupos funcionales obtenidos.

Grupo	Especies
A: herbáceas palustres I	<i>Alternanthera philoxeroides</i> <i>Alternanthera sp</i> <i>Dichondra microcalyx</i> <i>Hydrocotyle ranunculoides</i>
B: herbáceas acuáticas	<i>Ludwigia peploides</i> subsp. <i>montevidensis</i> <i>Ludwigia peploides</i> subsp. <i>peploides</i> <i>Micranthemum umbrosum</i> <i>Myriophyllum aquaticum</i> <i>Potamogeton sp</i> <i>Ranunculus flagelliformis</i>
C: gramíneas acuáticas	<i>Glyceria multiflora</i> <i>Leersia hexandra</i> <i>Luziola peruviana</i>
D: gramíneas de pradera	<i>Axonopus affinis</i> <i>Cynodon dactylon</i> <i>Paspalum dilatatum</i> <i>Paspalum notatum</i> <i>Paspalum sp</i> <i>Setaria geniculata</i> <i>Stenotaphrum secundatum</i>
E: ciperáceas áfilas (<i>Eleocharis</i>)	<i>Eleocharis sp</i> <i>Eleocharis sp1</i> <i>Eleocharis sp2</i> <i>Eleocharis sp3</i> <i>Eleocharis viridans</i>
F: herbáceas palustres II	<i>Centella asiatica</i> <i>Eclipta elliptica</i> <i>Gratiola peruviana</i> <i>Mentha aquatica</i> <i>Mentha pulegium</i> <i>Pratia hederacea</i>
G: herbáceas duras	<i>Aster squamatus</i> <i>Eryngium echinatum</i> <i>Eryngium horridum</i> <i>Eryngium sp</i> <i>Eryngium sp1</i> <i>Juncus microcephalus</i>
H: helechos acuáticos y algas	<i>Azolla filiculoides</i> Algas filamentosas <i>Marsilea ancylopoda</i>

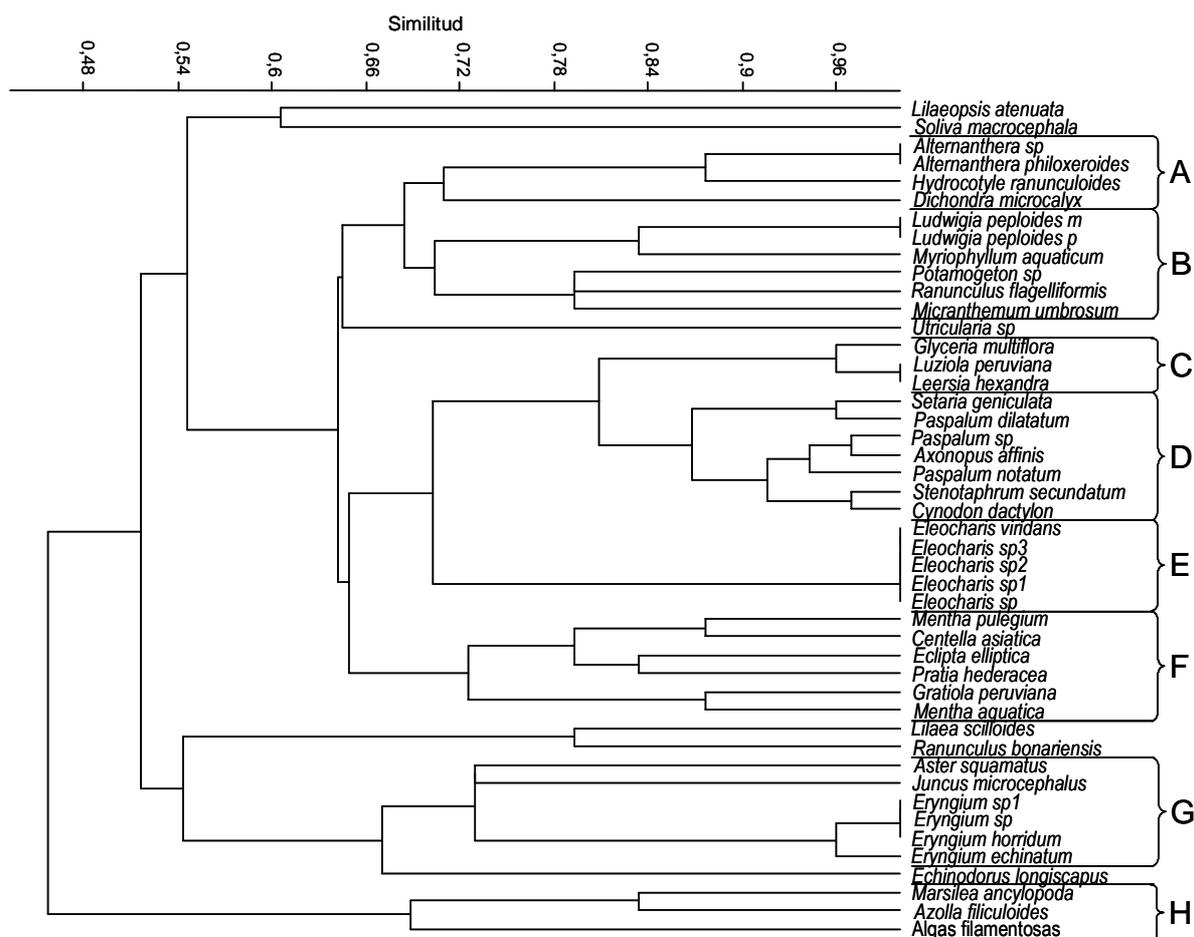


Figura 3 – Cluster de grupos funcionales obtenido mediante el algoritmo de agrupamiento UPGMA, utilizando el promedio ponderado de la similitud de Gower para los caracteres ordinales y la distancia de Hamming para los nominales. La correlación del cluster resultante fue de 0,7845.

Tabla 3 – Resultados de los análisis de estructura de grupos funcionales a nivel de charcos para toda la matriz, la varianza entre grupos y cada uno de los grupos funcionales obtenidos. La última columna corresponde al análisis de estados favorecidos. En algunos muestreos no se realizó el análisis para los grupos funcionales representados por una o ninguna especie.

Muestreo	General	Varianza	A	B	C	D	E	F	G	H	p (obs < esp)
Sep-05	-0,368	-0,438	1,337	-0,189	1,058	-0,706	-0,908	-0,266	-0,165	-0,915	0,592
May-06	0,141	-0,401	1,105	0,659	-0,594	-0,437	-0,385				0,528
Jun-06	-1,166	-0,867	-0,531	-0,500	0,355	1,329	-0,761	-1,078	-0,827		0,843
Jun-07	-1,495	-0,936	-0,491	0,661	-0,691	-0,491	-0,672		0,114	-0,982	0,991
Jul-07	-0,898	-0,469	-0,943	1,670	0,298	-1,303	-0,238	-1,125	-0,021		0,295
Ago-07	-0,717	-0,346	-1,641	0,909	1,389	-0,407	-0,493	-0,409	-0,404	-0,459	0,704
Jun-08	-0,113	-0,150	0,183	-1,287	-0,083	3,007	-0,181	-1,217	-0,405		0,575
Ago-08	-0,643	-0,607	-0,371	0,637	1,010	-1,486	-0,355	-1,271	-1,046	0,639	0,405
Oct-08	-0,115	-0,273	0,786	-1,461	-0,716	1,153	-0,469	-0,564		-0,179	1,000
Jun-09	0,203	1,864	-1,329	-1,023	2,176	0,170	-1,524	0,053	0,193		0,753
Jul-09	-1,218	-1,103	-0,204	0,230	-0,070	-0,636	-0,868	0,962	0,027	-0,917	0,791
Oct-09	0,028	-0,159	0,206	1,450	0,664	-0,770	-0,535	-0,910	-0,944	1,578	0,698

Tabla 4 – Resultados de los análisis de estructura de grupos funcionales y estados favorecidos a nivel de puntos de muestreo. El resultado general y la varianza observada se explica por la segregación en el grupo funcional C, correspondiente a las gramíneas acuáticas, que presentó en forma recurrente segregación mayor a la esperada por azar. El muestreo correspondiente a junio de 2009 presentó resultados consistentes con el ensamblaje por estados favorecidos, coincidiendo con el valor mayor de segregación en la comunidad y la mayor varianza entre grupos.

Muestreo	General	Varianza	A	B	C	D	E	F	G	H	p (obs < esp)
Sep-05	2,364	3,856	0,372	-0,208	7,512	-0,630	-0,621	-0,497	-0,455	-0,491	0,272
May-06	0,676	-0,245	-0,370	0,026	1,026	-0,599	1,510				0,510
Jun-06	2,754	3,498	-0,369	-0,461	6,037	0,281	0,433	-0,844	-0,525		0,478
Jun-07	3,733	3,914	-0,404	-0,107	3,020	-0,537	5,041		-0,706	-0,775	0,877
Jul-07	2,372	3,006	-0,593	-0,272	4,421	-0,761	1,304	-0,857	-0,438		0,286
Ago-07	2,332	4,010	-0,372	-0,163	4,975	-0,626	1,759	-0,978	-0,632	-0,688	0,436
Jun-08	1,611	0,124	0,159	-1,084	1,708	1,733	2,075	-1,013	-0,527		0,508
Ago-08	1,389	0,389	0,629	0,128	2,827	-0,768	0,606	-1,057	-0,857	-0,035	0,161
Oct-08	3,500	6,118	-0,204	0,226	7,633	-0,521	0,514	-0,819		-0,501	0,643
Jun-09	5,381	6,956	0,196	-0,964	6,293	0,443	0,601	-0,863	-0,505		0,028
Jul-09	1,676	1,023	-0,143	-0,541	2,768	-0,334	1,975	-0,661	-0,611	-0,750	0,413
Oct-09	2,340	1,069	-0,235	0,426	5,077	-0,363	1,214	-0,758	-0,615	-0,113	0,333

Teoría Neutral

Saturación de las comunidades

Las ocurrencias de plantas presentaron una relación lineal significativa con el área muestreada en las comunidades locales (**Fig. 4a**; $r^2 = 0,6276$; $p < 0,001$). La cobertura vegetal acumulada en las comunidades locales fue consistente con una función lineal del área muestreada en la metacomunidad (**Fig. 4b**; $r^2 = 0,9156$; $p < 0,001$), aunque algunos charcos presentaron diferencias significativas en la cobertura observada respecto a los valores obtenidos por remuestreo. Las coberturas acumuladas de cada charco, evaluadas a nivel de cuadrantes muestreados, presentaron buen ajuste a funciones lineales de la superficie evaluada (**Fig. 4b**; $r^2 > 0,95$ en todos los casos). Estos resultados sugieren que los charcos presentan un patrón congruente con el supuesto de saturación espacial, pero las comunidades locales podrían estar saturadas a densidades diferentes.

Dinámica de suma-cero

La distribución de frecuencias de las tasas de crecimiento poblacional observadas ajustaron mejor a distribuciones de Laplace que a las Gaussianas en todas las escalas espaciales y temporales consideradas (**Tabla 5, Fig. 5**; $AICw \approx 1$ en todos los casos). Este patrón es congruente con la acción de una dinámica de regulación central en el sistema. Los valores

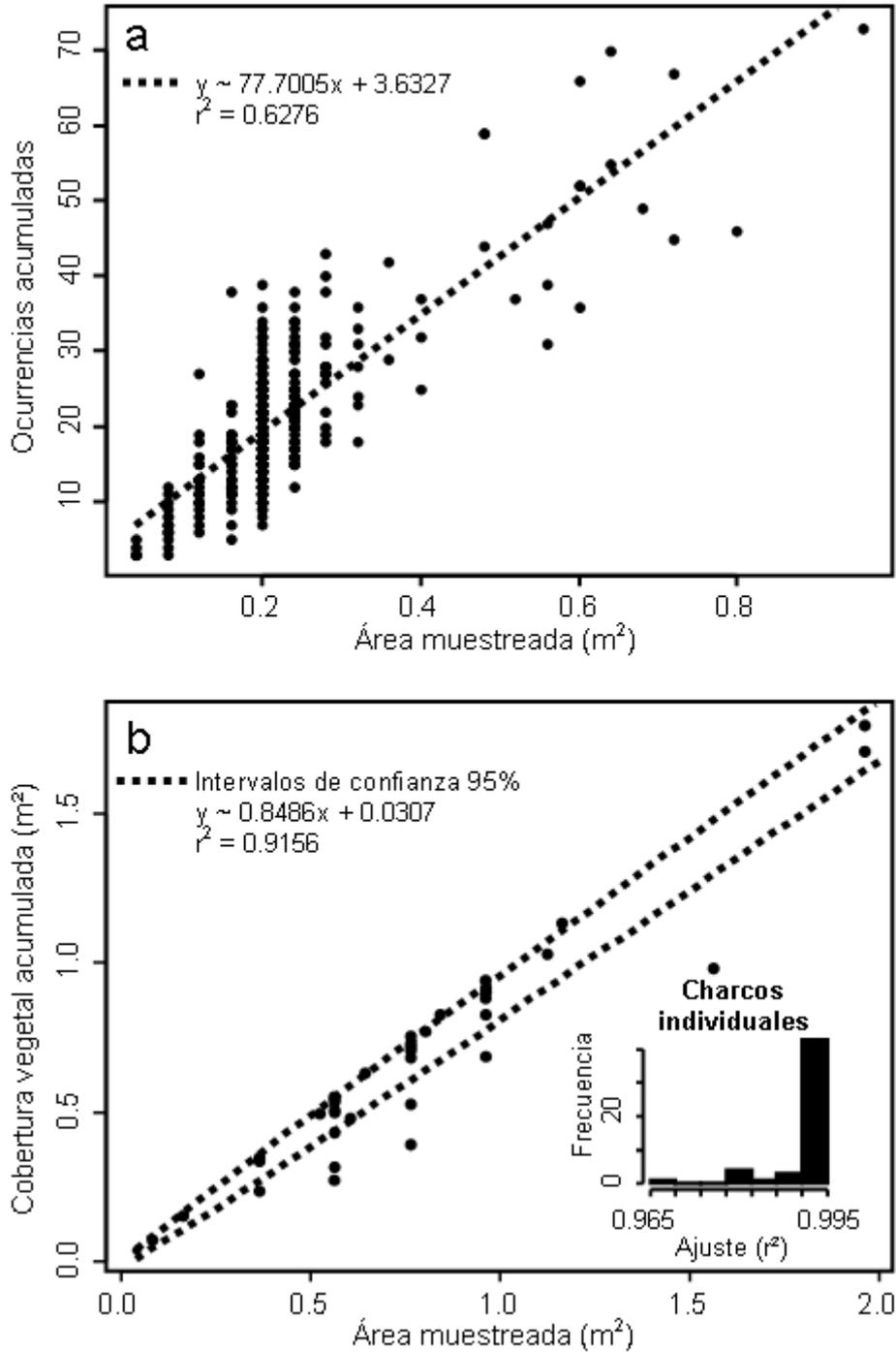


Figura 4 – Gráficos de Saturación de las comunidades. (a) Regresión lineal de ocurrencias acumuladas según la superficie muestreada en cada charco en todo el período evaluado. La línea punteada indica el modelo ajustado. (b) Cobertura vegetal acumulada en el área muestreada en 53 charcos en julio de 2009. La línea punteada indica el intervalo de confianza al 95% obtenido por remuestreo. El histograma inserto muestra el ajuste de la cobertura vegetal acumulada de cada charco como función lineal del área muestreada.

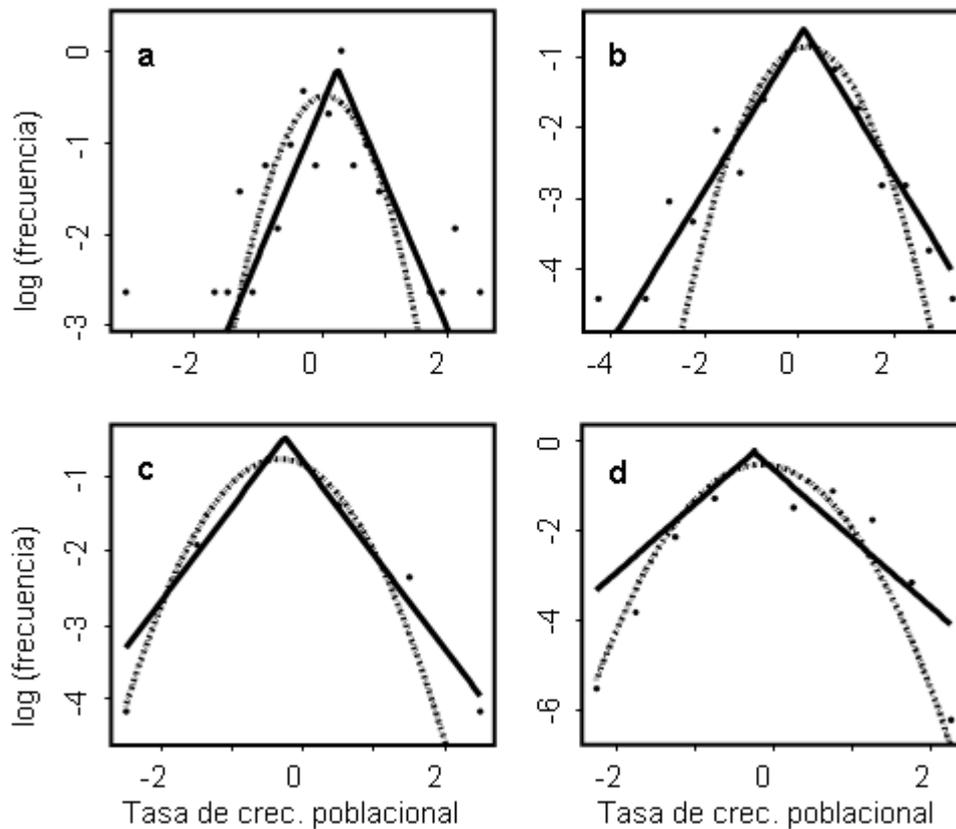


Figura 5 – Distribución de frecuencias de las tasas de crecimiento poblacional observadas en la metacomunidad entre (a) años y (b) muestreos sucesivos, y en las comunidades locales entre (c) años y (d) muestreos sucesivos. Todas las series presentaron mejor ajuste a la distribución de Laplace (línea continua) que a la distribución Normal o Gaussiana (línea punteada). Este patrón es coherente con una dinámica compensada como la de suma-cero propuesta bajo TNUBB.

Tabla 5 – Valores del índice de Criterio de Información de Akaike (AIC) obtenidos para el ajuste de la distribución de frecuencias de las tasas de crecimiento poblacional a las distribuciones Normal y de Laplace. El valor del peso de AIC (AICw) es una medida a la probabilidad del modelo como mejor ajuste entre los evaluados. En todos los casos la distribución de Laplace presenta mejor ajuste que la Gaussiana. La última columna presenta el valor central de la distribución de Laplace correspondiente.

Escala espacial	Δt	AIC _{Normal} (AICw)	AIC _{Laplace} (AICw)	Centrado en
Metacomunidad	Anual	-5,24 (1,18E-06)	-32,53 (> 0,99)	0,239
	Muestreo	-25,80 (4,45E-09)	-64,26 (> 0,99)	0,099
Comunidades locales	Anual	-2,93 (8,63E-06)	-26,25 (> 0,99)	-0,258
	Muestreo	1,92 (1,39E-04)	-15,84 (> 0,99)	-0,250

centrales de las distribuciones Laplace ajustadas fueron cercanos a 0 en todos los casos, lo que es congruente con una dinámica de suma-cero, en que la muerte de un individuo es seguida por el reclutamiento de un sustituto de su misma u otra especie (Marquet et al., 2007).

Estimación de parámetros

Los valores estimados de θ para la metacomunidad fueron 12,44 (95% entre 10,21 y 15,23) utilizando el método de Munoz y colaboradores (2007) y 12,96 utilizando el de Etienne (2009a). La estimación de las tasas de migración locales (m) no pudo ser completada con el método de Etienne debido a la interrupción del proceso en charcos en que se tomaron muy pocas muestras y presentaban muy pocas ocurrencias ($J \leq 5$). Considerando la similitud entre los valores de θ obtenidos por ambos métodos, utilizamos el valor 12,5 en los siguientes análisis cuando este parámetro fuese requerido. Los valores de m estimados por el primer método se encontraron en el rango de 0,053 y 0,67 (**Fig. 6**) y presentaron una relación significativa con la cantidad de individuos en la comunidad local, según la ecuación $m \approx J^{-\omega}$, siendo el valor del parámetro $\omega = 0,434$ ($t_{1,433} = 60.66$; $p < 0,001$).

Distribución de abundancias

El mejor ajuste en los modelos de distribución de abundancias se obtuvo para la aproximación numérica a la suma-cero multinomial esperada bajo TNUBB (**Fig. 7**; AIC = 1151,6; AICw \approx 1), seguido por la lognormal (AIC = 1439,3; AICw < 0,001), la serie geométrica (AIC = 1746,0; AICw < 0,001) y el modelo de vara quebrada (AIC = 10619,4; AICw < 0,001). La mayoría de los valores observados cayeron dentro del intervalo de confianza obtenidos en las simulaciones neutrales (**Fig. 7**, inserto). A pesar de que bajo el modelo de metacomunidad neutral no se espera la larga cola de singletons observada, este fue sin embargo el modelo que presentó el mejor ajuste.

Relación riqueza-área

El modelo de riqueza-individuos que tuvo el mejor ajuste fue la curva de Arrhenius (**Fig. 8**; $c = 1,28$, $z = 0,66$; AIC = 1959,4; AICw = 0,611). El modelo neutral que obtuvo el mejor ajuste fue el modelo con dispersión limitada con un único valor de m para todas las comunidades locales (AIC = 1960,3; AICw = 0,389), seguido por el modelo en que m depende del tamaño de la comunidad local (AIC = 2003,0; AICw < 0,001). Ambos modelos ajustaron mejor que el modelo nulo de muestreo pasivo (AIC = 2294,0; AICw < 0,001). Los valores de m y ω fueron

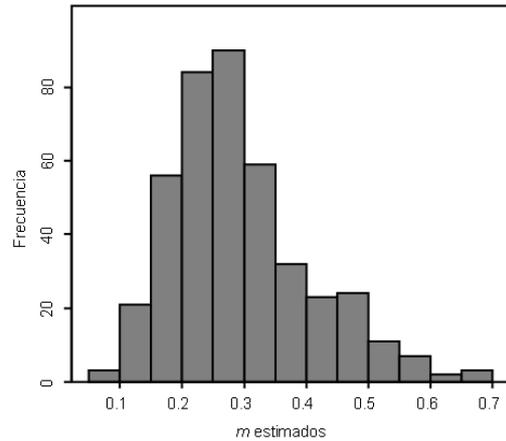


Figura 6 – Histograma de los valores estimados para la tasa de migración, m , de las 434 comunidades locales. El método utilizado fue el publicado por Munoz y colaboradores (2007).

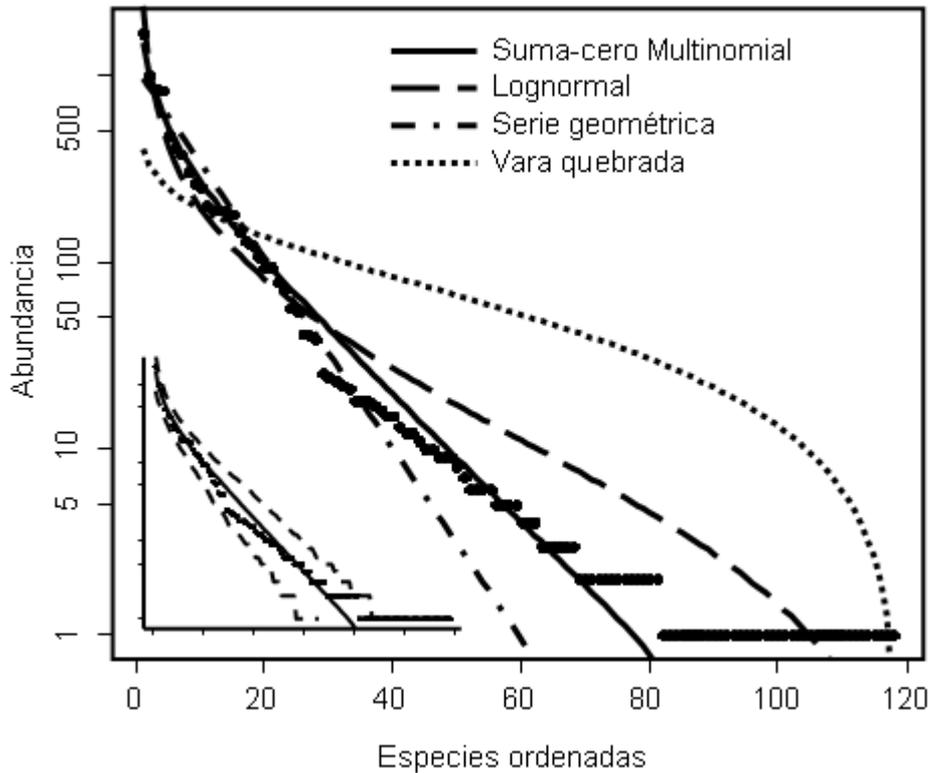


Figura 7 – Curva de diversidad-abundancia de la metacomunidad (puntos), donde se muestran las curvas ajustadas de los modelos de Vara quebrada, Serie geométrica, Lognormal y Suma-cero multinomial. El gráfico inserto muestra la media (línea continua) y los intervalos de confianza (líneas punteadas) al 95% de las simulaciones hechas con el modelo neutral con $\theta = 12.5$, superpuestos a los valores observados.

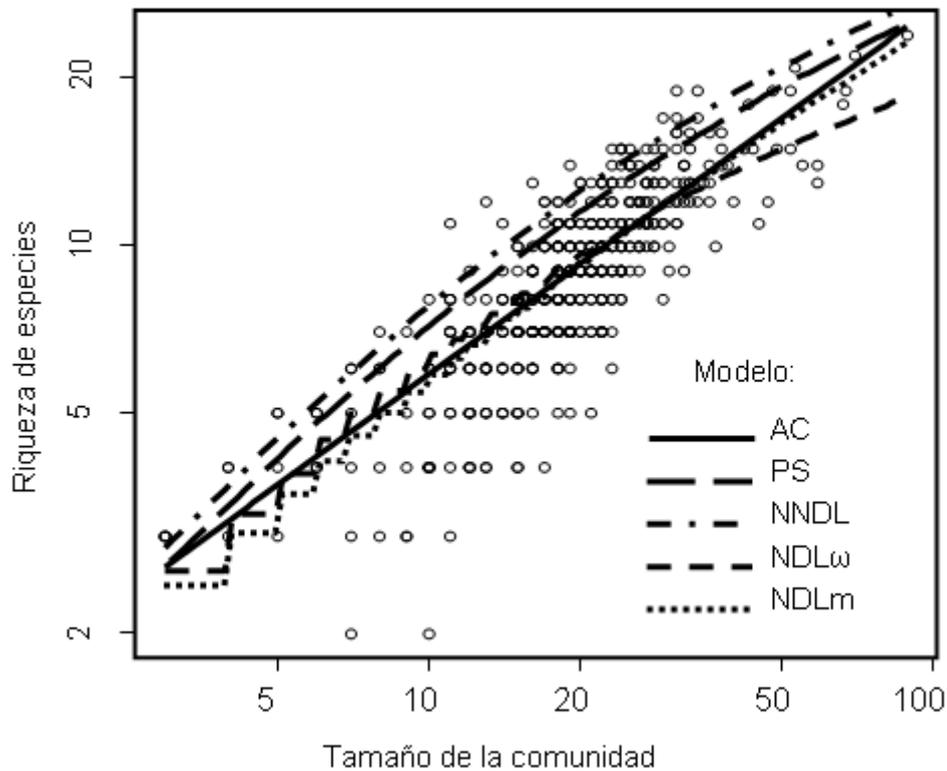


Figura 8 – Riqueza de especies en función del tamaño de la comunidad. AC: Curva de Arrhenius; PS: modelo nulo de muestreo pasivo; NNDL: modelo neutral sin dispersión limitada desde la metacomunidad; NDL ω : modelo neutral con dispersión limitada en función del tamaño de la comunidad local, según $m = J^\omega$; NDLm: modelo neutral con dispersión limitada constante e independiente del tamaño de la comunidad local. Los modelos neutrales fueron ajustados utilizando el parámetro estimado $\theta = 12.5$.

diferentes a los obtenidos en la estimación de parámetros. El primero ($m = 0,772$) fue mayor a todos los valores de m previamente estimados usando los datos del mismo conjunto de charcos. En el segundo caso, el valor ajustado ($\omega = 0,129$) fue menor al obtenido anteriormente. Estas diferencias respecto a los valores estimados anteriormente son congruentes entre sí, ya que un valor menor de ω corresponde a valores de m más cercanos a 1, según la relación $m \approx J^{-\omega}$. El nuevo exponente ajustado, más cercano a 0, implica una menor variación en los valores lineales de m . Este exponente es también más consistente, respecto al estimado anteriormente, con que el modelo que presentó el mejor ajuste fuese el que utiliza un valor de m único a todas las comunidades.

A pesar de que el modelo neutral sin dispersión limitada fue el que obtuvo el peor ajuste entre los evaluados ($AIC = 2467,8$; $AICw < 0,001$), parece representar una buena estimación del límite superior de la relación (**Fig. 8**).

Los valores de riqueza esperada utilizando los valores estimados de los parámetros θ y los m locales para todos los charcos presentaron una relación lineal significativa con la riqueza observada en las comunidades locales (**Fig. 9**; $r^2 = 0,8411$; $p < 0,001$). Sin embargo, la riqueza esperada con los parámetros estimados fue consistentemente menor a la observada.

El segundo análisis de la relación riqueza-individuos tuvo como resultado que la corrección de las abundancias no mejora el ajuste de los modelos evaluados. El ajuste de los mismos fue levemente mejor con los datos originales que con las abundancias corregidas por la cobertura vegetal (**Tabla 6**).

Tabla 6 – Ajuste de los modelos de riqueza en función del tamaño de la comunidad. Los datos originales presentaron mejor ajuste que los datos con la cantidad de individuos corregidos en función de las cobertura vegetal de las diferentes comunidades.

	Datos originales	J corregido
Arrhenius	225,7557	228,1413
Muestreo pasivo	253,4941	255,6172
Neutral sin dispersión limitada	269,9606	272,5801
Neutral con dispersión limitada como $m = J^\omega$	223,8171	225,8007
Neutral con dispersión limitada como m fijo	223,5950	229,2988

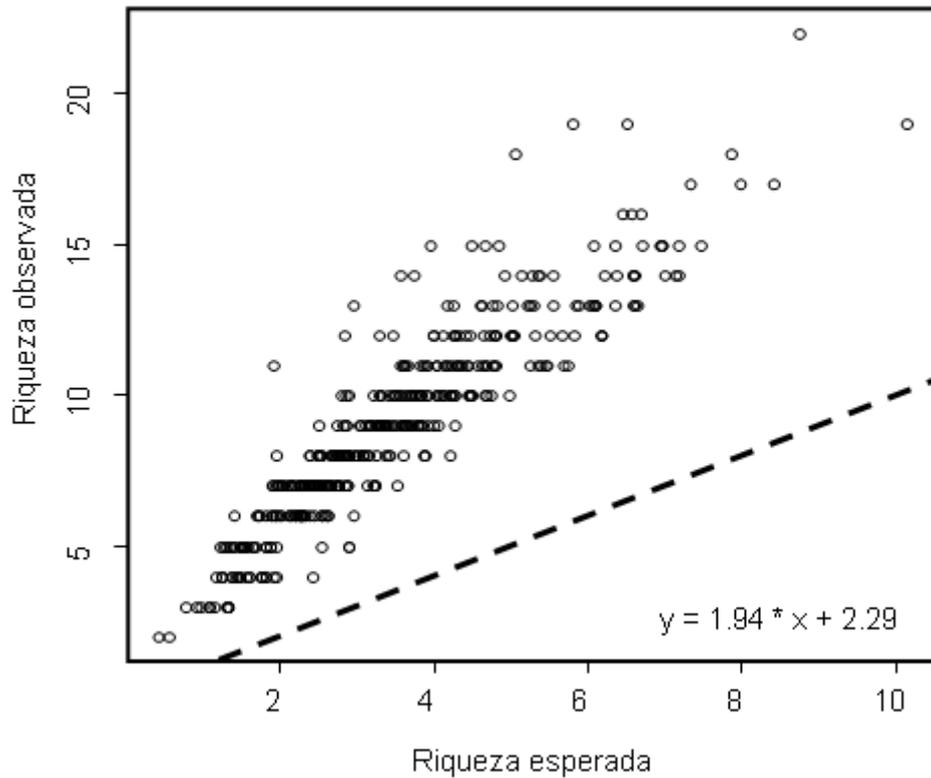


Figura 9 – Riqueza observada en función de la esperada para las comunidades locales utilizando el modelo que presentó el mejor ajuste en la relación entre riqueza y tamaño de las comunidades. Los valores esperados se obtuvieron aplicando el modelo con los parámetros estimados θ y los de m de cada comunidad local. La relación es lineal y significativa, sin embargo los valores de riqueza observados son prácticamente el doble de los esperados por el modelo con estas combinaciones de parámetros.

Test exacto de neutralidad

Los valores de θ estimados para los muestreos fueron menores al estimado para toda la metacomunidad utilizando los datos de todos los muestreos (**Tabla 7**). Esto puede deberse al método de estimación utilizado o al tratamiento de los datos al no haber juntado información de más de un muestreo para hacer las estimaciones y requiere atención aparte. Las abundancias relativas observadas en las metacomunidades de los cuatro muestreos considerados en este análisis fueron congruentes con las obtenidas en las simulaciones (**Fig. 10**). La verosimilitud de que los datos observados pertenezcan a una comunidad neutral en función de los parámetros obtenidos estuvo siempre por encima del 5% de los obtenidos por simulación (**Tabla 7**). Esto implica que las comunidades observadas no serían

significativamente diferentes de comunidades generadas bajo la acción exclusiva de mecanismos neutrales. La evaluación de la diversidad beta entre pares de charcos en los cuatro muestreos dio como resultado que algunos pares fueron más o menos parecidos entre sí que lo obtenido en las simulaciones (**Tabla 8**). Sin embargo, en ninguno de los cuatro muestreos estos casos representaron una proporción significativa del total, por lo que se puede pensar que el modelo de simulación reproduce en forma adecuada el sistema observado.

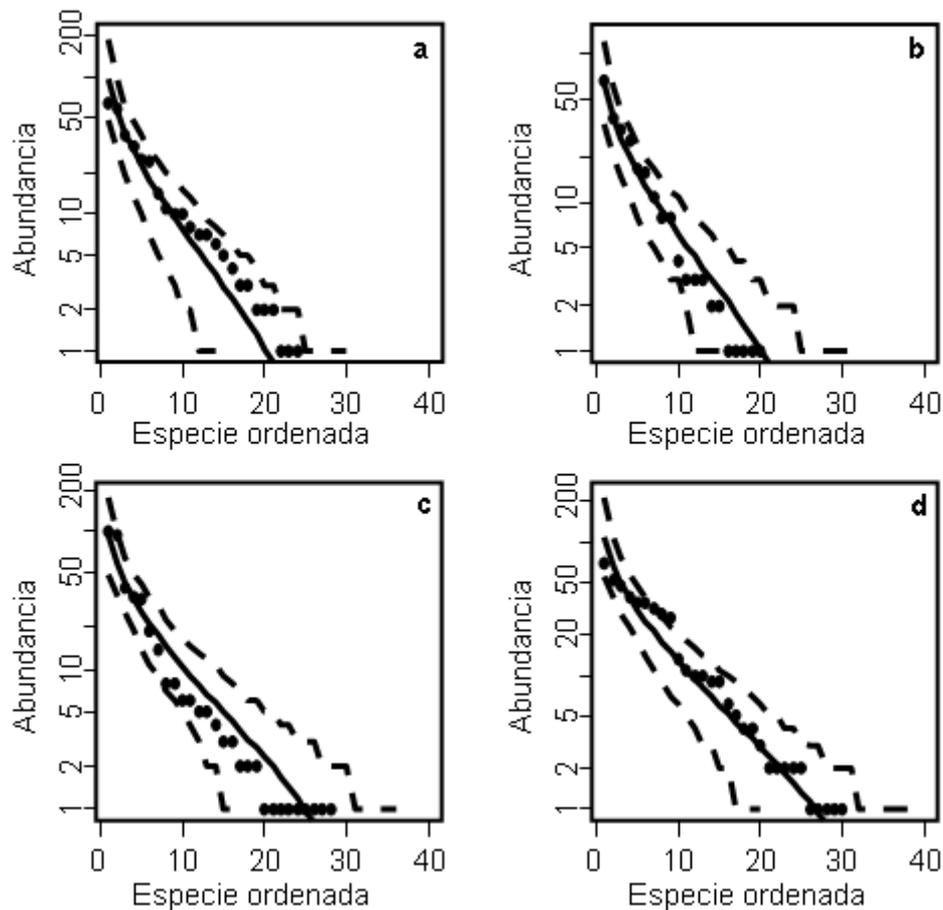


Figura 10 – Abundancia de especies observada (puntos) y la media (línea continua) e intervalos de confianza del 95% (líneas punteadas) obtenidas en las simulaciones para los muestreos de (a) setiembre de 2005, (b) mayo de 2006, (c) junio de 2007 y (d) octubre de 2008. Excepto por algunas especies en el último muestreo, todas las abundancias estuvieron dentro de lo esperado por el modelo.

Tabla 7 – Estimación de θ y verosimilitud de las comunidades observadas como comunidades neutrales con los parámetros estimados en cada muestreo. La probabilidad de que se traten de comunidades generadas por mecanismos neutrales se estima *a posteriori* como la proporción de los índices de verosimilitud de las comunidades simuladas con la misma combinación de parámetros que son menores a los de las observadas.

Muestreo	θ	loglikelihood	p(neutral)
Sep-05	5,523	-335,210	0,122
May-06	6,369	-197,992	0,747
Jun-07	7,216	-293,852	0,835
Oct-08	7,786	-408,580	0,292

Tabla 8 – Cantidad de pares de comunidades locales observadas en cada uno de los muestreos y la probabilidad *a posteriori* de encontrar comunidades más parecidas o más diferentes entre sí que las obtenidas por simulación mediante un modelo neutral. En ninguno de los casos la proporción de pares discrepantes con el modelo excedió 0,05.

Muestreo	pares totales	p(<0,025)	p(>0,975)
Sep-05	171	0	0,006
May-06	91	0,044	0
Jun-07	153	0,026	0
Oct-08	153	0,020	0

Discusión

Ensamblaje por grupos funcionales

Los grupos funcionales obtenidos en la clasificación fueron coherentes no sólo desde el punto de vista morfológico en base a los caracteres seleccionados, sino también en base a los microhábitats ocupados por las diferentes especies (Lombardo, 1982, 1983, 1984). Esto es un resultado importante, congruente con el marco teórico sobre clasificación de grupos funcionales (Wilson, 1999b), la manera en que determinados caracteres morfológicos reflejan la función de las distintas especies (Weiher et al., 1999; Booth et al., 2003; Díaz et al., 2004) y los métodos empleados en la clasificación (Podani y Schmera, 2006).

Las diferencias en los resultados obtenidos en los niveles espaciales de charco y punto de muestreo indican que el nivel en la escala de observación tiene un rol central en la detección de los patrones observados (Levin, 1992). Tanto los patrones de co-ocurrencia de especies como los de dispersión de caracteres funcionales entre especies en las comunidades han sido reportados como patrones escala-dependientes (Webb et al., 2002), siendo más congruentes con la similitud limitante de la coexistencia a medida que el grano espacial se achica (Weiher y Keddy, 1995; Stubbs y Wilson, 2004; Holdaway y Sparrow, 2006). De este modo la competencia interespecífica representaría una interacción importante en la estructuración local de las comunidades, pero los patrones resultantes de la misma podrían no ser evidentes más allá del nivel espacial en que ocurre la interacción. Esto contrasta con la visión de las interacciones comunitarias determinando los patrones observados a distintas escalas (Ricklefs y Schluter, 1993). La posibilidad de que mecanismos alternativos a la competencia puedan estar generando los patrones observados es discutible (Ulrich y Gotelli, 2007). Otros mecanismos frecuentemente invocados como la existencia de diferencias geográficas o en la historia biogeográfica de los charcos serían poco factibles al haber trabajado en un único tipo de hábitat, donde la distancia máxima entre comunidades es apenas mayor a 2 Km y las diferencias en el manejo al que están sometidos los predios no se ve reflejado en el análisis a nivel de charcos. La co-ocurrencia significativamente diferente del azar en el nivel de puntos de muestreo puede ser generada por asociaciones particulares a microhábitats (*e.g.* centro o borde del charco) de las especies que aparecen segregadas. No obstante, en los grupos funcionales que presentan el patrón no habría sustento para este mecanismo, debido a que la segregación está ocurriendo entre especies dentro de los propios grupos, y éstos son congruentes con las asociaciones a microhábitat reportadas para las especies que los

componen (Lombardo, 1982, 1983, 1984). En este nivel espacial se observó la ocurrencia de estados favorecidos en una ocasión, coincidiendo con la máxima diferencia en la co-ocurrencia respecto a lo esperado por azar. Este resultado es interesante ya que la segregación en ese muestreo es explicada por el patrón de un único grupo funcional. La adición de especies en el nivel de los puntos de muestreo puede ser secuencial, pero las especies que están entrando a las comunidades a este nivel no necesariamente presentan patrones congruentes con la exclusión competitiva.

La ausencia de diferencias significativas del azar no implica que no exista competencia, pero pone el foco en otros mecanismos en la estructuración de las comunidades, como la dinámica efímera de los charcos o la presión de herbivoría. En sistemas donde la adversidad ambiental es más importante que las interacciones interespecíficas en la estructuración de las comunidades los patrones de dispersión de caracteres y co-ocurrencia de especies pueden no ser diferentes de la aleatoriedad o incluso presentarse los patrones opuestos: convergencia de caracteres y agregación de especies (Weiher y Keddy, 1995; Holdaway y Sparrow, 2006; Carranza et al., 2010). Estos resultados generan una perspectiva interesante acerca del rol del nicho ecológico en estos sistemas y la importancia de mecanismos asociados al filtro ambiental y las interacciones interespecíficas en la estructuración de las comunidades (Weiher y Keddy, 1999b; Wilson, 1999b; Chase y Leibold, 2003). Es importante destacar que esta evaluación es un insumo importante en el fortalecimiento del marco teórico sobre ensamblaje de comunidades. No sólo se clasificaron las especies presentes en la comunidad en grupos funcionales alfa mediante un procedimiento metodológicamente adecuado (Wilson, 1999b; Booth et al., 2003; Podani y Schmera, 2006), también se evaluó explícitamente el rol de la competencia interespecífica en la estructuración de las comunidades con una metodología robusta (Gotelli y Graves, 1996; Gotelli, 2000; Ulrich y Gotelli, 2007) entre y dentro de los grupos obtenidos en dos niveles de la escala espacial, con resultados que sugieren escalas específicas para la acción de mecanismos ecológicos.

Teoría Neutral

La TNUBB es una teoría de muestreo, cuyas predicciones sobre patrones de biodiversidad permiten la evaluación a partir de muestreos sin necesidad de conocer la riqueza o abundancia total de las especies en las comunidades (Hubbell, 2001; Alonso et al., 2006; McGill et al., 2006, 2007). El muestreo realizado permite equiparar sin demasiado sesgo las ocurrencias de especies a abundancias en la muestra (McGinnies, 1934; Booth et al., 2003; Sutherland,

2006), pero no permite evaluar predicciones de TNUBB al nivel de las unidades muestrales donde a todas las especies se adjudicó abundancias iguales a 1.

Evaluación de los supuestos

El cumplimiento de los supuestos detrás de una teoría es deseable en la aplicación de modelos que de ella derivan (Paine, 2005). Se evaluaron la saturación de las comunidades y la dinámica de suma-cero como forma de justificar la aplicación de modelos neutrales de suma-cero formulados bajo la TNUBB (Hubbell, 2001; Haegeman y Etienne, 2008). Los resultados obtenidos son congruentes y justifican el uso posterior de estos modelos al analizar los patrones de biodiversidad observados en el sistema de estudio.

El supuesto de saturación de las comunidades no puede ser rechazado con los resultados obtenidos. Sin embargo, existen algunos charcos en los que la cobertura vegetal acumulada es diferente a la general de la metacomunidad obtenida por remuestreo. Hubbell (2001) identifica tres motivos por los que las comunidades pueden no estar saturadas. El primero es que los organismos evaluados pertenezcan a grupos tróficos diferentes y no puedan ser tratados como pertenecientes a la misma metacomunidad, lo cual no parece tener demasiado sentido en este caso. No obstante, debería evaluarse en el futuro este patrón en función de los grupos funcionales obtenidos para descartar completamente esta posibilidad. Los otros dos motivos que expone Hubbell parecen tener más asidero en este sistema. Los charcos temporales son sistemas efímeros, sujetos a perturbaciones directamente relacionadas con pulsos de inundación y desecación (Blaustein y Schwartz, 2001; De Meester et al., 2005; Céréghino et al., 2008; Laufer et al., 2009). Este hecho, sumado al manejo de pastoreo al que están sometidos los predios en que se realizaron los muestreos, puede estar afectando tanto la tasa de disturbio a que son sometidos los charcos como la disponibilidad de nutrientes en los mismos, lo que puede estar explicando la desviación de algunos charcos por fuera del patrón general de la metacomunidad. De todos modos, el patrón observado de cobertura vegetal acumulada presenta un gran ajuste a una función lineal del área evaluada.

La evaluación de suma-cero mediante el contraste del ajuste de las tasas de crecimiento observadas a una distribución de Laplace, frente al ajuste a una distribución Gaussiana (Labra et al., 2007; Marquet et al., 2007) representa una contribución metodológica importante. El ajuste a una distribución de Laplace de tasas de fluctuación ha sido planteada previamente para otros sistemas regulados (Gopikrishnan et al., 1999; Labra et al., 2007), además de en

dinámicas de poblaciones (Keitt y Stanley, 1998; Keitt et al., 2002). Particularmente en el proceso de seleccionar un modelo neutral para abordar el análisis de datos empíricos es importante la evaluación del cumplimiento de este supuesto, debido a la proliferación de modelos neutrales que no requieren esta dinámica (Etienne et al., 2007; Haegeman y Etienne, 2008).

Estimación de parámetros

La estimación del número fundamental de biodiversidad y las tasas de migración locales fue realizada mediante métodos consistentes con los datos obtenidos en los muestreos (Beeravolu et al., 2009). Esta etapa en la evaluación requiere particular cuidado, ya que no solo es importante utilizar un método congruente con el tipo de datos disponibles, sino que los distintos métodos pueden dar estimaciones diferentes (Etienne, 2007, 2009a, 2009b; Munoz et al., 2007, 2008; Beeravolu et al., 2009), quitando solidez a las evaluaciones que se realicen con esos parámetros. Se reconoce particularmente la importancia de una adecuada estimación para evaluaciones que requieren simular comunidades a partir de los parámetros estimados o el ajuste de fórmulas de muestreo para evaluar la verosimilitud de los modelos (Etienne, 2007, 2009a, 2009b; Munoz et al., 2007, 2008; Haegeman y Etienne, 2008). Una revisión del protocolo de muestreo podría en el futuro permitir la aplicación sistemática de procedimientos de estimación más precisos (Etienne, 2009b), al minimizar los errores de estimación producidos en comunidades demasiado pequeñas. A su vez, un muestreo más informativo de las particularidades de cada comunidad local podría limitar la cantidad de combinaciones óptimas de parámetros, produciendo estimaciones en un tiempo razonable.

El valor de θ estimado fue menor a los de comunidades diversas usualmente utilizadas para contrastar modelos de TNUBB (Hubbell, 2001; Etienne, 2007; Volkov et al., 2007; Perry et al., 2009). Este resultado puede interpretarse como que la diversidad en esta metacomunidad es menor a la observada en esos sistemas. Una diversidad local alta puede obtenerse de dos maneras: con altas tasas de especiación y poca migración (alto θ y bajos m) o con poca especiación pero una copiosa llegada de migrantes (bajo θ y altos m) (Perry et al., 2009) –el caso de altos θ y m es trivial–. Este caso parece ser del segundo tipo, ya que afirmar que el sistema es poco diverso sería hacerle poca justicia, 118 especies en unas cuantas Hectáreas es una riqueza al menos moderada si se la compara con otros sistemas previamente evaluados.

El presente estudio aportó una de las pocas estimaciones disponibles sobre el efecto del tamaño de los sistemas en sus tasas de reclutamiento de propágulos externos o internos a la comunidad local. Este aporte es fundamental dentro de la teoría neutral pero también desde la teoría ecológica clásica, en donde la existencia de una asociación entre el tamaño de un sistema y su tasa de inmigración es frecuentemente asumido y rara vez evaluado (MacArthur y Wilson, 1967; Hanski, 1999a; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007). La relación entre la tasa de migración estimada para cada comunidad y la cantidad de individuos en las mismas, dada por la función $m \approx J^{-\omega}$ presentó ajuste significativo. Esta relación implica que cuanto menor es la comunidad local muestreada más importante es la migración, pero que a medida que la comunidad es mayor el reclutamiento de individuos nacidos dentro de la comunidad empieza a ser más importante en la dinámica. El valor ajustado de ω fue de 0,434. Este valor es dos órdenes de magnitud mayor al ajustado por Hubbell en los datos de árboles en la isla de Barro Colorado (Hubbell, 2001), por lo que la tasa de migración observada en los charcos decae más rápidamente al agrandar las comunidades. Muchas especies en el sistema presentan reproducción vegetativa (Lombardo, 1982, 1983, 1984), lo que puede justificar una colonización de espacios disponibles más importante a nivel local. Si consideramos además la dinámica estacional del sistema –donde muchas especies presentan una ventana de tiempo acotada para su nacimiento o dispersión– la migración puede llegar a perder importancia en la dirección de las dinámicas en comunidades aún de tamaño moderado. Se ha dicho que los charcos temporales son sistemas diversos regionalmente, cuyo valor radica principalmente en la variabilidad entre charcos aunque individualmente su riqueza sea moderada (De Meester et al., 2005; Céréghino et al., 2008). Este resultado parece apuntar en ese sentido.

Distribución de abundancias

Las abundancias de especies observadas en la metacomunidad presentaron un mejor ajuste al modelo neutral utilizado que a cualquiera de los modelos alternativos. Los modelos neutrales de abundancia relativa de especies son modelos deductivos dinámicos, que ajustan bien a comunidades con buenos ajustes a los modelos inductivos lognormal y serie logarítmica (Hubbell, 2001; Magurran, 2005; Volkov et al., 2007). La plasticidad del modelo ajustado se refleja en el hecho de que el mismo θ lleva a simulaciones con abundancias dentro de un intervalo de confianza muy amplio. Sin embargo, el modelo falló en la predicción de la longitud de la cola de especies con un solo individuo en la metacomunidad. El modelo neutral empleado fue un modelo de metacomunidad no limitado por dispersión, prediciendo una

mayor riqueza en especies con baja cantidad de individuos, más acorde a una serie de Fisher que a una lognormal (Hubbell, 2001). La longitud de la cola de singletons observada, por fuera de lo esperado por el modelo, puede deberse a varios aspectos relativos a los datos utilizados. Existieron algunos problemas en la identificación de especies raras en el muestreo que podrían llevar a que la tabla utilizada presente más especies que las que realmente están presentes en el sistema. Sin embargo, si bien existen algunas especies cuya identificación es dudosa en el sistema de estudio, su identidad como especies diferentes es poco discutible debido a que la persona encargada de la identificación presenta idoneidad para la tarea y estuvo presente en el procesamiento del material de todos los muestreos. Especies raras con sólo una ocurrencia aparecen distribuidas a lo largo de todo el período evaluado. Sin haber entrado en el detalle de separar cuáles especies son raras y cuáles no, al juntar todos los datos para la evaluación de la metacomunidad pueden estar apareciendo más especies raras que las esperadas y cuya distribución de abundancias es diferente a las especies comunes en el sistema, presentando una larga cola de singletons (Magurran y Henderson, 2003).

El modelo neutral ajustado se basa en simulaciones numéricas. Existen soluciones analíticas a la distribución suma-cero multinomial propuesta por Hubbell, desarrollados con posterioridad a la publicación de la teoría (Alonso y McKane, 2004; McKane et al., 2004; Volkov et al., 2007), pero su implementación e interpretación no son sencillas, ya que la salida no es necesariamente un vector de abundancias relativas. Entendiendo que los métodos numéricos requieren gran cantidad de simulaciones para obtener estimaciones precisas, se reconoce la necesidad de abordar la evaluación de este patrón mediante modelos analíticos en el futuro (McGill et al., 2006).

Relación riqueza-área

La relación observada entre el área muestreada y las ocurrencias y cobertura vegetal acumulada justifica una interpretación en términos de relación especies-área. En el caso de la acumulación de especies con la cantidad de individuos, la pendiente observada es congruente con la escala espacial local de observación (Rosenzweig, 1995; Hubbell, 2001). El ajuste a un modelo neutral limitado por dispersión es a su vez congruente con el paisaje discontinuo en que fueron colectadas las muestras (Hubbell, 2001). La tasa de migración en el modelo neutral que presentó el mejor ajuste fue constante, independiente del tamaño de la comunidad y mayor que cualquiera de los valores de m estimados para las comunidades locales en la estimación de parámetros. Esto es congruente con la observación de que la riqueza esperada

utilizando los valores estimados de θ y los m de las comunidades locales fueran consistentemente menores que la riqueza observada en las mismas, siguiendo una relación lineal. Esta subestimación consistente de la riqueza de las comunidades locales lleva a dos explicaciones no mutuamente excluyentes: un sesgo consistente en la estimación de parámetros y/o un problema en el modelo teórico utilizado. En su tratamiento de este patrón, Hubbell plantea dos de los modelos aquí utilizados, el modelo sin dispersión limitada, dado por

$$E(S_k | \theta, J_k) \approx \theta \cdot \ln\left(1 + \frac{J_k - 1}{\theta}\right)$$

y el modelo con dispersión limitada dependiente del tamaño de la comunidad local

$$E(S_k | \theta, J_k) \approx \sum_{i=1}^{J_k} \frac{\theta \cdot i^{-\omega}}{\theta + i - 1}$$

(Hubbell, 2001). Los cuales corresponden a los modelos 3 y 4 de ésta tesis. La discrepancia entre el modelo 4 y los datos es relevante y se manifiesta tanto en el ajuste como en la diferencia entre el ω ajustado y el previamente obtenido de los valores de m en la estimación de parámetros (0,129 y 0,434). El marco en que fueron planteados estos modelos por Hubbell es en el tratamiento de patrones de riqueza en función del tamaño poblacional asumiendo una densidad constante en comunidades continuas. Los patrones de riqueza acumulada en el área en islas de hábitat discontinuo son explícitamente dejadas de lado en su planteo (Hubbell, 2001). Teniendo esto en cuenta, se hace necesario abordar este patrón en futuras evaluaciones, intentando al menos descartar que la discrepancia observada se deba a sesgo en la estimación de parámetros utilizada en esta tesis.

El gran resultado de esta evaluación es que el modelo no limitado por dispersión proveyó una estimación adecuada del límite superior en el escalamiento riqueza área. Este resultado es relevante debido a que este modelo en particular se basa en un solo parámetro, el número fundamental de biodiversidad θ y debido a que el resultado obtenido es congruente con lo esperado según el marco teórico (Hubbell, 2001). En este contexto se logra identificar una restricción máxima para la riqueza esperada, no evidente por fuera de la teoría neutral. El alejamiento hacia menores riquezas locales se debería a la acción de mecanismos neutrales como las limitaciones en la dispersión o de nicho como la exclusión de especies por interacciones antagónicas.

Test exacto de neutralidad

La verosimilitud de las comunidades observadas en los cuatro muestreos evaluados estuvo dentro de lo esperado bajo la acción exclusiva de mecanismos neutrales. La incidencia de pares de comunidades incongruentes con el patrón esperado de diversidad β representa una proporción no significativa de la cantidad de datos en todos los casos. Estos resultados indican al menos que los mecanismos que generan los patrones observados son indistinguibles en su efecto de procesos asociados a TNUBB. Los charcos temporales son sistemas efímeros, en los que la importancia relativa de la colonización, competencia y depredación varían a lo largo del ciclo de formación y mantenimiento de los charcos (Wilbur, 1997). Que los patrones observados sean congruentes con los mecanismos asociados a la Teoría Neutral en muestreos realizados en diferentes etapas del período de charcos representa un resultado importante desde el punto de vista del contraste empírico.

Esta evaluación supone un avance metodológico importante en la evaluación de TNUBB, ya que se evalúan explícitamente desviaciones del modelo de TNUBB sin necesidad de evaluar una hipótesis alternativa (Etienne, 2007). La evaluación de neutralidad en base al ajuste de curvas de abundancia ha sido reportada como un test débil (McGill et al., 2006). Uno de los motivos para tal afirmación lo constituye la evidencia de que patrones aparentemente debidos a mecanismos neutrales pueden deberse a la acción de otros mecanismos (Doncaster, 2009; Perry et al., 2009; Chisholm y Pacala, 2010). La evaluación de la desviación del modelo en base a patrones esperados explícitamente bajo su aplicación representa un nuevo estándar en la evaluación de modelos neutrales. No obstante, su utilización en trabajos empíricos ha sido muy limitada. Al complementar este análisis con el contraste de patrones de recambio de especies (diversidad β) entre comunidades observadas y simuladas se ha logrado identificar mecanismos complementarios a la neutralidad en la generación de patrones de diversidad biológica discrepantes con los esperados solamente bajo la acción de mecanismos neutrales (Perry et al., 2009).

Al haberse evaluado el ajuste de modelos neutrales frente a datos de comunidades reales surge otro ítem en la discusión. La misma base de datos fue utilizada en formas diferentes para ajustar los modelos y estimar el parámetro θ (Munoz et al., 2007; Etienne, 2009a). Luego, utilizando únicamente este parámetro se obtuvieron predicciones con buen ajuste a los datos para los patrones de abundancia relativa de especies y del límite superior de la riqueza esperada en las comunidades locales. Estos resultados involucran el nivel de riesgo deseado

en predicciones de este tipo, necesario para poder falsificar las hipótesis planteadas (Ginzburg y Jensen, 2004).

Teorías Neutral y de Nicho

Luego de una reacción inicial virulenta en contra de los mecanismos neutrales, éstos han sido reconocidos como un componente necesario en la teoría ecológica (Hubbell, 2001; Chase y Leibold, 2003; Chave, 2004; Chase, 2005; Gaston y Chown, 2005; Leibold y McPeck, 2006). De aquí en más, al menos tres líneas de acción deben ser seguidas en su integración al marco general de la ecología. En primer lugar, el desarrollo de mejores modelos teóricos, como forma de identificar los límites entre los mecanismos de nicho y neutrales y con la perspectiva de desarrollar una teoría unificada comprensiva. Algunos autores ya han dado pasos en la construcción de esa síntesis (Tilman, 2004; Gravel et al., 2006; Héroult, 2007; Jabot et al., 2008). En segundo lugar, el desarrollo de aproximaciones metodológicas adecuadas para la evaluación empírica de los supuestos detrás de los modelos, sus mecanismos y predicciones (McGill et al., 2006). Esta tesis intentó avanzar en este sentido, implementando nuevos abordajes y evaluándolos con datos robustos. Por último, en tercer lugar, llevar a cabo una evaluación empírica amplia, insesgada respecto a al esfuerzo puesto en el contraste de las hipótesis evaluadas. A la fecha hay pocas evaluaciones de la TNUBB que sigan las mejores prácticas (McGill et al., 2006) y los modelos comprensivos de nicho y neutrales constituyen una notoria rareza (Gravel et al., 2006; Héroult, 2007; Jabot et al., 2008; McGill, 2010). Lamentablemente, esto no es un problema particular de la teoría neutral, habiéndose remarcado frecuentemente que tópicos clave en ecología han recibido un muy limitado contraste empírico (Hanski, 1999b; Oksanen y Oksanen, 2000; Arim et al., 2007).

El avance en las herramientas metodológicas para la estimación de parámetros en TNUBB abre una nueva pregunta en el terreno teórico. La escala espacial y temporal en la que se estiman los parámetros determinan sus valores. Ajustes específicos a comunidades locales o metacomunidades, en diferentes años o eventos de muestreo, típicamente involucran un buen desempeño de los modelos neutrales. Sin embargo, pocos de estos ajustes producen predicciones congruentes con los demás sin re-estimar los parámetros. Esto apunta hacia una de las primeras críticas a la TNUBB sugiriendo que, al menos en parte, su adecuado desempeño se basa en que es un modelo lo suficientemente plástico como para ajustarse a un amplio rango de patrones ecológicos (Pueyo, 2006). La plasticidad de la TNUBB para ajustarse a predicciones mediante la estimación de parámetros en diferentes condiciones

locales puede representar un importante obstáculo a su avance, al no poder distinguirse su desempeño estadístico de su significado biológico. Tampoco se espera que sus mecanismos asociados den cuenta de todos los patrones observados (Hubbell, 2001). La detección de desviaciones de la neutralidad representa oportunidades necesarias hacia la formulación de una teoría general y su unificación con las teorías de ensamblaje por nicho. Una de las principales contribuciones de la TNUBB es la presentación de predicciones explícitas que puedan ser evaluadas con datos novedosos (Hubbell 2001).

Conclusiones

En el presente trabajo se evaluaron predicciones de las teorías de Nicho y Neutral. Los resultados obtenidos son congruentes en cierto modo con las dos hipótesis planteadas. Respecto a la primera, la competencia interespecífica no puede ser descartada como factor determinante de la estructura de las comunidades. Sin embargo, el patrón escala-dependiente observado sugiere que los mecanismos de exclusión competitiva no parecen ser relevantes en el nivel de las comunidades. Limitándose su efecto a patrones cuya escala espacial es la de la interacción directa entre los organismos (*e.g.* unidades muestrales).

Respecto a las predicciones realizadas bajo TNUBB, los patrones observados en este sistema fueron congruentes con los supuestos y las predicciones realizadas. Las discrepancias entre los modelos evaluados y las observaciones parecen ser solamente cuantitativas, no existiendo discrepancias importantes entre el comportamiento general del sistema y el mecanismo propuesto.

No fue posible la evaluación de TNUBB en el nivel espacial de las unidades muestrales, donde la competencia interespecífica parece tener más peso. Sin embargo, en los niveles espaciales de las comunidades locales los resultados parecen sugerir que la competencia interespecífica, basada en atributos particulares que hacen a las especies distintas, no es más relevante que los mecanismos neutrales, basados en la equivalencia funcional de los individuos, en la explicación de los patrones observados. Un aspecto central de la TNUBB es que la congruencia entre predicciones y patrones observados no necesariamente implican que éstos sean resultado de los mecanismos propuestos (Chave, 2004; Pueyo, 2006; Doncaster, 2009; Chisholm y Pacala, 2010). Sin embargo, no podemos rechazarlos, ya que sus supuestos y predicciones se cumplen en nuestro sistema de estudio. Este trabajo representa sólo un comienzo de nuestra comprensión sobre la manera en que las comunidades vegetales en los charcos temporales se ensamblan y mantienen cada año.

Bibliografía

- Almeida-Neto M., Guimarães P. R. y Lewinsohn T. M. 2007. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos* 116:716–722.
- Alonso D., Etienne R. S. y McKane A. J. 2006. The merits of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution* 21(8):451–457.
- Alonso D. y McKane A. J. 2004. Sampling Hubbell's neutral theory of biodiversity. *Ecology Letters* 7(10):901–910.
- Arim M., Marquet P. A. y Jaksic F. M. 2007. On the relationship between productivity and food chain length at different ecological levels. *The American Naturalist* 169(1):62–72.
- Bangert R. K., Turek R. J., Rehill B., Wimp G. M., Schweitzer J. A., Allan G. J., Bailey J. K., Martinsen G. D., Keim P., Lindroth R. L. y Whitham T. G. 2006. A genetic similarity rule determines arthropod community structure. *Molecular Ecology* 15:1379–1391.
- Beeravolu C. R., Couteron P., Péliissier R. y Munoz F. 2009. Studying ecological communities from a neutral standpoint: a review of models' structure and parameter estimation. *Ecological Modelling* 220:2603–2610.
- Begon M., Townsend C. R. y Harper J. L. 2006. *Ecology. From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Bath, UK.
- Blaustein L. y Schwartz S. S. 2001. Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology* 47(4):303–312.
- Booth B. D., Murphy S. D. y Swanton C. J. 2003. *Weed ecology in natural and agricultural systems*. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Burnham K. P. y Anderson D. R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, segunda edición. Springer-Verlag, New York, USA.
- Carranza A., Arim M., Scarabino F. y Defeo O. 2010. Coexistence patterns of benthic gastropods on the Uruguayan shelf. *Oikos* 119(8):1312–1318.
- Céréghino R., Biggs J., Oertli B. y Declerck S. 2008. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. *Hydrobiologia* 597:1–6.
- Chase J. M. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136:489–498.
- Chase J. M. 2005. Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology* 19:182–186.
- Chase J. M. y Leibold M. A. 2003. *Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Chave J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7:241–253.

- Chisholm R. A. y Pacala S. W. 2010. Niche and neutral models predict asymptotically equivalent species abundance distributions in high-diversity ecological communities. *PNAS* 107(36):15821–15825.
- Connor E. F. y Simberloff D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60(6):1132–1140.
- Cuddington K. y Beisner B. E. 2005. *Ecological paradigms lost: routes of theory change*. Academic Press.
- Davies T. J., Allen A. P., Borda-de-Agua L., Regetz J. y Melián C. J. 2011. Neutral biodiversity theory can explain the imbalance of phylogenetic trees but not the tempo of their diversification. *Evolution* 65(7):1841–1850.
- Díaz S., Hodgson J. G., Thompson K., Cabido M., Cornelissen J. H. C., Jalili A., Montserrat-Martí G., Grime J. P., Zarrinkamar F., Asri Y., Band S. R., Basconcelo S., Castro-Díez P., Funes G., Hamzehee B., Khoshnevi M., Pérez-Harguindeguy N., Pérez-Rontomé M. C., Shirvany F. A., Vendramini F., Yazdani S., Abbas-Azimi R., Bogaard A., Boustani S., Charles M., Dehghan M., de Torres-Espuny L., Falczuk V., Guerrero-Campo J., Hynd A., Jones G., Kowsary E., Kazemi-Saeed F., Maestro-Martínez M., Romo-Díez A., Shaw S., Siavash B., Villar-Salvador P. y Zak M. R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15(3):295–304.
- Doncaster C. P. 2009. Ecological equivalence: a realistic assumption for Niche Theory as a testable alternative to Neutral Theory. *PLoS One* 4(10):e7460.
- Du X., Zhou S. y Etienne R. S. 2011. Negative density dependence can offset the effect of species competitive asymmetry: A niche-based mechanism for neutral-like patterns. *Journal of Theoretical Biology* 278:127–134.
- Etienne R. S. 2005. A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters* 8:253–260.
- Etienne R. S. 2007. A neutral sampling formula for multiple samples and an ‘exact’ test of neutrality. *Ecology Letters* 10:608–618.
- Etienne R. S. 2009a. Improved estimation of neutral model parameters for multiple samples with different degrees of dispersal limitation. *Ecology* 90(3):847–852.
- Etienne R. S. 2009b. Maximum likelihood estimation of neutral model parameters for multiple samples with different degrees of dispersal limitation. *Journal of Theoretical Biology* 257:510–514.
- Etienne R. S., Alonso D. y McKane A. J. 2007. The zero-sum assumption in neutral biodiversity theory. *Journal of Theoretical Biology* 248:522–536.
- Etienne R. S. y Rosindell J. 2011. The spatial limitations of current neutral models of biodiversity. *PLoS One* 6(3):e14717.
- Feeley K. 2003. Analysis of avian communities in Lake Guri, Venezuela, using multiple assembly rules models. *Oecologia* 137:104–113.

- Fisher R. A., Corbet A. S. y Williams C. B. 1943. The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12:42–58.
- Fox B. J. 1999. The genesis and development of guild assembly rules. En: *Ecological Assembly Rules. Perspectives, advances, retreats*, Weiher, E. y Keddy, P. (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fuentes M. 2004. Slight differences among individuals and the unified neutral theory of biodiversity. *Theoretical Population Biology* 66(3):199–203.
- Gaston K. J. y Chown S. L. 2005. Neutrality and the niche. *Functional Ecology* 19(1):1–6.
- Gillespie R. 2004. Community assembly through adaptive radiation in hawaiian spiders. *Science* 303:356–359.
- Ginzburg L. R. y Jensen C. X. J. 2004. Rules of thumb for judging ecological theories. *Trends in Ecology and Evolution* 19(3):121–126.
- Ginzburg L. R., Jensen C. X. J. y Yule J. V. 2007. Aiming the «unreasonable effectiveness of mathematics» at ecological theory. *Ecological Modelling* 207:356–362.
- Gopikrishnan P., Plerou V., Amaral L. A. N., Meyer M. y Stanley H. E. 1999. Scaling of the distribution of fluctuations of financial market indices. *Physical Review E* 60:5305–5316.
- Gotelli N. J. 1999. Review: How do communities come together? *Science* 286(5445):1684–1685.
- Gotelli N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606–2621.
- Gotelli N. J. 2008. *A Primer of Ecology*, 4ta. edición. Sinauer, Sunderland, USA.
- Gotelli N. J. y Ellison A. M. 2002. Biogeography at a regional scale: Determinants of ant species density in New England bogs and forests. *Ecology* 83(6):1604–1609.
- Gotelli N. J. y Entsminger G. L. 2010. *EcoSim: Null models software for ecology*. Acquired Intelligence Inc. & Kelsey-Bear, Jericho, VT. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Gotelli N. J. y Graves G. R. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA.
- Gotelli N. J. y McCabe D. J. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond assembly rules model. *Ecology* 83(8):2091–2096.
- Gravel D., Canham C. D., Beaudet M. y Messier C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9:399–409.
- Haegeman B. y Etienne R. S. 2008. Relaxing the zero-sum assumption in neutral biodiversity theory. *Journal of Theoretical Biology* 252:288–294.

- Halley J. M. y Iwasa Y. 2011. Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(6):2316–2321.
- Hammer Ø. 2011. PAST: PALaeontological STatistics. Version 2.07. Reference manual. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Hammer Ø., Harper D. A. T. y Ryan P. D. 2001. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):9 pp.
- Hankin R. K. S. 2007. Introducing untb, an R package for simulating ecological drift under the unified neutral theory of biodiversity. *Journal of Statistical Software* 22(12):1–15.
- Hanski I. A. 1999a. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York, USA.
- Hanski I. A. 1999b. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87:209–219.
- Hardin G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131(3409):1292–1297.
- Harte J. 2011. *Maximum entropy and ecology. A theory of abundance, distribution and energetics*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hérault B. 2007. Reconciling niche and neutrality through the emergent group approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:71–78.
- Holdaway R. J. y Sparrow A. D. 2006. Assembly rules operating along a primary riverbed–grassland successional sequence. *Journal of Ecology* 94:1092–1102.
- Holyoak M., Leibold M. A. y Holt R. D. (Eds.). 2005. *Metacommunities. Spatial dynamics and ecological communities*, primera edición. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Hubbell S. P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16:S9–S21.
- Hubbell S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Jabot F., Etienne R. S. y Chave J. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos* 117:1308–1320.
- Jaksic F. M. y Marone L. 2007. *Ecología de comunidades*, segunda edición. Eds. Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Keddy P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157–164.
- Keitt T. H., Amaral L. A. N., Buldyrev S. V. y Stanley H. E. 2002. Scaling in the growth of geographically subdivided populations: invariant patterns from a continent-wide biological survey. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 357(1421):627–633.

- Keitt T. H. y Stanley H. E. 1998. Dynamics of North American breeding bird populations. *Nature* 393(6682):257–260.
- Kelt D. A. y Brown J. H. 1999. Community structure and assembly rules: confronting conceptual and statistical issues with data on desert rodents. En: *Ecological Assembly Rules. Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Labra F. A., Marquet P. A. y Bozinovic F. 2007. Scaling metabolic rate fluctuations. *PNAS* 104(26):10900–10903.
- Laufer G., Arim M., Loureiro M., Piñeiro-Guerra J. M., Clavijo-Baquet S. y Fagúndez C. 2009. Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. *Neotropical Ichthyology* 7(1):77–86.
- Lawton J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177–192.
- Leibold M. A. y McPeck M. A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87(6):1399–1410.
- Levin S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award lecture. *Ecology* 73(6):1943–1967.
- Lombardo A. 1982. *Flora Montevidensis. Tomo I*. Intendencia Municipal de Montevideo, Montevideo, Uruguay.
- Lombardo A. 1983. *Flora Montevidensis. Tomo II: Gamopétalas*. Intendencia Municipal de Montevideo, Montevideo, Uruguay.
- Lombardo A. 1984. *Flora Montevidensis. Tomo III: Monocotiledóneas*. Intendencia Municipal de Montevideo, Montevideo, Uruguay.
- Losos J. B. y Ricklefs R. E. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457:830–836.
- MacArthur R. H. 1957. On the relative abundance of bird species. *PNAS* 43:293–295.
- MacArthur R. H. y Wilson E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- MacArthur R. y Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American naturalist*:377–385.
- Magurran A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- Magurran A. E. 2005. Species abundance distributions: pattern or process? *Functional Ecology* 19:177–181.
- Magurran A. E. y Henderson P. A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature* 422(6933):714–716.

- Marquet P. A., Abades S. R. y Labra F. A. 2007. Biodiversity power laws. En: *Scaling Biodiversity*, Storch, D., Marquet, P. A. y Brown, J. H. (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- McGill B. J. 2010. Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters* 13:627–642.
- McGill B. J., Etienne R. S., Gray J. S., Alonso D., Anderson M. J., Benecha H. K., Dornelas M., Enquist B. J., Green J. L., He F., Hurlbert A. H., Magurran A. E., Marquet P. A., Maurer B. A., Ostling A., Soycan C. U., Ugland K. I. y White E. P. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10:995–1015.
- McGill B. J., Maurer B. A. y Weiser M. D. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology* 87(6):1411–1423.
- McGinnies W. G. 1934. The relation between frequency index and abundance as applied to plant populations in a semiarid region. *Ecology* 15(3):263–282.
- McKane A. J., Alonso D. y Solé R. V. 2004. Analytic solution of Hubbell's model of local community dynamics. *Theoretical Population Biology* 65(1):67–73.
- De Meester L., Declerck S., Stoks R., Louette G., Van De Meutter F., De Bie T., Michels E. y Brendonck L. 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15(6):715–725.
- Morin P. J. 1999. *Community Ecology*. Wiley-Blackwell.
- Motomura I. 1932. A statistical treatment of associations. *Zoological Magazine* 44:379–383.
- Munoz F., Couteron P. y Ramesh B. R. 2008. Beta diversity in spatially implicit neutral models: a new way to assess species migration. *The American Naturalist* 172(1):116–127.
- Munoz F., Couteron P., Ramesh B. R. y Etienne R. S. 2007. Estimating parameters of neutral communities: from one single large to several small samples. *Ecology* 88(10):2482–2488.
- Mutshinda C. M. y O'Hara R. B. 2010. Integrating the niche and neutral perspectives on community structure and dynamics. *Oecologia* 166(1):241–251.
- Naveh Z., Lieberman A. M., Sarmiento F. O., Ghera C. M. y León R. J. C. 2002. *Ecología de Paisajes. Teoría y aplicación*, primera edición. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina.
- Oksanen J., Blanchet F. G., Kindt R., Legendre P., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P. y Stevens M. H. H. 2010. Vegan: community ecology package. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Oksanen L. y Oksanen J. 2000. The logic and realism of the Hypothesis of Exploitation Ecosystems. *The American Naturalist* 155(6):703–723.

- Paine R. 2005. Foreword. En: *Ecological paradigms lost: routes of theory change*, Cuddington, K. y Beisner, B. E. (Eds.). Academic Press.
- Perry G. L. W., Enright N. J., Miller B. P., Lamont B. B. y Etienne R. S. 2009. Dispersal, edaphic fidelity and speciation in species-rich Western Australian shrublands: evaluating a neutral model of biodiversity. *Oikos* 118:1349–1362.
- Pimm S. L. 1991. *The balance of nature?* The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Piñeiro-Guerra J. M. 2008. Relación productividad-diversidad en comunidades vegetales de charcos temporales. Tesina de grado, Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Podani J. y Schmera D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115(1):179–185.
- Preston F. W. 1948. The commonness, and rarity, of species. *Ecology* 29(3):254–283.
- Preston F. W. 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology* 41(4):611–627.
- Pueyo S. 2006. Diversity: between neutrality and structure. *Oikos* 112:392–405.
- Purves D. W. y Turnbull L. A. 2010. Different but equal: the implausible assumption at the heart of neutral theory. *Journal of Animal Ecology* 79(6):1215–1225.
- R Development Core Team. 2010. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://cran.R-project.org>.
- Ricklefs R. E. y Schluter D. (Eds.). 1993. *Species diversity in Ecological communities: Historical and Geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Rosenzweig M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Rosindell J. y Cornell S. J. 2009. Species–area curves, neutral models, and long-distance dispersal. *Ecology* 90(7):1743–1750.
- Rosindell J., Cornell S. J., Hubbell S. P. y Etienne R. S. 2010. Protracted speciation revitalizes the neutral theory of biodiversity. *Ecology letters* 13(6):716–727.
- Rosindell J., Hubbell S. P. y Etienne R. S. 2011. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology and Evolution* 26(7):340–348.
- Schoener T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185(4145):27.
- Sculthorpe C. D. 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold, London, UK.
- Sfenthourakis S., Giokas S. y Tzanatos E. 2004. From sampling stations to archipelagos: investigating aspects of the assemblage of insular biota. *Global Ecology and Biogeography* 13:23–35.

- Stubbs W. J. y Wilson J. B. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92:557–567.
- Sutherland W. J. 2006. *Ecological Census Techniques: A Handbook*, segunda edición. Cambridge University Press.
- The PARI Group. 2008. *PARI/GP*. The PARI Group, Bordeaux, France. <http://pari.math.u-bordeaux.fr/>.
- Tilman D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS* 101(30):10854–10861.
- Turnbull L. A., Manley L. y Rees M. 2005. Niches, rather than neutrality, structure a grassland pioneer guild. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272(1570):1357.
- Ulrich W. 2004. Assembly rules and neutral models: reassessing J. M. Diamond assembly rules. *Oikos* 107(3):603–609.
- Ulrich W. y Gotelli N. J. 2007. Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. *Oikos* 116(12):2053–2061.
- Volkov I., Banavar J. R., Hubbell S. P. y Maritan A. 2007. Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs. *Nature* 450:45–49.
- Webb C. O., Ackerly D. D., McPeck M. A. y Donoghue M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review in Ecology and Systematics* 33:475–505.
- Weiher E., Clarke G. D. P. y Keddy P. A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81(2):309–322.
- Weiher E. y Keddy P. A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74(1):159–164.
- Weiher E. y Keddy P. A. 1999a. Assembly rules as general constraints on community assembly. En: *Ecological Assembly Rules. Perspectives, advances, retreats*, Weiher, E. y Keddy, P. A. (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Weiher E. y Keddy P. A. (Eds.). 1999b. *Ecological assembly rules. Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Weiher E., van der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E. y Eriksson O. 1999. Challenging Teophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10(5):609–620.
- Whittaker R. J. y Fernández-Palacios J. M. 2007. *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*, segunda edición. Oxford University Press, USA.
- Wilbur H. M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78(8):2279–2302.

Wilson J. B. 1999a. Assembly rules in plant communities. En: *Ecological Assembly Rules. Perspectives, advances, retreats*, Weiher, E. y Keddy, P. A. (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Wilson J. B. 1999b. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86(3):507–522.

Anexo 1: Frecuencias observadas para las especies en el área de estudio

Tabla A.1 – Frecuencias observadas para las especies en el sistema de estudio. Éstas incluyen plantas estrictamente acuáticas, algas y especies riparias. Los números entre paréntesis corresponden a los charcos y cuadrantes muestreados en cada evento. Eventos de muestreo: I: Setiembre de 2005; II: Mayo de 2006; III: Junio de 2006; IV: Junio de 2007; V: Julio de 2007; VI: Agosto de 2007; VII: Junio de 2008; VIII: Agosto de 2008; IX: Octubre de 2008; X: Junio de 2009; XI: Julio de 2009; XII: Octubre de 2009.

	I (19/90)	II (14/70)	III (51/254)	IV (18/114)	V (47/259)	VI (53/341)	VII (44/231)	VIII (45/239)	IX (18/108)	X (42/209)	XI (53/282)	XII (30/167)
Alliaceae 1												
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	10	2	4	5	1	8	16	22	10	24	42	17
<i>Alternanthera</i> sp					20	16					13	
<i>Aster squamatus</i>										10	2	
<i>Axonopus affinis</i>							40	3		13		
<i>Azolla filiculoides</i>				1								
<i>Bacopa monnieri</i>				1	4			1			1	8
<i>Bromus</i> sp				1								
<i>Carex</i> sp							2					
<i>Centella asiatica</i>							4	1			6	
<i>Chaptalia piloselloides</i>			1				1	1		1		
<i>Chara</i> sp	3									1	2	
<i>Cirsium vulgare</i>							1					
<i>Cuphea</i> sp											1	
<i>Cynodon dactylon</i>	1		71		77	65	49	19		88	102	1
Cyperaceae 1						1						
<i>Cyperus</i> sp											1	
<i>Dichondra microcalyx</i>					1	3				6	4	1
<i>Echinodorus longiscapus</i>	7	8	4	14	14	6	6	7	9	6	5	7
<i>Echinodorus</i> sp1							2					
<i>Echinodorus</i> sp2											1	
<i>Eclipta elliptica</i>			5		1	3	14	9		22	21	2
<i>Egeria</i> sp								2				
<i>Eleocharis radicans</i>	1											
<i>Eleocharis</i> sp	2		19									
<i>Eleocharis</i> sp1		4		32	85	79	27	20	4	13		
<i>Eleocharis</i> sp2		31	20		9	28	10	19	35	17	51	31
<i>Eleocharis</i> sp3		1			7			6	1	2	5	1

Tabla A.1 – Continuación.

	I (19/90)	II (14/70)	III (51/254)	IV (18/114)	V (47/259)	VI (53/341)	VII (44/231)	VIII (45/239)	IX (18/108)	X (42/209)	XI (53/282)	XII (30/167)
<i>Eleocharis</i> sp4						2		3				
<i>Eleocharis</i> sp5						2						
<i>Eleocharis viridans</i>	65	37	223	92	171	264	134	140	39	165	238	113
<i>Enhydra sessilis</i>					1		6					
<i>Eragrostis</i> sp					1		10	7			23	1
<i>Eryngium echinatum</i>							6				17	2
<i>Eryngium horridum</i>		3	4	5	27	30	6	5	9	15	1	
<i>Eryngium nudicaule</i>												
<i>Eryngium</i> sp	10		2	3		11		1				
<i>Eryngium</i> sp1				1	5							
Fabaceae 1							1					
Filamentous algae1	14			1		6		32	2		8	8
Filamentous algae2				3								
<i>Garnochaeta</i> sp							1	1		1		
<i>Glyceria multiflora</i>							1	14			2	1
<i>Gratiola peruviana</i>	5				20	40	6	10	3	7	32	1
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>		1										
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	38	11	48	6	130	169	37	111	13	82	178	21
<i>Hydrocotyle</i> sp												
<i>Hypochoeris</i> sp	2						2					
<i>Juncus microcephalus</i>	3									14		1
<i>Juncus</i> sp			1									
<i>Leersia hexandra</i>	58	17	48	39	100	128	93	74	35	42	107	92
<i>Lemna gibba</i>												2
<i>Lilaea scilloides</i>	31	16	10	6	46	79	12	92	32	9	55	20
<i>Lilaeopsis attenuata</i>	11			2	5	25	2	13	5	11	17	2
<i>Lotus</i> sp								1				
<i>Ludwigia peploides</i> subsp. <i>montevideensis</i>							14	7	1	5	10	17
<i>Ludwigia peploides</i> subsp. <i>peploides</i>	8	8	10	19	17	26	9	22	27	22	15	16
<i>Luziola peruviana</i>	25	66	173	100	102	66	66	85	69	91	87	67
<i>Marsilea ancylopopoda</i>	4	3	5	4	13	17	8	19	11	18	18	25
<i>Mentha aquatica</i>							8	10	2	6	11	1
<i>Mentha pulegium</i>			3		3	12						

Tabla A.1 – Continuación.

	I (19/90)	II (14/70)	III (51/254)	IV (18/114)	V (47/259)	VI (53/341)	VII (44/231)	VIII (45/239)	IX (18/108)	X (42/209)	XI (53/282)	XII (30/167)
<i>Micranthemum umbrosum</i>	7	2		2	20	37	3	13	46	13	21	15
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	24	26	12	33	43	58	10	39	51	12	22	46
<i>Nothoscordum</i> sp							1	3			2	
<i>Nothoscordum</i> sp1					2			1	2			
<i>Nymphoides indica</i>							1		1		1	1
<i>Oxalis</i> sp												
<i>Paspalum dilatatum</i>		1	11				5	1		14	4	
<i>Paspalum notatum</i>				2	1			17	2		1	
<i>Paspalum</i> sp							9					
<i>Paspalum vaginatum</i>												
<i>Phyla canescens</i>										1		
<i>Phyla</i> sp											1	
<i>Picrostia longifolia</i>							5					
<i>Poa annua</i>								2				3
<i>Poa</i> sp						8						
<i>Poa</i> sp1					1							
<i>Poa</i> sp2						1						
Poaceae 1							1					
Poaceae 10				1		2						
Poaceae 11							1					
Poaceae 12				1								
Poaceae 2							1	2				
Poaceae 3							1					
Poaceae 4							1					
Poaceae 5						2						
Poaceae 6						2						
Poaceae 7						1						
Poaceae 8							1					
Poaceae 9												
<i>Polygonum acuminatum</i>										1		
<i>Polygonum hydropiperoides</i>										1		1
<i>Polygonum punctatum</i>		1						1	2	1		
<i>Potamogeton</i> sp												10

Tabla A.1 – Continuación.

	I (19/90)	II (14/70)	III (51/254)	IV (18/114)	V (47/259)	VI (53/341)	VII (44/231)	VIII (45/239)	IX (18/108)	X (42/209)	XI (53/282)	XII (30/167)
<i>Pratia hederacea</i>	6	3	43	8	22	38	9	16	6	9	21	9
<i>Ranunculus apiifolius</i>				1								
<i>Ranunculus bonariensis</i>		1					3	7	29			
<i>Ranunculus flagelliformis</i>					26	34	2	56	1	6	58	2
<i>Ranunculus sp</i>							8		1			
<i>Selaginella sp</i>	1											
<i>Senecio selloi</i>											1	
<i>Setaria geniculata</i>							68	115	10	44	63	4
<i>Setaria sp</i>			4							1		1
<i>Solanum glaucophyllum</i>					3	2	4	6				
<i>Soliva macrocephala</i>											1	
<i>Soliva sp</i>						2						
<i>Soliva sp1</i>						2						
<i>Sporobolus indicus</i>										3		
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	2		48	1	2	14	24	3	4	3	10	3
<i>Utricularia sp</i>				8	2	1		1		2	3	
No id. 1					1							
No id. 2												
No id. 3					1							
No id. 4						2						
No id. 5							1					
No id. 6						1						
No id. 7					1		6					
No id. 8												