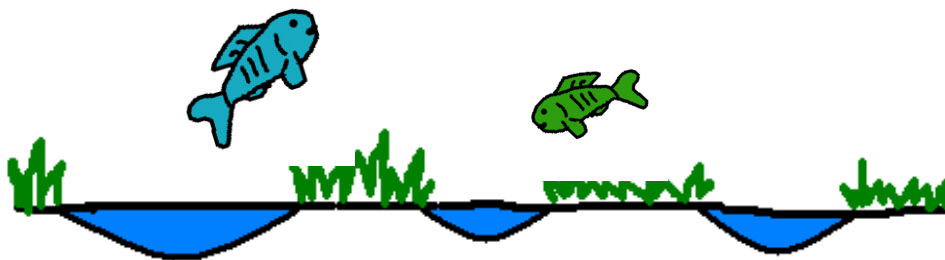


Tesis de Maestría en Ecología

Determinantes de la distribución de tamaños corporales en comunidades de charcos temporales

Lic. Daniel Hernández



Montevideo, 2014



Maestría en Biología del Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)
Opción Ecología

Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Montevideo

Orientador

Dra. Ana I. Borthagaray

Co-Orientador

Dr. Matías Arim

Tribunal

Dr. Marcelo Loureiro

Dr. Danilo Calliari

Dr. Alvar Carranza

ÍNDICE

Agradecimientos.....	3
Resumen.....	4
Introducción.....	5
Teorías de ensamble comunitario.....	8
Importancia de la variación individual.....	11
Metodología.....	13
Modelo de estudio.....	13
Muestreo.....	14
Variables.....	15
Análisis de datos.....	16
i) Discrepancias entre tamaños corporales observados y esperados.....	16
ii) Descomposición de varianza.....	19
Resultados.....	20
i) Discrepancias entre tamaños corporales observados y esperados.....	21
Invertebrados.....	21
Peces.....	24
ii) Descomposición de varianza.....	27
Invertebrados.....	27
Peces.....	29
Discusión.....	31
Discrepancias entre tamaños corporales observados y esperados.....	31
Descomposición de varianza.....	34
Conclusiones generales.....	40
Referencias bibliográficas.....	42
Anexo.....	50

AGRADECIMIENTOS

*“.... revoluciones, luchas e inventos varios,
no los logra ningún hombre en solitario....”*

La Mojigata 2008

A Ana y al Mato por ser los guías en este trayecto, con sus vueltas, pero que finalmente llegó a buen destino

Al tribunal por las sugerencias, aportes y plantear visiones externas para enriquecer el trabajo
Al Jolgory-Lab, por toda la colaboración, desde los muestreos e identificación del bicherío hasta las provechosas discusiones ecológicas. Y más todavía por las no provechosas....

A Anita, por estar en la vuelta siempre

A familiares y amigos por el apoyo y por bancar desapariciones y deja-tiramientos

Al personal de la Secc. 26ª de Paso Carrasco y el Juzgado de Solymar por recordarme que hay preocupaciones mucho mayores a que no te salga un análisis o trancarse en un párrafo de la discusión

A ti estimado lector, que estás leyendo estos agradecimientos para juntar coraje y leer las 50 páginas que tienes por delante

Esta tesis se realizó gracias a una Beca CSIC de Finalización de Posgrados para Docentes

RESUMEN

El tamaño corporal es una de las propiedades más importantes que poseen los seres vivos, relacionándose con prácticamente todos sus rasgos ecológicos y fisiológicos. El análisis de la distribución de tamaños presente en un sistema y sus determinantes representa, por tanto, un abordaje robusto a los principales procesos que estructuran las comunidades. En esta tesis se plantea abordar el problema de la identificación de los mecanismos subyacentes a la organización de las especies en las comunidades. Para ello se propone evaluar el efecto de factores ambientales sobre la distribución de tamaños corporales en las comunidades locales de charcos temporales. La hipótesis de trabajo es que la distribución de tamaños corporales es resultado de los cambios sistemáticos en la percepción, uso del ambiente y demanda energética por parte de los organismos. Estos factores operando a nivel individual, determinan la fuerza de los filtros ambientales impuestos por las condiciones locales o del sistema, permitiendo o no la entrada de distintos rangos de tamaño corporal a cada comunidad. Para esto se utilizaron dos abordajes complementarios: análisis de discrepancias entre los tamaños corporales observados y esperados por un modelo nulo; y análisis de descomposición de la varianza. La investigación se llevó a cabo en una zona de charcos temporales cercana a la localidad de Castillos, Dpto. de Rocha. Los resultados obtenidos sugieren que las distribuciones de tamaño dentro de las comunidades son distintas a lo esperado por azar, existiendo procesos ecológicos que filtran los individuos que entran a la comunidad en función de su tamaño corporal. Si bien dependió de la escala en que se agruparon los datos para el análisis, el ensamble de las comunidades de charcos temporales parece seguir las predicciones esperadas por la teoría de nicho, ya que el rango de tamaños observados en cada grupo disminuye a medida que aumenta la riqueza local. Esto sugiere a la competencia, particularmente entre especies emparentadas, como el principal filtro ambiental. La variedad de respuestas en función de cómo se agrupan los datos sugiere que el efecto de los distintos factores varía entre escalas de análisis, y además que pueden afectar diferencialmente a cada población. Este trabajo representa un avance para la ecología de comunidades, tanto a nivel de marco teórico como metodológico.

INTRODUCCIÓN

La ecología como ciencia está intentando recorrer el camino hacia la unificación de sus bases teóricas (McGill, 2010). Más allá de las diferencias entre los distintos abordajes transitados hasta el momento, el tamaño corporal y particularmente su patrón de distribución entre los organismos que componen las comunidades, han sido foco común de la mayoría de las teorías disponibles (Brown *et al.*, 2004, Petchey *et al.*, 2008). El tamaño corporal es una de las propiedades más importantes que poseen los seres vivos, relacionándose con prácticamente todos sus rasgos ecológicos y fisiológicos (Peters, 1983; Woodward *et al.*, 2005; White *et al.*, 2007). La tasa metabólica fue tempranamente relacionada con el tamaño corporal, ya que determina los requerimientos energéticos de los organismos y consecuentemente la mayoría de sus atributos y tasas ecológicas (Bergmann, 1847; Kleiver, 1932; Brody, 1945; Hemmingsen, 1960; Heusner, 1982a y b; Peters, 1983; McNab, 2002; Brown *et al.*, 2004). Esa relación sigue una ley de potencia, la cual implica la existencia de relaciones alométricas entre los rasgos de los individuos o poblaciones y su tamaño corporal (Kleiver, 1932; Brown y Maurer, 1989; Brown, 1995; McNab, 2002; Brown *et al.*, 2004).

En este sentido, analizar la distribución de tamaños de los organismos presente en un sistema y sus determinantes, representa un abordaje robusto a los principales procesos que estructuran las comunidades (Woodward *et al.*, 2005; Allen y Holling, 2008). Un requerimiento para considerar que los atributos locales de un sistema determinan la acción de mecanismos ecológicos específicos, es que el patrón observado en las comunidades locales no ocurra en ausencia de estos mecanismos (Gotelli y Graves, 1996). En este sentido las comunidades locales deberían diferir de lo observado en muestras aleatorias de un *pool* regional (Gaston y Blackburn, 2000; Borthagaray *et al.*, 2012).

En los sistemas naturales suele observarse una mayor diversidad de especies de tamaño pequeño o medio, generando una distribución de tallas corrida a la izquierda (*e.g.* Elton, 1927; Hutchinson y MacArthur, 1959; Brown *et al.*, 1993; Marquet y Taper, 1998). Una de las primeras interpretaciones que se le dio a este patrón, la Hipótesis de Limitación Energética (Elton, 1927; Lindeman, 1942; Hutchinson, 1959), se basa en la baja eficiencia del traspaso de energía entre los niveles tróficos. Si a esto le sumamos que un aumento en la talla suele estar asociado a un aumento en la posición trófica (Woodward y Hildrew, 2002; Cohen *et al.*, 2003) se podría explicar por qué los organismos de mayor tamaño son más raros que los pequeños. Por otro lado, Hutchinson y MacArthur (1959) propusieron que los organismos pequeños tienden a ser más especialistas, pudiéndose dividir los recursos del

ambiente en forma más eficiente. Trabajos posteriores (Morse *et al.*, 1985; May, 1986; Ritchie, 2010) plantean que esta distribución de tamaños se debe a que en la naturaleza los recursos se hallan repartidos fractalmente. Este tipo de disposición implica que a medida que aumenta la escala de observación, la densidad del recurso disminuye. Organismos más grandes interactúan con el medio a escalas mayores, y por tanto, perciben un ambiente más pobre que lo percibido por organismos más pequeños (Ritchie, 2010). Esto genera mayor disponibilidad relativa de ambientes para organismos pequeños, propiciando su diversificación. Estas teorías predicen que la heterogeneidad ambiental afecta la distribución de tamaños, favoreciendo en mayor medida la presencia de organismos de tallas menores. Allen *et al.* (2006) proponen distintas hipótesis no excluyentes para explicar la distribución de tamaños presente en un ecosistema, basadas fundamentalmente en alometría en el uso de recursos, interacciones biológicas y restricciones geográficas o evolutivas. Cada uno de estos procesos variaría su peso relativo en el sistema en función de la escala espacial y temporal en que se trabaje.

A nivel de individuos, el tamaño corporal está asociado tanto a la demanda como a la adquisición energética. Cuanto mayor tamaño posee el organismo, aumenta la diversidad de ítems alimenticios a los que puede acceder (Cohen *et al.*, 1993, 2003; Woodward y Hildrew, 2002; Brose *et al.*, 2006; Arim *et al.*, 2010; 2011). Por otro lado, la demanda energética neta aumenta con la talla (McNab, 2002; Brown *et al.*, 2004). Esto genera que la posición trófica de un individuo respecto a su tamaño, sea un compromiso entre la capacidad morfológica para consumir una presa (*gape limitation*) y la limitación energética debida a requerimientos metabólicos (Arim *et al.*, 2007). Entonces, la tendencia es a que los organismos aumenten de nivel trófico con la talla, hasta cierto tamaño crítico, a partir del cual se debe descender a un nivel trófico con mayor disponibilidad de recursos, que permita cubrir su demanda energética. Ese tamaño crítico depende de los requerimientos energéticos del organismo, así como de la disponibilidad de recursos en el ambiente (**Fig. 1A**).

Otro abordaje para explicar la distribución de tamaños observada, consiste en que cada grupo taxonómico presentaría un tamaño óptimo en función de la relación entre la capacidad de obtener energía del medio y la de capitalizar esa energía como descendencia (Maurer *et al.*, 1992; Brown *et al.*, 1993; Marquet y Taper, 1998). De esta manera, la mayoría de los organismos presentaría un tamaño cercano al óptimo del grupo. Alejarse de este óptimo implica un uso menos eficiente de la energía por lo que especies de tamaños extremos (grandes o pequeños) requerirían mayor disponibilidad de recursos, los cuales están determinados por el área y productividad del sistema. De esta forma a medida que aumenta el

tamaño del sistema, se viabilizarían tanto tamaños más grandes como más pequeños en la comunidad. Según la hipótesis de espacio productivo de Schoener (1989), la cantidad total de energía disponible en el sistema es directamente proporcional al tamaño del mismo. Por otro lado, a medida que se incrementa el nivel trófico disminuye la energía disponible para los consumidores (Elton, 1927; Brown y Gillooly, 2003). Esto implica que sólo sistemas grandes pueden mantener poblaciones viables de especies de tamaño extremo, o pertenecientes a niveles tróficos altos (Marquet y Taper, 1998; Burness *et al.*, 2001; Arim *et al.*, 2010). También podrían observarse cambios en los tamaños en función de los requerimientos energéticos del organismo y la disponibilidad en el medio determinada por el tamaño del sistema (Brown *et al.*, 1993; Brown, 1995; Marquet y Taper, 1998; **Fig. 1B**). Debe resaltarse que la comprensión de los factores que determinan la viabilidad de especies de gran tamaño, especialmente depredadores, implica avanzar en el conocimiento de los mecanismos que dan cuenta de la estructura y funcionamiento de toda la comunidad (Carpenter *et al.*, 1985; 2008; Brett y Goldman, 1996; Shurin *et al.*, 2002). Este contexto ha motivado que la atención respecto a la relación entre estructura de tamaños y área del sistema haya estado en los mayores tamaños corporales (*e.g.* Burness *et al.*, 2001). No obstante, como se ha presentado, existen razones para esperar cambios tanto en las tallas mayores como menores, afectando toda la distribución de tamaños. También debe considerarse que la disponibilidad efectiva de recursos puede verse afectada por las condiciones locales o la percepción espacial que los organismos tienen de su ambiente (Schmitz, 2010; Borthagaray *et al.*, 2012).

Aunque el escalamiento entre el tamaño del sistema y las tallas máximas debería poder aplicarse para cualquier tipo de ambiente u organismo, los trabajos realizados se basan principalmente en la revisión de bases de datos de comunidades terrestres a escala continental (Brown y Maurer, 1989; Brown *et al.*, 1993; Marquet y Taper, 1998; Marquet y Cofré, 1999; Burness *et al.*, 2001). Además estos trabajos están sesgados a ecosistemas y grupos taxonómicos particulares (aves y mamíferos en islas) y están basados en promedios sin tener en cuenta la variabilidad dentro de cada especie o grupo (Violle *et al.*, 2012). Estas limitaciones en la escala espacial, grupos biológicos considerados y abordajes metodológicos, representan una dificultad para la consolidación de una teoría ecológica robusta.

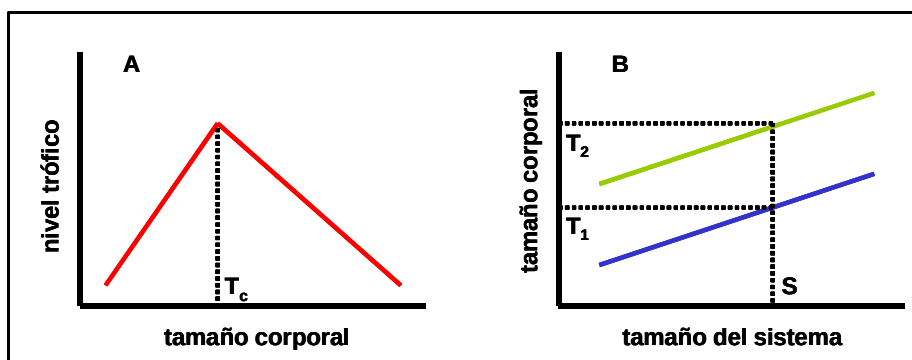


Fig.1. Procesos asociados al tamaño corporal de los organismos. **A:** Relación entre el nivel trófico y el tamaño corporal. A medida que aumenta el tamaño de un organismo, su nivel trófico aumenta hasta cierto tamaño crítico (T_c), donde la alta demanda energética determina la utilización de recursos más abundantes en posiciones tróficas menores. **B:** Relación entre el tamaño del sistema y el tamaño máximo alcanzado en él. Las líneas representan grupos con distintos requerimientos energéticos: endotermos (azul) y ectotermos (verde). El patrón esperado sería el mismo para distintos grupos taxonómicos, niveles tróficos o incluso sistemas con diferente disponibilidad de recursos.

Teorías de ensamble comunitario

Tradicionalmente, el nicho se define como el conjunto de variables ambientales en los que una especie puede sobrevivir (Hutchinson, 1957; Chase y Leibold 2003). Este concepto abarca, entre otras cosas, los rangos de condiciones ambientales que la especie puede tolerar, el nivel de interacción con otros organismos, o los recursos requeridos por la especie. Las diferencias entre los nichos de especies que coexisten logran explicar en gran medida la alta diversidad que puede encontrarse en una comunidad natural (Hutchinson, 1959). Especies que explotan una misma fuente de recursos competirán por los mismos, asumiéndose que el grado de superposición en la utilización de recursos es proporcional a la intensidad de la competencia entre las especies involucradas (Schoener, 1974). Uno de los resultados posibles bajo este escenario es la exclusión de las especies que sean peores competidoras (**Fig. 2B**). Otra posibilidad es que se repartan el recurso mediante su explotación en distintos rangos del gradiente (de tamaño, abundancia, etc.) en que éste se encuentra disponible, enfocándose en aquellos que explotan en forma relativamente más eficiente que las otras especies (Hutchinson, 1959; MacArthur y Levins, 1967; May y MacArthur, 1972; Ritchie, 2010). Esto se conoce como teoría del empaquetamiento de especies y representa uno de los pilares de la ecología clásica y moderna (Loreau, 2010). Esta teoría asume que las diferencias a nivel interespecífico deben ser tales como para impedir un solapamiento importante entre nichos (Hutchinson, 1959; MacArthur y Levins, 1967; May y MacArthur, 1972) y de esta manera reducir el efecto de la competencia en la comunidad (**Fig. 2**).

En gradientes de riqueza o disponibilidad de recursos, cada especie debería reducir la amplitud de nicho a medida que se incrementa la presión por competencia interespecífica. Así mismo, la amplitud de todos los nichos sumados a nivel comunitario aumentaría con la riqueza del sistema en función de los procesos de empaquetamiento y complementariedad de nicho (MacArthur y Levins, 1967; **Fig. 2C**). En términos generales, una especie puede mostrar variaciones en su nicho en función de características del sistema en que se encuentre, particularmente aquellas relacionadas con la disponibilidad, abundancia o configuración de recursos (Levin, 1992), heterogeneidad ambiental (Ritchie, 2010) e intensidad de depredación (Rudolf y Armstrong, 2008; Hopcraft et al., 2012). De esta forma, dependiendo de las fuerzas dominantes los organismos pueden presentar cambios en el patrón de uso de recursos en función de las variables ambientales locales (**Fig. 3**).

Según la teoría de nicho, el ensamble comunitario se determinaría en función de las rasgos particulares de cada especie y las interacciones que mantienen entre ellas (Berazategui, 2012). Por otro lado, la teoría neutral asume equivalencia ecológica entre las distintas especies (o individuos) presentes en la comunidad (Hubbell, 2001). Entonces, el ensamble no estaría estructurado por los rasgos particulares de cada especie, sino exclusivamente por la capacidad de colonización y establecimiento de las mismas en el lugar. Por lo tanto, según esta teoría, no se puede predecir la relación entre los rasgos de los organismos y las variables ambientales locales.

Una tercera teoría para explicar el ensamble comunitario sería la de variación individual (Violle *et al.*, 2012). Ésta asume que distintos individuos de una misma población pueden ser seleccionados en base a su combinación particular de atributos (Shipley, 2010) o presentar estrategias ecológicas alternativas como respuesta a la interacción con otros individuos de la comunidad, apelando a la plasticidad fenotípica de sus rasgos (*e.g.* Ashton *et al.*, 2010). Según esta teoría, los individuos muestran variación en sus rasgos o el uso de recursos, como consecuencia de la competencia intra e interespecífica, o como mecanismo para reducir su efecto. De esta forma, se esperaría un aumento del rango de recursos utilizado por cada especie al aumentar la riqueza de la comunidad o gremio (**Fig. 2D**). Aunque esto implicaría un aumento de la competencia interespecífica neta, la idea es que la co-ocurrencia tendería a darse entre los individuos de la comunidad con rasgos más diferentes. Esta teoría permite explicar la alta diversidad presente en los sistemas naturales, incluso cuando existe gran superposición en la utilización de recursos entre especies (Clark, 2010).

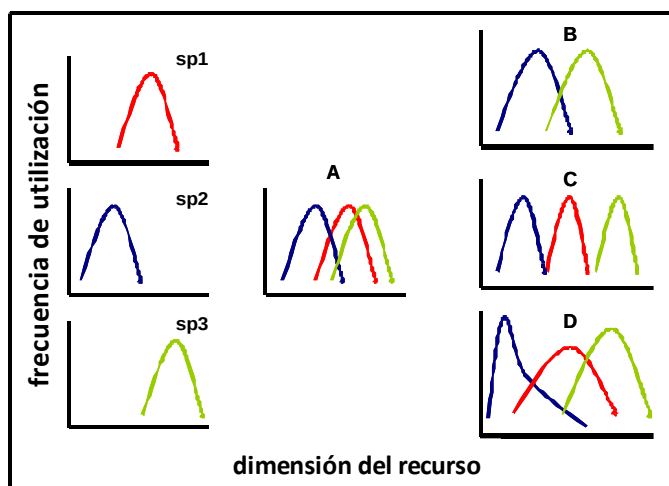


Fig.2. Cambios en la distribución de uso de recursos en función de la diversidad según distintos marcos teóricos. Dadas tres especies que comparten un recurso con cierto grado de superposición (**spp 1, 2 y 3**) es esperable que muestren variación en la distribución de uso al coexistir en una comunidad. **A:** escenario hipotético con recursos infinitos o ausencia de competencia. Las especies no realizan ningún cambio en el uso del recurso. **B:** Exclusión competitiva, la especie peor competidora se extingue en la comunidad. **C:** Empaquetamiento de especies, cada especie se especializa en cierto rango del recurso, minimizando el solapamiento. **D:** Variación individual. Cada individuo es capaz de especializarse en cierto rango del recurso para diferenciarse de sus vecinos, sin importar a que especie pertenecen. En este caso, el rango de recurso utilizado por cada población representa una fracción importante del total en que está disponible.

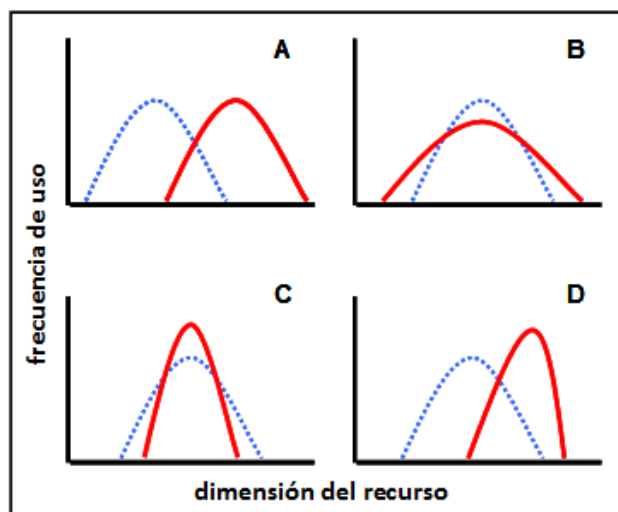


Fig.3. Ejemplos de variaciones en el nicho de una población (rojo) respecto a otra de la misma especie pero en distinta comunidad (azul punteada). **A:** la distribución de uso se mantiene idéntica, pero hay un desplazamiento en la dimensión del recurso utilizado. **B:** no hay cambio en el tamaño promedio de ítem, pero se observa un aumento en el rango de tamaños consumidos. **C:** igual al anterior, pero en este caso disminuye la amplitud del nicho. Es esperable que en la naturaleza se den combinaciones de estos escenarios, por ejemplo en **D** además de un corrimiento en la media, hay un desplazamiento asimétrico en los extremos del rango de consumo.

Importancia de la variación individual

McGill *et al.* (2006) definen los rasgos como propiedades medibles y bien definidas de los organismos, que pueden utilizarse en forma comparativa entre especies. Violle *et al.* (2007) acotaron más este concepto proponiendo que un rasgo no debe ser definido en base a factores ambientales ni a niveles de organización mayores al individual. En ambos trabajos se enfatiza que los rasgos deben describir en la mayor medida posible el desempeño del organismo en su ambiente. Dado que el estudio de rasgos generalmente se centra en los valores promedios poblacionales (Weiher *et al.*, 2011), el papel de la variabilidad intraespecífica ha sido relegado tanto a nivel de la ecología de poblaciones como de comunidades (Violle *et al.*, 2012). A nivel comunitario además, la aproximación a través de la media tiende a subestimar el uso de los recursos que las especies efectivamente utilizan, así como los niveles de competencia, ya que omite los solapamientos parciales en la distribución de rasgos poblacionales (Corubaud *et al.*, 2012). Dentro de una población natural, es posible identificar variación entre los individuos a nivel de cualquiera de sus rasgos. Más allá de reflejar diversidad genética, esta variación representa una ventaja evolutiva permitiendo la coexistencia de distintas estrategias de interacción con el medio, por ejemplo respecto a la explotación de recursos (Bolnick *et al.*, 2003; Jung *et al.*, 2010). De esta forma, la variabilidad individual puede disminuir en cierta medida la competencia entre individuos de la misma especie (Violle *et al.*, 2012) en forma similar a lo esperado entre poblaciones de una comunidad por variabilidad interespecífica.

Dada la relación entre la talla y el nivel trófico (Cohen *et al.*, 1993; Woodward y Hildrew, 2002; Brose *et al.*, 2006; Arim *et al.*, 2010; **Fig. 1A**) el tamaño en una especie o grupo puede dar una idea aproximada del rango de alimentos a los que accede. Utilizar el tamaño corporal o medidas morfológicas como *proxy* del nicho trófico ha sido ampliamente aplicado en ecología, particularmente a través de la relación de tamaños entre especies simpátricas (*e.g.* Hutchinson, 1959; Carothers, 1986; Brown *et al.*, 2004) o la variación en tamaño de las mismas especies en distintos ensambles (*e.g.* Brown y Wilson, 1956; Diamond *et al.*, 1989). En ambos enfoques la variación en el tamaño (inter e intraespecífico respectivamente) se asocia a una respuesta para disminuir el efecto de la competencia dentro de un mismo nivel trófico o por un recurso dado (Gotelli y Graves, 1996). Además su rango de variabilidad intra e interespecífica permite fácilmente su utilización como descriptor a distintos niveles de organización o escalas.

A pesar que la teoría de nicho clásica reconoce la importancia de la varianza inter e intraespecífica como determinantes de los ensambles comunitarios (*e.g.* MacArthur y Levins, 1967), ésta última no se ha incluido satisfactoriamente en investigaciones empíricas en ecología (Cam *et al.*, 2002; Bolnick *et al.*, 2003; Araújo *et al.*, 2011). Por esta razón, Violle *et al.* (2012) proponen la utilización de los *estadísticos-T* como método para incorporar la variación intraespecífica a la ecología de comunidades. Estos estadísticos se basan en relaciones entre las varianzas de un rasgo dado a distintos niveles de organización (aunque eventualmente también podrían calcularse para distintas escalas espacio-temporales) y permiten identificar a que nivel actuarían los principales filtros ambientales que determinan el ensamble local. Estos filtros son aquellos procesos que los organismos deben tolerar o superar para ocurrir y permanecer en una comunidad (Keddy, 1992). Los autores proponen dividir estos filtros en externos e internos respecto a la comunidad. Los filtros internos regulan la coexistencia de las especies dentro de la comunidad, y comprenden procesos fruto de la interacción entre individuos, como la competencia, depredación, parasitismo o mutualismo. Los filtros externos determinan qué especies se pueden establecer desde el *pool* regional y abarcan condiciones ambientales en general que trascienden a la comunidad (*e.g.* tipo de suelo, clima). Para la detección de estos filtros es necesario asumir al sistema como una metacomunidad, en la que cada comunidad local está conectada por la dispersión de individuos de alguna de las especies que la integran (Leibold y Geddes, 2005). Si una especie de la metacomunidad posee la capacidad de llegar a cualquiera de las comunidades del sistema, pero sólo se encuentra en un subgrupo de éstas, se puede asumir la existencia de algún filtro capaz de determinar su presencia allí. Nótese que estos filtros no sólo actúan a nivel específico, sino que pueden hacerlo también a nivel individual (Keddy, 1992). En ese caso lo que se restringe no es la presencia de la especie en la comunidad, sino de ciertos rasgos como variantes fenotípicas o tamaño corporal.

En esta tesis se plantea abordar el problema de la identificación de los mecanismos subyacentes a la organización de las especies en las comunidades. Para ello se propone evaluar el efecto de factores ambientales sobre la distribución de tamaños corporales en las comunidades locales de charcos temporales. En base al marco propuesto, nuestra hipótesis de trabajo es que la distribución de tamaños corporales es resultado de los cambios sistemáticos en la percepción, uso del ambiente y demanda energética por parte de los organismos. Estos factores operando a nivel individual, determinan la fuerza de los filtros impuestos por las condiciones locales o del sistema, permitiendo o no la entrada de distintos rangos de tamaño corporal a cada comunidad.

METODOLOGÍA

Modelo de estudio

La investigación se llevó a cabo en una zona de charcos temporales cercana a la localidad de Castillos (Dpto. de Rocha). El paisaje consiste principalmente en pradera pastoreada, y forma parte de varios predios de propiedad privada. Los charcos consisten en depresiones del terreno de superficie variable que rara vez sobrepasan los 30 cm de profundidad. Entre otoño e invierno estos charcos se llenan de agua, y en primavera comienzan a secarse rápidamente, a medida que disminuyen las precipitaciones respecto a la evaporación (Laufer *et al.*, 2009; Vidal, 2012). Todos los charcos representan una misma metacomunidad, en el sentido de que al llenarse de agua todos pueden ser potencialmente colonizados por la misma comunidad de organismos. El sistema puede considerarse como un conjunto de parches independientes, con un cierto grado de conexión entre ellos, similar a un archipiélago.

La elección del sistema de charcos temporales para la evaluación de este marco teórico y sus predicciones presenta varias ventajas. Dado que el ambiente tiene una duración limitada, se espera que las especies allí presentes asignen la energía que disponen para un rápido crecimiento y reproducción. La corta duración del sistema así como la limitación en la disponibilidad de recursos, deberían favorecer la presencia de estrategias “óptimas” de asignación de recursos, permitiendo evaluar las predicciones de los modelos más fácilmente que en ambientes menos restrictivos. El sistema se reinicia todos los años, con una limitada influencia de la temporada anterior respecto a la comunidad que lo habita. El área de trabajo consta de más de 50 charcos, con categorías de tamaño que abarcan varios órdenes de magnitud ($1 - 60000 \text{ m}^2$). De igual manera, la variación entre las tallas de los organismos presentes es de siete órdenes de magnitud, perteneciendo además a varios *taxa* distintos.

Dada la temporalidad del sistema, las especies presentes en los charcos se caracterizan en general por poseer ciclos de vida sólo parcialmente acuáticos, o estructuras de resistencia que les permitan sobrevivir durante el período seco. Además la comunidad también está compuesta por organismos que no siendo necesariamente acuáticos, hacen uso del sistema, afectando los flujos de energía del mismo. Los grupos biológicos que han sido muestreados en el sistema son: la comunidad de plantas, el zooplancton, los macroinvertebrados, anfibios, peces y aves. La comunidad vegetal está compuesta por al menos 30 especies divididas en 17 familias (Pinelli, 2011). Fueron identificados 65 *taxa* de zooplancton, principalmente

pertenecientes a grupos de ostrácodos, cladóceros, copépodos y rotíferos (Vidal, 2012). Los macroinvertebrados están representados por al menos 160 entidades biológicas, destacándose varios órdenes de insectos, moluscos, crustáceos y anélidos (ver Laufer *et al.*, 2009 por un listado más detallado). Se han identificado al menos tres especies de renacuajos de anfibios (*Hypsiboas pulchellus*, *Chaunus granulatus* y al menos una especie del género *Scinax*). La comunidad de peces incluye cuatro especies anuales (familia Rivulidae; *Austrolebias cheradophilus*, *A. viarius*, *A. luteoflammulatus* y *Cynopoecilus melanotaenia*) y una no anual (*Cheirodon interruptus*). Eventualmente se han colectado otras especies no anuales, pero se consideran registros casuales. Finalmente, hay citadas 51 especies de aves, pertenecientes a 24 familias, que de alguna forma hacen uso de los charcos (Liguori, 2011).

Las características del modelo de estudio permitirían superar algunas de las limitaciones de trabajos previos, como ser sesgos a nivel taxonómico o de ambientes, la ausencia de un *pool* común de especies, o muestreos con diferentes técnicas (ver Burness *et al.*, 2001). También se enfoca en una escala mucho más local y temporalmente acotada, en la cual las interacciones bióticas deberían dejar una señal más clara que en los procesos regionales (Allen *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2011).

Muestreo

Las salidas de campo se realizaron en los meses en que los charcos tienen agua (generalmente de julio a octubre), realizando de uno a tres muestreos por temporada. La metodología para la colecta de datos está estandarizada desde el año 2005 (ver Laufer *et al.*, 2009). En primer lugar, se asume que el charco tiene forma elíptica y se mide diámetro mayor y menor (**DM** y **dm**). Estos diámetros representan las transectas donde se ubicarán las unidades muestrales (**UM**). Si la transecta mide entre 10 y 50 m se realizan cinco estaciones de muestreo. Para garantizar la independencia de las muestras, si mide menos de 10 m, se eliminan las estaciones necesarias para que estén separadas al menos por 2 m entre ellas. Si la transecta es mayor de 50 m, se realizan todas las estaciones posibles con una separación de 10 m entre ellas. En las **UM** se realiza la colecta de muestras. La colecta de macroinvertebrados y vertebrados se realiza con calderín de malla de aproximadamente 2 mm. Hasta el 2010 las muestras eran conservadas en formol al 10%, pero a partir del 2011 las muestras se conservan directamente en alcohol 90%. En caso que la muestra contenga vertebrados (peces o anfibios), antes de ser fijada es sumergida en anestésico (2-fenoxietanol) hasta que los individuos dejan de nadar o no se observa movimiento opercular. La colecta de

vegetales se realiza únicamente en las **UM** del diámetro mayor, y consisten en la remoción de toda la materia vegetal viva en un cuadrante de 20 x 20 cm. También se mide la profundidad del charco en todas las **UM**, y en los puntos intermedios entre éstas.

El procesamiento en el laboratorio implica la identificación al mínimo nivel taxonómico posible de todo lo colectado. Además, se obtiene el peso seco de cada muestra de vegetación, y el volumen geométrico de cada animal colectado. Para este trabajo se utilizaron las muestras de peces correspondientes a las campañas de mayo y julio del 2006, octubre del 2008, junio, julio y octubre del 2009, agosto del 2011 y agosto del 2012 ($n = 3668$ individuos). Los datos de invertebrados corresponden sólo a los organismos mayores de 1.5 mm^3 colectados en el muestreo de octubre del 2008 ($n = 3233$).

Variables

Para cada uno de los charcos se midieron las siguientes variables ambientales: i) profundidad, como el promedio de todas las profundidades medidas en el charco; ii) área, calculada como la de un elipse; iii) volumen, calculado como área por profundidad; iv) heterogeneidad ambiental, como número de montículos interceptados por los diámetros; v) biomasa vegetal, como el promedio entre los pesos secos de la vegetación para todo el charco; y vi) espacio productivo (ver Schoener, 1989) calculado como volumen o profundidad por biomasa vegetal. Como variables comunitarias se utilizaron la riqueza específica (de peces, invertebrados y vegetal) y la densidad de individuos por charco. Las densidades poblacionales, ya sea de peces, del gremio o del grupo taxonómico, se calcularon en relación a la cantidad de las **UM** en que aparecieron.

Para cada uno de los individuos colectados se estimó el biovolumen. También se les asignó un gremio trófico en base a la bibliografía disponible (carnívoro, herbívoro, omnívoro, filtrador o detritívoro). En el caso de los invertebrados se descartaron los individuos menores a 1.5 mm^3 . Este volumen es algo menor al que presentaría un cuerpo esférico con diámetro igual al tamaño de malla del calderín. Se consideró que la captura de organismos con biovolumen menor a ese tamaño podría estar sesgada, y en general pertenecieron a grupos muestreados como zooplancton (ver Vidal, 2012). Los niveles taxonómicos utilizados para invertebrados fueron, además de especie, orden y grupo. Éste último posee como niveles arácnidos, anélidos, escarabajos, moluscos, crustáceos e insectos no escarabajos. Las variables tamaño, área, volumen, espacio productivo y densidad fueron transformadas a

escala logarítmica al momento de realizar los análisis. Se utilizó una base 10 para invertebrados y base 2 para peces acorde al rango de tamaños observado en cada caso.

Análisis de datos

Para analizar la asociación entre variables ambientales y la distribución local de tamaños corporales se utilizaron dos abordajes complementarios: i) análisis de discrepancias entre los tamaños corporales observados y esperados por un modelo nulo; y ii) análisis de descomposición de la varianza a nivel poblacional y comunitario.

La evaluación de las relaciones entre las distintas variables para ambas aproximaciones, se realizó mediante el ajuste de modelos lineales generalizados (Zuur *et al.*, 2007) y modelos lineales mixtos (Zuur *et al.*, 2009). En el caso de modelos con una sola variable independiente, además se utilizó regresión segmentada (Toms y Lesperance, 2003). Para la selección de modelos lineales generalizados se utilizó el comando *bestglm*, para un máximo de tres variables (McLeod y Xu, 2011). Después se procedió a simplificar el modelo obtenido en forma manual, si era posible. Una vez seleccionado un modelo, se comparaba con su versión en modelo mixto con intercepto y/o pendiente aleatoria. Las variables aleatorias utilizadas, según correspondieran, fueron grupo, orden, gremio, charco, muestreo, o combinaciones de éstas anidadas. También se comparaba con el modelo nulo (el promedio de la variable de respuesta). Los criterios para elegir un modelo fueron el AIC, y la cantidad y significancia de parámetros estimados para las variables. Visto que el área y el volumen del charco tienen una correlación cercana a 1, en el caso que el modelo obtenido por el *bestglm* incluyera ambas variables, se repetía la simplificación del modelo pero incluyendo sólo una de éstas, eligiéndose el modelo con menor AIC de los dos casos.

Todos los análisis se realizaron en el *software R* (R Core Team, 2012) con la interfaz *RStudio* (RStudio, 2012). Se utilizaron las librerías *bestglm* (McLeod y Xu, 2011), *lattice* (Sarkar, 2008), *lme4* (Bates *et al.*, 2011), *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2012), *segmented* (Muggeo, 2008) y *statmod* (Smyth *et al.*, 2011).

i) Discrepancias entre tamaños corporales observados y esperados

Las discrepancias entre los tamaños observados y esperados para cada comunidad local se obtuvieron a partir del modelo nulo planteado por Borthagaray *et al.* (2012). Este modelo nulo sigue los siguientes pasos (**Fig.4**): 1) se estima el *pool* regional como la suma de

todos los individuos de todas las comunidades locales; 2) para cada charco se genera una muestra tomando individuos al azar del *pool* regional, pero manteniendo las identidades y abundancias observadas en la comunidad local; 3) se realizan 2000 iteraciones del paso anterior, estimándose la distribución de tamaños corporales esperada si la comunidad fuera una muestra aleatoria de la metacomunidad; 4) se comparan los percentiles 0.05, 0.5 y 0.95 de la distribución esperada y observada; 5) se repiten los pasos 2 a 4 para cada comunidad local.

La discrepancia en cada uno de estos percentiles fue correlacionada con las variables ambientales de las comunidades locales mediante regresiones lineales. Si la discrepancia entre las medianas cambia sistemáticamente con las variables ambientales, estas generarían un desplazamiento en la distribución de tamaños corporales. Si las discrepancias en los percentiles extremos se aproximan, se habría generado una compresión en el rango de tamaños corporales, mientras que el caso contrario implica una expansión en la amplitud de tallas. Cualquier combinación de compresión o expansión y desplazamiento son posibles (Fig. 5).

Para las comunidades de invertebrados, los análisis de discrepancia se realizaron a distintos niveles: **a)** por especie: al correr el modelo nulo, cada individuo era sustituido por un individuo tomado al azar del *pool* regional pero manteniendo la identidad específica; **b)** por *taxa*: en cada simulación del modelo, los individuos podían ser sustituidos por cualquier otro del *pool* regional, siempre que perteneciera al mismo grupo taxonómico sin importar su identidad específica (ver niveles del factor en el punto “**Variables**” de la metodología). Este análisis se realizó para el conjunto de los *taxa* y para cada *taxón* por separado; **c)** por gremio: en cada iteración del modelo nulo, se generaba a partir del *pool* regional una comunidad con igual número de individuos pertenecientes a cada gremio que los observados en la comunidad original, pero al igual que el caso anterior, sin importar a que especie pertenecía. En este caso los valores de discrepancia también fueron analizados en forma conjunta y para cada gremio por separado.

En el caso de los peces, cada individuo sólo podía ser sustituido por cualquier otro de su misma especie y muestreo. Las relaciones entre las variables ambientales y los valores de discrepancia obtenidos se analizaron todos juntos, y posteriormente discriminando separadamente los resultados por muestreo y por especie.

El modelo nulo utilizado presenta varias ventajas respecto a otros que han sido empleados para este tipo de estudio (ver Gotelli y Graves, 1996). En primer lugar, no es sensible a la distribución de los datos. En segundo lugar, este método utiliza todos los datos

sin resumirlos en una media, índice o clase de tamaño, aprovechando mejor la información recopilada (Clauset *et al.*, 2009). En este sentido, se analizan en forma conjunta todos los individuos de la población, estando representados todos los sexos y edades, superando los sesgos de modelos previos (Gotelli y Graves 1996; Allen y Holling, 2008).

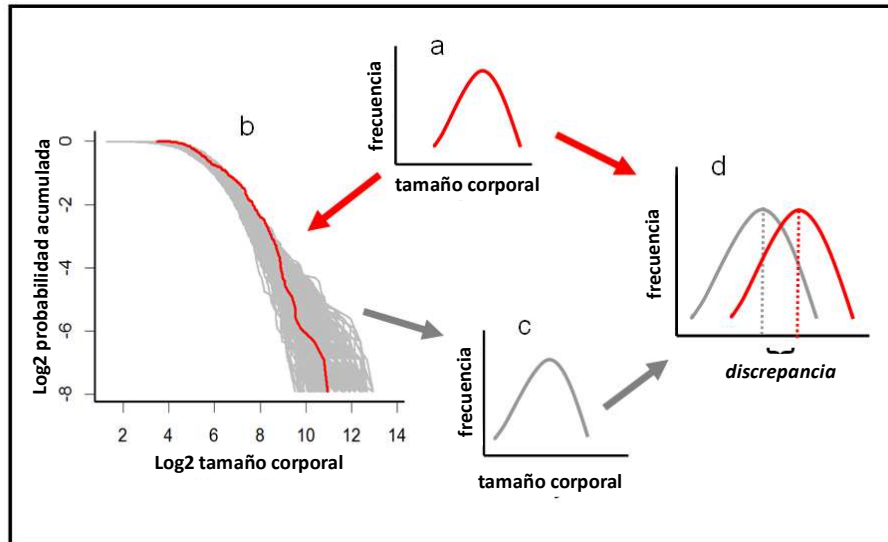


Fig. 4. Modelo nulo para evaluar discrepancias entre las tallas observadas y esperadas por azar. A partir de la distribución de tamaños de la comunidad (a), el modelo genera remuestros aleatorios en base al *pool* de interés (todos los individuos del sistema, de la especie, del gremio, etc.) con la misma cantidad de individuos que en la comunidad original (b). A partir de cada remuestreo se puede reconstruir una distribución de tamaños esperada (c). La discrepancia es la diferencia en el tamaño entre cada valor observado y su equivalente del promedio de los remuestros (d). En este trabajo se utilizaron las discrepancias promedio de 2000 iteraciones a los cuantiles 0.05, 0.5 y 0.95 de las distribuciones de tamaño.

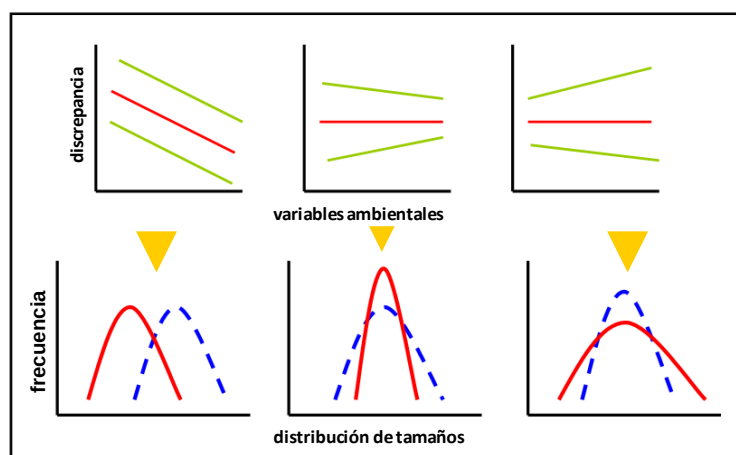


Fig. 5. Algunos escenarios posibles para la relación entre las discrepancias y las variables ambientales de los charcos (arriba). Arriba, las líneas representan los distintos percentiles en función de alguna variable ambiental: en rojo la mediana (cuantil 0.5) y en verde los percentiles extremos (0.05 y 0.95). Abajo, esquema de la variación en la distribución de tamaños predicha por cada uno de esos modelos (rojo) respecto a una distribución de referencia (azul discontinua). De izquierda a derecha, desplazamiento de toda la distribución hacia tamaños menores; compresión en el rango de tallas, manteniendo valor de la mediana; expansión de la distribución de tallas, también manteniendo la mediana. Cualquier combinación de estos escenarios es posible.

ii) Descomposición de varianza

La descomposición de la varianza de los datos se realizó utilizando los *estadísticos-T* propuestos por Violle *et al.* (2012). Éstos consisten en relaciones de varianza de un rasgo (volumen corporal en este caso) a dos niveles de organización distintos, para detectar los filtros que puedan afectar la distribución de dicho rasgo. Los *estadísticos-T* analizados en este trabajo fueron:

$T_{IP/IC}$: σ^2 intrapoblacional / σ^2 intracomunitaria, donde σ^2 intrapoblacional es la varianza del tamaño corporal entre individuos de una población, y σ^2 intracomunitaria es la varianza del tamaño corporal entre todos los individuos de la comunidad. La pendiente de la relación del $T_{IP/IC}$ con la riqueza de la comunidad permitiría inferir el mecanismo de ensamble del sistema (pendiente < 0 , teoría de nicho; > 0 , teoría de variación individual; $= 0$, teoría neutral; ver Violle *et al.*, 2012).

$T_{IC/IR}$: σ^2 intracomunitaria / σ^2 total del sistema, donde σ^2 intracomunitaria es la varianza en los tamaños corporales en cada comunidad, y la σ^2 total es la varianza entre los tamaños de todos los individuos del sistema. El índice $T_{IC/IR}$ da cuenta de la importancia relativa de los filtros externos a la comunidad. Si su valor es cercano a 1, los filtros externos serían débiles respecto a los internos, ya que implica que toda la variabilidad del sistema puede encontrarse dentro de la comunidad; si es cercano a 0, la comunidad está sometida a algún estrés que actúa como filtro que puede ser tanto externo como interno (*e.g.* interacciones biológicas, condiciones ambientales locales), reduciendo la varianza local respecto a la de todo el sistema.

$T_{PC/PR}$: Igual que el anterior, pero a nivel poblacional en lugar de individual, o sea, teniendo en cuenta la identidad específica de los individuos (varianza en los tamaños corporales dentro de cada población de una especie sobre la varianza total de esa especie en todo el sistema). Además, si $T_{IC/IR} < T_{PC/PR}$ implicaría que el filtro ocurre a nivel de especie, mientras que si $T_{IC/IR} > T_{PC/PR}$ ocurriría a nivel individual.

Para el caso de los invertebrados, además de la identidad específica, se calcularon los *estadísticos-T* discriminando por orden y/o gremio. Para el caso de los peces, se calcularon discriminando entre muestreos, y juntando los individuos de todos los tiempos, manteniendo la identidad del charco sin importar cuando fue muestreado. Los distintos *estadísticos-T* fueron evaluados en función de las variables ambientales de cada charco para detectar si alguna de ellas actúa como filtro.

RESULTADOS

La distribución de tamaños de todos los peces colectados en todos los muestreos fue aproximadamente normal en escala logarítmica (**Fig.6a**). El rango de volúmenes registrados varió entre 3.3 y 3770 mm³, con una media de 176.2 mm³. Todas las especies mostraron un rango de tamaños similares, excepto *A. cheradophilus* que es notablemente mayor que las demás (**Fig.7a**). Los invertebrados mostraron una distribución de tamaños corrida hacia la izquierda en escala logarítmica, es decir, con una mayor representatividad de individuos pequeños en el sistema (**Fig.6b**). El rango de tamaños estuvo entre 1.5 y 8062.5, con una media de 20.7 mm³. A grandes rasgos, el gradiente de tamaños fue similar entre grupos taxonómicos y gremios de invertebrados (**Figs.7b y c**).

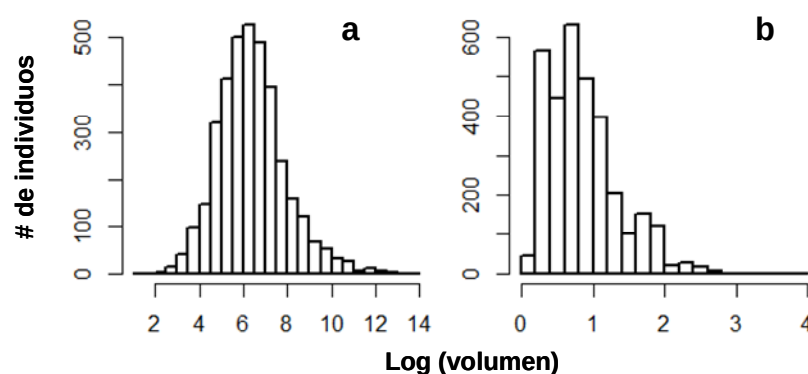


Fig.6. Histogramas de ocurrencia de los tamaños corporales de todos los individuos utilizados en este trabajo. **a:** Peces. El volumen está en escala logarítmica en base 2. **b:** Invertebrados. El volumen está en escala logarítmica en base 10.

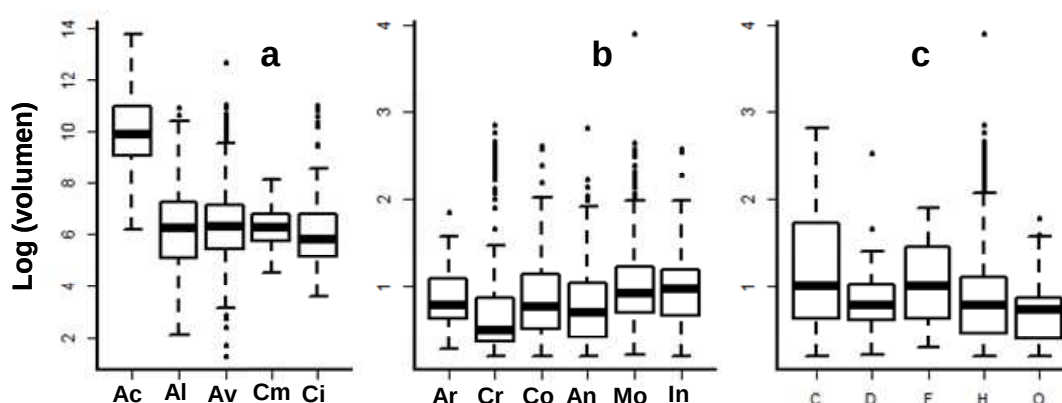


Fig.7. Boxplots de los tamaños corporales de todos los individuos utilizados en este trabajo. **a:** Peces discriminados por especie. **Ac:** *A. cheradophilus*; **Al:** *A. luteoflammulatus*; **Av:** *A. viarius*; **Cm:** *C. melanotaenia*; **Ci:** *Ch. interruptus*. El volumen está en escala logarítmica en base 2. **b:** Invertebrados discriminados por grupo taxonómico. **Ar:** Arácnidos; **Cr:** Crustáceos; **Co:** Coleópteros; **An:** Anélidos; **Mo:** Moluscos; **In:** Insectos no coleópteros. **c:** Invertebrados discriminados por gremio. **C:** Carnívoros; **D:** Detritívoros; **F:** Filtradores; **H:** Herbívoros; **O:** Omnívoros. En **b** y **c** el volumen está en escala logarítmica en base 10.

i) Discrepancias entre tamaños corporales observados y esperados

Invertebrados

En el caso de los invertebrados, a nivel comunitario las regresiones entre las discrepancias de los percentiles y las variables ambientales fueron inconsistentes en cuanto a su desempeño estadístico (varianza explicada) y las variables ambientales seleccionadas (**Tablas I, II y III del Anexo**). No obstante, el volumen y la profundidad del charco tendieron a relacionarse positivamente con los valores de discrepancia, mientras que la densidad y la biomasa vegetal tendieron a hacerlo negativamente. Esto implica que en charcos mayores, la distribución de tamaños corporales tendió a tallas mayores, ocurriendo lo opuesto al aumentar la biomasa vegetal y la densidad de individuos. Las demás variables ambientales no permiten establecer asociaciones claras por la baja frecuencia en que aparecen.

A nivel de especies no existe asociación entre los valores de discrepancia obtenidos con el modelo nulo y las variables ambientales de los charcos. No obstante, las discrepancias promedio (correspondientes a los interceptos de los modelos) sugieren que la distribución de tamaños esperada tiende a presentar tallas menores respecto a la observada. Esto implica que en cada comunidad hay más organismos grandes que lo esperado por azar, aunque este hecho no se relaciona con los factores ambientales. El análisis por *taxón* sugiere que el aumento en la densidad de individuos se asocia a una compresión de la distribución de tallas, sin modificar los tamaños menores. Por otro lado, el aumento de la profundidad del charco generaría una expansión de la distribución. Al incrementarse la biomasa vegetal, la mediana se desplaza hacia tallas menores. El percentil inferior sólo se asoció con la riqueza y volumen del charco, en ambos casos desplazándose hacia tamaños mayores.

A nivel de gremios, el volumen del charco se relaciona positivamente a la mediana y cuantil superior, asociándose a una expansión en el rango de tamaños. Tanto la densidad como la heterogeneidad ambiental también se asociarían a una expansión de la distribución mediante el desplazamiento del cuantil superior hacia tallas mayores, aunque sin modificar la mediana de la distribución ni los tamaños inferiores observados. Nuevamente el incremento de la biomasa vegetal genera desplazamiento de la mediana hacia tallas menores. Para este caso, el cuantil inferior no se relacionó con ninguna de las variables ambientales (**Fig.8, Tabla I del Anexo**).

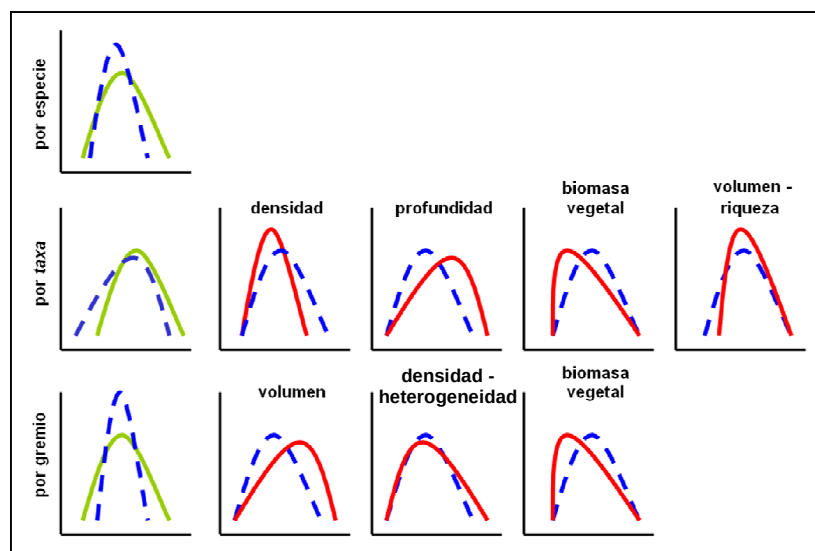


Fig.8. Efecto de las variables ambientales sobre la distribución de tamaños de la comunidad de invertebrados a nivel de especie, *taxa* (grupo) y gremio a partir de los análisis de discrepancia (ver Metodología). En los esquemas de la izquierda, la distribución en verde representa la distribución observada, mientras que en azul punteado se representa la distribución esperada por azar que no es explicada por las variables ambientales (discrepancias promedio). En los demás gráficos, rojo representa la variación en respuesta al incremento de la o las variables correspondientes respecto a la distribución esperada (línea discontinua azul). Sólo se indican los casos en los que existió un efecto significativo de las variables ambientales sobre la distribución de tamaños corporales. Por mayor detalle de los resultados, ver texto y **Tabla I** del **Anexo**.

Al analizar cada *taxón* por separado, los distintos grupos mostraron relaciones distintas con las variables ambientales (**Fig.9, Tabla II del Anexo**). Los moluscos sólo presentaron una compresión en la distribución de tamaños asociada a una disminución del cuantil superior con la densidad de individuos. Los coleópteros desplazan la mediana hacia tallas menores con el aumento de la biomasa vegetal del sistema, aunque esta relación no llega a ser significativa. Los demás artrópodos desplazan toda la distribución de hacia tamaños mayores con el volumen del charco. Los anélidos expanden su distribución con el volumen del sistema, y la contraen en relación con la biomasa vegetal, en ambos casos sin variación del cuantil inferior. Los crustáceos expanden su rango de tallas hacia tamaños menores en asociación con la densidad de individuos sin variar el cuantil superior, y hacia tamaños mayores sin variar el cuantil inferior con la profundidad y la heterogeneidad del sistema. Los demás grupos no fueron analizados por presentar pocas ocurrencias.

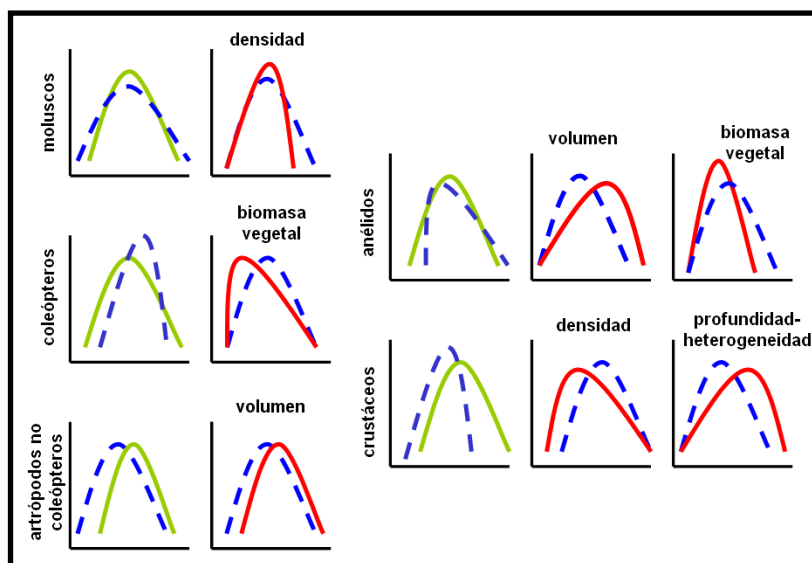


Fig.9. Efecto de las variables ambientales sobre la distribución de tamaños de invertebrados discriminando entre grupos a partir de los análisis de discrepancia (ver Metodología). En los esquemas de la izquierda para cada grupo, la distribución en verde representa la observada, mientras que en azul punteado se representa la distribución esperada por azar que no es explicada por las variables ambientales (discrepancias promedio). En los demás gráficos, rojo representa la variación en respuesta al incremento de la o las variables correspondientes respecto a la distribución esperada (línea discontinua azul). Por mayor detalle de los resultados, ver texto y **Tabla II del Anexo.**

A nivel de gremios (**Fig.10, Tabla III del Anexo**), los herbívoros desplazan la mediana de su distribución hacia tallas mayores en asociación con la profundidad, pero hacia tallas menores con la densidad de individuos. Los carnívoros desplazan su distribución hacia tamaños mayores, aunque sin variación en su mediana, respecto a la heterogeneidad ambiental. Un incremento en el volumen del charco se asocia a una expansión hacia tallas mayores, mientras que la biomasa vegetal genera expansión de la distribución hacia tallas menores. El rango se comprimiría hacia tamaños mayores con la profundidad, aunque esta relación no llega a ser significativa. Para estas tres últimas relaciones, los demás parámetros de discrepancia no se modifican con las respectivas variables. Para los omnívoros, el volumen se asocia con un desplazamiento de la mediana hacia tamaños mayores, mientras que la heterogeneidad y la biomasa vegetal la desplazan hacia tallas menores (esta última relación no es significativa). La riqueza vegetal se asocia negativamente con el cuantil inferior, sugiriendo una expansión hacia tallas menores respecto a dicha variable. Tanto filtradores como detritívoros presentaron pocas ocurrencias y no pudieron ser analizados.

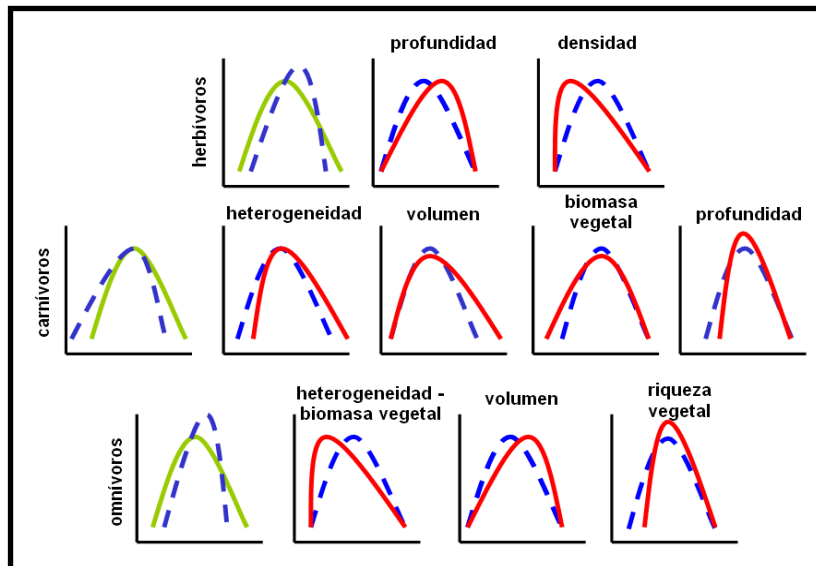


Fig.10. Efecto de las variables ambientales sobre la distribución de tamaños de invertebrados discriminando entre gemios a partir de los análisis de discrepancia (ver Metodología). En los esquemas de la izquierda, la distribución en verde representa la distribución observada, mientras que en azul punteado se representa la distribución esperada por azar que no es explicada por las variables ambientales (discrepancias promedio). En los demás gráficos, rojo representa la variación en respuesta al incremento de la o las variables correspondientes respecto a la distribución esperada (línea discontinua azul). Por mayor detalle de los resultados, ver texto y **Tabla III del Anexo.**

Peces

La discrepancia entre tallas observadas y esperadas de peces (para todas las poblaciones de todos los años) disminuye con la densidad de individuos y el volumen del sistema, y en menor medida la biomasa vegetal (**Fig.11, Tabla IV del Anexo**). El hecho que los parámetros para la misma variable sean similares entre cuantiles, implica que la amplitud de la distribución de tamaños se mantiene constante, pero se desplaza hacia tallas menores en charcos más grandes o con mayores densidades. Por su lado, un incremento de la biomasa vegetal se asociaría con una expansión en la distribución de tamaños hacia tallas menores.

Al discriminar por muestreo, cada modelo mostró asociaciones con distintas variables (**Fig.12, Tabla V del Anexo**). Las discrepancias correspondientes al muestreo de mayo del 2006 no mostraron ninguna asociación con variables ambientales, aunque la distribución de tamaños esperada está comprimida y corrida hacia tallas menores respecto a la observada. El de agosto del 2011 sugiere un desplazamiento de toda la distribución hacia tallas menores asociado al incremento de la densidad de individuos, mientras que el muestreo de agosto del 2012 sugiere lo mismo, pero asociado a la profundidad. La distribución de tamaños correspondiente a Octubre del 2008 se desplaza hacia tamaños más pequeños en relación con

el volumen del sistema o la densidad. Un incremento en la biomasa vegetal en este muestreo se asocia a un desplazamiento positivo de la mediana. Los demás muestreos no contaron con una cantidad de datos suficiente como para ser incluidos en el análisis.

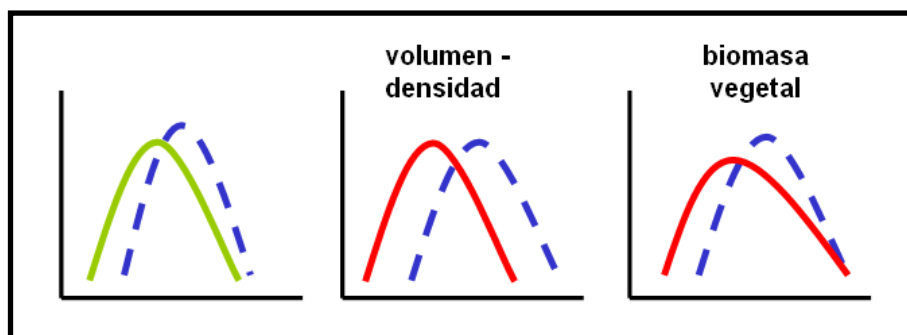


Fig.11. Efecto de las variables ambientales sobre la distribución de tamaños de todas las poblaciones de peces de todos los muestreos a partir de los análisis de discrepancia (ver Metodología). En el esquema de la izquierda, la distribución en verde representa la distribución observada, mientras que en azul punteado se representa la distribución esperada por azar que no es explicada por las variables ambientales (discrepancias promedio). En los demás gráficos, rojo representa la variación en respuesta al incremento de la o las variables correspondientes respecto a la distribución esperada (línea discontinua azul). Por mayor detalle de los resultados, ver texto y **Tabla IV** del **Anexo**.

Al discriminar por especie (**Fig.13, Tabla VI del Anexo**), la densidad de individuos se asocia negativamente con la discrepancia tanto para *Austrolebias luteoflammulatus* como para *A. viarius*, sugiriendo un desplazamiento hacia tallas menores de ambas distribuciones de tamaño. Para *A. luteoflammulatus* la biomasa vegetal también muestra una relación negativa con la discrepancia del cuantil inferior y la mediana, indicando una expansión su la distribución hacia tamaños más pequeños. Incrementos en la profundidad también se relacionan con un desplazamiento de la mediana hacia tallas menores en esta especie. Esta misma variable también se asociaría con una compresión en el rango hacia tamaños más grandes en *A. viarius*, aunque esta relación no llega a ser significativa. Ninguna de las demás especies de peces (*A. cheradophilus*, *Cynopoecilus melanotaenia* y *Cheirodon interruptus*) presentó un número suficiente de registros y fueron descartadas para este análisis.

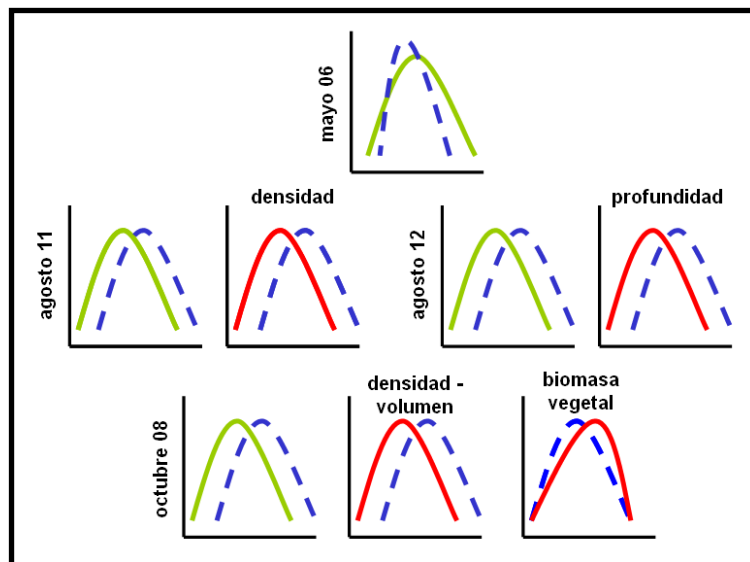


Fig.12. Efecto de las variables ambientales sobre la distribución de tamaños de las poblaciones de peces discriminadas por muestreo a partir de los análisis de discrepancia (ver Metodología). En los esquemas de la izquierda, la distribución en verde representa la distribución observada, mientras que en azul punteado se representa la distribución esperada por azar que no es explicada por las variables ambientales (discrepancias promedio). En los demás gráficos, rojo representa la variación en respuesta al incremento de la o las variables correspondientes respecto a la distribución esperada (línea discontinua azul). Por mayor detalle de los resultados, ver texto y **Tabla V** del **Anexo**.

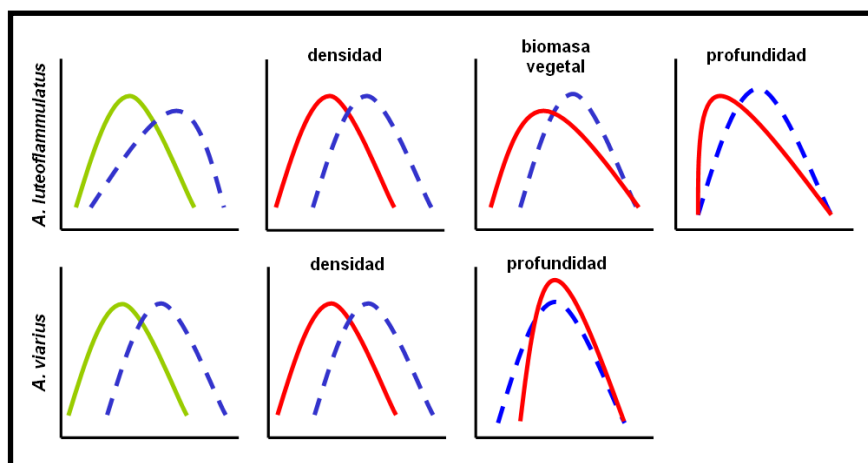


Fig.13. Efecto de las variables ambientales sobre la distribución de tamaños de las poblaciones de peces discriminadas por especie a partir de los análisis de discrepancia (ver Metodología). En los esquemas de la izquierda, la distribución en verde representa la distribución observada, mientras que en azul punteado se representa la distribución esperada por azar que no es explicada por las variables ambientales (discrepancias promedio). En los demás gráficos, rojo representa la variación en respuesta al incremento de la o las variables correspondientes respecto a la distribución esperada (línea discontinua azul). Por mayor detalle de los resultados, ver texto y **Tabla VI** del **Anexo**.

ii) Descomposición de varianza

Invertebrados

Los *estadísticos-T* sugieren ensamblajes tanto neutrales como dependientes de los atributos, según sea el nivel de análisis considerado. La varianza comunitaria en relación a la varianza metacomunitaria ($T_{IC/IR}$) presentó un patrón en V en el gradiente de riqueza de especies del sistema (**Fig. 14A**). Este patrón indica el pasaje de la sobre-dispersión a baja riqueza, sub-dispersión a intermedias y nuevamente sobre-dispersión en altas riquezas, respondiendo a distintos procesos esperados por empaquetamiento de especies (teoría de nicho) en función de la riqueza local.

No se detectaron tendencias sistemáticas en la partición de varianzas con la riqueza de especies a nivel de todas las especies respecto a su comunidad, o gremio. En estos casos, la pendiente entre el *estadístico-T* ($T_{IP/IC}$) y la riqueza, no es significativamente distinta de cero (**Figs. 14B y C**). A nivel taxonómico, la relación entre la varianza del tamaño de cada población y la varianza total del rasgo en su *taxón* orden, decrece con la riqueza del orden en la comunidad local (**Fig. 14D**), patrón congruente con la teoría de nicho y el empaquetamiento de especies.

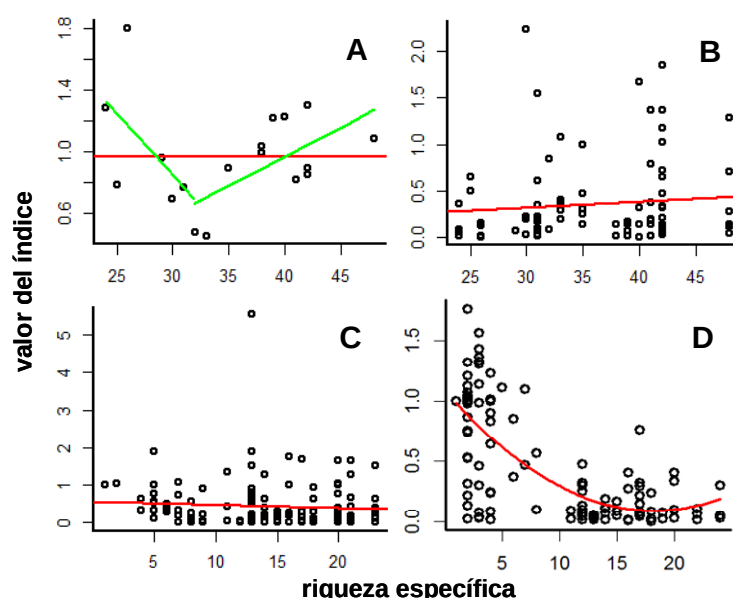


Fig. 14. Gráficas de las relaciones entre *estadísticos-T* a distintas escalas en función de la riqueza de invertebrados. **A:** σ^2 total de la comunidad sobre σ^2 total del sistema ($T_{IC/IR}$), en función de la riqueza del charco. El modelo con mejor AIC correspondió a una regresión segmentada (línea verde) con un cambio de pendiente a una riqueza de 32 especies. **B:** σ^2 poblacional sobre σ^2 total en la comunidad ($T_{IP/IC}$), en función de la riqueza del charco. **C:** σ^2 poblacional sobre σ^2 del gremio en cada comunidad ($T_{IP/IC}$), en función de la riqueza del gremio en el charco (para todos los gremios en forma conjunta). **D:** σ^2 poblacional sobre σ^2 total del orden en la comunidad ($T_{IP/IC}$), en función de la riqueza del orden en cada charco. Dada la marcada heterogeneidad de varianza en los datos, la misma fue modelada (se muestra el modelo con mejor AIC). Las relaciones **A** y **D** fueron estadísticamente significativas.

La relación entre la varianza intraespecífica sobre la varianza intracomunitaria de su gremio ($T_{IP/IC}$) en función de la riqueza del gremio en cada charco, sugiere que el ensamble comunitario a esta escala sigue una dinámica neutral cuando se analizan todos los gremios en forma conjunta (**Fig. 14C**). Al analizar cada gremio por separado (**Fig. 15**), la variabilidad observada en los tamaños corporales no puede ser explicada por la riqueza para carnívoros ni herbívoros ya que las pendientes de la relación no son distintas de cero. No obstante para el caso de los omnívoros el ensamble se ajusta a lo esperado según la teoría de nicho (**Fig. 15C**).

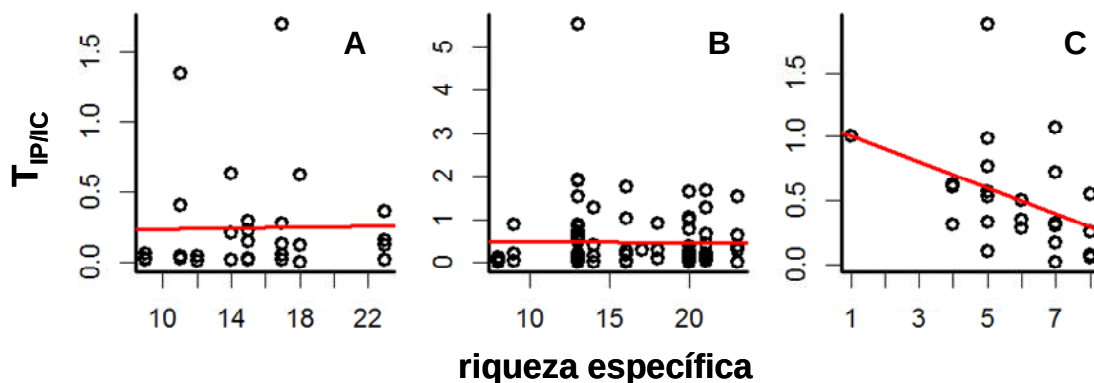


Fig. 15. Gráficos de los $T_{IP/IC}$ en función de la riqueza en cada comunidad para cada gremio por separado de invertebrados. **A:** Carnívoros. **B:** Herbívoros. **C:** Omnívoros. La única pendiente significativamente distinta de 0 es la de **C**. Tanto detritívoros como filtradores tuvieron un $n < 3$, por lo que no fueron evaluados.

Tanto los $T_{IC/IR}$ como los $T_{PC/PR}$ tienen la media cercana a 1, ya sea analizando todos los individuos conjuntamente, o discriminando por gremio o *taxón* orden (**Fig. 16**). Esto sugeriría que las tallas observadas en las comunidades locales no son afectadas por filtros externos, asociándose en mayor medida a procesos de interacción con los demás organismos de la comunidad. Si bien la varianza en los valores de estos índices muestra un importante gradiente de escenarios posibles, en ningún caso se encontró una relación con variables ambientales de locales. Además, la relación que muestra el $T_{IC/IR}$ con la riqueza sugiere que la importancia relativa de los filtros internos aumenta hasta cierto umbral de riqueza, a partir del cual habría una relajación progresiva en el peso de los mismos (**Fig. 14A**). La diferencia entre estos índices, si bien también presenta una varianza importante, tiene una media de cero, y tampoco se relaciona con las variables ambientales.

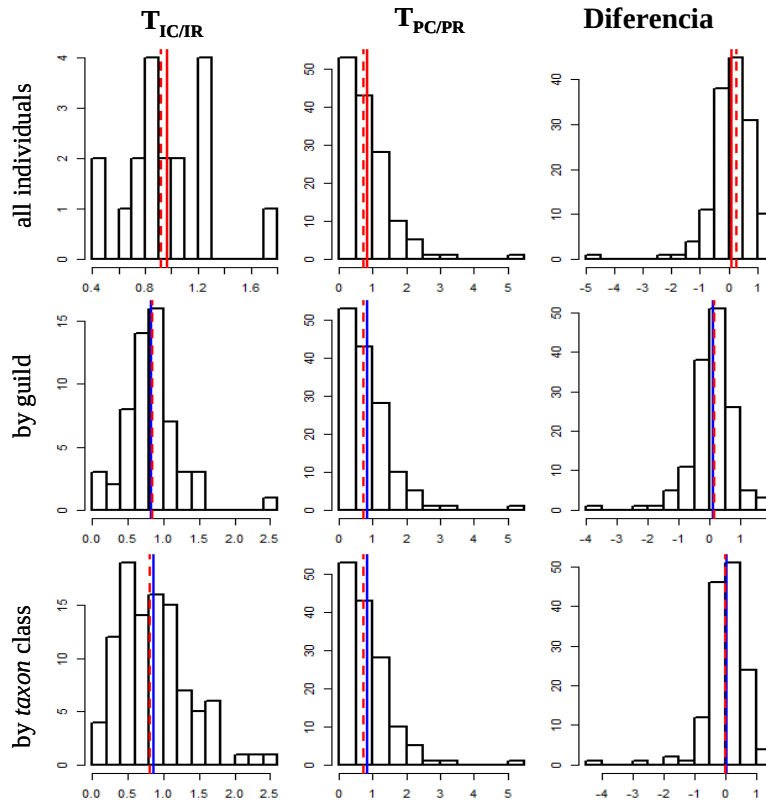


Fig. 16. Distribución de los índices $T_{IC/IR}$ y $T_{PC/PR}$, así como la diferencia entre ellos, analizados para todos los individuos del sistema, discriminados por gremio, y por el *taxón* orden. Las líneas continuas marcan las medias, y las líneas punteadas marcan las medianas.

Peces

En el caso de la comunidad de peces, la relación entre el $T_{IP/IC}$ y la riqueza indica que la distribución observada de tamaños corporales responde a una organización según la teoría de nicho (**Fig. 17A**). No obstante, al colapsar todos los muestreos manteniendo la identidad del charco, esta relación funcional se pierde (**Fig. 17B**).

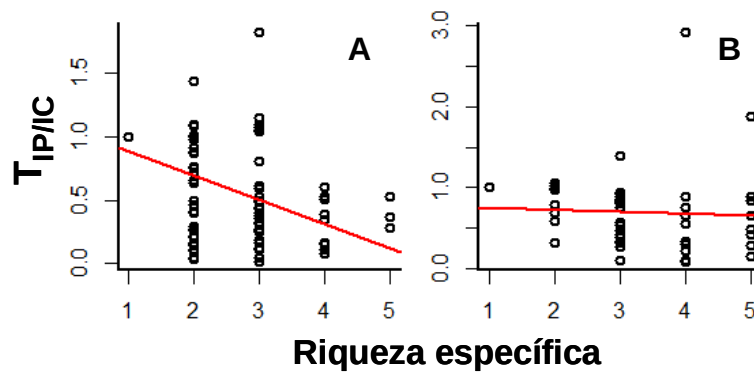


Fig. 17. Relación entre la varianza intrapoblacional sobre la intracomunitaria ($T_{IP/IC}$) de peces en función de la riqueza. **A:** Cada muestreo por separado (pendiente= -0.19, $p < 0.001$). **B:** Para todos los datos de cada charco sin importar el muestreo. La pendiente no es significativamente distinta de cero.

Para todos los muestreos juntos, la distribución de los índices $T_{IC/IR}$ y $T_{PC/PR}$ tienen una media cercana a uno, y la diferencia entre ellos, es cercana a cero (**Fig. 18**). En estos casos no se buscó relación con las variables ambientales por razones metodológicas. Estas consistieron en que por un lado se tomaron los individuos de todos los muestreos de cada charco para calcular un único valor de varianza intracomunitaria y otro para cada población. Pero dada la variabilidad interanual en las condiciones ambientales de cada charco, no es posible tomar un único valor para cada una de estas variables. No obstante, al discriminar entre muestreos (**Tabla 1**), el $T_{IC/IR}$ se relacionó negativamente con la densidad de peces en la comunidad, y el $T_{PC/PR}$ lo hizo positivamente con la biomasa vegetal del sistema y la densidad de individuos en la población. Los promedios de la distribución de ambos índices fueron próximos pero inferiores a 1 (**Fig. 18**), lo que podría indicar que las poblaciones están sujetas a un cierto estrés por filtros internos a las comunidades, pero que en general no serían muy intensos. La diferencia entre estos *estadísticos-T* es cercana a 0 y no se relaciona con las variables ambientales o demográficas de las comunidades.

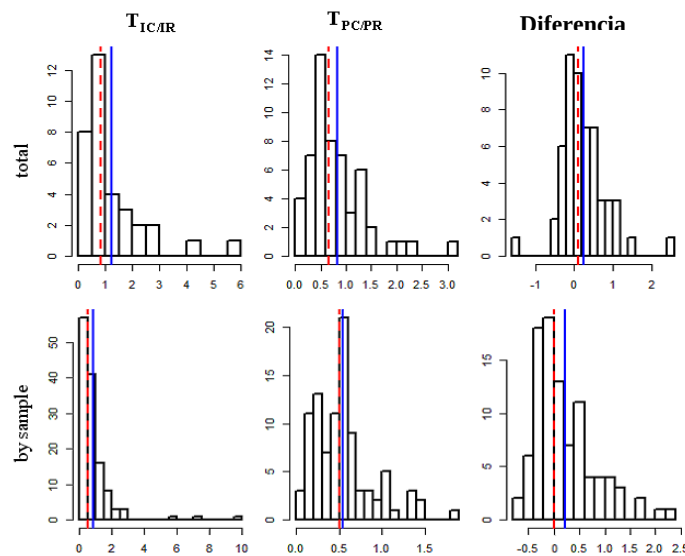


Fig. 18. Distribución de los índices $T_{IC/IR}$ y $T_{PC/PR}$, así como la diferencia entre ellos, analizados sin discriminar y discriminando entre muestreos. Las líneas continuas marcan las medias, y las líneas punteadas marcan las medianas.

Tabla 1. Modelos de los $T_{IC/IR}$ y $T_{PC/PR}$ respecto a las variables ambientales de los charcos para peces. Se muestra la diferencia en los valores del AIC respecto a los modelos nulos (los promedios) para cada índice. Todos los parámetros son significativos ($p < 0.05$) excepto el valor en *cursiva* ($p < 0.08$).

<i>t-stat</i>	intercepto	densidad	veg.bm	<i>pseudo R²</i>	Δ AIC
$T_{IC/IR}$	1.17	-0.23	-	0.04	-2.95
$T_{PC/PR}$	0.2	0.09	0.04	0.11	-6.59

DISCUSIÓN

Dilucidar los mecanismos que determinan la coexistencia de especies en las comunidades biológicas es históricamente una de las preguntas fundamentales de la ecología (Hutchinson, 1959; Connell, 1961; Paine, 1969). La teoría de nicho, y su conceptualización del rol de las interacciones entre organismos y el ambiente abiótico, dominaron la teoría ecológica por la mayor parte del siglo XX (Ricklefs y Schluter, 1993; Morin, 2010). El desarrollo de nuevos marcos teóricos (*e.g.* teoría neutral y teoría de metacomunidades) así como nuevas herramientas analíticas (*e.g.* modelos nulos) han permitido nuevos análisis e interpretaciones en estos temas. No obstante, son relativamente pocos los estudios empíricos que sustentan estas nuevas teorías y abordajes (Logue *et al.*, 2011). Esta tesis aporta a la identificación de los mecanismos que determinan la formación de los ensambles, y la coexistencia de especies y rasgos a nivel comunitario a la luz de estos nuevos marcos teóricos y de análisis. Los resultados obtenidos apoyan la acción de filtrado ambiental sobre atributos biológicos (tamaño corporal en este caso) de los organismos (Shipley, 2010) así como ensambles comunitarios acordes a lo esperado por teoría de nicho (Hutchinson, 1957; Chase y Leibold, 2003) o neutralidad (Hubbell, 2001), en función del nivel de organización que estemos evaluando.

Discrepancias entre tamaños corporales observados y esperados

El análisis de discrepancia para los invertebrados del sistema mostró que más allá del nivel de análisis, en prácticamente todos los casos la distribución de tamaño corporal varía respecto a la esperada por azar, relacionándose con variables ambientales de la comunidad local (**Tablas I-III del Anexo**). Las variables asociadas a dimensiones del charco (volumen y profundidad) tienden a relacionarse positivamente con la discrepancia. Este resultado es congruente con la visión del tamaño de los sistemas como determinante de los recursos totales disponibles (Wright, 1983; Schoener, 1989) y el filtrado de organismos en función de su tamaño corporal y requerimientos energéticos (Schoener, 1989; Marquet y Taper, 1998; Burness *et al.*, 2001). Por otro lado, la biomasa vegetal y la densidad de individuos tienden a relacionarse negativamente con los valores de discrepancia. El efecto negativo de la densidad indicaría procesos de auto-raleo (*self-thinning*), donde a medida que los individuos aumentan de tamaño, disminuye su densidad relativa en respuesta al aumento de sus requerimientos energéticos (White *et al.*, 2007; Arim *et al.*, 2010). La relación negativa de la biomasa vegetal

resulta contraria a lo esperado si la consideramos como un índice de la productividad del sistema. Sin embargo su asociación con tamaños pequeños podría deberse a su utilización como refugio por parte de los organismos de menor tamaño, como forma de reducir el riesgo de depredación (Meerhoff *et al.*, 2007). Otra explicación podría ser que la vegetación actúa como sustrato de organismos como rotíferos, presas de consumidores de pequeño tamaño que se asociarían a la vegetación para alimentarse de éstos (Jones y Sayer, 2003). De hecho, el aporte energético de la vegetación al ecosistema de los charcos posiblemente sea mucho menor a otras fuentes, como el fitoplancton. Por esta razón es probable que el peso seco de la biomasa vegetal en este caso sea un indicador de heterogeneidad ambiental más que de productividad del sistema.

En el caso de los peces, el análisis conjunto de todas las poblaciones y muestreos sugiere que se tiende a comunidades con individuos más pequeños en sistemas más grandes, con mayor biomasa vegetal y mayores densidades. En el caso de las dos últimas, la relación se podría explicar con los mismos argumentos que para los invertebrados. Particularmente en el caso de la biomasa vegetal, el hecho de que el percentil de mayor tamaño no se vea afectado por esta variable, podría considerarse a favor de las hipótesis de refugio o de alimentación de ítems pequeños. Por otro lado, la asociación negativa con el volumen del charco, es opuesta al resultado del análisis en invertebrados. Una primera explicación podría ser que sistemas de mayor tamaño no solo viabilizan tamaños corporales grandes, sino también pequeños (Brown *et al.*, 1993; Marquet y Taper, 1998). No obstante, lo esperable en este escenario sería un aumento de amplitud en la distribución y no un corrimiento como es el caso, ya que los tamaños grandes también deberían verse favorecidos (ver **Figs. 3 y 11; Tabla IV del Anexo**). Otra explicación podría ser que ciertas condiciones de los sistemas más grandes favorezcan que haya eclosión de larvas más de una vez durante la vida del charco. Por ejemplo, contener agua durante más tiempo podría permitir la eclosión de larvas que no lo hayan hecho previamente, pero que estuvieran en el sustrato; o sucesivas lluvias pueden provocar la eclosión de larvas a medida que el charco se va agrandando. Un argumento a favor de estas hipótesis es que de hecho los tamaños menores corresponden a individuos inmaduros y no a adultos pequeños. Por otro lado, la riqueza, tamaño corporal y abundancia de las aves haciendo uso de los charcos temporales del sistema, se asocia fuertemente con sus áreas (Liguori, 2011). Una mayor depredación por aves, con preferencias por los peces de mayor tamaño sería congruente con un desplazamiento hacia tamaños corporales menores en charcos de mayor tamaño (Arim *et al.*, 2011).

En el análisis a nivel de especie, se obtiene el mismo resultado respecto a la densidad de individuos que en el caso anterior, no obstante para ninguna de los dos casos aparece el volumen del charco como variable explicativa (**Fig. 13**). El hecho que la biomasa vegetal solo aparezca en el modelo de *A. luteoflammulatus*, podría sugerir que esta especie es más vulnerable a la depredación, de acuerdo a la hipótesis del refugio. Sin embargo esta especie es ligeramente mayor que *A. viarius* y su dieta tiende a estar más relacionada a depredadores y organismos no acuáticos (Laufer *et al.*, 2009) indicando que su relación con la vegetación puede darse por un efecto de cascada al alimentarse de su fauna asociada (*e.g.* Jones y Sayer, 2003). Para el análisis a nivel de muestreo, la diferencia entre las variables involucradas en los modelos dificulta sacar conclusiones, y posiblemente sea un reflejo del contexto puntual al momento de tomar los datos (año lluvioso o de sequía, momento del año) o de que las comunidades se encontraban en distinta etapa de desarrollo.

Tanto para invertebrados como para peces, la mayoría de los modelos de discrepancia poseen varianzas explicadas relativamente bajas (no obstante, ver Møller y Jennions, 2002). Esto podría deberse a poblaciones que responden en forma opuesta a una misma variable. Nótese que el nivel en que se realizó el análisis no permite observar como reacciona cada población individualmente a los factores ambientales. Dada la cantidad de especies involucradas y su variedad taxonómica, no resultaría sorprendente que respondan diferencialmente a un mismo factor (*e.g.* Noe y Zedler, 2000) generando ruido a nivel comunitario. Por otro lado, el hecho que de las 14 variables evaluadas se repitan siempre las mismas en los modelos, implicaría que son las que afectan más significativamente las distribuciones de tamaño en las comunidades.

La comparación entre poblaciones reales y remuestreadas al azar a partir de un *pool* dado, ha sido utilizada previamente como forma de evaluar la existencia de desplazamiento de caracteres fruto de competencia interespecífica. Gotelli y Graves (1996) recomiendan la utilización del modelo propuesto en Strong *et al.* (1979) con ciertas modificaciones debidas a críticas efectuadas a ese trabajo. Las principales críticas (Grant y Abbott, 1980) se basan en, i) el criterio de selección de especies para el remuestreo es la familia, por lo que eventualmente las especies seleccionadas no compiten; ii) el *pool* de especies utilizado para las simulaciones se compone de especies muy diferentes respecto a las condiciones de su ambiente o los ensambles a los que pertenecen, por lo que las comunidades remuestreadas pueden no ser comparables a las observadas; iii) la asunción de que todas las especies del *pool* tienen la misma probabilidad de aparecer en el modelo nulo; iv) circularidad del análisis en uno de los casos ya que los remuestreos se hicieron en base a las mismas observaciones; y

v) la utilización de un test de hipótesis con distribución binomial para evaluar diferencias entre proporciones observadas y esperadas. El modelo nulo aquí utilizado, propuesto por Borthagaray *et al.* (2012) supera las limitantes identificadas en abordajes previos. La base de este modelo nulo es que si las condiciones locales (bióticas o abióticas) no afectan diferencialmente a individuos de distinto tamaño la distribución de tallas en la comunidad local resultaría de un muestreo aleatorio de individuos de la metacomunidad (Gaston y Blackburn, 1999). Entonces, la discrepancia entre lo observado en una comunidad y lo esperado por un muestreo aleatorio, permite identificar alejamientos de este supuesto, sugiriendo la acción de procesos ecológicos (Borthagaray *et al.*, 2012). Como fue señalado previamente, consideramos que todas las especies del *pool* presente en el sistema de charcos temporales eventualmente tienen la misma probabilidad de ocurrir en cualquiera de los charcos en lo que respecta a su capacidad de colonización o dispersión. Estos argumentos evitan las críticas i) a iv) atribuidas al modelo de Strong *et al.* (1979). Respecto a la crítica v), el modelo está directamente conectado a un test de hipótesis, al generar intervalos de confianza para toda la distribución a partir de los remuestreos. Por último, el modelo utiliza todos los individuos muestreados independientemente del sexo o edad, sin resumir la información a un solo valor (como la media), permitiendo también analizar independientemente distintos tramos de la distribución en que se presenta el rasgo. Considerando el buen desempeño del modelo nulo y su sustento metodológico, el mismo representaría una herramienta interesante de análisis para otros sistemas y también otros atributos de los individuos.

Descomposición de varianza

La variedad de escalas en que se realizó el análisis permitió tanto la identificación de patrones aparentemente neutrales como no neutrales en función del nivel de organización considerado. La relación entre las varianzas comunitarias y metacomunitaria ($T_{IC/IR}$) mostraron un patrón en V en el gradiente de riqueza (**Fig. 14A**). Las mayores varianzas en tamaños corporales observadas en comunidades con pocas especies, es congruente con la expansión del rango de tamaños para utilizar dimensiones de nicho no utilizadas por carencia de especies. La reducción en la variación comunitaria al aumentar la riqueza es congruente con la pérdida de importancia del mecanismo anterior a favor de procesos de empaquetamiento de especies (MacArthur y Levins, 1967; MacArthur, 1970). Además, la disminución en el valor del índice, refleja también que los filtros internos se hacen más

fuertes, sugiriendo un aumento de las interacciones por competencia (Violle *et al.*, 2012). Por último, la sobre-dispersión en altas riquezas es congruente con la visión de comunidades con mayor rango en atributos por efecto pasivo de la varianza que incorpora cada especie nueva (los atributos incorporados por cada especie aumentan la varianza comunitaria total). Así mismo, las comunidades con alta riqueza se asociarían a una menor presión por filtros internos, permitiendo la entrada de mayor diversidad de tallas a la comunidad. Si bien lo esperable sería que al aumentar la riqueza, aumente la competencia dentro del charco, y por tanto el estrés causado por filtrado interno, también puede asociarse a mayor cantidad de interacciones positivas entre individuos, atenuando el filtro ambiental (Guimarães *et al.*, 2007; Callaway, 2009).

Por otro lado, la relación entre las varianzas poblacionales y comunitarias ($T_{IP/IC}$) no muestra una asociación con la riqueza a nivel de todas las especies de la comunidad o respecto a su gremio (**Figs. 14B y C**). Esta ausencia de patrón implica que más allá de la cantidad de especies involucradas, no se evidencia una tendencia comunitaria al empaquetamiento ni la variación en el rango de recursos a los que cada especie accede, al menos en función de su tamaño, indicando que el ensamble a estos niveles seguiría una dinámica neutral (Violle *et al.*, 2012). No obstante, se detectaron excepciones a nivel taxonómico y de cada gremio por separado. En el primer caso, la relación entre la varianza en cada población sobre la varianza total de la comunidad ($T_{IP/IC}$) a nivel de *taxón* orden y la cantidad de especies en ese orden, posee una pendiente negativa, indicando que la variabilidad intrapoblacional disminuye respecto a la comunitaria a medida que aumenta la riqueza del sistema (**Fig. 14D**). Esto sugiere un ensamble acorde a lo esperado según la teoría de nicho (Violle *et al.*, 2012) ya que implica que al aumentar el número de especies emparentadas, cada una se especializaría en cierto rango de tamaños (y por tanto, de recursos) haciéndose más homogénea (*e.g.* Hutchinson, 1959; Pianka, 1974). Otra opción no excluyente es que cada nueva especie que aparezca en el sistema, presente rangos de tamaño distintos a los preexistentes para disminuir la competencia, lo que se reflejaría en un aumento de la varianza total de la comunidad. Esto genera que las varianzas intrapoblacionales representan una fracción pequeña de la varianza total en la comunidad (implicando valores bajos de $T_{IP/IC}$) concordando nuevamente con el empaquetamiento esperado según la teoría de nicho.

El segundo caso es para la relación entre la varianza en la población sobre la varianza intracomunitaria ($T_{IP/IC}$) y la riqueza local a nivel de gremio. Si bien los ensambles tanto de carnívoros como herbívoros parecen seguir una dinámica neutral respecto a la cantidad de

especies en la comunidad, para el caso de los omnívoros la dinámica también es congruente con las predicciones de la teoría de nicho (**Fig. 15**). Una posible explicación para esto podría ser que los omnívoros poseen una mayor flexibilidad, respecto a los otros gremios, para variar su alimentación como forma de reducir la presión por competencia (*e.g.* Lancaster *et al.*, 2005). En principio sería llamativo que las predicciones según la teoría de nicho se hayan manifestado a nivel taxonómico y no tanto a nivel de gremio, donde la competencia debería reflejarse más claramente (MacArthur y Levins, 1967). Es probable que la consideración de gremios en categorías de herbívoros, omnívoros y carnívoros haya sido excesivamente laxa considerando la diversidad interna de cada grupo. Las diferencias entre especies de un mismo gremio pero alejadas taxonómicamente probablemente no se relacionen tanto con el tamaño corporal sino con atributos como sus piezas bucales, o sean principalmente de tipo etológico. Lo mismo podría decirse del análisis a nivel de especies (**Fig. 14B**). En este sentido debe tenerse en cuenta la gran variedad taxonómica registrada en el sistema. Por otro lado, especies emparentadas pueden verse forzadas a diferenciarse en el tamaño corporal por arrastrar filogenéticamente similitudes de tipo morfológicas o comportamentales (*e.g.* Blomberg *et al.*, 2003; García, 2013).

Los valores de $T_{IC/IR}$ y $T_{PC/PR}$ fueron en promedio cercanos a uno en todas las escalas analizadas. Esto indica que la varianza entre los tamaños dentro de cada comunidad tiende a ser similar a la total del sistema, por lo que los filtros externos en general no serían una presión relevante para las clases de tamaño que ingresan a cada comunidad (Violle *et al.*, 2012). Si bien se pudo constatar una varianza importante entre los valores de estos índices, indicando un amplio espectro de escenarios respecto a la importancia relativa de los filtros externos e internos (ver **Fig. 16**), este gradiente no se relacionó con las variables ambientales locales. La única excepción es la relación del $T_{IC/IR}$ con la riqueza (**Fig. 14A**) comentada más arriba.

En el caso de los peces, al discriminar entre muestreos, los resultados señalan que los ensambles locales se comportan según lo esperado por la teoría de empaquetamiento en lo que respecta a la riqueza (Hutchinson, 1959; Violle *et al.*, 2012). Esto es así en tanto que las varianzas intracomunitarias tienden a disminuir respecto a la total de la comunidad a medida que aumenta la riqueza en el charco (**Fig. 17A**). Las cuatro especies de peces anuales que se encuentran en el sistema son depredadoras, por lo que es coherente que al coexistir generen mecanismos para reducir la competencia (MacArthur y Levins, 1967). En este caso tenderían a disminuir la amplitud de su distribución de tamaños, lo que se reflejaría en la utilización de distintos rangos de tamaños de presas por cada especie (Laufer *et al.*, 2009; Arim *et al.*,

2010). La quinta especie que entró en el análisis (*Ch. interruptus*) si bien sería más generalista que las especies anuales, presenta un grado importante de solapamiento con sus dietas, principalmente respecto a crustáceos y larvas de insectos (Fernández *et al.*, 2012) y respondería de la misma manera a la riqueza de la comunidad.

Los índices $T_{IC/IR}$ y $T_{PC/PR}$ tendieron a estar entre cero y uno. No obstante, el hecho de que en promedio los valores de $T_{PC/PR}$ sean menores que los de $T_{IC/IR}$ indican que el filtrado es mayor a nivel individual que a nivel específico (Violle *et al.*, 2012). Si bien la varianza dentro de cada comunidad es similar a la total del sistema, cada población en la comunidad tiende a tener una fracción de la variación total de la especie. Este resultado también sugiere empaquetamiento de caracteres a nivel específico y sería congruente con ensambles que se ajustan en función de la competencia (MacArthur y Levins, 1967; Chase y Leibold, 2003). La única relación significativa a nivel comunitario ($T_{IC/IR}$) con las variables ambientales, fue negativa y con la densidad (**Tabla 1**). Esto implica que al aumentar la densidad de individuos en el charco, el rango de tamaños observado en la comunidad tendería a disminuir respecto al total del sistema, señalando que el filtro interno se hace más importante. No obstante, a nivel específico ($T_{PC/PR}$) el resultado fue el contrario, asociándose positivamente con la densidad de individuos, además de la biomasa vegetal (**Tabla 1**). Si bien los filtros internos parecen ser moderados, existirían presiones que restringen las tallas presentes en cada población. Sin embargo algunas condiciones particulares, la vegetación en este caso, podrían atenuar este filtro mediante la generación de refugios o disponibilidad de presas (Jones y Sayer, 2003; Meerhoff *et al.*, 2007) aumentando la viabilidad de rangos de tamaño que hubieran sido excluidos de la comunidad en función del filtrado interno.

Cuando se repitió este análisis pero sin discriminar entre muestreos, la relación funcional entre el $T_{IP/IC}$ y la riqueza desaparece (**Fig. 17B**). Dicho de otra forma, no habría efecto de la riqueza sobre la relación entre las varianzas poblacionales y comunitarias si no se considera en qué muestreo fue colectado cada individuo. Esta diferencia según la escala temporal de análisis sugiere que los filtros que determinan los tamaños que pueden ocurrir en la comunidad no son inherentes a la identidad del charco en sí, sino que varían año a año. Allen y colaboradores (2006) plantean a las interacciones entre individuos como el principal determinante de los tamaños en la comunidad cuando la escala de observación es local y temporalmente acotada. En ese mismo trabajo se propone a otros factores ambientales (que en nuestro sistema podrían ser el tamaño del parche o la heterogeneidad) como posibles determinantes de la distribución de tallas, pero cuyo efecto sería notable a una escala espacio-temporal mayor. Al colapsar los muestreos, es decir aumentar la escala temporal, se podría

estar perdiendo la señal de las interacciones entre individuos porque los procesos más relevantes a esa escala pasarían a ser otros.

Todos los análisis de descomposición de varianza, si bien llegan a mostrar patrones de ensamble generales, sugieren que distintas comunidades o poblaciones responden diferencialmente a los factores ambientales. Esto puede observarse en el gradiente de valores obtenidos para cada uno de los *estadísticos-T* (**Figs. 14-18**). Al igual que ocurrió en los análisis de discrepancia, un mismo factor puede implicar un filtro para una especie pero no para otra. De la misma manera, frente a un mismo estrés, diferentes especies pueden desarrollar estrategias ecológicas distintas (*e.g.* Noe y Zedler, 2000). Además, dados los contrastes respecto a la capacidad de dispersión y requerimientos energéticos asociados al tamaño corporal, los individuos de mayor tamaño podrían ser más sensibles a filtros externos, mientras que los de menor tamaño podrían serlo principalmente a los internos (Borthagaray *et al.*, 2012). Dado que en este trabajo el análisis se realizó a nivel metacomunitario, esa variabilidad de escenarios aparecería como ruido. Si se aumentara la definición del análisis, por ejemplo tomando cada especie o comunidad independientemente, o discriminando por clases de tamaño, sería posible detectar mecanismos de ensamble distintos a los detectados coexistiendo en el sistema, así como diversas respuestas a los factores ambientales. No se encontraron ensambles que respondan a la teoría de variación individual en invertebrados ni peces. No obstante, la relación positiva entre el $T_{PC/PR}$ y la densidad de individuos en peces podría apuntar hacia ese supuesto. Por otro lado, esta teoría ha sido propuesta para vegetación (Ashton *et al.*, 2010; Clark, 2010) cuyas interacciones entre vecinos son prolongadas. Debería evaluarse qué papel puede ocupar esta teoría en comunidades que impliquen organismos no sésiles, donde las interacciones son más cortas y con mayor recambio de vecinos o competidores a lo largo del ciclo de vida del individuo.

Determinar las reglas de ensamble comunitario a partir de la distribución de abundancia de individuos o relaciones de varianza, implican abordajes accesibles que utilizan toda la información disponible para la detección de procesos ecológicos (Allen y Holling, 2008; Weiher *et al.*, 2011; Corubaud *et al.*, 2012). Sin embargo, debe considerarse que ninguno de los escenarios posibles para la relación entre el $T_{IP/IC}$ y la riqueza (pendiente positiva, negativa, o sin relación respecto a la riqueza) responde exclusivamente a la teoría neutral, de variación individual o de nicho como plantean Violle *et al.*, (2012), al menos cuando el rasgo considerado es el tamaño corporal. Por ejemplo, es esperable que la relación entre las varianzas poblacionales y comunitaria disminuya al aumentar la riqueza local en un contexto ajustado a teoría de nicho (Hutchinson 1959; MacArthur y Levins, 1967; May y

MacArthur, 1972). Sin embargo, la misma asociación negativa podría darse por depredación preferencial de ciertas clases de tamaño a medida que ingresan depredadores a la comunidad (Brose *et al.*, 2006; Hopcraft *et al.*, 2012), o por aumento pasivo del rasgo a medida que ingresan especies a la comunidad. Una asociación positiva de la relación de varianza con la riqueza, además de sugerir una estrategia de diversificación del rasgo para eludir la competencia con los vecinos más cercanos (*e.g.* Clark, 2010) podría implicar exactamente lo contrario, si procesos como el mutualismo o la facilitación viabilizan tallas de tamaño que de otra forma hubieran sido excluidas de la comunidad. Finalmente, la ausencia de relación entre la varianza en los tamaños observados y la riqueza local puede sugerir una dinámica neutral, dado que no se puede identificar a la interacción entre especies como determinante del ensamble (Hubbell, 2001). No obstante, la ausencia de señal eventualmente puede deberse al ruido que puedan poseer los datos, no debiéndose asumir neutralidad como única explicación. Esta aparente ambigüedad en la interpretación de los patrones posibles no implica que el método no sea útil para identificar mecanismos ecológicos, sino que debe ser utilizado conjuntamente con otras metodologías de análisis que permitan discriminar entre los escenarios probables, y asumiendo las particularidades de los distintos modelos de estudio.

Voille y colaboradores (2012) también proponen diferenciar los filtros ambientales en externos e internos a la comunidad. En el caso particular de nuestro sistema de estudio, en el que todas las comunidades están en un área geográfica restringida, es poco probable que puedan detectarse filtros externos fuertes, o que estos jueguen un papel importante en el ensamble comunitario. Esto es así en tanto que las condiciones ambientales a las que están sometidos todos los charcos son las mismas, y las diferencias que pueden hallarse entre uno y otro pueden atribuirse a variación local dentro de un gradiente, y por tanto, también podrían considerarse parte del filtro interno (Violle *et al.*, 2012). Lo mismo ocurriría entre cualquier otro conjunto de comunidades con alto grado de similitud y conectividad. Más allá de esto, la detección de los filtros externos en función del valor de los *estadísticos-T* no resulta tan evidente como sugieren los autores, ya que los índices que los detectarían ($T_{IC/IR}$ y $T_{PC/PR}$) no permiten diferenciarlos del efecto de los filtros internos. En este sentido, en esta tesis se propone asociar los *estadísticos-T* con las variables ambientales de cada comunidad. Relaciones significativas entre estos índices y factores abióticos podrían señalar la importancia relativa del filtrado externo en el ensamble comunitario.

CONCLUSIONES

Nuestro sistema de estudio permitió analizar la distribución de tamaños de las aproximadamente 150 especies presentes en casi 50 comunidades locales. Poseemos registros de los factores ambientales de interés para cada una de ellas, y además el sistema es muestreado al menos una vez al año, habiéndose generado una serie temporal desde el 2005. Si bien esto implica un escenario ideal para la investigación en ecología (Brown y Gillooly, 2003) el manejo de bases de datos con estas características implica algunos desafíos. La generalización de bases de datos multiespecíficas, con mediciones a nivel de individuo y alta resolución taxonómica, a lo largo de varias comunidades y años de estudio, está motivando el desarrollo de nuevos abordajes metodológicos (Shipley, 2010; Violle *et al.*, 2012). Las dos herramientas utilizadas en este trabajo apuntan complementariamente en esa dirección. Por un lado, los *estadísticos-T* (Violle *et al.*, 2012) además de evidenciar el grado de empaquetamiento y la acción de filtros ambientales en la comunidad, detectan el nivel de organización donde ocurren y su importancia. Sin embargo, no permiten evaluar cómo varían de tamaño los organismos a causa de esos filtros, ni son capaces de percibir corrimiento en la distribución de un rasgo entre niveles de organización, si éstas mantienen la misma varianza. Por su parte, el modelo nulo (Borthagaray *et al.*, 2012) puede detectar variación en regiones específicas de la distribución de tallas en las comunidades, permitiendo analizar los determinantes ambientales de estas desviaciones. No obstante, puede ser poco sensible a efectos más difusos bien capturados en los análisis de partición de varianza. Así mismo, tanto la discrepancia entre los tamaños observados y esperados del modelo nulo, como los distintos *estadísticos-T*, pueden asociarse mediante regresiones con las variables ambientales para detectar relaciones funcionales entre ellos, y por tanto, qué factores actúan como filtros o cómo afectan la distribución de tamaños.

Los resultados obtenidos en esta tesis sugieren que las distribuciones de tamaño dentro de las comunidades son distintas a lo esperado por azar. Además se detectó la acción de procesos ecológicos que filtran los individuos que ingresan a la comunidad en función de su tamaño corporal (Borthagaray *et al.*, 2012), si bien estos procesos actuarían en forma escala-dependiente. Las comunidades de charcos temporales parecen seguir las predicciones esperadas por la teoría de nicho, mostrando mayor empaquetamiento en el rango de tamaños de cada especie a medida que aumenta la riqueza local, particularmente de especies emparentadas (Hutchinson, 1959; MacArthur y Levins, 1967; May y MacArthur, 1972; Chase y Leibold, 2003). Esto sugiere a la competencia como principal filtro ambiental,

aunque también se halló evidencia señalando que en comunidades más ricas, ese filtro se atenuaría por mayor incidencia de interacciones positivas. Esto no es un resultado menor, ya que a pesar de la cantidad de estudios que evalúan predicciones de la teoría de nicho, no ha sido sencillo determinar el rol de la competencia en ensamblajes naturales (Chave, 2009). En los niveles de organización en que no se detectó evidencia a favor de la teoría de nicho, si bien se podrían interpretar como ensamblajes neutrales en lo que respecta al tamaño corporal (Violle *et al.*, 2012), no debe descartarse que la ausencia de señal se deba al ruido generado por cómo se agruparon los datos y la gran variedad de especies y poblaciones involucradas (ver Nee *et al.*, 1991).

La variedad de respuestas en función de cómo se agrupan los datos (nivel taxonómico, gremio o momento de muestreo) sugiere que el efecto de los distintos factores varía entre escalas de análisis y niveles de organización, pudiendo además afectar diferencialmente a cada población. Este escenario pone en foco el debate sobre el nivel en que operan los procesos ecológicos y en cuáles deberían ser los elementos básicos de estructura comunitaria (Naisbit *et al.*, 2012; Canavero *et al.*, 2013). Desentrañar esta complejidad, inherente a todo sistema natural, adquiere particular relevancia en el contexto actual de crisis de la diversidad, siendo cada vez más necesario predecir las consecuencias de perder una especie, o la identificación de los procesos clave para el buen funcionamiento del sistema.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen CR, Garmestani AS, Havlicek TD, Marquet PA, Peterson GD, Restrepo C, Stow CA y Weeks BE. 2006. Patterns in body mass distributions: sifting among alternative hypotheses. *Ecology Letters*, 9: 630-643
- Allen CR y Holling CS. 2008. Discontinuities in ecosystems and other complex systems, Columbia University Press, USA
- Araújo MS, Bolnick DI y Layman CA. 2011. The ecological causes of individual specialization. *Ecology Letters*, 14: 948-958
- Arim M, Abades SR, Laufer G, Loureiro M y Marquet PA. 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos*, 119: 147-153
- Arim M, Berazategui M, Barreneche JM, Ziegler L, Zarucki M y Abades SR. 2011. Determinants of density-body size scaling within food webs and tools for their detection. *Advances in Ecological Research*, 45: 1-39
- Arim M, Bozinovic F y Marquet PA. 2007. On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos*, 116: 1524-1530
- Ashton IW, Miller AE, Bowman WD y Suding KN. 2010. Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. *Ecology*, 91: 3252–3260
- Bates D, Maechler M y Bolker B. 2011. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-42
- Berazategui M. 2012. Evaluación de las teorías neutral y de nichos en comunidades temporales. Tesis de Maestría, PEDECIBA, Montevideo
- Bergmann C. 1847. Ueber die verhältnisse der wärmeökonomie der tiere zu ihrer gröse. *Gottinger Studium*, 3: 595-708
- Blomberg SP, Garland T e Ives AR. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57: 717-745
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD y Forister ML. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161: 1-28
- Borthagaray AI, Arim M y Marquet PA. 2012. Connecting landscape structure and patterns in body size distribution. *Oikos*, 121: 697–710

- Brett MT y Goldman CR. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. PNAS, 93: 7723-7726
- Brody S. 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold, USA
- Brose U, Jonsson T, Berlow EL, Warren P, Banasek-Richter C, Bersier LF, Blanchard JL, Brey T, Carpenter SR, Cattin MF, Cushing L, Dawah HA, Dell T, Edwards F, Harper-Smith S, Jacob U, Ledger ME, Martínez ND, Memmott J, Mintenbeck K, Pinnegar JK, Rall BC, Rayner TS, Reuman DC, Ruess L, Ulrich W, Williams RJ, Woodward G y Cohen JE. 2006. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. Ecology, 87: 2411–2417
- Brown JH. 1995. Macroecology. The University of Chicago Press, USA
- Brown JH y Gillooly JF. 2003. Ecological food webs: High-quality data facilitate theoretical unification. PNAS, 100: 1467-1468
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM y West GB. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. Ecology, 85: 1771-1789
- Brown JH, Marquet PA y Taper ML. 1993. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. The American Naturalist, 142: 573-584
- Brown JH y Maurer BA. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. Science, 243: 1145-1150
- Brown WL y Wilson EO. 1956. Character displacement. Systematic Zoology, 5: 49-64
- Burness GP, Diamond J y Flannery T. 2001. Dinosaurs, dragons and dwarfs: The evolution of maximal body size. PNAS, 98: 14518-14523
- Callaway RM. 2009. Facilitation and the organization of plant communities. En: Levin SA (ed.). The Princeton guide to Ecology. Princeton University Press, USA
- Cam E, Link WA, Cooch EG, Monnat JY y Danchin E. 2002. Individual covariation in life-history traits: Seeing the trees despite the forest. The American Naturalist, 159: 96-105
- Canavero A, Hernández D, Zarucki M y Arim M. 2013. Patterns of co-occurrences in a killifish metacommunity are more related with body size than with species identity. Austral Ecology, *en prensa*
- Carothers JH. 1986. Homage to Huxley: on the conceptual origin of minimum size ratios among competing species. The American Naturalist, 128: 440-442
- Carpenter SR, Brock WA, Cole JJ, Kitchell JF y Pace ML. 2008. Leading indicators of trophic cascades. Ecology Letters, 11: 128-138
- Carpenter SR, Kitchell JF y Hodgson JR. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. BioScience, 35: 634-639

- Chase JM y Leibold MA. 2003. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, USA
- Chave J. 2009. Competition, neutrality and community organization. En: Levin SA (ed.). The Princeton guide to Ecology. Princeton University Press, USA
- Clark JS. 2010. Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science*, 327: 1129-1132
- Clauset A, Shalizi CR y Newman MEJ. 2009. Power-law distributions in empirical data. *SIAM Rev.* 51: 661-703
- Cohen JE, Jonsson T y Carpenter SR. 2003. Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *PNAS*, 100: 1781-1786
- Cohen JE, Pimm SL, Yodzis P y Saldaña J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*, 62: 67-78
- Connell JH. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42: 710-723
- Courbaud B, Vieilledent G y Kunstler G. 2012. Intra-specific variability and the competition-colonisation trade-off: Coexistence, abundance and stability patterns. *Theoretical Ecology*, 5: 61-71
- Diamond J, Pimm SL, Gilpin ME y LeCroy M. 1989. Rapid evolution of character displacement in myzomelid honeyeaters. *The American Naturalist*, 134: 675-708
- Elton C. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, England
- Etienne RS y Olff H. 2004. How dispersal limitation shapes species-body size distributions in local communities. *The American Naturalist*, 164: 69-83
- Fernández EM, Ferriz RA, Bentos CA y López GR. 2012. Dieta y ecomorfología de la ictiofauna del Arroyo Manantiales, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 14: 1-13
- García D. 2013. Señales de cortejo como caracteres filogenéticos en peces anuales. Tesis de Maestría, PEDECIBA, Montevideo
- Gaston KJ y Blackburn TM. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, England
- Gotelli NJ y Graves GR. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, USA
- Grant PR y Abbott I. 1980. Interspecific competition, island biogeography and null hypotheses. *Evolution*, 34: 332-341

- Guimarães PR, Machado G, de Aguiar MAM, Jordano P, Bascompte J, Pinheiro A y Furtado dos Reis S. 2007. Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. *Journal of Theoretical Biology*, 249: 181-189
- Harte J; Conlisk E; Ostling A; Green JL y Smith AB. 2005. A theory of spatial structure in ecological communities at multiple spatial scales. *Ecological Monographs*, 75: 179–197
- Hemmingsen AM. 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Reports of the Steno Memorial Hospital and Nordisk Insulin Laboratorium* 9: 6-110
- Heusner AA. 1982a. Energy metabolism and body size I. Is the 0.75 mass exponent of Kleiber's equation a statistical artifact? *Respiratory Physiology*, 48: 1-12
- Heusner AA. 1982b. Energy metabolism and body size II. Dimensional analysis and energetic non-similarity. *Respiratory Physiology*, 48: 13-25
- Hopcraft JG, Anderson MT, Pérez-Vila S, Mayemba E, y Olf H. 2012. Body size and the division of niche space: food and predation differentially shape the distribution of Serengeti grazers. *Journal of Animal Ecology* 81: 201-213
- Hubbell SP. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on quantitative biology*, 22: 415-427
- Hutchinson GE. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145-159
- Hutchinson GE y MacArthur RH. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *The American Naturalist*, 93: 117-125
- Jones JJ y Sayer CD. 2003. Does the fish-invertebrate-periphyton cascade precipitate plant loss in shallow lakes? *Ecology*, 84: 2155-2167
- Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L y Muller S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98: 1134-1140
- Keddy, PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157-164
- Kleiber M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6: 315-353
- Lancaster J, Bradley DC, Hogan A y Waldron S. 2005. Intraguild omnivory in predatory stream insects. *Journal of Animal Ecology*, 74: 619-629

- Laufer G, Arim M, Loureiro M, Piñeiro-Guerra JM, Clavijo-Baquet S y Fagúndez C. 2009. Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. *Neotropical Ichthyology*, 7: 77-86
- Leibold MA y Geddes P. 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral*: 117-129
- Levin SA. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73: 1943-1967
- Liguori L. 2011. Relación tamaño corporal-área en aves que utilizan un sistema de charcos temporales. Tesina de Grado, Facultad de Ciencias (UdelaR), Montevideo.
- Lindeman RL. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-417
- Logue JB, Mouquet N, Peter H, Hillebrand H, y the Metacommunity Working Group. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution*: 26:482-491
- Loreau M. 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 49-60
- MacArthur RH. 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology*, 1: 1-11
- MacArthur RH y Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385
- Marquet PA y Cofré H. 1999. Large temporal and spatial scales in the structure of mammalian assemblages in South America: a macroecological approach. *Oikos*, 85: 299-309
- Marquet PA y Taper ML. 1998. On size area: Patterns of mammalian body size extremes across landmasses. *Evolutionary Ecology*, 12: 127-139
- Maurer BA, Brown JH y Rusler RD. 1992. The micro and macro in body size evolution. *Evolution*, 46: 939-953
- May RM. 1986. The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology*, 67: 1115-1126
- May RM y MacArthur RH. 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *PNAS*, 69: 1109-1113
- McGill BJ. 2010. Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters*, 13: 627-642
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E y Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 178-185
- McLeod AI y Xu C. 2011. bestglm: Best Subset GLM. R package version 0.33

- Meerhoff M, Iglesias C, Teixeira de Mello F, Clemente JM, Jensen E, Lauridsen TL y Jeppesen E. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52: 1009-1021
- Møller AP y Jennions MD. 2002, How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia*, 32: 492-500
- Morin PJ. 2010. Emerging Frontiers of Community Ecology. En: Verhoef HA y Morin PJ (eds). *Community Ecology: Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, USA
- Morse DR, Lawton JH, Dodson MM y Williamson MM. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, 314: 731-733
- Muggeo VMR. 2008. segmented: an R Package to Fit Regression Models with Broken-Line Relationships. *R News* 8: 20-25
- Naisbit RE., Rohr RP, Rossberg AG, Kehrli P y Bersier LF. 2012. Phylogeny versus body size as determinants of food web structure. *Proceedings of the Royal Society B*, 279: 3291-3297
- Nee S, Read AF, Greenwood JJD y Harvey PH. 1991. The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature*, 351: 312-313.
- Noe GB y Zedler JB. 2000. Differential effects of four abiotic factors on the germination of salt marsh annuals. *American Journal of Botany*, 87: 1679-1692
- Paine RT. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist*, 103: 91-93
- Petchey OL, Beckerman AP, Riede JO y Warren PH. 2008. Size, foraging, and food web structure. *PNAS*, 105: 4191-4196
- Peters RH. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, USA
- Pianka ER. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *PNAS*, 71: 2141-2145
- Pinelli, V. 2011. Relación estructura comunitaria, riqueza específica y heterogeneidad espacial en comunidades vegetales de charcos temporales. Tesina de Grado, Facultad de Ciencias (UdelaR), Montevideo.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D y R Development Core Team. 2012. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-104
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Austria. URL <http://www.R-project.org>

- Ricklefs RE y Schluter D (eds.). 1993. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. University of Chicago Press, USA
- Ritchie ME. 2010. Scale, heterogeneity and the structure and diversity of ecological communities. Princeton University Press, USA
- RStudio, Inc. 2012. URL <http://www.rstudio.com/>
- Rudolf VHW y Armstrong J. 2008. Emergent impacts of cannibalism and size refuges in prey on intraguild predation systems. *Oecologia* 157: 675-686
- Sarkar D. 2008. Lattice: Multivariate Data Visualization with R. Springer, USA
- Schmitz OJ. 2010. Resolving ecosystem complexity. Princeton University Press, USA
- Schoener TW. 1974. Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. *The American Naturalist*, 108: 332-340
- Schoener TW. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology*, 70: 1559-1589
- Shipley B. 2010. From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities. Cambridge University Press, USA
- Shurin JB, Borer ET, Seabloom EW, Anderson K, Blanchette CA, Broitman B, Cooper SD y Halpern BS. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters*, 5: 785-791
- Smyth G, Hu Y, Dunn P y Phipson B. 2011. statmod: Statistical Modeling. R package version 1.4.14
- Strong DR, Szyska LA y Simberloff DS. 1979. Test of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33: 897-913
- Toms JD y Lesperance ML. 2003. Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, 84: 2034-2041
- Vidal, N. 2012. Dinámica de las interacciones entre zooplancton y peces anuales en ambientes temporales. Tesis de Maestría, PEDECIBA, Montevideo
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V y Messier J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27: 244-252
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I y Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882-892
- Weiher E, Freund D, Bunton T, Stefanski A, Lee T y Bentivenga S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366: 2403-2413

- White EP, Ernest SKM, Kerkhoff AJ y Enquist BJ. 2007. Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 323-330
- Woodward G, Ebenman B, Emmerson M, Montoya JM, Olesen JM, Valido A y Warren PH. 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 402-409
- Woodward G y Hildrew AG. 2002. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, 71: 1063-1074
- Wright DH. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 41: 496-506
- Zuur AF, Ieno EN y Smith GM. 2007. *Analyzing ecological data*. Springer, USA
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA y Smith GM. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, USA

ANEXO

Tablas con los resultados de las asociaciones entre las discrepancias y las variables ambientales de cada comunidad local.

Tabla I. Modelos de las discrepancias a los cuantiles 0.5, 0.05 y 0.95 entre los tamaños observados y esperados de invertebrados en función de las variables ambientales, utilizando todos los valores por especie (N=148), por *taxa* (N=78) o por gremio (N=57) de cada comunidad. Parámetros: significativos en **negrita** ($p < 0.05$); marginalmente significativos en *cursiva* ($0.05 < p < 0.1$).

escala	cuantil	int	densidad	volumen	veg.bm	prof	het	riq	<i>pseudo</i> R^2
por especie	0.05	0.1	-	-	-	-	-	-	-
	0.5	-0.03	-	-	-	-	-	-	-
	0.95	-0.07	-	-	-	-	-	-	-
por <i>taxa</i>	0.05	-0.73	-	<i>0.16</i>	-	-	-	3.1 e-5	0.09
	0.5	0.02	-0.04	-	-0.07	2.52	-	-	0.21
	0.95	-0.17	-0.05	-	-	<i>1.62</i>	-	-	0.2
por gremio	0.05	0.22	-	-	-	-	-	-	-
	0.5	-0.11	-	0.07	-0.12	-	-	-	0.21
	0.95	-0.64	0.06	0.05	-	-	0.14	-	0.23

Tabla II. Modelos de las discrepancias a los cuantiles 0.5, 0.05 y 0.95 entre los tamaños observados y esperados de invertebrados en función de las variables ambientales, de los grupos taxonómicos de cada comunidad con al menos 10 ocurrencias (crustáceos n=18; escarabajos n=18; anélidos n=13; moluscos n=13; artrópodos excepto escarabajos n=16). Parámetros: significativos en **negrita** ($p < 0.05$); marginalmente significativos en *cursiva* ($0.05 < p < 0.1$).

<i>taxa</i>	cuantil	int	volumen	densidad	veg.bm	prof	het	<i>pseudo</i> R^2
crustáceos	0.05	0.6	-	-0.53	-	-	-	0.22
	0.5	-0.54	-	-0.58	-	4.54	0.26	0.74
	0.95	-1.73	-	-	-	5.95	0.47	0.42
escarabajos	0.05	0.15	-	-	-	-	-	-
	0.5	0.36	-	-	<i>-0.09</i>	-	-	0.17
	0.95	-0.16	-	-	-	-	-	-
anélidos	0.05	0.29	-	-	-	-	-	-
	0.5	-0.03	0.47	-	-0.25	-	-	0.53
	0.95	0.04	<i>0.28</i>	-	-0.23	-	-	0.41
moluscos	0.05	-0.03	-	-	-	-	-	-
	0.5	0.01	-	-	-	-	-	-
	0.95	<i>0.2</i>	-	-0.04	-	-	-	0.32
artrópodos (excepto escarabajos)	0.05	-0.63	0.3	-	-	-	-	0.5
	0.5	-0.33	0.16	-	-	-	-	0.38
	0.95	-0.17	0.09	-	-	-	-	0.42

Tabla III. Modelos de las discrepancias a los cuantiles 0.5, 0.05 y 0.95 entre los tamaños observados y esperados de invertebrados en función de las variables ambientales, de los gremios de cada comunidad (n= 18 para todos los casos). Parámetros: significativos en **negrita** ($p < 0.05$); marginalmente significativos en *cursiva* ($0.05 < p < 0.1$). Los gremios no representados presentaron pocas ocurrencias.

gremio	cuantil	int	het	volumen	veg.bm	prof	densidad	veg.riq	<i>pseudo</i> R^2
omnivoros	0.05	0.6	-	-	-	-	-	-0.05	0.15
	0.5	0.12	-0.32	0.09	-0.15	-	-	-	0.41
	0.95	-0.92	-	-	-	-	-	-	-
carnívoros	0.05	-0.52	0.34	-	-0.14	3.59	-	-	0.49
	0.5	0.11	-	-	-	-	-	-	-
	0.95	-0.73	0.32	0.04	-	-	-	-	0.58
herbívoros	0.05	0.19	-	-	-	-	-	-	-
	0.5	0.25	-	-	-	3.26	-0.29	-	0.64
	0.95	-1.75	-	-	-	-	-	-	-

Tabla IV. Modelos de las discrepancias a los cuantiles 0.5, 0.05 y 0.95 entre los tamaños observados y esperados en función de las variables ambientales, para las poblaciones de peces de todos los muestreos (n=103). Parámetros en **negrita** son significativos ($p < 0.05$); en *cursiva* marginalmente significativos ($0.1 > p > 0.05$).

cuantil	int	volumen	densidad	veg.bm	<i>pseudo</i> R^2
0.05	2.45	-0.05	-0.46	-0.13	0.25
0.5	1.76	-0.05	-0.4	-0.1	0.21
0.95	0.9	-0.05	-0.35	-	0.13

Tabla V. Modelos de las discrepancias a los cuantiles 0.5, 0.05 y 0.95 entre los tamaños observados y esperados de peces en función de las variables ambientales, discriminados por muestreo (mayo/06 n=14; octubre/08 n=21; agosto/11 n=23; agosto/12 n=27). Parámetros: significativos en **negrita** ($p < 0.05$). Los muestreos no representados presentaron pocas observaciones por comunidad.

muestreo	cuantil	int	densidad	volumen	prof	veg.bm	<i>pseudo</i> R^2
Mayo 2006	0.05	0.1	-	-	-	-	-
	0.5	-0.17	-	-	-	-	-
	0.95	-0.3	-	-	-	-	-
Octubre 2008	0.05	3.8	-0.7	-0.18	-	-	0.71
	0.5	3.55	-0.8	-0.24	-	0.19	0.84
	0.95	3.05	-0.73	-0.16	-	-	0.72
Agosto 2011	0.05	2.44	-0.79	-	-	-	0.25
	0.5	1.95	-0.88	-	-	-	0.27
	0.95	1.34	-0.92	-	-	-	0.27
Agosto 2012	0.05	1.29	-	-	-6.03	-	0.15
	0.5	1.27	-	-	-7.18	-	0.22
	0.95	1.05	-	-	-7.89	-	0.26

Tabla VI. Modelos de las discrepancias a los cuantiles 0.5, 0.05 y 0.95 entre los tamaños observados y esperados de peces en función de las variables ambientales, discriminados por especie (*A. luteoflammulatus* n=38; *A. viarius* n=54). Parámetros: significativos en **negrita** ($p < 0.05$); marginalmente significativos en *cursiva* ($0.05 < p < 0.1$). Las especies no representadas presentaron pocas ocurrencias.

especie	cuantil	int	densidad	veg.bm	prof	<i>pseudo R</i> ²
<i>Austrolebias luteoflammulatus</i>	0.05	2.18	-0.36	-0.19	-	0.24
	0.5	2.4	-0.53	-0.13	-3.7	0.32
	0.95	0.76	-0.55	-	-	0.17
<i>Austrolebias viarius</i>	0.05	<i>0.87</i>	-0.4	-	<i>3.02</i>	0.21
	0.5	0.98	-0.35	-	-	0.13
	0.95	0.45	-0.3	-	-	0.09