Heterogeneidad ambiental, variabilidad intra-específica y coexistencia tamaño dependiente: hacia una comprensión mecanicista de la relación diversidad - paisaje

Lucía Rodríguez Tricot

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA URUGUAY

PEDECIBA MEC-UDELAR

Heterogeneidad ambiental, variabilidad intra-específica y coexistencia de especies tamaño dependiente: hacia una comprensión mecanicista de la relación diversidad - paisaje

Lucía Rodríguez Tricot

Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas

Área Biología, subárea Ecología y Evolución

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)

Universidad de la República

Uruguay, 2023

Director

Dr. Matías Arim. Centro Universitario Regional del Este, Maldonado.

Universidad de la República.

Tribunal

Dr. Danilo Calliari. Centro Universitario Regional del Este, Rocha.

Universidad de la República.

Dra. María Inés Fariello. Facultad de Ingeniería. Universidad de la República.

Dr. Pablo Marquet. Facultad de Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica de Chile.

Índice

Resumen general……1

Agradecimientos……3

Introducción general...……4

Capítulo 1.

De las razones Hutchinsonianas a la Teoría de Escalamiento Espacial: la interacción entre la similitud límite, el tamaño corporal y la estructura del paisaje……..22

Capítulo 2.

Empaquetamiento de especies y escalamientos en varianza y en diferencia entre rasgos con el tamaño del rasgo……...…36

Capítulo 3.

Superposición de rasgos en función del tamaño de rasgo a lo largo de gradientes ambientales……..…….66

Discusión general…….96

Resumen general

1 Comprender el fenómeno de la biodiversidad requiere considerar abordajes deductivos e inductivos que interactúen retro-alimentándose. Sin embargo, si bien existe una amplia cantidad de teorías ecológicas propuestas, su contraparte empírica se ha visto usualmente relegada. La Teoría de Escalamiento Espacial (TEE) pone el foco en el efecto de la heterogeneidad ambiental—fractalidad en particular—sobre la coexistencia de especies tamaño-dependiente pero cuenta con escasas evaluaciones y resultados contrapuestos. Notablemente, nunca se ha evaluado su predicción más novedosa, que indica un efecto de la fractalidad ambiental en la similitud de especies coexistentes y en su dependencia del tamaño corporal–ej. escalamiento similitud-tamaño.

2 Esta tesis buscó realizar una contribución empírica y teórica a la conexión entre la estructura del paisaje, la coexistencia de especies y los patrones de biodiversidad. Para esto se analizaron 18 comunidades animales de un sistema de charcos temporales de Uruguay, con un amplio gradiente de condiciones ambientales locales. Considerando el papel central de la fractalidad en la TEE, se realizó un esfuerzo por obtener datos de campo y cuantificar esta métrica en cada charco. Con estos datos, el capítulo 1 sustentó predicciones ecológicas clásicas sobre una conexión empaquetamiento-riqueza y empaquetamiento-heterogeneidad ambiental. Asimismo, se evidenció por primera vez la conexión propuesta por la TEE entre fractalidad y biodiversidad. Si bien no todos los patrones sustentan directamente las predicciones generales de la teoría, las desviaciones observadas logran ser bien explicadas por la misma.

3 En el capítulo 2 buscamos superar la visión tipológica de la TEE, basada en valores promedio de tamaños corporales. El escalamiento positivo de la varianza con la media, o Ley de Taylor, brinda una línea de abordaje sistemático a la variabilidad intraespecífica. Este escalamiento en tamaños se combinó con el escalamiento de diferencias de tamaño en rasgos para predecir las condiciones en que ambos escalamientos implican un empaquetamiento de especies constante (exponente de diferencias=exponente de Taylor·0.5). Esta predicción de referencia permitió evidenciar un empaquetamiento máximo en tamaños corporales intermedios para el sistema estudiado, congruente con trabajos previos.

4 En el último capítulo los escalamientos tanto en varianza como en diferenciación fueron incorporados al análisis empírico como abordaje a los patrones de empaquetamiento de especies en comunidades locales. Primero, se evidenció que ambos escalamientos

responden a gradientes ambientales como la disponibilidad de recursos y la fractalidad ambiental. Luego, se detectó una conexión entre ambos escalamientos significativamente distinta a lo predicho en el capítulo anterior, reforzando el rol de los gradientes ambientales en el empaquetamiento de especies.

5 El conjunto de abordajes empíricos y teóricos aquí desarrollados permiten avanzar en la conexión mecanicista entre condiciones ambientales y el ensamblaje de comunidades. Asimismo se buscó aportar a esta conexión, desarrollada por la TEE, incorporando el papel de la variabilidad intraespecífica y su dependencia del tamaño corporal. Se transitó así un ciclo inductivo-deductivo, buscando contribuir al desarrollo de la teoría ecológica y a la comprensión de los patrones de coexistencia de especies.

Agradecimientos

A mi director de tesis, por el entusiasmo, la orientación y el apoyo.

Al tribunal por sus comentarios y aportes que mejoraron este manuscrito.

A mis compañeras y compañeros del CURE, y en especial al SEP, por el apoyo y todo lo compartido.

A todas aquellas personas que han contribuido al conocimiento del sistema de estudio.

A todas las personas que disponibilizan bibliografía de manera libre y gratuita para que el conocimiento circule y crezca. En particular, a quienes están detrás de Sci-hub.

A aquellos espacios colectivos horizontales, de sostén, cuidado y crecimiento que me regalaron miradas críticas y diversas para entender el mundo y pensar otras formas.

A mis amigas, por el apoyo y la escucha.

A mi compañero, por el ánimo, la confianza y la risa.

A mi familia, que brindó sostén y ánimo durante todo este recorrido.

Esta tesis se llevó a cabo con apoyo financiero de la Agencia Nacional de Innovación e Investigación (FCE_1_2014_1_104763) y la Comisión Académica de Posgrado de la Universidad de la República (CAP-UdelaR).

Introducción general

Durante el siglo XX la ecología de comunidades estuvo estructurada bajo la premisa de que comprender los procesos que determinan la coexistencia de especies era la clave para comprender los patrones de biodiversidad (Ricklefs & Schluter 1993). Asimismo, se consideró que los procesos locales de competencia y la relación organismos-ambiente eran los principales determinantes de esta coexistencia (Hutchinson 1959, Rosenzweig 1995, Hubbell 2001). En este marco, se consolidó el principio de exclusión competitiva, según el cual especies similares en su uso de recursos sólo podrían coexistir diferenciándose (Lotka 1925, Volterra 1931, Gause 1937, Hardin 1960). Naturalmente, esto puso el foco en entender qué tan diferentes debían ser las especies para coexistir y cómo estas diferencias determinan los patrones de diversidad (Hutchinson 1959, Schoener 1974, 1989). La existencia de límites a la similitud en tamaños o rasgos funcionales fue uno de los principales resultados teóricos y empíricos en este período (MacArthur & Levins 1967, May & MacArthur 1972, Pianka 1974, Schoener 1974). Una importante síntesis fue la predicción de razones constantes entre los rasgos funcionales de las especies coexistentes, patrón definido como razones *Hutchinsonianas* (Hutchinson 1959, Schoener 1974, Losos *et al.* 1989). Si bien se logró una buena comprensión del fenómeno de la coexistencia entre pocas especies, cómo esto permitiría entender patrones de biodiversidad no fue evidente (Ricklefs & Schluter 1993, Hubbell 2001). Por otro lado, la introducción de modelos nulos en ecología sugirió que la diferenciación interespecífica no jugaría un papel importante en el ensamblaje de las comunidades (Gotelli & Graves 1996). Varios estudios cuestionaron así el rol de las diferencias entre especies y la visión de comunidades estructuradas por competencia, dando lugar a la consideración de mecanismos alternativos (Simberloff & Boecklen 1981, Gotelli & Graves 1996, Weiher & Keddy 1999, Hubbell 2001).

Gracias a estos cuestionamientos e impulsada por contribuciones más recientes, la Teoría de Nicho se ha visto revitalizada (Chesson 2000, 2020, Chase & Leibold 2003, Letten *et al.* 2017, Amarasekare 2020, Valdovinos & Marsland III 2021). De una visión local, determinista y basada en competencia, hoy se considera a la depredación (Chesson & Kuang 2008, Chesson 2018), el mutualismo (Valdovinos 2019, Hale & Valdovinos 2021), la existencia de ambientes reactivos (Chase & Leibold 2003), un escenario metacomunitario (Leibold *et al.* 2004, Leibold & Chase 2018) y el papel de los filtros ambientales conectando pooles regionales de especies con las comunidades locales (Cadotte & Tucker 2017, Keddy &

Laughlin 2022). También se ha reconocido el papel de los procesos de especiación y la deriva ecológica como determinantes de los patrones de biodiversidad (Vellend 2010, 2016). En este nuevo marco, la ecología de comunidades ha retomado el análisis de la coexistencia desde sus premisas originales. La diferenciación como proceso estabilizador de la coexistencia es hoy reconocido, pero ampliando su visión original basada en la competencia por recursos hacia la diferenciación en depredación, mutualismo y tolerancia ambiental (Tilman 1990, Chesson 2000, Letten *et al.* 2017 Chesson 2020, Hale & Valdovinos 2021, Keddy & Laughlin 2022). Los compromisos entre atributos son así reconocidos como mecanismos para la coexistencia en un escenario más amplio al originalmente propuesto. La similitud en el desempeño ecológico–equiparación–se presenta como un fenómeno igualmente importante en la coexistencia (Chesson 2000, Letten *et al.* 2017, Chesson 2020). El papel de la equiparación ecológica como determinante de la diversidad es resaltado, en su visión más extrema, por las teorías neutrales (Hubbell 2001, Rosindell *et al.* 2011) pero también por la teoría moderna de coexistencia (Chesson 2020). Si bien en esta teoría la neutralidad total es considerada como un extremo irreal, la equiparación es reconocida como una promotora de la coexistencia al permitir la viabilidad de especies con menor grado de diferenciación ecológica (Chesson 2020).

Paralelamente, el rol de la complejidad y estructura del paisaje en los patrones de biodiversidad también ha ganado un papel central en la ecología de comunidades (Vellend 2016, Leibold & Chase 2018). La Teoría de metacomunidades constituye actualmente el principal marco en este sentido, destacando el flujo de individuos entre comunidades y la estructura de la red que conforman como determinantes de los procesos de ensamblaje comunitario (Leibold & Chase 2018). No obstante, el notable desarrollo de la ecología de metacomunidades ha opacado otros aportes del papel del paisaje en los patrones de diversidad igualmente importantes, como la Hipótesis de Discontinuidad de Texturas (HDT) y la Teoría de Escalamiento Espacial (TEE). La Hipótesis de Discontinuidad de Texturas propone que la distribución discontinua en el espacio y el tiempo de los recursos explica la distribución discontinua de tamaños corporales de los organismos (Holling 1992). Desde su formulación, la HDT se ha enriquecido tanto con aportes teóricos como con evaluaciones empíricas bien conectadas con la teoría (ver Allen & Holling 2008, Borthagaray *et al.* 2012, Raffaelli *et al.* 2016). Por otro lado, la Teoría de Escalamiento Espacial propone una conexión entre la heterogeneidad del ambiente, capturada en la fractalidad, y la coexistencia de especies (Ritchie 1998, Ritchie & Olff 1999, Haskell *et al.* 2002, Anderson *et al.* 2004, Ritchie 2010). La TEE es una teoría mecanicista, completamente formalizada

matemáticamente y que propone predicciones concretas sobre los patrones de biodiversidad. Sin embargo, su evaluación empírica ha sido muy limitada y no ha logrado capturar las condiciones ecológicas desde donde se desprenden sus predicciones (Ritchie 2010, Rodríguez-Tricot & Arim 2020).

Teoría de Escalamiento Espacial

La Teoría de Escalamiento Espacial (TEE) parte del supuesto de que el ambiente presenta una distribución fractal en el espacio (Ritchie y Olff 1999, Ritchie 2010). Este tipo de geometría describe a aquellas estructuras que no son bien representadas por la clásica geometría euclidiana de una, dos o tres dimensiones, sino que ocupan fracciones entre estas (Mandelbrot 1982). Se trata de estructuras irregulares, anidadas y auto-similares, donde un mismo patrón se repite a distintas escalas de observación (Sugihara & May 1990). La TEE propone considerar la distribución heterogénea de los paisajes, los parches de alimentos y los recursos que estos contienen (Ritchie & Olff 1999). Estas heterogeneidades son capturadas por las dimensiones fractales en la distribución de cada uno de estos componentes. La descripción de la heterogeneidad de un sistema a través de su dimensión fractal está bien sustentada, dado que este tipo de patrones son frecuentes en el mundo natural. Por ejemplo, redes de distribución como sistemas vasculares, pulmonares o ciudades, la morfología de árboles, floraciones, caparazones de moluscos, paisajes reales como ríos, costas, parches de diferentes ambientes, sistemas de cuevas, montañas y charcos presentan distribuciones fractales (West *et al.* 1997, Hastings & Sugihara 1993, Halley *et al.* 2004). De hecho, se considera que los paisajes fractales representan, probablemente, más la regla en la naturaleza que la excepción (Mandelbrot 1982, Seuront 2009).

La TEE parte de la propiedad de los fractales de presentar un escalamiento negativo de su longitud (L) -área o volumen- al aumentar el tamaño de la unidad de medida (u) considerada, de acuerdo a: $L(u) = a.u^{1-D}$. Mediante esta ecuación se proporciona una métrica de dimensión fractal (D, en el caso del paisaje) capaz de representar la complejidad del ambiente y cómo cambian sus patrones a través de distintas escalas (Levin 1992, Loke & Chisholm 2022). En el caso de la heterogeneidad de los alimentos y los recursos, la TEE denomina estas métricas como F y Q, respectivamente (Ritchie & Olff 1999, Ritchie 2010). En particular, la teoría se enfoca en la interacción entre estas fractalidades y la escala de percepción de los organismos.

La estructura fractal implica una distribución específica de parches de ambiente, alimentos y recursos en el espacio (Ritchie 2010). Esta distribución sigue una ley potencia que representa la frecuencia relativa de agregaciones según su tamaño–ej. parches de ambiente (regla de Korcak; Fig. 1; Hastings & Sugihara 1993): $n_i(z) = k.z^{-b}$. En donde $n_i(z)$ corresponde al número de parches de tamaño mayor o igual a z, la constante k de normalización refiere a la densidad de agregaciones y el parámetro $b = \frac{D}{E}$, corresponde a una razón entre la dimensión fractal del objeto de interés (D) y la dimensión euclidiana del paisaje en que se encuentra (E). Esto implica que la frecuencia relativa de parches -se trate de ambientes, alimentos o recursos- disminuye con la escala de observación (Ritchie 2010).

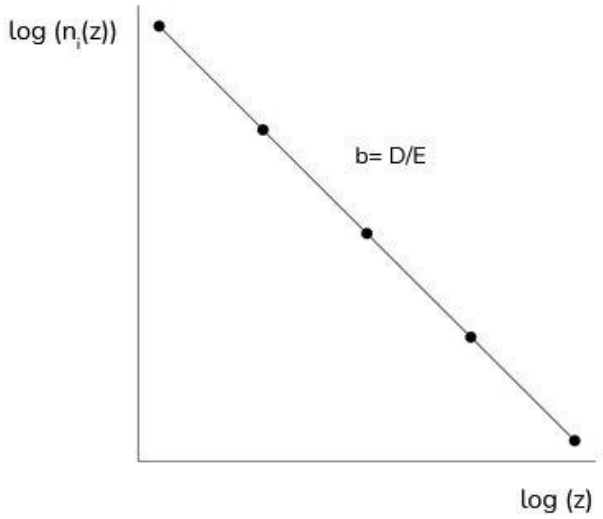


Figura 1. Regla de Korcak ilustrada. Frecuencia relativa de parches de tamaño mayor o igual a z (en escala log) para una distribución fractal. La pendiente de esta relación corresponde a la razón entre la dimensión fractal del objeto de interés (D) y la dimensión euclidiana del paisaje (E) en que se encuentra.

Tempranamente, fue reconocido que cada organismo percibe el ambiente a una escala característica, determinada por su tamaño corporal (MacArthur & Levins 1964, Levin 1992, Brown *et al.* 2004). Esta escala puede representar su área de acción, movilidad o capacidad de forrajeo (Peters 1983, Ritchie 2010). La TEE se basa en que la interacción entre la escala de observación de los organismos y la fractalidad del sistema determina que los individuos de menores tamaños tendrán menor probabilidad de encontrar parches pero de hacerlo, estos presentarán una alta densidad de alimento. En cambio, a mayores tamaños corporales, mayor será la probabilidad de encontrar parches pero estos presentarán menor densidad de alimento (ver Fig. 2; Ritchie 1998, Haskell *et al.* 2002).

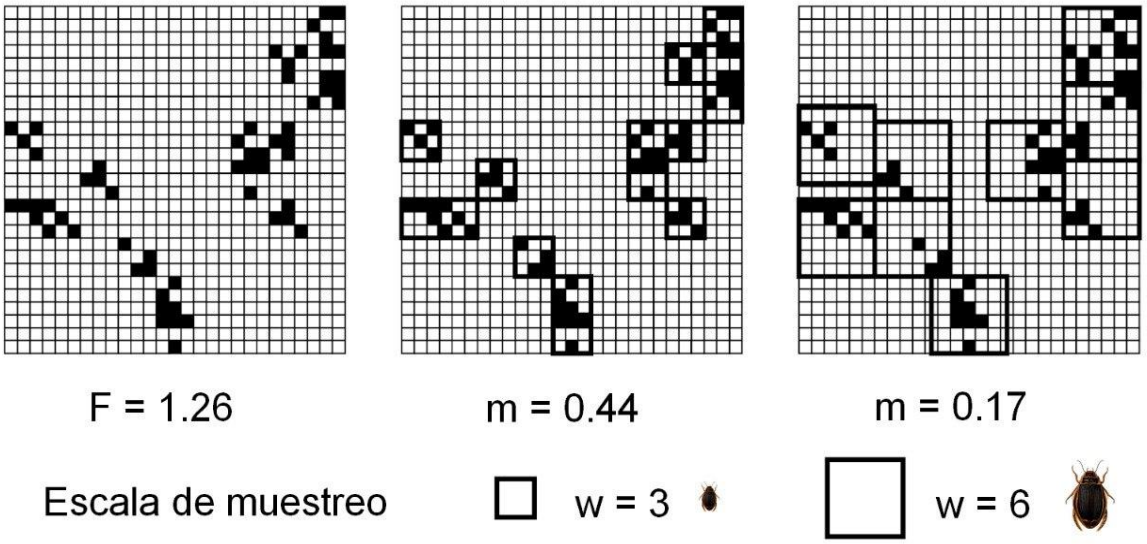


Figura 2. Interacción entre la escala de percepción de los organismos y la estructura fractal del ambiente. Bajo una misma dimensión fractal de parches de alimento (por ejemplo, F=1.26; primer cuadro), organismos con distinta escala de muestreo (w) encontrarán distinta densidad de alimento (m; segundo y tercer cuadro). Si bien aquellos de escala pequeña encontrarán mayor densidad de alimento (m=0.44), necesitarán una mayor cantidad de repeticiones para incorporar todo el alimento disponible (modificada de Haskell *et al.* 2002).

La demanda energética aumenta con el tamaño corporal de los organismos, requiriendo un aumento en sus tasas de consumo (Peters 1983, McNab 2002). La Teoría de Forrajeo Óptimo permite predecir el uso de parches en base al balance entre las demandas energéticas de un organismo y la disponibilidad de alimentos en cada parche (Ritche 1998). Este balance determina un compromiso, entre el tamaño mínimo de parche y la mínima concentración de recursos que permita satisfacer sus requerimientos y persistir (Ritchie & Olff 1999). Es decir, cada organismo tiene un rango de tamaños de parches que puede explotar eficientemente en un ambiente. Este rango está determinado por el efecto del tamaño corporal en la demanda energética y en la escala de muestreo y por la fractalidad del ambiente (Ritchie & Olff 1999). Una consecuencia no evidente de esta predicción es que cada organismo tendría un rango de parches exclusivos no explotados por organismos más chicos o más grandes. Notablemente, cuanto mayor es el tamaño corporal de las especies mayor es el rango de recursos exclusivos (Ritchie 1998, 2010, Ritchie & Olff 1999). El aumento de recursos exclusivos promueve la coexistencia de especies (Schoener 1976, 1978, Chesson 2020) y por tanto la similitud entre especies aumentaría con el tamaño corporal. De hecho, los compromisos asociados al forrajeo para organismos de distinto tamaño fueron también contemplados en los modelos de competencia por recursos exclusivos y compartidos, desarrollados por Schoener en los 70s

(Schoener 1974; ver Ritchie 2010). No obstante, estos habrían sido comparativamente ignorados hasta la introducción de la Teoría de Escalamiento Espacial (Ritchie 2010).

Predicciones de la TEE

La TEE logra una conexión mecanicista entre la estructura del ambiente, su efecto en la coexistencia de especies y la dependencia que esta tiene del tamaño corporal. La contribución teórica de identificar esta conexión implica un avance sustancial en sí misma. Sumado a esto, la TEE destaca por realizar una serie de predicciones concretas sobre los patrones de similitud de especies dentro de un gremio y sobre los cambios esperados en la estructura de las comunidades en gradientes de fractalidad y densidad de ambientes, alimentos y recursos (Ritchie 2010). Específicamente, la TEE predice (i) una disminución en la razón de tamaños corporales entre especies adyacentes al aumentar el tamaño corporal, (ii) una relación unimodal entre la riqueza de especies y el tamaño corporal, con sesgo a la izquierda, y (iii) una relación unimodal entre la riqueza y la productividad del sistema, con sesgo a la derecha (Ritchie & Olff 1999, Ritchie 2010). Si bien la TEE incorpora aquí un nuevo mecanismo, estas dos últimas predicciones ya han sido consideradas y discutidas por varios autores en base a otros mecanismos (ej. Brown *et al.* 1993, Loreau *et al.* 2001, Chase & Leibold 2002). De hecho, se trata de patrones naturales bien reportados mucho antes del planteo de la TEE. En estos patrones, si bien la TEE aporta un mecanismo alternativo no realiza una predicción de riesgo en relación a la existencia de patrones no observados hasta la fecha (Ginzburg & Jensen 2004). La primera predicción, que plantea una asociación positiva entre similitud y tamaño corporal, sí representa una predicción más novedosa desde el punto de vista teórico. Más aún, también se predice una conexión específica entre la fractalidad del ambiente, la coexistencia de especies y su dependencia del tamaño corporal (ver sección *Predicciones de Riesgo de la Teoría*).

Evaluación empírica de la TEE

La predicción de una reducción en las razones de tamaño con el tamaño corporal de los organismos es sustentada empíricamente en algunos sistemas. Por ejemplo, ha sido reportada en especies de ungulados herbívoros y plantas vasculares de pastizales (Ritchie & Olff 1999). También se han presentado resultados concordantes en hormigas y vertebrados granívoros, en plantas vasculares de desiertos (Ritchie & Olff 2004), en mamíferos herbívoros, escarabajos

estercoleros, saltamontes, plantas herbáceas, aves insectívoras y aves rapaces (Ritchie 2010). Así, los autores presentan evidencias en distintos taxa, tamaños corporales y hábitats.

Sin embargo, es notable la escasa cantidad de evaluaciones empíricas de la TEE realizadas por otros autores distintos a los que la propusieron originalmente. Rohde (2001) evalúa el patrón de similitud en tamaños en parásitos de peces marinos pero no encuentra apoyo a la predicción de la TEE para este patrón. Poulin *et al.* (2008) han propuesto que esto se debería a que se analizaron de manera conjunta parásitos de distintos órganos y tejidos. Esto no representaría un gremio trófico que explota recursos similares en un mismo hábitat, uno de los supuestos de la teoría (Ritchie 2010). Estos autores buscan resolver esta limitación analizando parásitos nemátodos de un mismo órgano en marsupiales pero tampoco encuentran apoyo (Poulin *et al.* 2008). Ritchie (2010), en cambio, plantea que la TEE no aplicaría a organismos como los parásitos ya que presentan características, como una baja movilidad o alto recambio espacial de especies, consistentes con una dispersión limitada, lo cual se contradice con otro de los supuestos de su teoría. Por otra parte, una limitación más pertinente a señalar del trabajo de Poulin *et al.* (2008) podría ser el acotado rango de tamaños corporales considerado (dentro de un orden de magnitud) que limitaría la detección de tendencias. Finalmente, Bloch *et al.* (2011) analizan gremios de murciélagos de 34 comunidades y tampoco encuentran apoyo a la predicción. No obstante, es necesario destacar que se trata de un trabajo a escala continental, donde se mezclan diferentes recursos, ambientes y especies que de hecho no interactúan en una misma comunidad, desviándose de la escala espacial local planteada por la teoría.

Por tanto, más allá de aquellos estudios realizados por los propios autores (Ritchie & Olff 1999, Ritchie & Olff 2004, Ritchie 2010), los trabajos empíricos explícitamente orientados a la TEE son limitados y contrapuestos. Esto es un punto de atención por dos razones. Primero, es fundamental para el crecimiento de una teoría que quienes realicen sus evaluaciones sean personas no involucradas en su formalización. Sin poner en duda la honestidad intelectual de los autores, una teoría es realmente general cuando es considerada por la comunidad en su conjunto. En segundo lugar, el amplio contraste empírico y la consecuente reformulación o ampliación del marco teórico es un mecanismo ineludible para la construcción de cualquier marco teórico (Box 1976, Marquet *et al.* 2014). De hecho, las predicciones probablemente más importantes de la teoría no han sido evaluadas empíricamente.

Predicciones de riesgo de la TEE

Como hemos mencionado, una predicción de riesgo puede ser entendida como aquella que refiere a la existencia de fenómenos previamente no explorados o que contradicen la visión dominante (Ginzburg & Jensen 2004). Notablemente, la TEE realiza predicciones de riesgo, pero ni los mismos autores de la teoría ni otros autores las han evaluado empíricamente. La conexión propuesta entre fractalidades y coexistencias implica que la fractalidad del paisaje debería conectarse de forma explícita con la similitud entre especies y su tendencia con el tamaño corporal de los organismos. De hecho, la TEE predice una reversión en la asociación razones de tamaños-tamaño corporal desde negativa a positiva en un gradiente de fractalidad (Ritchie 2010; Fig. 3). Reconociendo que esta es una de las predicciones claves de la TEE, el **capítulo 1** de la presente tesis pretende aportar en este sentido y constituye su primera evaluación empírica.

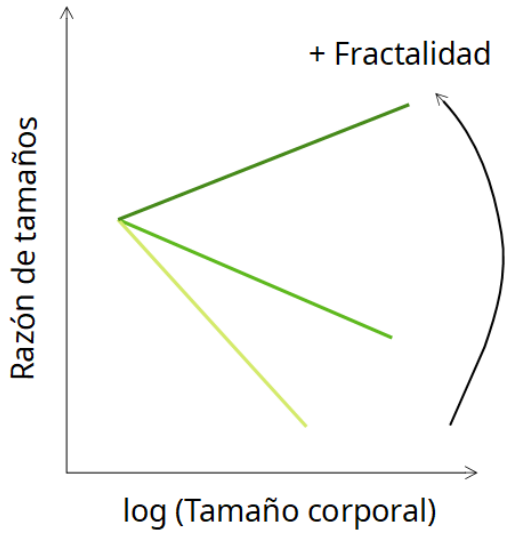


Figura 3. Relación esperada entre la razón de tamaños corporales entre especies adyacentes y el tamaño corporal promedio en un gradiente de fractalidad ambiental, según la Teoría de Escalamiento Espacial (Ritchie 2010).

Variabilidad intraespecífica y TEE

La TEE realiza predicciones sobre patrones de biodiversidad basándose en el valor promedio de los tamaños corporales (Ritchie 2010). Así, un punto de coincidencia de la TEE con abordajes clásicos de la ecología de comunidades es su perspectiva tipológica (ej. Hutchinson 1959, Holling 1992, Chase y Leibold 2003). Esto implica considerar que las especies son tipos o "esencias" invariantes, considerando la variación como ruido (Mayr 2004). Sin embargo, desde las contribuciones de Darwin (1859) a la síntesis moderna de la

evolución, nuestra perspectiva se enriqueció sustancialmente reconociendo el valor de la variación intra-específica como materia prima para la evolución. Este "pensamiento" o perspectiva poblacional fue considerada como *"tal vez la mayor revolución que ha tenido lugar en la Biología"* (Mayr 1963). Si bien su relevancia para los patrones de coexistencia fue planteada hace décadas (MacArthur y Levins 1967), su consideración más extendida en ecología de comunidades es relativamente reciente (Violle *et al.* 2012). Actualmente se reconoce a la variación intra-específica como un componente importante de la expresión de atributos de las especies (Hallgrímsson & Hall 2005, Violle *et al.* 2012, Gibert *et al.* 2015) y por tanto de su interacción con el ambiente y otras especies. En consecuencia, no dar cuenta de la variación intra-específica provee una comprensión limitada de la estructura y funcionamiento de la biodiversidad (Jung *et al.* 2010, Bolnick *et al*. 2011).

El nivel de variación intraespecífica reportado en comunidades naturales y el efecto que éste tendría sobre los mecanismos de ensamblaje indican que es esencial su incorporación en el análisis de patrones y procesos en ecología. El desafío no obstante es lograr estimar los niveles de variación a nivel de un ensamble amplio de especies o su incorporación teórica realista (ej. no asumiendo dispersión constante para todas las especies) (Schoener 1974). El escalamiento positivo de la varianza con la media, o Ley de Taylor (Taylor 1961), brinda una línea de abordaje sistemático a la variabilidad intraespecífica. La Ley de Taylor es un patrón empírico ampliamente reportado en diversas disciplinas (ver Eisler *et al.* 2008). En ecología ha sido principalmente considerado a nivel poblacional (ej. Taylor 1961, Ballantyne y Kerkhoff 2007, Cohen *et al.* 2012), siendo su abordaje comunitario mucho menos frecuente (Park *et al.* 2013, Ma 2015). En particular, al considerar patrones de diferencia o similitud en atributos entre especies, la variabilidad intra-específica brinda una representación más precisa del uso de recursos que hace una población y del grado de solapamiento con especies vecinas (Violle *et al.* 2012). El **capítulo 2** busca así avanzar en este sentido, integrando el escalamiento varianza-media al análisis de la estructura de tamaños corporales. Específicamente, se combina el escalamiento varianza-media con el escalamiento de diferencias de tamaño en rasgos. La similitud en un rasgo funcional entre dos especies dependerá de la diferencia media en el rasgo entre especies y del nivel de dispersión que presente cada especie para este rasgo. Consecuentemente, el escalamiento en varianza y el escalamiento en la diferenciación de rasgos determinarán el nivel de superposición de rasgos entre especies en la comunidad y su dependencia del tamaño corporal. El capítulo 2 formaliza

estas ideas y provee una estrategia de abordaje para su análisis empírico en gradientes ambientales.

Ambiente, estructura de tamaños y solapamiento tamaño-dependiente

Los gradientes ambientales en recursos disponibles, heterogeneidad ambiental, aislamiento o interacciones interespecíficas afectan la variabilidad en rasgos como el tamaño corporal (Teder *et al.* 2008, Arim *et al.* 2011, Quintana *et al.* 2015). No obstante, un mismo gradiente ambiental no producirá el mismo efecto en organismos de diferente tamaño afectando así al escalamiento de Taylor. Paralelamente, los gradientes ambientales han sido históricamente asociados a la similitud límite entre especies afectando las razones de tamaños corporales (Rosenzweig 1995). Pero al igual que la dispersión intraespecífica, el efecto de los gradientes ambientales no serían comparables en especies de diferente tamaño, afectando así a los escalamiento similitud-tamaño corporal. A la pregunta, relevante por sí misma, sobre la potencial existencia de una conexión ambiente-escalamientos en varianza y diferenciación, se suma que ambos afectan la similitud promedio entre las especies de la comunidad y su dependencia del tamaño corporal. Un gradiente ambiental (ej. recursos, área, depredación) puede afectar tanto los parámetros de normalización como los exponentes de escalamiento en varianza y diferenciación. Si estos cambios no son balanceados de forma tal que el solapamiento interespecífico se mantenga constante, las condiciones para la coexistencia cambiarán sistemáticamente a lo largo del gradiente, así como, su dependencia del tamaño corporal. Este escenario demanda análisis empíricos que permitan visualizar qué es lo que efectivamente ocurre con el solapamiento tamaño-dependiente en gradientes ambientales. El **capítulo 3** de la presente tesis propone así un análisis empírico de los escalamientos en varianza y diferenciación en un sistema natural, explorando explícitamente su efecto en la similitud ecológica de las especies. Se busca integrar los avances de los capítulos anteriores, evaluando la relación entre la estructura de tamaños corporales (varianza y diferencia de tamaños) y gradientes ambientales.

Nuestro conocimiento de los sistemas ecológicos se ve fortalecido al considerar abordajes deductivos e inductivos. Los abordajes teóricos buscan explicar la complejidad de los patrones y procesos, organizando y destacando sus características claves (Marquet *et al.* 2014). En diálogo con estos, los contrastes con datos son fundamentales porque nos permiten evaluar si las teorías se corresponden con la realidad, identificar discrepancias y aspectos a revisar o incorporar en futuros estudios. En este sentido, esta tesis busca aportar a la

evaluación de predicciones teóricas, la consecuente generación de nuevos abordajes teóricos y también a la integración de perspectivas clásicas y emergentes, que permitan avanzar en la comprensión de la estructura y funcionamiento de la biodiversidad.

Bibliografía

Allen, C. R., & Holling, C. S. (2008). *Discontinuities in ecosystems and other complex systems* (p. 219). New York: Columbia University Press.

Amarasekare, P. (2020). The evolution of coexistence theory. *Theoretical Population Biology*, *133*, 49-51.

Anderson, T. M., McNaughton, S. J., & Ritchie, M. E. (2004). Scale-dependent relationships between the spatial distribution of a limiting resource and plant species diversity in an African grassland ecosystem. *Oecologia*, *139*(2), 277-287.

Arim, M., Berazategui, M., Barreneche, J. M., Ziegler, L., Zarucki, M., & Abades, S. R. (2011). Determinants of density–body size scaling within food webs and tools for their detection. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 45, pp. 1-39). Academic Press.

Ballantyne IV, F., & J. Kerkhoff, A. (2007). The observed range for temporal mean‐variance scaling exponents can be explained by reproductive correlation. *Oikos*, *116*(1), 174-180.

Bloch, C. P., Stevens, R. D., & Willig, M. R. (2011). Body size and resource competition in New World bats: a test of spatial scaling laws. *Ecography*, *34*(3), 460-468.

Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., ... & Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, *26*(4), 183-192.

Borthagaray, A. I., Arim, M., & Marquet, P. A. (2012). Connecting landscape structure and patterns in body size distributions. *Oikos*, *121*(5), 697-710.

Box, G. E. (1976). Science and statistics. *Journal of the American Statistical Association*, *71*(356), 791-799.

Brown, J. H., Marquet, P. A., & Taper, M. L. (1993). Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *The American Naturalist*, *142*(4), 573-584.

Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, *85*(7), 1771-1789.

Cadotte, M. W., & Tucker, C. M. (2017). Should environmental filtering be abandoned?. *Trends in ecology & evolution*, *32*(6), 429-437.

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2002). Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature*, *416*(6879), 427-430.

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 343-366.

Chesson, P., & Kuang, J. J. (2008). The interaction between predation and competition. *Nature*, *456*(7219), 235-238.

Chesson, P. (2018). Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *Journal of ecology*, *106*(5), 1773-1794.

Chesson, P. (2020). Species coexistence. En: McCann, K. S., & Gellner, G. (Eds.). *Theoretical ecology concepts and applications*. United Kingdom Oxford university Press.

Cohen, J. E., Plank, M. J., & Law, R. (2012). Taylor's law and body size in exploited marine ecosystems. *Ecology and evolution*, *2*(12), 3168-3178.

Darwin's, C. (1859). On the origin of species. *published on*, *24*, 1.

Eisler, Z., Bartos, I., & Kertész, J. (2008). Fluctuation scaling in complex systems: Taylor's law and beyond. *Advances in Physics*, *57*(1), 89-142.

Gause, G. F. (1937). Experimental populations of microscopic organisms. *Ecology*, *18*(2), 173-179.

Gibert, J. P., Dell, A. I., DeLong, J. P., & Pawar, S. (2015). Scaling-up trait variation from individuals to ecosystems. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 52, pp. 1-17). Academic Press.

Ginzburg, L. R., & Jensen, C. X. (2004). Rules of thumb for judging ecological theories. *Trends in Ecology & Evolution*, *19*(3), 121-126.

Gotelli, N. J., & Graves, G. R. (1996). *Null models in ecology*.

Hale, K. R., & Valdovinos, F. S. (2021). Ecological theory of mutualism: Robust patterns of stability and thresholds in two‐species population models. *Ecology and evolution*, *11*(24), 17651-17671.

Halley, J. M., Hartley, S., Kallimanis, A. S., Kunin, W. E., Lennon, J. J., & Sgardelis, S. P. (2004). Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology letters*, *7*(3), 254-271.

Hallgrímsson, B., & Hall, B. K. (2005). Variation and variability: central concepts in biology. In *Variation* (pp. 1-7). Academic Press.

Hardin, G. (1960). The Competitive Exclusion Principle: An idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics. *science*, *131*(3409), 1292-1297.

Haskell, J. P., Ritchie, M. E., & Olff, H. (2002). Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature*, *418*(6897), 527-530.

Hastings, H. M., & Sugihara, G. (1993). Fractals. A user's guide for the natural sciences. *Oxford Science Publications*.

Holling, C. S. (1992). Cross‐scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological monographs*, *62*(4), 447-502.

Hubbell, S. P. (2001). A Unified Theory of Biodiversity and Biogeography–Princeton University Press. *Princeton, NJ*.

Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist*, *93*(870), 145-159.

Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait‐based community assembly. *Journal of ecology*, *98*(5), 1134-1140.

Weiher, E., & Keddy, P. (1999). Assembly rules as general constraints on community composition. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*, 251-271.

Keddy, P. A., & Laughlin, D. C. (2022). *A framework for community ecology: species pools, filters and traits*. Cambridge University Press.

Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., ... & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi‐scale community ecology. *Ecology letters*, *7*(7), 601-613.

Leibold, M. A., & Chase, J. M. (2018). Metacommunity ecology, volume 59. In *Metacommunity Ecology, Volume 59*. Princeton University Press.

Letten, A. D., Ke, P. J., & Fukami, T. (2017). Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecological Monographs*, *87*(2), 161-177.

Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, *73*(6), 1943-1967.

Loke, L. H., & Chisholm, R. A. (2022). Measuring habitat complexity and spatial heterogeneity in ecology. *Ecology Letters*, *25*(10), 2269-2288.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., ... & Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, *294*(5543), 804-808.

Losos, J. B., Naeem, S., & Colwell, R. K. (1989). Hutchinsonian ratios and statistical power. *Evolution*, *43*(8), 1820-1826.

Lotka, A. J. (1925). *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins.

Ma, Z. (2015). Power law analysis of the human microbiome. *Molecular ecology*, *24*(21), 5428-5445.

MacArthur, R., & Levins, R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *51*(6), 1207-1210.

MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American naturalist*, *101*(921), 377-385.

Mandelbrot, B. B., & Mandelbrot, B. B. (1982). *The fractal geometry of nature* (Vol. 1). New York: WH freeman.

Marquet, P. A., Allen, A. P., Brown, J. H., Dunne, J. A., Enquist, B. J., Gillooly, J. F., Gowaty, P. A., Green, J. L., Harte, J., Hubbell, S. P., O'Dwyer, J., Okie, J. G., Ostling, A., Ritchie, M., Storch, D., & West, G. B. (2014). On theory in ecology. *BioScience*, *64*(8), 701-710.

May, R. M., & MacArthur, R. H. (1972). Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *69*(5), 1109-1113.

Mayr, E. (1963). Animal species and evolution. Harvard University Press.

Mayr, E. (2004). *What makes biology unique?: considerations on the autonomy of a scientific discipline*. Cambridge University Press.

McNab, B.K. (2002). The Physiological Ecology of Vertebrates. Cornell University Press, New York

Park, S. J., Taylor, R. A. J., & Grewal, P. S. (2013). Spatial organization of soil nematode communities in urban landscapes: Taylor's Power Law reveals life strategy characteristics. *Applied Soil Ecology*, *64*, 214-222.

Peters, P. (1983). Ecological Implication of Body Size. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press. 331 p.

Pianka, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *71*(5), 2141-2145.

Poulin, R., Beveridge, I., & Spratt, D. M. (2008). Spatial scaling laws do not structure strongyloid nematode communities in macropodid hosts. *International journal for parasitology*, *38*(10), 1171-1177.

Quintana, X. D., Arim, M., Badosa, A., Blanco, J. M., Boix, D., Brucet, S., ... & Søndergaard, M. (2015). Predation and competition effects on the size diversity of aquatic communities. *Aquatic Sciences*, *77*(1), 45-57.

Raffaelli, D., Hardiman, A., Smart, J., Yamanaka, T., & White, P. C. (2016). The textural discontinuity hypothesis: an exploration at a regional level. Shortened version: exploring Holling's TDH. *Oikos*, *125*(6), 797-803.

Ricklefs, R. E., & Schluter, D. (1993). Species diversity: regional and historical influences. *Species diversity in ecological communities*, *350*, 363.

Ritchie, M. E. (1998). Scale-dependent foraging and patch choice in fractal environments. *Evolutionary ecology*, *12*(3), 309-330.

Ritchie, M. E., & Olff, H. (1999). Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, *400*(6744), 557-560.

Ritchie, M. E., & Olff, H. (2004). Resource partitioning and biodiversity in fractal environments, with application to dryland communities. *Biodiversity in drylands: towards a unified framework. Oxford University Press, Oxford, UK*, 206-219.

Ritchie, M. E. (2010). Scale, heterogeneity, and the structure and diversity of ecological communities. In *Scale, Heterogeneity, and the Structure and Diversity of Ecological Communities*. Princeton University Press.

Rodríguez‐Tricot, L., & Arim, M. (2020). From Hutchinsonian ratios to spatial scaling theory: the interplay among limiting similarity, body size and landscape structure. *Ecography*, *43*(2), 318-327.

Rohde, K. (2001). Spatial scaling laws may not apply to most animal species. *Oikos*, *93*(3), 499-504.

Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.

Rosindell, J., Hubbell, S. P., & Etienne, R. S. (2011). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in ecology & evolution*, *26*(7), 340-348.

Schoener, T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, *185*(4145), 27-39.

Schoener, T. W. (1976). Alternatives to Lotka-Volterra competition: models of intermediate complexity. *Theoretical population biology*, *10*(3), 309-333.

Schoener, T. W. (1978). Effects of density-restricted food encounter on some single-level competition models. *Theoretical Population Biology*, *13*(3), 365-381.

Schoener, T. W. (1989). Food webs from the small to the large. *Ecology*, *70*(6), 1559-1589.

Seuront, L. (2009). *Fractals and multifractals in ecology and aquatic science*. CRC Press.

Simberloff, D., & Boecklen, W. (1981). Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution*, 1206-1228.

Sugihara, G., & May, R. M. (1990). Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, *5*(3), 79-86.

Taylor, L. R. (1961). Aggregation, variance and the mean. *Nature*, *189*(4766), 732-735.

Teder, T., Tammaru, T., & Esperk, T. (2008). Dependence of phenotypic variance in body size on environmental quality. *The American Naturalist*, *172*(2), 223-232.

Tilman, D. (1990). Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 3-15.

Valdovinos, F. S., & Marsland III, R. (2021). Niche theory for mutualism: A graphical approach to plant-pollinator network dynamics. *The American Naturalist*, *197*(4), 393-404.

Valdovinos, F. S. (2019). Mutualistic networks: moving closer to a predictive theory. *Ecology letters*, *22*(9), 1517-1534.

Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, *85*(2), 183-206.

Vellend, M. (2016). The theory of ecological communities (MPB-57). En *The Theory of Ecological Communities (MPB-57)*. Princeton University Press.

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L. I. N., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, *27*(4), 244-252.

Volterra, V. (1931). Variations and fluctuations of the number of individuals in animal. Reprinted in Animal Ecology (RN Chapman, Ed.).

West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, *276*(5309), 122-126.

Capítulo 1.

De las razones Hutchinsonianas a la Teoría de Escalamiento Espacial: la interacción entre la similitud límite, el tamaño corporal y la estructura del paisaje.

Resumen

La Teoría de Escalamiento Espacial (TEE) relaciona la estructura física del ambiente con la coexistencia de especies y el ensamblaje de las comunidades. Aunque la TEE es una teoría reconocida en ecología, pocos estudios han evaluado sus predicciones, encontrando resultados contradictorios y fallando frecuentemente en cumplir sus supuestos. Además, las predicciones "de riesgo" relacionadas a un aumento en la similitud entre especies con el tamaño corporal y la dependencia de este patrón de las dimensiones fractales del paisaje y del alimento no han sido evaluadas. Este estudio intentó dar cuenta de las limitaciones previas, analizando estas predicciones en gremios de coleópteros que habitan 18 charcos temporales. Esta metacomunidad cubre un amplio gradiente de variables ambientales, incluyendo densidad de alimento, dimensión fractal del paisaje, dimensión fractal del alimento y otros indicadores de heterogeneidad del charco. La similitud promedio de los tamaños corporales de carnívoros y herbívoros aumentó sistemáticamente con la riqueza del gremio, apoyando predicciones clásicas de la teoría de nicho. La similitud entre especies se asoció con el tamaño corporal, pero la asociación se revierte de negativa a positiva a medida que aumenta la dimensión fractal del paisaje y la heterogeneidad, un patrón apoyado además por los análisis del modelo nulo. Varios mecanismos no excluyentes pueden explicar este patrón: 1) la percepción del paisaje dependiente del tamaño corporal, mediante la cual los animales pequeños detectan más heterogeneidad que los grandes; 2) el alcance de los límites del paisaje por parte de las especies más grandes, lo que les impide acceder a parches nuevos más grandes; 3) las grandes diferencias entre las dimensiones fractales del paisaje y del alimento; y 4) la homogeneización del paisaje cuando se alcanza una dimensión fractal entera. Estos mecanismos pueden determinar que los organismos más pequeños sean capaces de capitalizar mejor la heterogeneidad o los recursos disponibles que los organismos más grandes, promoviendo así una mayor similitud entre las especies más pequeñas. Los resultados presentados apoyan la conexión entre la estructura espacial del paisaje y la biodiversidad y una comprensión mecanicista de esta conexión a partir de la TEE.

ECOGRAPHY

Research

From Hutchinsonian ratios to spatial scaling theory: the interplay among limiting similarity, body size and landscape structure

Lucía Rodríguez-Tricot and Matías Arim

L. Rodríguez-Tricot (https://orcid.org/0000-0003-0949-9074) ✉ (luciartricot@gmail.com) and M. Arim (https://orcid.org/0000-0002-7648-8909), Depto de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario Regional del Este, Univ. de la República, Uruguay.

Ecography
42: 1–10, 2019
doi: 10.1111/ecog.04462

Subject Editor: Timothy Keitt
Editor-in-Chief: Miguel Araújo
Accepted 24 September 2019

Spatial scaling theory (SST) relates the physical structure of the environment to species coexistence and community assembly. Although SST is a recognized theory in ecology, few studies have evaluated its predictions, producing contradictory results and frequently failing to meet its assumptions. In addition, the 'risk predictions' of SST regarding an increase in species similarity with body size and the dependence of this pattern on the landscape and food fractal dimensions have not been evaluated. This study attempted to account for previous limitations, analyzing these predictions in coleopteran guilds that inhabit 18 temporary ponds. This metacommunity covers a large gradient of environmental variables, including food density, the landscape fractal dimension, the food fractal dimensions and other indicators of pond heterogeneity. Average similarity in carnivorous and herbivorous body sizes systematically increased with guild richness, fulfilling classical predictions of niche theory. Species similarity was associated with body size, but the association reverts from negative to positive as the landscape fractal dimension and heterogeneity increases, a pattern further supported by null model analyses. Several nonexclusive mechanisms may account for this pattern: 1) the body size-dependent landscape perception, through which small animals detect more heterogeneity than larger animals; 2) the reaching of landscape limits by larger species, which prevents them from accessing novel largest clusters; 3) the large differences between the landscape and food fractal dimensions; and 4) the homogenization of the landscape when an integer fractal dimension is reached. These mechanisms may dictate that smaller organisms are more able to capitalize on heterogeneity or available resources than larger organisms, thus promoting increased similarity among smaller species. The presented results support the connection between landscape spatial structure and biodiversity and a mechanistic understanding of this connection from the SST.

Keywords: body size ratios, coexistence, fractal dimension, heterogeneity, limiting similarity

Introduction

Body size is one of the most important traits of organisms and is systematically related to other ecological and physiological traits, vital rates and consequently

© 2019 The Authors. Ecography published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of Nordic Society Oikos
This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

NORDIC SOCIETY OIKOS
www.ecography.org

organism–environment interactions (Brown et al. 2004). A change in landscape perception was recognized early as an important difference in the ecology of organisms with different body sizes (MacArthur and Levins 1964, Ritchie 1998, Urban and Keitt 2001, Borthagaray et al. 2015). A heterogeneous and patchy landscape may be homogeneous and continuous for a large organism but fragmented and heterogeneous for a small organism (MacArthur and Levins 1964, Wiens 2000, Urban and Keitt 2001). A nontrivial consequence of this change is that the spatial and temporal scales of the processes affecting organisms' performance may systematically change with body size (Holling 1992, Borthagaray et al. 2012, Raffaelli et al. 2016).

Foundational hypotheses in community ecology, such as those related to species packing (MacArthur 1970) and Hutchinsonian ratios (Hutchinson 1959), predict a limit in similarity in relation to the coexistence of species (MacArthur and Levins 1967). Indeed, a constant ratio in body size was formerly considered a key prediction based on the assembly of communities by competition (Losos et al. 1989, Kohda et al. 2008). More recent analysis on these topics place the focus on detecting overdispersion of traits at the whole-community level, i.e. community-wide character displacement (Leibold 1998, Dayan and Simberloff 2005). This novel focus combined with better statistical methods and databases indicated that overdispersion in size ratios may also be a common feature of communities (Losos et al. 1989, Dayan and Simberloff 2005, Kohda et al. 2008). In addition, the expected relationship between trait similarity and coexistence has also changed in the last 20 yr. Several mechanisms promoting species similarity in local communities have been identified, such as species filtering (Leibold 1998, Cadotte and Tucker 2017) and neutral coexistence when species with similar traits are not affected by deterministic exclusions (Hubbell 2001, Scheffer and van Nes 2006, Abrams and Rueffler 2009). Consequently, the niche theory does not predict a single body size ratio but, rather, a similarity that is dependent on dominant mechanisms and local conditions, such as resource availability and heterogeneity (Leibold 1998, Chesson 2000, Chase and Leibold 2003, Dayan and Simberloff 2005).

The study of size ratios and their determinants received renewed attention after the proposition of spatial scaling theory (SST) by Ritchie and Olff (Ritchie and Olff 1999, Ritchie 2010). SST focuses on the consequences of landscape structure for the acquisition of resources by organisms with different body sizes (Ritchie and Olff 1999, Ritchie 2010). The theory assumes that the spatial distribution of landscapes, food and resources follows fractal geometries (Ritchie and Olff 1999, Ritchie 2010), which is in principle a plausible assumption (Mandelbrot 1982, Sugihara and May 1990, Olff and Ritchie 2002). A key property of fractal landscapes is a reduction in the density of occupied cells as the scale of observation is increased (Mandelbrot 1982). This scale is a function of species body size, as smaller organisms are less likely to find patches; however, once patches are located, these patches have higher resource concentrations. In contrast, larger species are more likely to find patches but at a sampling scale where resource concentrations are lower (Ritchie 1998, 2010). Consequently, organisms face a trade-off between the minimum patch size and the minimum resource concentration for satisfying their energy requirements (Ritchie 1998). This trade-off determines the body size-dependent minimum and maximum patch sizes to be exploited (Ritchie and Olff 1999, Ritchie 2010). Given that the rate of change in optimal large patches with body size is greater than the rate for optimal smaller patches, larger species have progressively more resources that are exclusively exploited by them (Ritchie and Olff 1999). Therefore, the limiting similarity should decrease with increasing body size (Ritchie 2010), leading to the prediction of a negative association between the body size ratio and body size (Ritchie and Olff 1999). This trend toward an increase in similarity with body size is determined by the landscape and food fractal dimensions. A steeper trend in the association between species size ratio and body size and a decrease in the average similarity in species body size are predicted as fractal dimensions decrease (Ritchie 2010). The SST also predicts a change from a negative to positive association between species size ratio and body size when the difference between the landscape and food fractal dimensions increase or when the food concentration increases (Ritchie 2010). These predictions represent the 'risk predictions' of SST because they point to patterns that were not previously considered (Marquet et al. 2014). It should be noted that other predictions of SST are shared by hypotheses that are based on alternative mechanisms. This is the case for the skewness in the distributions of species' body sizes (Ritchie and Olff 1999), its dependence on dispersal limitation (Ritchie 2010), the increase in species similarity with food concentration (Ritchie 2010), or the existence of a humped association between richness and productivity (MacArthur and Levins 1964, Marquet and Taper 1998, Marquet et al. 2008, Leibold and Chase 2018).

SST explicitly evaluated some predictions (Rohde 2001, Poulin et al. 2008, Ritchie 2010, Bloch et al. 2011). However, with more than 400 citations in Google Scholar (May 2019), the number of articles citing the theory surpasses articles evaluating its predictions by two orders of magnitude. Further, 'risk predictions' regarding a connection between community size structure and the landscape and food fractal dimensions have not been evaluated since the proposition of SST. The evaluation of these predictions requires several systems with assemblages of comparable species but different fractal dimensions. Thus, temporary ponds are proper model systems because several local communities are available, have clear limits and encompass large gradients in physical structure (Arim et al. 2011). Further, several features of ponds' heterogeneity are related to the ponds' fractal structure. For example, the bottom topography of ponds and the spatial filling of ponds determine gradients in the landscape fractal dimension that can be related to community structure. A main concern about previous contrasts between SST and data was that selected species did not belong to a similar guild

and were analyzed at very large spatial scales (Ritchie 2010). Consequently, the conditions for the mechanism supporting the spatial scaling theory were not met (Ritchie 2010). Aquatic coleopterans inhabiting ponds have also been a classical model in ecology (Hutchinson 1959). The range of body sizes covered by these species allows for the detection of the role of size-dependent mechanisms in community assembly (Scheffer and van Nes 2006, Borthagaray et al. 2012).

Here, we analyze Coleoptera species inhabiting temporary ponds that cover large environmental gradients based on area, heterogeneity, productivity, and the food and landscape fractal dimensions. We aim to contribute to interplay between theoretical and empirical constructions of SST and, more generally, to the environmental determinants of the body size structure of communities.

Material and methods

The study site is located in the Castillos Lagoon basin in southeastern Uruguay (34°25′47″S, 53°58′10″W; 5–8 m a.s.l.). We analyzed a metacommunity of ephemeral ponds located in a floodable grassland used for private cattle farming (Arim et al. 2010, 2011, Borthagaray et al. 2015). In this study, we used information from 18 ponds that contained water at the sampling time in October 2008. The ponds exhibit a wide range of areas (from a few square meters to hectares) and environmental heterogeneity. Sampling followed a standardized routine; ponds were assumed to be approximately oval, and 10 sampling units were collected, including five along the main diameter and five along the secondary major diameter (further details in Arim et al. 2011, Canavero et al. 2014, Piñeiro-Guerra et al. 2014, Borthagaray et al. 2015).

More than 20 orders were recorded in this metacommunity (Borthagaray et al. 2015). However, the decision about the set of species evaluated considered the balance between statistical power and the selection of an approach that matched the theoretical formulation. The analyses of guilds for which sufficient information is available are particularly important in the present framework, considering that previous studies failed in the analysis of functional guilds (Ritchie 2010). In this context, the present analysis focuses on Coleoptera. This order is represented by two clear trophic groups (herbivorous and carnivorous) of adult coleopterans that have a similar morphology and represent up to 15% and 30% of the total number of individuals and species in the metacommunity, respectively. Individuals were identified at high taxonomic resolution, mostly at the genus or species level, using morphospecies when this was not possible (Arim et al. 2010, 2011). Individuals' body sizes were measured, and a trophic guild was assigned based on the literature (Arim et al. 2010). Only adult life stages were considered because diet data for larvae stages were not always available, and these stages may belong to different guilds than adults. Environmental variables recorded for each pond included animal and plant species richness, plant biomass (Piñeiro-Guerra et al. 2014), and the area, volume, shape (major versus minor diameter ratio), average depth and coefficient of variation in depth of the pond (Arim et al. 2010, 2011, Piñeiro-Guerra et al. 2014).

Fractal dimensions and spatial structure

The SST predicts an effect of landscape fractal dimension, food concentration and food fractal dimension on the size structure of communities (Ritchie 2010). In the following section, we introduce the methods for the estimation of each one of these parameters.

Considering the theoretical framework, significant attention was devoted to characterizing the ponds' spatial structure. Heterogeneity was estimated with a set of complementary variables: 1) the landscape fractal dimension determined by transect estimation (Gneiting et al. 2012); 2) the landscape fractal dimension estimated by the box-counting method (Karperien 2013); 3) the number of patches of dry land above the water's surface, hereafter called 'islands', were recorded as the number of islands per meter along the major and minor diameters (Fig. 1; Piñeiro-Guerra et al. 2014); and 4) the coefficient of variation in the depth of each pond. To properly estimate the fractal dimension associated with each local community, we obtained high-resolution aerial images (2.5 cm per pixel) of each pond using a drone (Swinglet CAM Sensefly). These images were processed with Fiji software (Schindelin et al. 2012). To distinguish terrestrial from aquatic habitats, we performed pixel classification using the Trainable Weka Segmentation plugin (Hall et al. 2009). Once segmented, each image was imported into R software (R Development Core Team) using the 'png' package (Urbanek 2013) and transformed to a binary matrix, assigning a value of 1 for aquatic habitat and a value of 0 for terrestrial habitat.

To estimate the fractal dimension of each pond, we first used the transect estimator available in the 'fractaldim' package (Ševčíková et al. 2011). It should be noted that this method is recommended for its robustness and better performance compared with alternative methods (Gneiting et al. 2012). The algorithm computes a fractal dimension for each row and column of the data matrix using the 'variation estimator'. The landscape fractal dimension is then calculated as the median of these estimations (Gneiting et al. 2012). The variation estimator computes the fractal dimension from the slope of the log scaling of the mean absolute difference among observations as the distance separating observations' increases (Gneiting et al. 2012).

We also estimated landscape fractal dimension by using box counting, which is a frequently used method (Li et al. 2009). This method lays a series of boxes of decreasing size over an image and records the number of occupied cells. The fractal dimension equals the slope in a regression of the number of occupied cells and box size, both of which are on a logarithmic scale (Gneiting et al. 2012). In our case, while the box-counting method estimates the filling of a second dimension, the transect estimator considers the filling of a third dimension (Huang et al. 1994, Seuront 2009). Consequently, the range of estimated landscape fractal dimensions was between one and two for box-counting estimations and between two

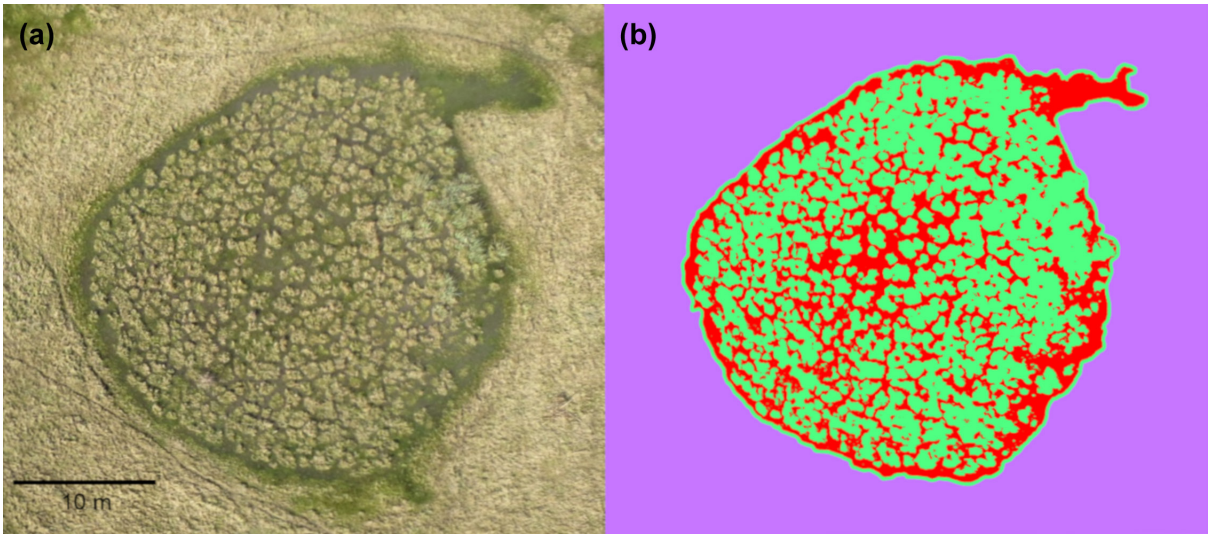


Figure 1. Example of aerial photography (a) and segmented image (b). Each color corresponds to the categories established in the segmentation procedure: terrestrial habitat (green) and aquatic habitat (red).

and three for transect estimations. Box-counting method and the transect estimator were used because they provide complementary estimations for a key parameter of the SST.

For each pond, the average plant biomass per 0.04 m^2 quadrant was estimated from sampling. The quadrant biomass divided by the quadrant volume (i.e. 0.04 times ponds mean depth) estimates the average density of food per pond. This calculation provides a direct estimation of food density for herbivorous coleopterans. A similar analysis was performed for carnivorous food density. Invertebrates were sampled with a hand-net from a 0.03-m^2 section (15 × 20 cm, 1-mm mesh), which covers an approximately 1-m line transect, thus representing an approximate sampling volume of 0.03 m^3. Trophic relationships in food webs (Brose et al. 2006) and in the study system in particular (Arim et al. 2010) conform to a strong body size hierarchy, in which large animals consume small animals. Indeed, prey diversity is essentially determined by consumer body size over other taxonomic considerations (Arim et al. 2010). Consequently, we only considered the biomass of animals with equal or smaller body size than the average body size of the pond's carnivorous coleopterans as potential food.

With an estimation of landscape fractal dimension D and food density m and considering landscape extent $x = \sqrt{\text{Pond Area}}$, it is possible to estimate the food fractal dimension F from the relationship $m = x^{F-D}$ (Ritchie 2010, p 78). We estimated the food fractal dimension for herbivorous and carnivorous species using this formula. We finally computed the difference between the landscape and food fractal dimensions.

Data analysis

We analyzed body size ratios between adjacent species M_{j+1}/M_j, where j represents the species' body size rank. We associated this ratio with the average body size of the species $(M_{j+1} + M_j)/2$. The relationship between body size ratio and body size was estimated for each local community by fitting a linear regression on a logarithmic scale. Body size was centered on the mean to minimize dispersion in the intercept and to remove the association between the regression slope and intercept (Quinn and Keough 2002). In this context, the intercept is proportional to the average body size ratio between adjacent species. The slope of the regression of body size ratio versus body size describes the trend in packing with body size regardless of the average species packing. Considering the number of species observed in local communities and information about the whole set of species in the metacommunity, a null model was implemented. The null model predicts the expected body size ratio–body size relationship when species observed on local communities are random samples of the species observed in the metacommunity. This random sample was repeated 2000 times, retaining the null intercept and slope from each iteration. The average and standard deviation of the null intercepts and null slopes were estimated. Finally, the Z-standardized deviation from the null model was estimated from the slope and intercept of the body size ratio–body size relationship, by computing the difference between the observed parameters and the null expectation and dividing by the deviation of null estimations.

The prediction about an association between the scaling in species similarity with body size and the difference between the landscape and food fractal dimensions were directly evaluated. To this end, linear and polynomic associations were considered.

We evaluated the associations between the intercept and slope of the body size ratio-body size relationship and environmental variables for both observed relationships and the null model deviations. Generalized linear models and an exhaustive search routine for model selection ranked by Akaike information criterion values were used for this aim (McLeod and Xu 2018). Environmental variables were

centered on the mean. A quadratic term for each environmental variable was included for model selection, accounting for the potential existence of nonlinear trends. To maintain a balance between the number of observations and estimated coefficients, we established a maximum of two independent variables for carnivores and one independent variable for herbivores according to the availability of 11 and 7 local communities, respectively (following Zuur et al. 2009). In the cases where the best model included more than one explanatory variable, partial residuals were plotted (White et al. 2012). All the analyses were implemented in R software (R Development Core Team).

Results

Large gradients of local conditions were observed among ponds (Supplementary material Appendix 1 Table A1). The range in landscape fractal dimensions D was between 1.32 and 1.77 for the box-counting fractal dimension and between 2.49 and 2.74 for the transect fractal dimension. These ranges of values for fractal dimension involved a large gradient of landscape structure. Plant food density m_P was between 142.5 and 1984.3, and animal food density m_A was between 4.46e-07 to 2.02e-05. Animal weight was estimated from biovolume assuming 1 cm^3–1 g. Regarding plants, the estimated food fractal dimension was between 0.15 and 0.96 for the box-counting fractal dimension ($F_{P.bc}$) and between 1.33 and 1.98 for the transect fractal dimension ($F_{P.t}$). Regarding animals, the estimated food fractal dimension was between 0.61 and 1.47 for the box-counting fractal dimension ($F_{A.bc}$) and between 1.78 and 2.45 for the transect fractal dimension ($F_{A.t}$). The range of carnivorous body sizes covered four orders of magnitude (0.48 to 353.18 mm^3). The smallest and largest individuals were species from the family Hydrophilidae. Herbivorous species covered three orders of magnitude in body size. The smallest species was a member of Curculionidae, with a size of 0.42 mm^3, and the largest was a member of Dryopidae, with a size of 17.79 mm^3.

Neither the observed slope of the body size ratio-body size relationship nor its standardized deviation from the null model expectation were associated with the difference between the landscape and food fractal dimensions (Supplementary material Appendix 1 Fig. A1). For carnivorous species, the average body size ratio between adjacent species decreased with animal food density and carnivorous richness ($F_{2,8} = 33.75$, $R^2 = 0.89$, $p = 0.0001$; Fig. 2a, b), indicating that species similarity increased among ponds with higher food density and more species. For this analysis, one model had a low AIC value, but the exploration of model assumptions indicated that the pattern was essentially explained by a single observation (Supplementary material Appendix 1 Table A2). Null model analysis supported this result ($F_{2,8} = 17.15$, $R^2 = 0.81$, $p = 0.0012$; insets in Fig. 2a, b).

The relationship between carnivore similarity and body size was associated with heterogeneity – the number of islands per meter – and the landscape fractal dimension ($F_{2,8} = 10.35$, $R^2 = 0.72$, $p = 0.006$; Fig. 2c, d). This positive association caused the trend in body size similarity with body size to revert from negative (−0.17) to positive (0.32) as the island density and landscape fractal dimension increased. This result indicates that larger species pairs coexist with greater similarity – more similar body sizes – compared with smaller species in low heterogeneity and landscape fractal dimension ponds; however, if these variables increase, the opposite is true. Null model analysis supported this result ($F_{2,8} = 13.94$, $R^2 = 0.77$, $p = 0.002$; insets in Fig. 2c, d). Model weights and alternative models are presented in Supplementary material Appendix 1 Table A2.

The average body size ratio among herbivores was negatively associated with herbivorous richness ($F_{1,5} = 18.4$, $R^2 = 0.78$, $p = 0.007$; Fig. 3a). The relationship between body size similarity and body size was positively associated with average pond depth ($F_{1,5} = 6.80$, $R^2 = 0.57$, $p = 0.047$; Fig. 3b). This tendency also changed from negative (−0.45) to positive (0.21) as the depth of the ponds increased. These results indicated that the coexistence of herbivorous species with similar body sizes was enhanced by pond depth, but this effect was true among species with small body sizes. Both results were supported by the null model analysis ($F_{1,5} = 8.93$, $R^2 = 0.64$, $p = 0.030$ for average body size ratio and $F_{1,5} = 9.09$, $R^2 = 0.63$, $p = 0.029$ for the trend in species similarity, insets in Fig. 3a, b). Model weights and alternative models are presented in Supplementary material Appendix 1 Table A2.

Discussion

The size structure of communities reflects the action of ecological and evolutionary mechanisms but also determines the strength and nature of the mechanisms actually operating (Brown et al. 1993). Here, we found that both the average species similarity and its dependence on body size were associated with the physical structure of the landscape. The existence of a causal connection between species coexistence and landscape structure has been frequently considered (Holling 1992, Ritchie and Olff 1999, Olff and Ritchie 2002, Raffaelli et al. 2016). Indeed, the preponderant role of heterogeneity in determining diversity patterns supports this connection (Rosenzweig 1995, Leibold and Chase 2018). However, empirical evidence of the effect of specific features of landscape structure on species coexistence has been more elusive (Ritchie 2010).

In the present metacommunity, the average similarity in carnivorous and herbivorous body sizes systematically increased with local community richness. This result supports classical theories about species packing and richness (Hutchinson 1959, MacArthur and Levins 1964). Further, the main effect of heterogeneity is a reversion of the trend in species packing with body size. In more heterogeneous ponds, similarity decreases toward larger sizes of carnivorous species, but the opposite is true in homogeneous ponds.

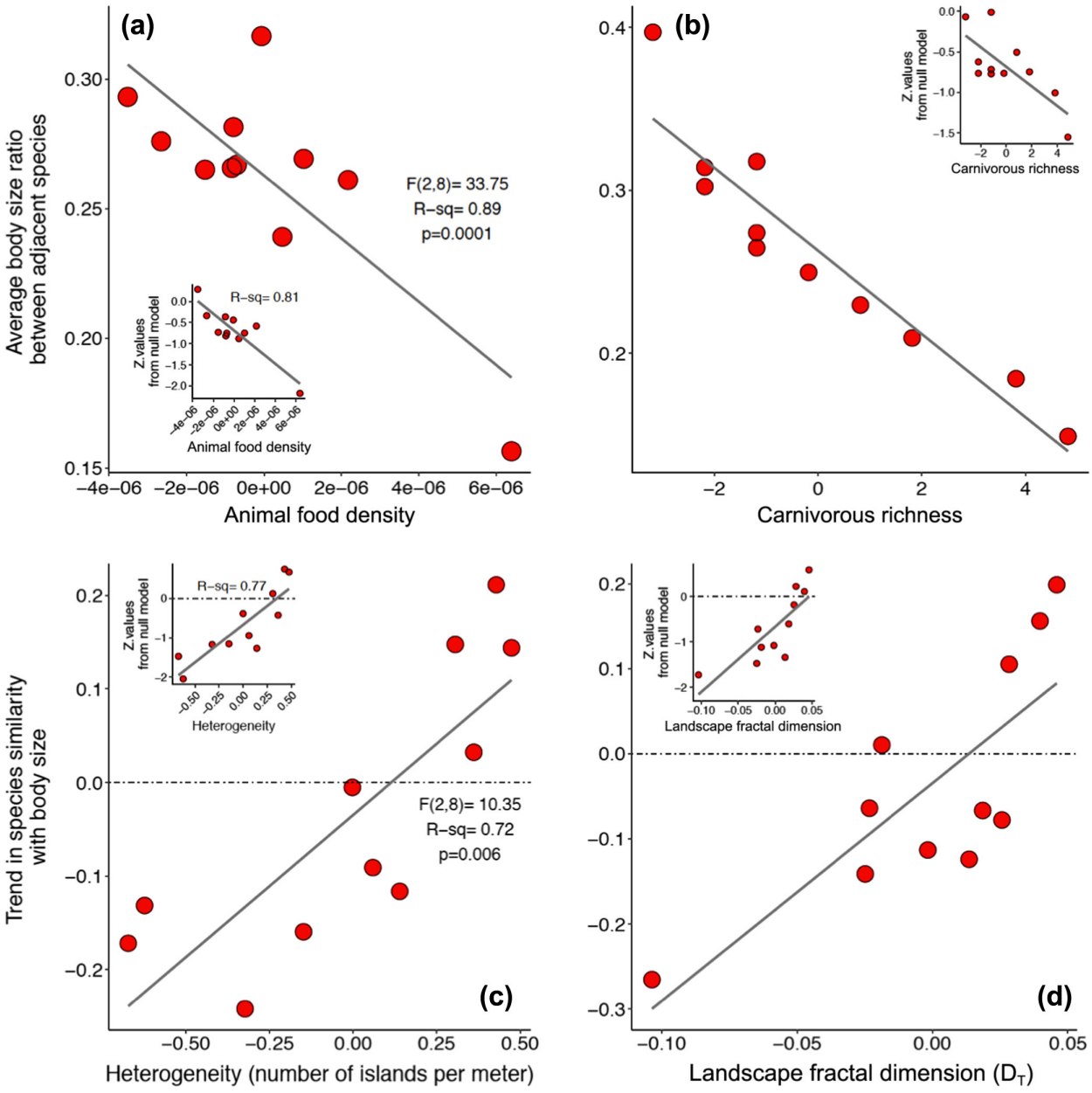


Figure 2. Effect of animal food density and carnivorous richness on the carnivorous average body size ratio between adjacent species (on a logarithmic scale) (a, b) and effect of the heterogeneity and landscape fractal dimensions on the carnivorous trend in species similarity with body size (c, d). Heterogeneity is estimated as the number of islands per meter of major and minor diameters and landscape fractal dimension was estimated by using the transect method (D_T). Independent variables are centered. The area below the dotted line indicates ponds where species become more similar at larger body sizes, and the opposite is true for the upper area. Insets show null model results, which were strongly congruent with the original patterns for average body size ratio ($F_{2,8} = 17.15$, $R^2 = 0.81$, $p = 0.0012$) (a, b) and for the trend in species similarity with body size ($F_{2,8} = 13.94$, $R^2 = 0.77$, $p = 0.0024$) (c, d).

Congruently, for herbivores species, the trend in species packing with body size switches from negative to positive when progressing from shallower to deeper ponds, and this variable is also related to pond heterogeneity. These patterns are valuable by themselves as evidence for a connection among species richness, landscape structure and body size distribution. Equally important, our results support theories attempting to identify causal connections between landscape structure and biodiversity organization (Ritchie 2010, Marquet et al. 2014, Raffaelli et al. 2016, Leibold and Chase 2018).

Niche theory (Leibold 1998, Chase and Leibold 2003) and spatial scaling theory (Ritchie and Olff 1999, Ritchie 2010) make specific predictions about the expected trend in the intercept and slope of the size ratio–body size relationship

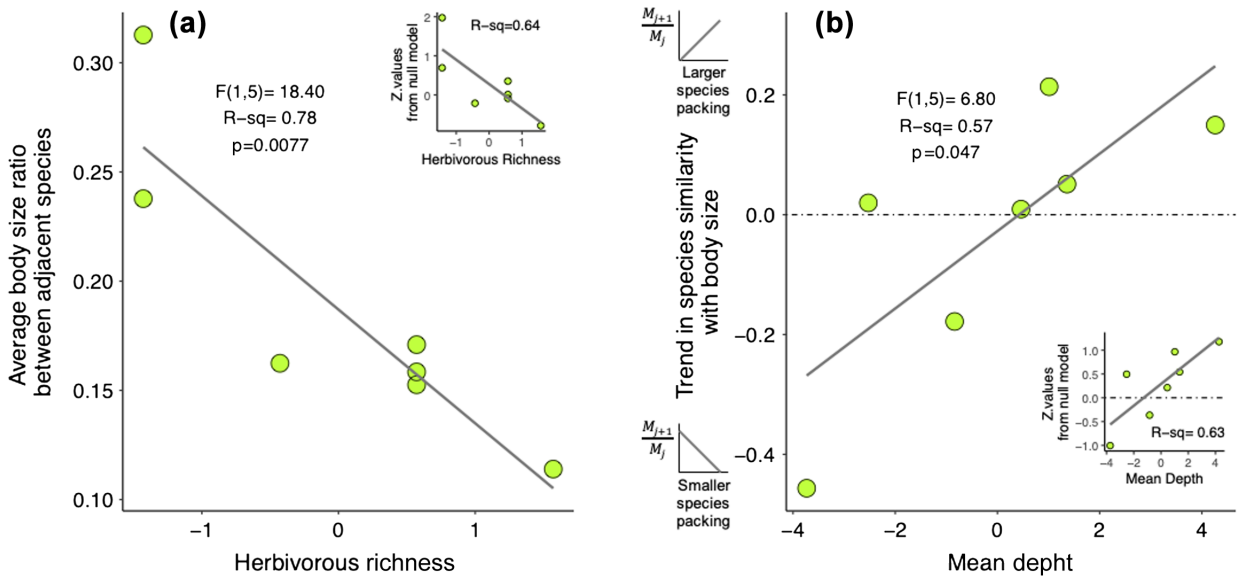


Figure 3. Effect of richness and depth on the body size structure of herbivorous species. Species become more similar on average as coleopteran herbivorous richness increases (a), and the trend in species similarity with body size switches from negative to positive (b) as pond depth increases. Average body size ratio is presented on a logarithmic scale. Independent variables are centered. The area below the dotted line in (b) indicates ponds where species become more similar at larger body sizes, and the opposite is true for the upper area. Insets show null model results, which were strongly congruent with the original patterns for average body size ratio ($F_{1,5} = 8.93$, $R^2 = 0.64$, $p = 0.030$) (a) and for the trend in species similarity with body size ($F_{1,5} = 9.09$, $R^2 = 0.63$, $p = 0.029$) (b).

along environmental gradients. The intercept of the relationship represents the average body size ratio between adjacent species, which is expected to decrease with resource availability (Leibold 1998), heterogeneity (Holt 1984, Kotler and Brown 1988, Amarasekare and Nisbet 2001, Jennings and Warr 2003), species richness (MacArthur and Levins 1964), and, particularly, the landscape and food fractal dimensions (Ritchie 1998, Ritchie and Olff 1999). Indeed, this is the pattern herein reported for carnivorous and herbivorous coleopterans on both observed trends and deviations from null model expectations (Fig. 2, 3). These patterns provide support for long-standing theoretical predictions that have not accumulated as much evidence as their central role in ecological theory may demand (Ritchie 2010, Marquet et al. 2014). In addition, the observed relationship between similarity and body size indicates that a focus on average similarity, as community wide size ratios, may not be the best approach for the analysis of size ratios (Losos et al. 1989, Dayan and Simberloff 2005, Scheffer et al. 2015).

If species ecology, landscape perception and interactions systematically change with body size, then it is expected that the mechanisms determining limiting similarity will also change with body size (Ritchie and Olff 1999, Ritchie 2010). Here, we found that similarity in carnivorous species increases with body size in homogenous landscapes, but the pattern is reversed among more heterogeneous communities with greater island density and landscape fractal dimension. The reversion of the pattern with larger species showing less similarity may be explained by four nonexclusive mechanisms. First, this finding may be attributed to the body size-dependent landscape perception. The perception of landscape heterogeneity tends to decrease with species body size (MacArthur and Levins 1964, Urban and Keitt 2001, Borthagaray et al. 2012). Consequently, the heterogeneity that promotes coexistence of species with smaller body sizes may be less important for larger species. Congruently, as environmental heterogeneity increases, the coexistence among smaller species is promoted at a larger rate than the coexistence of larger species. Second, SST predicts a decrease in species similarity with body size when larger species reach the spatial limits of the landscape; this is because larger species have no access to larger food patches exclusively exploited by them (Ritchie and Olff 1999, Ritchie 2010). As the community is assembled within a pond, large coleopterans represent large consumers, and their movement capacity suggest that they quickly reach the spatial limits of the pond (Ribera and Foster 1997). All large species may be sampling the whole pond in their foraging activities; consequently, no novel exclusive patches of larger size are expected to be obtained at larger body sizes.

Third, the SST also predicts a decrease in similarity with body size when food is abundant but very low in resource concentration (Ritchie 2010, p. 98) and when the difference between the landscape and food fractal dimensions is large, e.g. greater than 0.5 in magnitude. Under these conditions, smaller species could be more similar than larger species because the former are capable of exploiting a larger range of patch sizes (Ritchie 2010). While the difference between the landscape and food fractal dimensions was not associated with the average species similarity or with the trend in

similarity and body size, the animal food density was a determinant of the carnivorous average body size ratio. The lack of a significant effect of some of these putative determinants may be related with unmeasured variables. In particular, the SST predicts an effect of landscape, food and resource fractal dimensions on community size structure. Here we consider alternative estimations of the first two dimensions, but we have no estimation of resource fractal dimension. Resource fractal dimension and resource concentration may systematically change among ponds, representing potential determinants of reported patterns. In addition, we observed that the three ponds in which similarity decreased with body size have a high turbidity (unpubl.), which reduces the consumption success of visual predators (Kimbell and Morrell 2015). This notion may indicate that the estimated food density does not reflect the available food density. Further, this may also affect the food fractal dimension truly experienced by organisms. Consequently, the SST conditions for a decrease in similarity with body size may be fulfilled but not detected with the available information.

The fourth and final mechanism is related to the distribution of patch sizes in a large gradient of fractal dimensions. In this gradient, the distribution of the resource patch sizes may first increase in range but then decrease when the next integer dimension is approached (Williamson and Lawton 1991, Ritchie 1998). The lack of heterogeneity in patch sizes precludes the action of the mechanisms considered in the SST. The estimated landscape fractal dimensions approached an integer dimension, suggesting that larger landscape fractal dimensions may have been associated with a reduction in the variance of patch sizes within the range of observed values (Ritchie 1998). If the average patch size is concentrated on small values, the increase in landscape fractal dimension may foster coexistence of smaller species and compromise the coexistence of larger species. This scenario is congruent with our observation of a reversion in the carnivorous slope of the body size ratio–body size relationship with the fractal dimension of ponds. It has to be noted that the four previous mechanisms considered to explain the pattern in which larger species show less similarity, are still based on the mechanisms considered in the SST, providing further support for the theory as a general mechanistic understanding of the connection between landscape structure and biodiversity patterns.

The trend in packing with body size among herbivorous species was associated with mean pond depth, which is related to several features of the physical and biotic environment. A greater depth could imply an increase in heterogeneity due to the filling of a third dimension, in which submerged plants determine the fractal filling of this increasing volume. The fractal spatial distribution of plants and the fractal structure of each plant are also associated with the distribution of resources and refuges impacting species coexistence (Jeffries 1993, Thomaz et al. 2008). However, a greater depth may also imply a simplification of spatial structure in terms of islands and landscape fractal dimension. The reversion in the trend of species similarity with body size along the gradient of pond depths is congruent with both effects and indicates that smaller species are comparatively favored by the associated changes in habitat structure.

Our results support the view of habitat spatial structure as a main determinant of biodiversity organization. In this sense, SST is based on valid principles of biology and recognized features of landscape structure. Real landscapes are typically fractal (Mandelbrot 1982, Sugihara and May 1990), and species perception and energetic demand increase with body size (Brown et al. 2004). Consequently, the identification of patterns supporting or challenging expectations is essential for the consolidation of theory and/or exploring novel mechanisms; this process only occurs when empirical analyses encompass theoretical derivations (Marquet et al. 2014). Here we report patterns that support and others that deviate from SST general predictions. However, even deviations from the general predictions could be explained by the mechanisms considered in the theory, supporting its role as a framework of reference for understanding the interplay between the spatial structure of the environment and community organization.

Data availability statement

Data available from Biodiversidata: <https://biodiversidata.org>.

Acknowledgements – The authors thank PROBIDES, Establecimientos Barra Grande and El Gurí for field assistance. We especially thank Guillermo Goyenola and Mauro Berazategui for technical and field assistance in recording aerial images and Pablo Muse and Gabriel Lima for technical assistance in image processing. The manuscript was significant improved after the comments of two anonymous reviewers, and particularly after after the interaction with Mark R. Ritchie.
Funding – This work was funded by grant CSICini2013-187 and ANII-POS_NAC_2014_1_102877 to LRT and ANII-Fondo Clemente Estable (FCE 2014_1_104763) to MA.

References

Abrams, P. A. and Rueffler C. 2009. Coexistence and limiting similarity of consumer species competing for a linear array of resources. – Ecology 90: 812–822.
Amarasekare, P. and Nisbet, R. M. 2001. Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. – Am. Nat. 158: 572–584.
Arim, M. et al. 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. – Oikos 119: 147–153.
Arim, M. et al. 2011. Determinants of density–body size scaling within food webs and tools for their detection. – Adv. Ecol. Res. 45: 1–40.
Bloch, C. P. et al. 2011. Body size and resource competition in New World bats: a test of spatial scaling laws. – Ecography 34: 460–468.
Borthagaray, A. I. et al. 2012. Connecting landscape structure and patterns in body size distributions. – Oikos 121: 697–710.

Borthagaray, A. I. et al. 2015. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. – Oikos 124: 1383–1390.
Brose, U. et al. 2006. Consumer–resource body-size relationships in natural food webs. – Ecology 87: 2411–2417.
Brown, J. H. et al. 1993. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. – Am. Nat. 142: 573–584.
Brown, J. H. et al. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. – Ecology 85: 1771–1789.
Cadotte, M. W. and Tucker, C. M. 2017. Should environmental filtering be abandoned? – Trends Ecol. Evol. 32: 429–437.
Canavero, A. et al. 2014. Patterns of co-occurrences in a killifish metacommunity are more related with body size than with species identity. – Austral Ecol. 39: 455–461.
Chase, J. M. and Leibold, M. A. 2003. Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches. – Univ. of Chicago Press.
Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 31: 343–366.
Dayan, T. and Simberloff, D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. – Ecol. Lett. 8: 875–894.
Gneiting, T. et al. 2012. Estimators of fractal dimension: assessing the roughness of time series and spatial data. – Stat. Sci. 27: 247–277.
Hall, M. et al. 2009. The WEKA data mining software: an update. – ACM SIGKDD Explor. Newsletter 11: 10–18.
Holling, C. S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. – Ecol. Monogr. 62: 447–502.
Holt, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. – Am. Nat. 124: 377–406.
Huang, Q. et al. 1994. Can the fractal dimension of images be measured? – Pattern Recognit. 27: 339–349.
Hubbell, S. P. 2001. A unified theory of biodiversity and biogeography. – Princeton Univ. Press.
Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? – Am. Nat. 93: 145–159.
Jeffries, M. 1993. Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimension. – Oikos 67: 142–148.
Jennings, S. and Warr, K. J. 2003. Smaller predator–prey body size ratios in longer food chains. – Proc. R. Soc. B 270: 1413–1417.
Karperien, A. 2013. FracLac for ImageJ. – <http://rsb.info.nih.gov/ij/plugins/fraclac/FLHelp/Introduction.htm>.
Kimbell, H. S. and Morrell, L. J. 2015. Turbidity weakens selection for assortment in body size in groups. – Behav. Ecol. 27: 545–552.
Kohda, M. et al. 2008. Niche differentiation depends on body size in a cichlid fish: a model system of a community structured according to size regularities. – J. Anim. Ecol. 77: 859–868.
Kotler, B. P. and Brown, J. S. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 19: 281–307.
Leibold, M. A. 1998. Similarity and local co-existence of species in regional biotas. – Evol. Ecol. 12: 95–110.
Leibold, M. A. and Chase, J. M. 2018. Metacommunity ecology, vol. 59. – Princeton Univ. Press.
Li, J. et al. 2009. An improved box-counting method for image fractal dimension estimation. – Pattern Recognit. 42: 2460–2469.
Losos, J. B. et al. 1989. Hutchinsonian ratios and statistical power. – Evolution 43: 1820–1826.
MacArthur, R. H. 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. – Theor. Popul. Biol. 1: 1–11.
MacArthur, R. H. and Levins, R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. – Proc. Natl Acad. Sci. USA. 51: 1207–1210.
MacArthur, R. and Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. – Am. Nat. 101: 377–385.
Mandelbrot, B. B. 1982. The fractal geometry of nature. – Freeman.
Marquet, P. A. and Taper, M. L. 1998. On size and area: patterns of mammalian body size extremes across landmasses. – Evol. Ecol. 12: 127–139.
Marquet, P. A. et al. 2008. Discontinuities in body-size distributions: a view from the top. – In: Allen, C. R. and Holling, C. S. (eds), Discontinuities in ecosystems and other complex systems. Columbia Univ. Press, pp. 45–57.
Marquet, P. A. et al. 2014. On theory in ecology. – BioScience 64: 701–710.
McLeod, A. I. and Xu, C. 2018. Bestglm: best subset GLM and regression utilities. – R package ver. 0.37, <https://CRAN.R-project.org/package=bestglm>.
Olff, H. and Ritchie, M. E. 2002. Fragmented nature: consequences for biodiversity. – Landscape Urban Plan. 58: 83–92.
Piñeiro-Guerra, J. M. et al. 2014. Biodiversity–productivity relationship in ponds: community and metacommunity patterns along time and environmental gradients. – Austral Ecol. 39: 808–818.
Poulin, R. et al. 2008. Spatial scaling laws do not structure strongyloid nematode communities in macropodid hosts. – Int. J. Parasitol. 38: 1171–1177.
Quinn, G. P. and Keough, M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. – Cambridge Univ. Press.
Raffaelli, D. et al. 2016. The textural discontinuity hypothesis: an exploration at a regional level. Shortened version: exploring Holling's TDH. – Oikos 125: 797–803.
Ribera, I. et al. 1997. Functional types of diving beetle (Coleoptera: Hygrobiidae and Dytiscidae), as identified by comparative swimming behaviour. – Biol. J. Linn. Soc. 61: 537–558.
Ritchie, M. E. 1998. Scale-dependent foraging and patch choice in fractal environments. – Evol. Ecol. 12: 309–330.
Ritchie, M. E. 2010. Scale, heterogeneity, and the structure and diversity of ecological communities. – Princeton Univ. Press.
Ritchie, M. E. and Olff, H. 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. – Nature 400: 557–560.
Rohde, K. 2001. Spatial scaling laws may not apply to most animal species. – Oikos 99: 499–504.
Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. – Cambridge Univ. Press.
Scheffer, M. and van Nes, E. H. 2006. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. – Proc. Natl Acad. Sci. USA 103: 6230–6235.
Scheffer, M. et al. 2015. The evolution of functionally redundant species; evidence from beetles. – PLoS One 10: e0137974.
Schindelin, J. et al. 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. – Nat. Methods 9: 676–682.
Seuront, L. 2009. Fractals and multifractals in ecology and aquatic science. – CRC Press.
Ševčíková, H. et al. 2011. fractaldim: estimations of fractal dimensions. – R package ver. 0.8–1, <https://CRAN.R-project.org/package=fractaldim>.

Sugihara, G. and May, R. M. 1990. Applications of fractal in ecology. – Trends Ecol. Evol. 5: 79–86.
Thomaz, S. M. et al. 2008. Influence of aquatic a macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. – Freshwater Biol. 53: 358–367.
Urban, D. and Keitt, T. H. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. – Ecology 82: 1205–1218.
Urbanek, S. 2013. png: read and write PNG images. – R package ver. 0.1–7, <http://cran.r-project.org/package=png>.
White, E. P. et al. 2012. Methodological tools. – In: Sibly, R. M. et al. (eds), Metabolic ecology: a scaling approach. Wiley, pp. 7–20.

Supplementary material (Appendix ECOG-04462 at <www.ecography.org/appendix/ecog-04462>). Appendix 1.

Wiens, J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. – In: Hutchings, M. J. et al. (eds), The ecological consequences of environmental heterogeneity. 40th symposium of the British Ecological Society. Blackwell Science, pp. 9–31.
Williamson, M. H. and Lawton, J. H. 1991. Fractal geometry of ecological habitat. – In: Bell, S. S. et al. (eds), Habitat structure: the physical arrangement of object in space. Springer Science, pp. 69–86.
Zuur, A. F. et al. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. – Springer.

Material suplementario

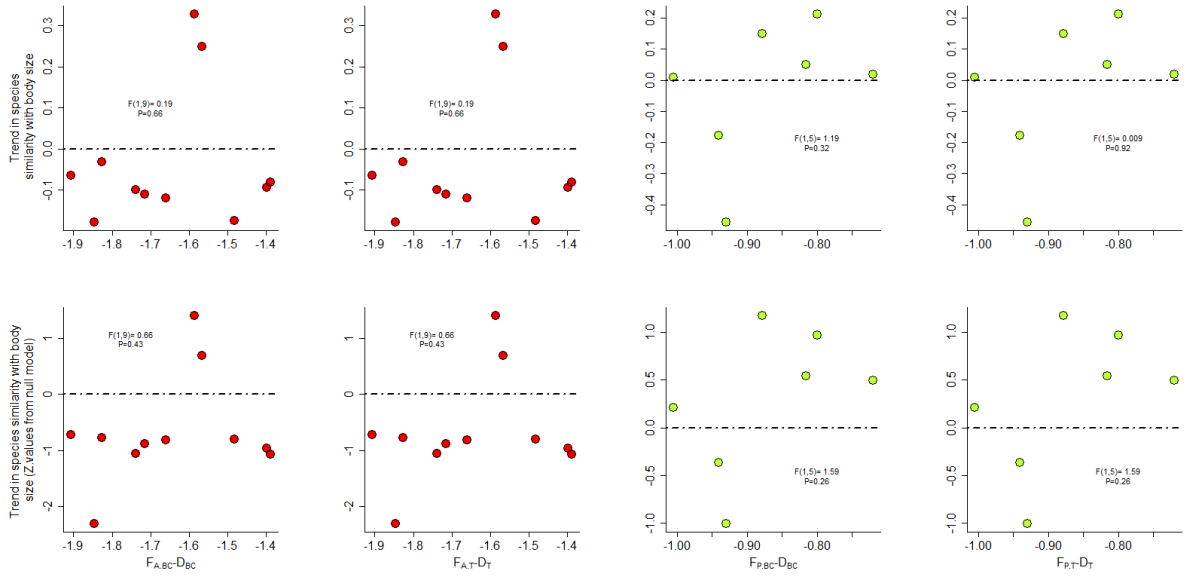


Figure A1. Trend in species similarity with body size as a function of the difference between the food and landscape fractal dimensions (F-D). All combinations of trophic guild (carnivorous in red, herbivorous in green), methods for the estimation of the landscape fractal dimension (box-counting method D_{BC} and transect D_T) and observed or null model deviations are presented. A significant linear or nonlinear association was not detected in any of the eight associations explored ($p>0.05$). The food fractal dimension F values for carnivorous (F_A) and herbivorous species (F_P) were estimated from observed food density *m* as, where D is the landscape fractal dimension and *x* is the square root of pond area (following Ritchie 2010, p78). Z represents standardized deviations from null model expectations.

Table A1. Environmental variables of ponds considered in the *bestglm* analysis. Plant richness, area (log_{10}, m^2), mean depth (m), coefficient of variation of depth, heterogeneity (mean number of islands per meter), shape index (major versus minor diameter ratio), the landscape fractal dimension (estimated by box-counting and transect method, D_{BC} and D_T, respectively), carnivorous species richness, carnivorous average body size ratio, carnivorous body size packing trend, herbivorous species richness, herbivorous average body size ratio, herbivorous body size packing trend, plant food density (m_P, g/cm^3), plant food fractal dimension (estimated from plant density, by box-counting [$F_{P.BC}$] and transect method [$F_{P.T}$]), animal food density (considering biomass of animals with equal or smaller body size than the average body size of pond's carnivorous coleopterans, m_A), animal food fractal dimension (estimated from animal density, by box-counting [$F_{A.BC}$] and transect method [$F_{A.T}$]), and the difference between the food fractal dimensions and the landscape fractal dimensions ($F_{P.BC}$-D_{BC}, $F_{P.T}$-D_T, $F_{A.BC}$-D_{BC} and $F_{A.T}$-D_T).

.

Pond	Plant Richness	Area	Mean Depth	Coefficient of Variation of Depth	Heterogeneity	Shape Index	Landscape Fractal Dimension (D_{BC})	Landscape Fractal Dimension (D_T)	Carnivorous species richness	Carnivorous average body size ratio	Carnivorous body size packing trend	Herbivorous species richness	Herbivorous average body size ratio	Herbivorous body size packing trend	plant food density (m_P)	Plant Food Fractal Dimension (F_{P-BC})	Plant Food Fractal Dimension (F_{P-T})	Animal food density (m_A)	Animal Food Fractal Dimension (F_{A-BC})	Animal Food Fractal Dimension (F_{A-T})	$F_{P-BC} - D_{BC}$	$F_{P-T} - D_T$	$F_{A-BC} - D_{BC}$	$F_{A-T} - D_T$
6	13	3.65	10.76	30.43	1.62	2.53	1.76	2.69	9	0.24	-0.10	-	-	-	6.66E-04	0.93	1.86	4.44E-06	0.36	1.29	-0.83	-0.83	-1.40	-1.40
8	8	2.76	14.40	31.82	2.04	1.08	1.66	2.58	7	0.32	-0.12	-	-	-	3.54E-04	0.64	1.56	2.44E-06	0.00	0.92	-1.02	-1.02	-1.66	-1.66
10	12	3.30	11.80	32.83	0.89	1.06	1.75	2.72	10	0.27	-0.10	7	0.162	0.214	1.20E-03	0.95	1.92	4.46E-07	0.01	0.98	-0.80	-0.80	-1.74	-1.74
11	13	1.81	7.06	45.47	1.41	1.12	1.45	2.71	8	0.19	-0.11	6	0.313	-0.457	1.98E-03	0.52	1.78	1.04E-05	-0.27	0.99	-0.93	-0.93	-1.72	-1.72
40	15	3.00	9.95	34.73	1.87	1.80	1.77	2.73	7	0.32	0.25	8	0.153	-0.178	5.08E-04	0.83	1.79	3.26E-06	0.20	1.16	-0.94	-0.94	-1.57	-1.57
41	12	2.58	12.14	42.42	1.99	1.88	1.75	2.73	8	0.29	0.33	-	-	-	6.01E-04	0.77	1.75	6.13E-06	0.16	1.15	-0.98	-0.98	-1.59	-1.59
44	9	2.02	6.67	35.65	1.92	1.27	1.7	2.66	14	0.16	-0.03	-	-	-	1.42E-04	0.42	1.38	3.18E-06	-0.13	0.84	-1.28	-1.28	-1.83	-1.83
47	6	1.74	8.64	55.69	0.94	1.15	1.63	2.67	13	0.17	-0.18	-	-	-	2.96E-04	0.40	1.44	4.99E-06	-0.22	0.82	-1.23	-1.23	-1.85	-1.85
49	7	2.17	11.25	51.68	1.56	3.86	1.64	2.66	8	0.31	-0.06	6	0.238	0.009	7.91E-04	0.63	1.66	1.31E-06	-0.27	0.76	-1.01	-1.01	-1.91	-1.91
51	14	3.93	8.26	43.69	1.70	1.22	1.69	2.70	11	0.22	-0.08	8	0.158	0.02	1.40E-03	0.97	1.98	3.13E-06	0.30	1.31	-0.72	-0.72	-1.39	-1.39
55	9	3.29	15.05	43.09	1.02	1.00	1.66	2.74	-	-	-	9	0.114	0.15	6.28E-04	0.78	1.86	2.83E-06	0.14	1.22	-0.88	-0.88	-1.52	-1.52
56	12	3.29	12.15	37.88	1.24	1.00	1.71	2.71	6	0.40	-0.18	8	0.171	0.051	1.05E-03	0.89	1.90	3.90E-06	0.23	1.23	-0.82	-0.82	-1.48	-1.48

Table A2. Five best models accounting for average body size ratio between adjacent species and for the body size packing trend for carnivorous and herbivorous species. Environmental variables: area, the landscape fractal dimension (estimated by box-counting method, D_{BC}), the landscape fractal dimension-transect estimator (D_T), mean depth, plant food fractal dimension (estimated from D_{BC} and following Ritchie (2010, p 78), F_{PBC}), heterogeneity (mean number of islands per meter, Het), animal food density (m_A), plant food density (m_P), carnivore richness (S_{carn}), herbivore richness (S_{herb}), plant richness (S_{plant}). The weight of evidence (w_i), adjusted R-squared (R^2) and p-value (p) associated with each model are presented.

		Carnivorous						Herbivorous					
	Model	a	b_1	b_2	R^2	p	w_i	Model	a	b	R^2	p	w_i
Average body size ratio between adjacent species	$m_A + S_{carn}$	0.263	-1.22E+04	-2.55E-02	0.89	1.3E-04	0.772	S_{herb}	0.187	-0.052	0.786	0.008	0.486
	$D_{BC} + S_{carn}$	0.263	0.315	-0.024	0.855	4.4E-04	0.138	Area	0.187	-0.078	0.741	0.013	0.246
	Depth + S_{carn}	0.263	0.014	-0.016	0.820	0.001	0.042	D_{BC}	0.187	-0.518	0.683	0.022	0.122
	$m_p + S_{carn}$	0.263	-39.167	-0.027	0.783	0.002	0.015	F_{PBC}	0.187	-0.320	0.641	0.031	0.079
	S_{carn}	0.263	-0.024	-	0.706	0.001	0.008	m_p	0.187	90.52	0.478	0.086	0.021
Trend in species similarity with body size	Het + D_T	-0.035	0.304	2.561	0.721	0.006	0.872	Depth	-0.027	0.065	0.577	0.048	0.313
	$D_T + m_p$	-0.035	2.742	-163.57	0.452	0.090	0.021	F_{PBC}	-0.027	0.948	0.489	0.080	0.162
	Het	-0.035	0.237	-	0.326	0.067	0.018	D_{BC}	-0.027	1.47391	0.481	0.084	0.153
	Het + D_{BC}	-0.035	0.210	0.605	0.431	0.105	0.017	Area	-0.027	0.209	0.457	0.095	0.132
	S_{plant} + Het	-0.035	0.017	0.216	0.422	0.112	0.016	Het	-0.027	-0.339	0.287	0.215	0.051

Capítulo 2.

Empaquetamiento de especies y escalamientos en varianza y en diferencia entre rasgos con el tamaño del rasgo

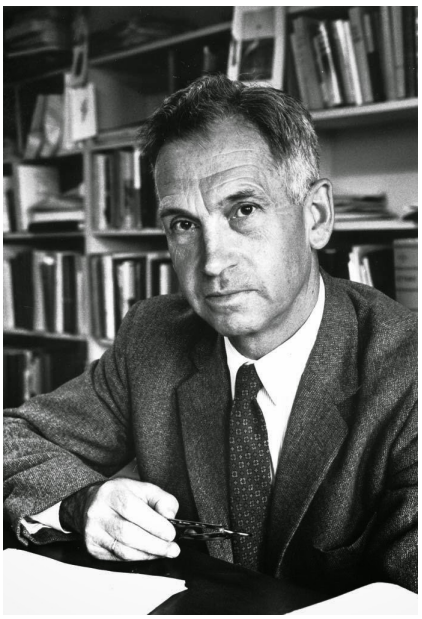
Resumen

Comprender los patrones de coexistencia y empaquetamiento de especies a nivel comunitario es una piedra angular de la teoría ecológica. Los procesos de ensamblaje comunitario han sido abordados con un sesgo crónico a la visión tipológica de las especies, donde el valor promedio de sus atributos es considerado el foco de acción en los mecanismos ecológicos. No obstante, la importancia de la variabilidad intraespecífica en la ecología ha sido recientemente resaltada, demandado nuevos abordajes teóricos y empíricos. En este contexto, el escalamiento varianza-media, conocido como Ley de Taylor, representa un punto de partida a la consideración explícita de la variación intraespecífica y su relación con los patrones de empaquetamiento comunitario. En este trabajo analizamos la interrelación entre la Ley de Taylor en rasgos funcionales, la distancia interespecífica entre rasgos en función del tamaño del rasgo y el solapamiento en las distribuciones de rasgos–empaquetamiento comunitario. Se demuestra que un escalamiento en diferencias de tamaños igual a uno y un escalamiento de Taylor igual a dos es el punto de referencia para un nivel de solapamiento constante en todas las especies de la comunidad. Con este marco, se explora el escalamiento varianza-media y diferencia-tamaño en una metacomunidad de macroinvertebrados, peces y anfibios de charcos temporales, ubicada en Rocha, Uruguay. El escalamiento de Taylor capturó adecuadamente la relación varianza-media, con un exponente cercano a 2 (p-valor=$2.2x10^{-16}$, R^2=0.85). Sin embargo, la relación entre la diferencia entre tamaños corporales adyacentes y el tamaño corporal presentó un patrón segmentado (p-valor=$1.72x10^{-7}$, R^2=0.83) con pendientes menores y mayores a uno en torno al quiebre. Combinado con el exponente de Taylor observado, esto implica la existencia de un empaquetamiento máximo a tamaños corporales intermedios y una diferenciación creciente hacia tamaños corporales mayores o menores. La tendencia a un empaquetamiento máximo a tamaños corporales intermedios es evidenciada cuando el análisis de la estructura de tamaños corporales medios se combina con el escalamiento en varianza. Diversas hipótesis relacionadas con la distribución unimodal en riqueza de especies según clases de tamaño corporal pueden explicar este patrón. A saber: hipótesis de eficiencia energética poblacional, hipótesis de discontinuidad de texturas, teoría de escalamiento espacial. En síntesis, el abordaje aquí planteado abre perspectivas para la inclusión de la variabilidad en estudios teóricos y empíricos sobre el empaquetamiento de especies en comunidades y otros aspectos estructurales de la biodiversidad.

"*It took more than two thousand years for biology, under the influence of Darwin, to escape the paralyzing grip of essentialism*".

"Tuvieron que pasar más de dos mil años para que la biología, bajo la influencia de Darwin, escapara del dominio paralizante del esencialismo."

Ernst Mayr (1982). *The Growth of Biological Thought*, p. 87.



Introducción

Comprender los patrones de coexistencia de especies representa uno de los objetivos básicos de la teoría ecológica (Hutchinson 1959, May 1973, Abrams 1983, Chesson 2000, 2018, 2020, Chase y Leibold 2003, Levin 2009, Mittelbach y McGill 2019, Letten *et al.* 2017). Un punto de referencia en este sentido es el principio de exclusión competitiva y la eventual existencia de un límite en la similitud ecológica entre especies para evitar la exclusión (Chesson 2020, Johnson & Hastings 2022). Esta diferenciación inducida o mantenida por las interacciones bióticas es lo que se ha definido como *desplazamiento ecológico de caracteres* (Brown y Wilson 1956, Stuart y Losos 2013, Abrams y Cortez 2015). La existencia de una razón de tamaños mínima o constante entre rasgos funcionales de especies coexistentes, surgió asociada a estas ideas de similitud límite y desplazamiento de caracteres (Brown & Wilson 1956, Hutchinson 1959, Hutchinson y MacArthur 1959, MacArthur y Levins 1967). A nivel comunitario, la distribución de rasgos funcionales como el tamaño corporal debería mostrar el efecto de la similitud límite (Dayan y Simberloff 2005, Stuart y Losos 2013). Específicamente, debería observarse un "empaquetamiento de especies" donde la competencia intraespecífica aumenta la dispersión en los rasgos funcionales y las interacciones interespecíficas limitan esta dispersión y aumentan la distancia entre especies en el espacio funcional (Swenson y Weiser 2014, Mittelbach y McGill 2019, Chesson 2020).

La hipótesis de empaquetamiento de especies es una piedra angular en la teoría ecológica contemporánea (Chesson 2018, Mittelbach y McGill 2019). La existencia o no de este fenómeno, sus determinantes y los abordajes requeridos para su detección han re-surgido repetidamente en la historia de la ecología (ej. Barabas *et al.* 2013, Rodríguez-Tricot y Arim 2020). Mucho se ha avanzado desde los abordajes fundacionales basados en la competencia entre pocas especies en un eje de recursos (Brown y Wilson 1956, Hutchinson 1959, Hutchinson y MacArthur 1959, MacArthur y Levins 1967, May 1973). Hoy se acepta ampliamente que la coexistencia es favorecida por la diferencia entre especies que estabiliza su persistencia. Pero también interactuando con las adecuaciones relativas de las especies al ambiente, las cuales determinan el efecto de la similitud ecológica en la exclusión–mecanismos denominados estabilizadores y equiparadores (Chesson 2020). La coexistencia puede depender de ser diferentes o de ser suficientemente similares como para que las abundancias sigan una deriva ecológica, en donde la exclusión llevaría tanto tiempo

que esencialmente implicaría coexistencia (Hubbell 2001, Holt 2006, Scheffer y Van Nes 2006, Abrams y Rueffler 2009). La similitud ecológica va más allá de la utilización de un recurso, involucrando depredadores (Chesson y Kuang 2008), mutualistas (Valdovinos y Marsland III 2021), el contexto ambiental donde ocurren las interacciones (Chase & Leibold 2003, Chesson 2020) y las retroalimentaciones intra e interespecíficas que en conjunto determinan (Chesson 2020). Paralelamente, el abordaje empírico al fenómeno de la coexistencia y empaquetamiento de especies también ha madurado notablemente (Gotelli & Graves 1996, Dayan & Simberloff 2005, Swenson & Weiser 2014). Este trabajo intenta aportar en ambas dimensiones, avanzando en los mecanismos subyacentes a los patrones de empaquetamiento y sus consecuencias en los abordajes requeridos para su análisis en sistemas naturales.

Un punto de interés en ecología de comunidades es que su foco ha estado principalmente en los valores promedios de los atributos de las especies, especialmente en los abordajes empíricos. Esta poca atención a la variabilidad intra-específica es identificada como un problema crónico en ecología de comunidades (Bolnick *et al.* 2011, Dall *et al.* 2012, Violle *et al.* 2012, Gibert & Brassil 2014) donde ha predominado una visión tipológica de las especies (Mayr 1982). Esta visión, esencialista o tipológica (Mayr 1982), considera que las condiciones promedios de los caracteres son las que determinan el efecto de los mecanismos de ensamblaje comunitario (Shipley 2015). De hecho, desde la propuesta inicial de una similitud límite a nivel comunitario ("*community-wide limiting similarity*"), el tamaño corporal de las especies ha sido mayoritariamente utilizado como un atributo sin variación (Strong *et al.* 1979, Dayan *et al.* 1990, Ritchie & Olff 2004, Dayan & Simberloff 2005, Ritchie 2010). En los casos donde la variación intra-específica es considerada, se asume como un valor fijo entre especies (ej. MacArthur & Levins 1967, Scheffer & van Nes 2006, Abrams & Rueffler 2009). Sin embargo, una porción importante de la variación total de atributos en las comunidades se asocia a la variabilidad intraespecífica (Bolnick *et al.* 2003, Siefert *et al.* 2015). Esta variación puede ser clave en el accionar de mecanismos comunitarios afectando interacciones bióticas y filtros ambientales (Bolnick *et al.* 2011, Gibert & Brassil 2014, Hart *et al.* 2016). No considerar la variación intraespecífica constituye así un abordaje limitado, que puede opacar la visualización de los mecanismos que estructuran la diversidad biológica (Turcotte & Levine 2016). Consecuentemente, hoy en día, desde diversos abordajes se busca incorporar la variabilidad intraespecífica a su estudio.

Algunos trabajos han reportado una tendencia sistemática y positiva entre la variación en tamaños corporales y su valor promedio (Maiorana 1978, Hallgrímsson & Maiorana 2000, Thibault *et al.* 2011, Giometto *et al.* 2013). Esta relación varianza-media es extremadamente regular en la naturaleza y se conoce como la Ley de Taylor, donde la varianza sigue una relación ley-potencia con la media -considerando, en su versión original, abundancias poblacionales (Taylor 1961, Cohen *et al.* 2012, Eisler *et al.* 2008, Taylor 2019). En ecología esta ley ha sido ampliamente utilizada debido a que el patrón de escalamiento media-varianza típicamente evidencia la acción de procesos ecológicos subyacentes. El exponente de este escalamiento tendría un valor de dos cuando ningún proceso restringe o promueve la variabilidad a mayores o menores valores de la media (ej. Kilpatrick & Ives 2003, Ballantyne *et al.* 2005). No obstante, la mayoría de los exponentes reportados presentan valores entre uno y dos (Taylor 1961, Taylor & Woiwod 1982, Kendal 2004, pero ver Zhao *et al.* 2018), asociándose su valor a la naturaleza de los mecanismos ecológicos involucrados. En este sentido, se ha mostrado que este parámetro evidencia el efecto de la agregación espacio-temporal de organismos (Taylor 1961, Krebs 1999, Xu 2016), estrategias de historia de vida (Hanski & Tiainen 1989), la estocasticidad en la dinámica poblacional (Linnerud *et al.* 2013), interacciones interespecíficas (Kilpatrick & Ives 2003), dispersión (Kendal 2004), comportamiento y organización social (Samaniego *et al.* 2012), distribución de rasgos fenotípicos (Ulrich *et al.* 2021) o el efecto de la vacunación en la dinámica de enfermedades (Keeling & Grenfell 1999). Consolidándose así como una métrica que puede condensar información sobre diferentes procesos ecológicos (ej. Reed & Hobbs 2006). Asimismo, se ha propuesto que su interacción con otros escalamientos (ej. Marquet *et al.* 2005, Cohen *et al.* 2012, Xu 2016, Cohen 2020) o fenómenos ecológicos a distintas escalas (ej. Reuman *et al.* 2017) podría permitirnos avanzar en enfoques mecanicistas a la comprensión de la biodiversidad.

La existencia de un escalamiento media-varianza en atributos brinda un camino para considerar la variación intra-específica en el estudio de la estructura de las comunidades. En este capítulo buscamos integrar la Ley de Taylor al análisis de la estructura de rasgos funcionales en las comunidades. Para esto nos enfocamos en derivar la relación entre el valor medio de un rasgo, su varianza y la superposición fenotípica entre poblaciones coexistentes de diferentes especies. De este análisis se desprende que la distribución de rasgos a nivel comunitario debe realizarse en conjunto con el análisis del escalamiento media-varianza intra-específica, representando dos caras de un mismo fenómeno. Con este contexto, y a

modo de ejemplo, exploramos el escalamiento media-varianza intra-específica en tamaños corporales y el escalamiento entre similitud en tamaños corporales-tamaño corporal en una metacomunidad de macroinvertebrados, peces y anfibios de charcos temporales.

Escalamiento en varianza y superposición de rasgos

El solapamiento entre especies en los valores de un rasgo, que sigue una distribución Normal, está determinado por (MacArthur y Levins 1967, May y MacArthur 1972):

$$\alpha = exp(-d^2/4 \cdot w^2) \qquad [1],$$

donde d corresponde a la diferencia entre las medias del rasgo y w^2 corresponde a la varianza en sus distribuciones (MacArthur y Levins 1967, May y MacArthur 1972).[1] Por otro lado, de acuerdo a la Ley de Taylor, la varianza en un rasgo (w^2, siguiendo la simbología anterior) escala con su media (μ) según $w^2 = a \cdot \mu^b$, donde a corresponde a una constante de valor positivo, y b al exponente de Taylor (Taylor, 1961). La diferencia en el valor medio de un rasgo entre dos especies d puede considerarse como una función del valor medio del rasgo $d = c \cdot \mu^q$ (ej. Ritchie 2010), donde c corresponde a una constante, y q al exponente de escalamiento. Reemplazando d y w^2 en la ecuación [1] se obtiene:

$$\alpha = exp\left(\frac{-c^2 \cdot \mu^{2q}}{4 \cdot a \cdot \mu^b}\right) = exp\left(\frac{-c^2}{4 \cdot a} \cdot \mu^{2q-b}\right) \qquad [2]$$

Esta ecuación indica que si la varianza en un rasgo aumenta con su media, el distanciamiento entre especies debe aumentar para que el nivel de superposición en el rasgo se mantenga constante. Específicamente, debe cumplirse que $q = \frac{b}{2}$ para que el nivel de empaquetamiento sea independiente del valor medio del rasgo. De esta forma, la ecuación [2] proporciona una conexión explícita entre la variabilidad intra-específica en un rasgo, el empaquetamiento de especies y la tendencia en este empaquetamiento al aumentar el valor medio del rasgo. Este resultado hace evidente que el análisis del empaquetamiento según el valor del rasgo estudiado–ej. la relación empaquetamiento-tamaño corporal (Ritchie y Olff

[1] Nótese que si bien la similitud entre especies ha sido frecuentemente abordada desde las razones de rasgos en la bibliografía (Gotelli & Graves 1996), el foco en el solapamiento propuesto en este trabajo requiere considerar la diferencia entre especies y la varianza en sus rasgos. De cualquier modo, tanto las razones como las diferencias de rasgos refieren a lo mismo, sólo cambia la forma de visualizar el patrón.

1999, Ritchie 2010, Rodríguez-Tricot y Arim 2020)–debería realizarse en simultáneo al análisis del escalamiento media-varianza.

Escalamiento varianza-media y empaquetamiento de especies en un sistema natural

A continuación, tomamos el marco teórico desarrollado en el punto anterior para el análisis de un sistema natural. El tamaño corporal es uno de los principales rasgos de los organismos, determinando su demanda energética y relaciones de consumo (Sinclair *et al.* 2003, Brown et al 2004, Brose *et al.* 2006, Arim *et al.* 2010). Consecuentemente, la estructura de tamaños corporales en las comunidades y los patrones de diferenciación o similitud entre especies han representado un importante foco de análisis (Brown *et al.* 1993, Gotelli & Graves 1996, Jaksic y Marone 2001, Dayan & Simberloff 2005, , Ritchie 2010, Romero-Romero *et al.* 2016, Segura *et al.* 2016, Rodríguez-Tricot & Arim 2020). En este sentido, aquí nos enfocamos en el rasgo tamaño corporal describiendo su escalamiento varianza-media ($V_M = \overline{M}^b$ -donde ahora V_M y $\overline{M}$ corresponden a la varianza y promedio de tamaños), diferencia en tamaños-tamaño medio ($d = \overline{M}^q$) y sus implicancias en el empaquetamiento de especies a nivel comunitario.

Metodología

Se trabajó con la misma base de datos del Capítulo 1, correspondiente a una metacomunidad de charcos temporales, ubicado en la cuenca de la Laguna Castillos, departamento de Rocha, Uruguay (Fig. 1). El muestreo considerado corresponde a octubre de 2008, e incluye 18 comunidades locales, y más de 6000 animales registrados, incluyendo macroinvertebrados, peces y anfibios. Las colectas se realizaron con calderines (15 x 20 cm, con un milímetro de malla), cubriendo una transecta de aproximadamente un metro (Arim *et al.* 2011). Los vertebrados fueron capturados y eutanizados con una dosis letal del anestésico 2-fenoxietanol y fijados en una solución de formaldehído al 10% (Laufer et al. 2009), siguiendo las especificaciones nacionales de ética animal. Debido a que no siempre fue posible alcanzar la identificación específica de los organismos, la base incluye el máximo nivel taxonómico alcanzado y en algunos casos se consideran morfo-especies (Illarze *et al.* 2021). Para cada individuo se cuenta con un tamaño corporal estimado a partir de mediciones de laboratorio (asumiendo el volumen de un elipsoide), y a cada unidad taxonómica le corresponde una dieta: carnívora, omnívora, herbívora, detritívora o filtradora, siguiendo bibliografía de referencia (ver Arim *et al.* 2010).

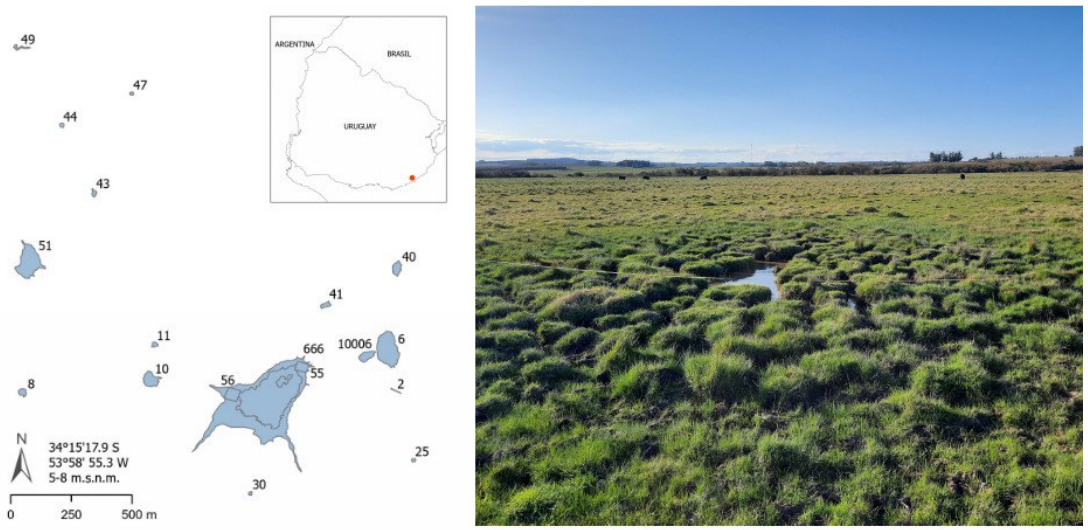


Figura 1. Sitio de estudio. Metacomunidad de charcos temporales, ubicada en el departamento de Rocha, Uruguay (izquierda). Fotografía ilustrativa de uno de los charcos (derecha)

Se estimó media y varianza de tamaño corporal para aquellas especies con al menos 8 individuos registrados. Las especies representadas por más de un estadio (larval y adulto)

fueron consideradas como morfo-especies distintas. Se trabajó con aquellos gremios tróficos con un número mínimo de 20 especies disponibles para el análisis. El escalamiento varianza-media de los tamaños corporales fue analizado ajustando una regresión lineal a las variables log-transformadas. Se ajustaron también modelos mixtos para evaluar el efecto de la pertenencia a cierto orden o dieta (Zuur *et al.* 2009). Se consideraron órdenes siempre que la resolución taxonómica alcanzada lo permitiera. De otro modo, el nivel taxonómico más próximo disponible fue considerado. Se evaluaron efectos aleatorios en intercepto, pendiente o ambos. A efectos de considerar el mismo set de datos tanto para el modelo lineal simple como para los modelos mixtos, no se consideraron aquellas especies para las cuales no se contaba con información sobre su dieta (por estar representadas por muy pocos individuos; Arim *et al.* 2010). También se estimaron sesgo y kurtosis de la distribución de tamaños de cada especie, y se evaluaron sus posibles escalamientos con el tamaño corporal promedio. Al valor de sesgo se le agregó una unidad para evitar la pérdida de observaciones en las regresiones log-lineales. El escalamiento de la diferencia de tamaños corporales d con el tamaño corporal promedio fue analizado considerando la diferencia promedio entre los tamaños promedios de especies adyacentes, ajustando una regresión lineal, una cuadrática y una segmentada. En todos los casos, la selección de modelos se realizó considerando el Criterio de Información de Akaike (AIC), y la complejidad de los mismos en el caso de diferencias de AIC menores a dos unidades (siguiendo a Burnham & Anderson 2002).

Resultados

Un total de 217 morfo-especies animales fueron identificadas para la metacomunidad, de las cuales 71 estuvieron representadas por ocho o más individuos y fueron consideradas para el análisis. Estas representaron 22 órdenes y 32 familias, siendo el grupo de los invertebrados el más representado, con 65 especies, seguido por los peces de la familia Rivulidae, con 4 especies y los anfibios de la familia Hylidae, con 2 especies. El rango de tamaños corporales promedio considerado fue de 0.036-4028.04 mm^3, correspondiendo a una especie de ácaro y al pez anual *Austrolebias cheradophilus*, respectivamente. El análisis de estas 71 especies mostró que la varianza intra-específica en tamaños corporales es una función de potencia del tamaño promedio de las especies, con un exponente que no es significativamente distinto de dos ($F_{1,69}$=380.5, p-valor=$2.2x10^{-16}$, R^2=0.85; Fig. 2). Los análisis de residuos no mostraron desviaciones de una relación lineal.

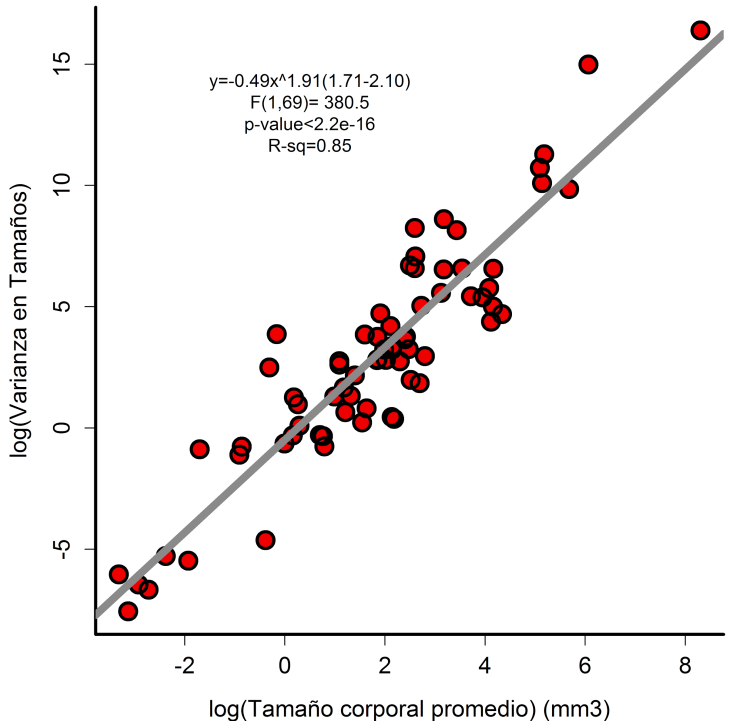


Figura 2. Escalamiento de la varianza en tamaños corporales con el tamaño corporal promedio (mm^3) de 71 especies animales (invertebrados, peces y anfibios) de la metacomunidad de charcos temporales estudiada. El exponente de escalamiento no es significativamente diferente de 2, lo que implica un coeficiente de variación constante para todos los tamaños.

Esta tendencia fue consistentemente observada entre dietas y Órdenes, donde la consideración de efectos aleatorios asociados con estas variables categóricas determinó exponentes que no fueron significativamente distintos de 2 (Fig. 3). A nivel de los gremios tróficos con mayor número de especies (i.e. carnívoros y herbívoros, con 34 y 24 especies respectivamente), el patrón también fue congruente (Fig. Supl. 1). Por otra parte, el sesgo y la kurtosis en tamaños fueron independientes del tamaño corporal promedio ($F_{1,69}$=0.016, p-valor=0.89, R^2=-0.014 y $F_{1,69}$=0.000, p-valor=0.98, R^2=-0.014, respectivamente, Fig. Supl. 2).

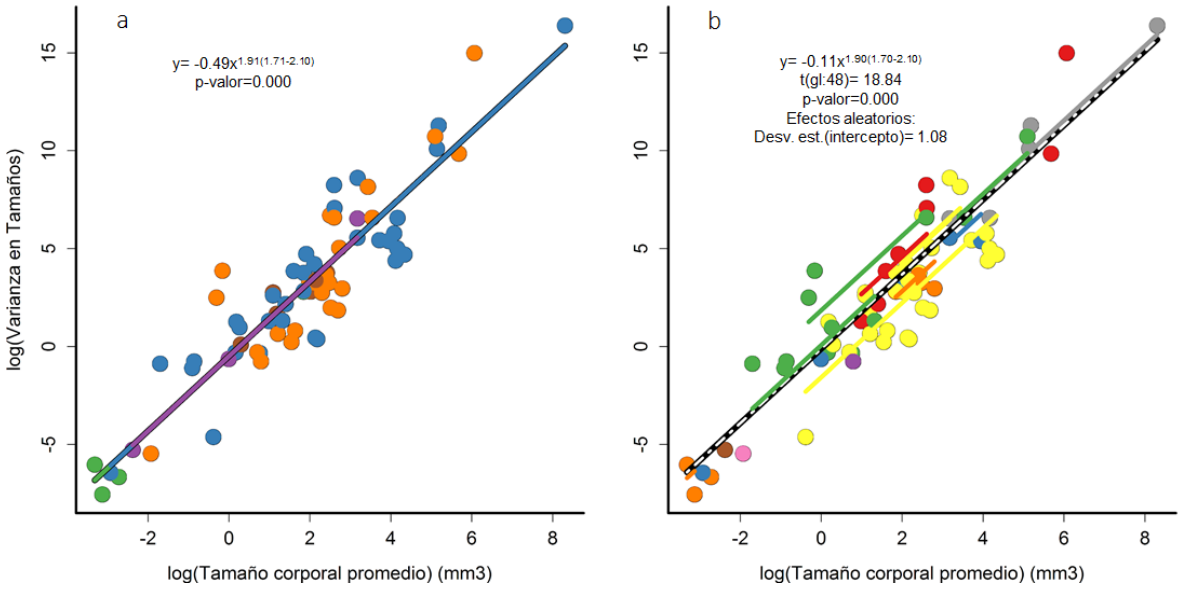


Figura 3. Escalamiento de la varianza en tamaños corporales con el tamaño corporal promedio. Al considerar dietas (a) y Órdenes (b) como efectos aleatorios, en base a los valores de AIC (ver Tabla Suplementaria 1), se seleccionó un modelo lineal simple y un modelo mixto de interceptos aleatorios, respectivamente. Debido a que la mayoría de las especies dentro de un Orden comparten la misma categoría de dieta, se evitó la consideración simultánea de los dos efectos aleatorios. Los colores indican la pertenencia a los distintos niveles de las variables dieta (a) y Orden (b).

En cuanto a la relación entre la diferencia entre tamaños corporales adyacentes y el tamaño corporal promedio, se encontró un buen ajuste a una regresión segmentada positiva (Figura 4) (R2: 0.83). Para especies de tamaños corporales menores a 12.74 mm^3 la pendiente es menor a 1 y una tendencia opuesta es observada para tamaños mayores a ese valor. Esta pendiente representa el valor q de la ecuación [2]. Al combinar este resultado con el exponente de Taylor obtenido en la sección anterior ($b = 2$), encontramos que para $q < 1$ el empaquetamiento aumenta con el tamaño y disminuye con el tamaño cuando $q > 1$. Se evidencia así la existencia de un empaquetamiento máximo en el punto de quiebre y una diferenciación creciente a medida que aumenta o disminuye el tamaño promedio de las especies.

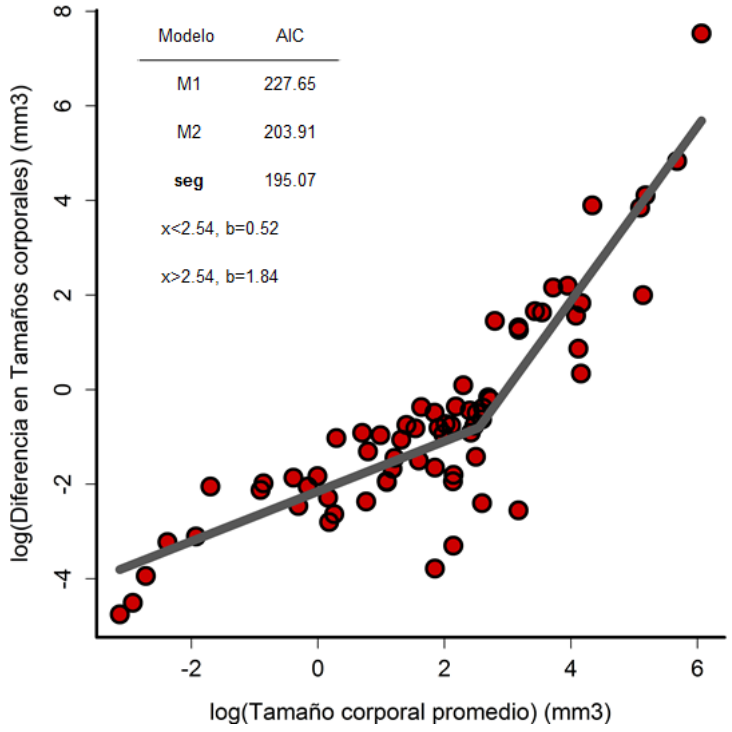


Figura 4. Escalamiento de la diferencia entre tamaños corporales con el tamaño corporal promedio (mm^3) de especies animales del sistema de charcos temporales estudiado (en escala logarítmica). El mejor modelo ajustado corresponde a una regresión segmentada (línea gris; p-valor=$1.72x10^{-07}$, R^2=0.83). Se indica el AIC de los modelos ajustados (M1, regresión lineal; M2, regresión lineal cuadrática; seg, regresión segmentada, con un punto de quiebre) y el punto de quiebre y pendientes asociadas a la regresión segmentada.

Discusión

El empaquetamiento de especies y su maduración conceptual y teórica hacen al corazón de la ecología de comunidades clásica y contemporánea (Chesson & Kuang 2008, Chesson 2018, 2020, Mittelbach & McGill 2019). Este trabajo muestra cómo el efecto combinado del escalamiento en la variabilidad intraespecífica en un rasgo funcional, junto con el escalamiento en diferencias entre el valor medio del rasgo, es lo que determina el patrón de empaquetamiento en el ensamble de especies a nivel comunitario. Con un exponente de Taylor igual a dos y un escalamiento de diferencia en medias igual a uno, el empaquetamiento sería constante para todos los estados del rasgo. Esto provee un escenario de referencia a partir del cual analizar sistemas naturales. De hecho, aquí reportamos un escalamiento en varianza-media en tamaños corporales con un exponente que no difiere

significativamente de dos, para el tamaño corporal de animales acuáticos. No obstante, las diferencias en tamaños corporales siguieron un patrón segmentado, con una pendiente menor a uno para tamaños intermedios a chicos y superior a uno para tamaños mayores. Combinando ambos resultados se evidencia un empaquetamiento máximo en tamaños corporales intermedios y su progresiva atenuación hacia tamaños corporales mayores o menores (ver también Brown *et al.* 1993, Marquet & Taper 1998).

La Ley de Taylor puede proveer un contexto interesante para la incorporación de la variabilidad intraespecífica en estudios teóricos y empíricos en ecología de comunidades (ej. Cohen *et al.* 2012, Xu 2016). La existencia de una tendencia sistemática, robusta y con baja dispersión, entre la variación intra-específica y el valor medio de un rasgo proporciona un principio básico para el análisis de procesos ecológicos y evolutivos (Marquet *et al.* 2005). En este sentido, al menos para un rasgo fundamental, como es el tamaño corporal, el escalamiento varianza-media parece consolidarse como un patrón robusto, observado tanto a nivel local como regional (Figura 1; Thibault *et al.* 2011, Giometto *et al.* 2013, Xu 2015). El exponente para este escalamiento, observado en este y otros estudios no fue significativamente distinto de 2. Esta es la expectativa estadística en donde existe una variación relativa a la media constante en todos los tamaños corporales (Kilpatrick & Ives 2003). Es decir, en ausencia de mecanismos que sistemáticamente aumenten o disminuyan la dispersión de un rasgo, el exponente de Taylor será igual a dos (Kilpatrick & Ives 2003). Mantener una superposición constante de rasgos entre especies implica entonces que la diferencia entre los valores medio del rasgo entre las especies más parecidas debe escalar con un exponente igual a uno (ver ecuación 2). Es decir, la razón de tamaño del rasgo debe ser constante–ej. razones Hutchinsonianas (Hutchinson 1959). Cualquier desvío en el exponente de Taylor o en el exponente de las diferencias de tamaños debe ser mutuamente compensado para mantener un empaquetamiento constante. La combinación de ambos exponentes provee así un marco de referencia para la ausencia de tendencias sistemáticas asociadas al tamaño del rasgo. Cambios en los exponentes u observaciones puntuales significativamente desviadas del patrón general serían la señal de la acción de un mecanismo ecológico o evolutivo.

Debe resaltarse que las constantes de normalización de la Ley de Taylor y del escalamiento en diferencia de rasgos en función del tamaño también informan sobre la estructura del sistema (parámetros a y c en ecuación 2). El parámetro de normalización en la Ley de Taylor se refiere a la dispersión promedio del rasgo en el grupo de organismos

considerados. Este parámetro permite analizar la variabilidad promedio de un rasgo en el sistema independientemente del efecto del tamaño (White *et al.* 2012). Asimismo, el parámetro de normalización asociado a la diferencia en tamaños del rasgo refiere a la diferenciación promedio en la comunidad para el rasgo considerado (ej. Rodríguez-Tricot & Arim 2020). Cuando se analiza el nivel de empaquetamiento entre diferentes sistemas, la relación entre estos parámetros debe ser constante para que no haya variación. Si la dispersión promedio aumenta pero la distancia promedio disminuye proporcionalmente, la superposición no se verá afectada. Este es un punto importante, si se considera que los análisis de distribución de rasgos en diferentes contextos ecológicos suelen obviar los cambios en su valor promedio y los escalamientos asociados (ver también Rodríguez-Tricot & Arim 2020). Por último, debe considerarse que para trabajar con las constantes de normalización estimadas a partir de regresiones a las variables log-transformadas es muy recomendable centrar la variable de las abscisas. Esto independiza la estimación del intercepto de la pendiente (Quinn & Keough 2002).

Siguiendo a la mayoría de la literatura en el tema, nuestro análisis teórico asumió distribuciones gaussianas en los rasgos (Begon *et al.* 2006). Ese supuesto ha sido ampliamente considerado en el área, señalándose que la derivación de la superposición de rasgos en base a distribuciones gaussianas es robusta a desviaciones de esta distribución (Roughgarden 1974). Esto no implica una traducción directa a coeficientes de competencia, lo cual requiere supuestos adicionales (ver Abrams *et al.* 2008). De hecho, el foco de este trabajo está en el patrón de superposición en rasgos a nivel comunitario y su relación con los escalamientos en varianza y diferenciación. Como mostramos, la descripción misma del fenómeno depende del análisis conjunto de estos escalamientos. Notablemente, en la larga historia de estudios sobre desplazamiento de caracteres a nivel comunitario, el escalamiento en varianzas no ha sido considerado como parte del fenómeno (ver Dayan & Simberloff 2005). En un trabajo reciente mostramos que el análisis de las razones de tamaño corporal deberían estudiarse en conjunto con el escalamiento razón de tamaños-tamaño medio (Rodríguez-Tricot & Arim 2020, Capítulo 2). De hecho, cuando se incorpora este escalamiento, predicciones básicas de la hipótesis de empaquetamiento de especies, como una mayor similitud entre especies al aumentar los recursos disponibles o que las comunidades más diversas están más empaquetadas, son fuertemente sustentadas por los datos (Rodríguez-Tricot & Arim 2020, Capítulo 2).

La incorporación de los modelos nulos a los estudios de ecología implicó un salto cualitativo a la descripción y análisis de la estructura de comunidades (Gotelli & Graves 1996, Arim & Marquet 2004). La incorporación de los escalamientos en masa (Brown *et al.* 2004) a los patrones de interacciones y ensamblaje de comunidades ha permitido visualizar y comprender diversos aspectos estructurales no evidentes desde otros abordajes (ej. Ritchie 2010, Arim *et al.* 2010, Sibly *et al.* 2012, Cohen *et al.* 2012, Enquist *et al.* 2015, Brose *et al.* 2019). El análisis de ensamblaje de comunidades y la consecuente estructura de rasgos a nivel comunitario puede verse potenciado por la consideración de tendencias sistemáticas en la diferenciación y dispersión de rasgos asociados al tamaño medio (ej. Rodríguez-Tricot & Arim 2020). En el sistema natural aquí analizado la discrepancia entre los escalamientos en dispersión y diferencia de tamaños con el tamaño corporal es fundamental para la comprensión del patrón. La agregación de especies en tamaños corporales promedio podría asociarse, según la teoría de empaquetamiento, con una reducción en la dispersión de los tamaños. Es decir, la Ley de Taylor podría haber mostrado exponentes menores y mayores a dos que balanceaban los escalamientos en diferencia de tamaños menores y mayores a uno, determinando una superposición constante para todos los tamaños corporales. El hecho de que la Ley de Taylor no muestra ninguna evidencia de desvío a una relación general (regresión segmentada o no lineal) es lo que permite inferir que el nivel de superposición en rasgos está efectivamente aumentando hacia tamaños corporales intermedios. Más allá de los mecanismos subyacentes, este patrón de organización de la biodiversidad no podría ser inferido sin considerar simultáneamente los escalamientos en varianza y en diferencia en tamaños corporales.

La detección de un empaquetamiento máximo a tamaños corporales intermedios es congruente con las distribuciones unimodales de tamaños corporales reportadas en varios sistemas y con los mecanismos propuestos para explicarlos (Holling 1992, Brown *et al.* 1993, Brown 1995, Marquet & Taper 1998, Ritchie & Olff 1999). La existencia de un óptimo en la eficiencia para transformar recursos en descendencia es una importante explicación al patrón unimodal (Brown *et al.* 1993, Marquet *et al.* 2008). La cantidad de recursos requeridos para establecer una población viable es mínima a tamaños corporales intermedios, aumentando progresivamente hacia tamaños corporales más grandes o más pequeños (Brown *et al.* 1993, Marquet & Taper 1998, Marquet *et al.* 2008). Consecuentemente, la cantidad de especies que pueden contar con suficientes recursos para establecer una población viable es máxima a tamaños intermedios de tamaño, pudiendo coexistir más organismos con tamaño corporal

similares–máximo empaquetamiento. Hacia clases de tamaños mayores o menores al óptimo energético la cantidad de poblaciones viables disminuye progresivamente, y por tanto, también disminuye el empaquetamiento de especies. Otros mecanismos, como la Hipótesis de Discontinuidad de Texturas (Holling 1992) también pueden generar este patrón de máximo empaquetamiento en tamaños intermedios. En términos generales, para un paisaje dado la interacción entre la capacidad de movimiento de los organismos, la estructura física del paisaje y la escala espacial de los procesos ecológicos dominantes determina la existencia de un tamaño corporal óptimo (Holling 1992, Allen & Holling 1998). La Teoría de Escalamiento Espacial también predice que en un paisaje finito, las especies de tamaño corporal intermedio obtendrían una mayor cantidad de recursos propios, favoreciendo la coexistencia de especies similares (Ritchie & Olff 1999, Ritchie 2010, Rodríguez-Tricot & Arim 2020). Por otro lado, el cambio en la percepción del ambiente con el tamaño corporal podría estar involucrado en el cambio en la tendencia de empaquetamiento de especies aquí observado (Urban & Keitt 2001, Borthagaray *et al.* 2014). Específicamente, para dispersiones intermedias a bajas el flujo entre comunidades es bajo, estando los ensambles determinados mayoritariamente por procesos locales. No obstante, al superarse cierto nivel de dispersión–por ejemplo cuando la dispersión supera la distancia media entre parches–el flujo entre todas las comunidades aumenta de forma fuertemente no lineal (Urban & Keitt 2001, Borthagaray *et al.* 2012, 2014). En torno a esta transición las especies podrían lograr mayores abundancias al lograr el acceso a los recursos de varias comunidades locales sin tener las grandes demandas energéticas de los tamaños corporales mayores. Estos u otros mecanismos pueden explicar el patrón de empaquetamiento-tamaño corporal aquí reportado. Avanzar en los mecanismos subyacentes se vuelve un tema relevante cuando el patrón de empaquetamiento a nivel metacomunitario es evidenciado gracias al análisis conjunto de escalamiento en varianza y en la diferencia en tamaños corporales.

La transición desde un pensamiento tipológico a uno poblacional representa una de las principales contribuciones del Darwinismo y uno de los pilares de la Biología moderna (Mayr 1982, 2004). Mientras el primero asume la existencia de un tipo o esencia en cada especie, donde la variación observada representa ruido, el segundo reconoce a la variación intra-específica como un componente importante sobre el cual operan los procesos de selección (Mayr 2004). Se ha reconocido que una visión tipológica de la ecología comunitaria puede limitar nuestra comprensión de los mecanismos que determinan la biodiversidad (Jung *et al.* 2010, Bolnick *et al.* 2011, Violle *et al.* 2012). Este trabajo muestra que la variación

intra-específica en un atributo clave como el tamaño corporal, sigue un patrón predecible que nos permite analizar procesos ecológicos y evolutivos en comunidades, dando cuenta de la variabilidad intraespecífica. En particular, es importante que la interpretación de patrones asociados a la diferencia/similitud y el empaquetamiento de especies, considere no sólo los valores medios de los atributos sino también su variabilidad. Esto nos puede brindar una mejor resolución para comprender los patrones de coexistencia de especies y procesos asociados.

Bibliografía

Abrams, P. (1983). The theory of limiting similarity. *Annual review of ecology and systematics*, *14*, 359-376.

Abrams, P. A., Rueffler, C., & Dinnage, R. (2008). Competition-similarity relationships and the nonlinearity of competitive effects in consumer-resource systems. *The American Naturalist*, *172*(4), 463-474.

Abrams, P. A., & Rueffler, C. (2009). Coexistence and limiting similarity of consumer species competing for a linear array of resources. *Ecology*, *90*(3), 812-822.

Abrams, P. A., & Cortez, M. H. (2015). Is competition needed for ecological character displacement? Does displacement decrease competition?. *Evolution*, *69*(12), 3039-3053.

Allen, C. R., & Holling, C. S. (2008). Discontinuities in ecosystems and other complex systems. New York: Columbia University Press.

Arim, M., & Marquet, P. A. (2004). Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters*, *7*(7), 557-564.

Arim, M., Abades, S. R., Laufer, G., Loureiro, M., & Marquet, P. A. (2010). Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos*, *119*(1), 147-153.

Ballantyne Iv, F., & Kerkhoff, A. J. (2005). Reproductive correlation and mean–variance scaling of reproductive output for a forest model. *Journal of theoretical biology*, *235*(3), 373-380.

Barabás, G., D'andrea, R., Rael, R., Meszéna, G., & Ostling, A. (2013). Emergent neutrality or hidden niches?. *Oikos*, *122*(11), 1565-1572.

Begon, M., Townsend C. R. & Harper, J. L. (2006). Ecology: From Individuals to Ecosystems. Blackwell scientific publications.

Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, *161*(1), 1-28.

Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C. & Vasseur, D.A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, *26*(4), 183-192.

Borthagaray, A. I., Arim, M., & Marquet, P. A. (2012). Connecting landscape structure and patterns in body size distributions. *Oikos*, *121*(5), 697-710.

Borthagaray, A. I., Barreneche, J. M., Abades, S., & Arim, M. (2014). Modularity along organism dispersal gradients challenges a prevailing view of abrupt transitions in animal landscape perception. *Ecography*, *37*(6), 564-571.

Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E. L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L. F., ... & Cohen, J. E. (2006). Consumer–resource body‐size relationships in natural food webs. *Ecology*, *87*(10), 2411-2417.

Brose, U., Archambault, P., Barnes, A. D., Bersier, L. F., Boy, T., Canning-Clode, J., ... & Iles, A. C. (2019). Predator traits determine food-web architecture across ecosystems. *Nature ecology & evolution*, *3*(6), 919-927.

Brown, J. H., Marquet, P. A., & Taper, M. L. (1993). Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *The American Naturalist*, *142*(4), 573-584.

Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press.

Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, *85*(7), 1771-1789.

Brown, W. L., & Wilson, E. O. (1956). Character displacement. *Systematic zoology*, *5*(2), 49-64.

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. Springer, New York.

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. Univ. of Chicago Press, Chicago.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 343-366.

Chesson, P., & Kuang, J. J. (2008). The interaction between predation and competition. *Nature*, *456*(7219), 235-238.

Chesson, P. (2018). Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *Journal of ecology*, *106*(5), 1773-1794.

Chesson, P. (2020). Species coexistence. En: McCann, K. S., & Gellner, G. (Eds.). *Theoretical ecology concepts and applications*. United Kingdom Oxford university Press.

Cohen, J. E., Xu, M., & Schuster, W. S. (2012). Allometric scaling of population variance with mean body size is predicted from Taylor's law and density-mass allometry. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(39), 15829-15834.

Cohen, J. E. (2020). Species-abundance distributions and Taylor's power law of fluctuation scaling. *Theoretical Ecology*, *13*(4), 607-614.

Dall, S. R., Bell, A. M., Bolnick, D. I., & Ratnieks, F. L. (2012). An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology letters*, *15*(10), 1189-1198.

Dayan, T., Simberloff, D., Tchernov, E., & Yom-Tov, Y. (1990). Feline canines: community-wide character displacement among the small cats of Israel. *The American Naturalist*, *136*(1), 39-60.

Dayan, T., & Simberloff, D. (2005). Ecological and community‐wide character displacement: the next generation. *Ecology letters*, *8*(8), 875-894.

Eisler, Z., Bartos, I., & Kertész, J. (2008). Fluctuation scaling in complex systems: Taylor's law and beyond. *Advances in Physics*, *57*(1), 89-142.

Enquist, B. J., Norberg, J., Bonser, S. P., Violle, C., Webb, C. T., Henderson, A., ... & Savage, V. M. (2015). Scaling from traits to ecosystems: developing a general trait driver theory via integrating trait-based and metabolic scaling theories. En *Advances in ecological research* (Vol. 52, pp. 249-318). Academic Press.

Gibert, J. P., & Brassil, C. E. (2014). Individual phenotypic variation reduces interaction strengths in a consumer–resource system. *Ecology and Evolution*, *4*(18), 3703-3713.

Giometto, A., Altermatt, F., Carrara, F., Maritan, A., & Rinaldo, A. (2013). Scaling body size fluctuations. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(12), 4646-4650.

Gotelli, N. J., & Graves, G. R. (1996). *Null models in ecology*.

Hallgrímsson, B., & Maiorana, V. (2000). Variability and size in mammals and birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, *70*(4), 571-595.

Hanski, I., & Tiainen, J. (1989). Bird ecology and Taylor's variance-mean regression. En *Annales Zoologici Fennici* (pp. 213-217).

Hart, S. P., Schreiber, S. J., & Levine, J. M. (2016). How variation between individuals affects species coexistence. *Ecology letters*, *19*(8), 825-838.

Holling, C. S. (1992). Cross‐scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological monographs*, *62*(4), 447-502.

Holt, R. D. (2006). Emergent neutrality. *Trends in ecology & evolution*, *21*(10), 531-533.

Hubbell, S. P. (2001). A Unified Theory of Biodiversity and Biogeography–Princeton University Press. *Princeton, NJ*.

Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist*, *93*(870), 145-159.

Hutchinson, G. E., & MacArthur, R. H. (1959). A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *The American Naturalist*, *93*(869), 117-125.

Illarze, M., Grandal, E. O., Rodriguez-Tricot, L., Pinelli, V., Piñeiro-Guerra, J. M., Sosa-Panzera, L., ... & Arim, M. (2021). La diversidad escondida: invertebrados de charcos temporales en Barra Grande, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, *30*(2), e30-2.

Jaksic, F. M., & Marone, L. (2001). Ecología de comunidades. Ediciones Universidad Católica de Chile. *Santiago*.

Johnson, E. C., & Hastings, A. (2022). Towards a heuristic understanding of the storage effect. *Ecology Letters*.

Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. (2010). Intraspecific variability and trait‐based community assembly. *Journal of ecology*, *98*(5), 1134-1140.

Keeling, M., & Grenfell, B. (1999). Stochastic dynamics and a power law for measles variability. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *354*(1384), 769-776.

Kendal, W. S. (2004). Taylor's ecological power law as a consequence of scale invariant exponential dispersion models. *Ecological Complexity*, *1*(3), 193-209.

Kilpatrick, A. M., & Ives, A. R. (2003). Species interactions can explain Taylor's power law for ecological time series. *Nature*, *422*(6927), 65-68.

Krebs, C. J. (1999). *Ecological methodology*.

Letten, A. D., Ke, P. J., & Fukami, T. (2017). Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecological Monographs*, *87*(2), 161-177.

Levin, S. A. (2009). The Princeton guide to ecology. *Princeton University Press.*

Linnerud, M., Sæther, B. E., Grøtan, V., Engen, S., Noble, D. G., & Freckleton, R. P. (2013). Interspecific differences in stochastic population dynamics explains variation in Taylor's temporal power law. *Oikos*, *122*(8), 1207-1216.

MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American naturalist*, *101*(921), 377-385.

Maiorana, V. C. (1978). An explanation of ecological and developmental constants. *Nature*, *273*(5661), 375-377.

Marquet, P. A., & Taper, M. (1998). On size and area: patterns of mammalian body size extremes across landmasses. *Evolutionary Ecology*, *12*(2), 127-139.

Marquet, P. A., Quiñones, R. A., Abades, S., Labra, F., Tognelli, M., Arim, M., & Rivadeneira, M. (2005). Scaling and power-laws in ecological systems. *Journal of Experimental Biology*, *208*(9), 1749-1769.

Marquet, P. A., Abades, S., Keymer, J. E., & Zeballos, H. (2008). Discontinuities in Body-Size Distributions. En: Allen, C. R., & Holling, C. S. *Discontinuities in ecosystems and other complex systems* (45-58). Columbia University Press.

Marquet, P. A., & Taper, M. A. R. K. (1998). On size and area: patterns of mammalian body size extremes across landmasses. *Evolutionary Ecology*, *12*(2), 127-139.

May, R. M., & MacArthur, R. H. M. (1972). Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *69*(5), 1109-1113.

May, R. M. (1973). Stability and competition of model ecosystems.

Mayr, E. (1982). The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance. Harvard University Press.

Mayr, E. (2004). *What makes biology unique?: considerations on the autonomy of a scientific discipline*. Cambridge University Press.

Mittelbach, G. G., & McGill, B. J. (2019). *Community ecology*. Oxford University Press.

Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge university press.

Reed, D. H., & Hobbs, G. R. (2004). The relationship between population size and temporal variability in population size. En *Animal conservation forum* (Vol. 7, No. 1, pp. 1-8). Cambridge University Press.

Reuman, D. C., Zhao, L., Sheppard, L. W., Reid, P. C., & Cohen, J. E. (2017). Synchrony affects Taylor's law in theory and data. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(26), 6788-6793.

Ritchie, M. E., & Olff, H. (1999). Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, *400*(6744), 557-560.

Ritchie, M. E., & Olff, H. (2004). Resource partitioning and biodiversity in fractal environments, with application to dryland communities. *Biodiversity in drylands: towards a unified framework. Oxford University Press, Oxford, UK*, 206-219.

Ritchie, M. E. (2010). Scale, heterogeneity, and the structure and diversity of ecological communities. Princeton University Press.

Rodríguez‐Tricot, L., & Arim, M. (2020). From Hutchinsonian ratios to spatial scaling theory: the interplay among limiting similarity, body size and landscape structure. *Ecography*, *43*(2), 318-327.

Romero‐Romero, S., Molina‐Ramírez, A., Höfer, J., & Acuña, J. L. (2016). Body size‐based trophic structure of a deep marine ecosystem. *Ecology*, *97*(1), 171-181.

Roughgarden, J. (1974). Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. *Theoretical population biology*, *5*(2), 163-186.

Samaniego, H., Sérandour, G., & Milne, B. T. (2012). Analyzing Taylor's Scaling Law: qualitative differences of social and territorial behavior on colonization/extinction dynamics. *Population ecology*, *54*(1), 213-223.

Scheffer, M., & Van Nes, E. H. (2006). Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(16), 6230-6235.

Segura, A. M., Calliari, D., Kruk, C., Conde, D., Bonilla, S., & Fort, H. (2011). Emergent neutrality drives phytoplankton species coexistence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1716), 2355-2361.

Shipley, B. (2015). Describing, explaining and predicting community assembly: a convincing trait‐based case study. *Journal of Vegetation Science*, *26*(4), 615-616.

Sibly, R. M., Brown, J. H., & Kodric-Brown, A. (Eds.). (2012). *Metabolic ecology: a scaling approach*. John Wiley & Sons.

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., ... & Wardle, D. A. (2015). A global meta‐analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology letters*, *18*(12), 1406-1419.

Sinclair, A. R., Mduma, S., & Brashares, J. S. (2003). Patterns of predation in a diverse predator–prey system. *Nature*, *425*(6955), 288-290.

Strong Jr, D. R., Szyska, L. A., & Simberloff, D. S. (1979). Test of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 897-913.

Stuart, Y. E., & Losos, J. B. (2013). Ecological character displacement: glass half full or half empty?. *Trends in ecology & evolution*, *28*(7), 402-408.

Swenson, N. G., & Weiser, M. D. (2014). On the packing and filling of functional space in eastern North American tree assemblages. *Ecography*, *37*(11), 1056-1062.

Taylor, L. R. (1961). Aggregation, variance and the mean. *Nature*, *189*(4766), 732-735.

Taylor, L. R., & Woiwod, I. P. (1982). Comparative synoptic dynamics. I. Relationships between inter-and intra-specific spatial and temporal variance/mean population parameters. *The Journal of Animal Ecology*, 879-906.

Taylor, R. A. (2019). *Taylor's power law: order and pattern in nature*. Academic Press.

Thibault, K. M., White, E. P., Hurlbert, A. H., & Ernest, S. M. (2011). Multimodality in the individual size distributions of bird communities. *Global Ecology and Biogeography*, *20*(1), 145-153.

Turcotte, M. M., & Levine, J. M. (2016). Phenotypic plasticity and species coexistence. *Trends in Ecology & Evolution*, *31*(10), 803-813.

Ulrich, W., Kusumoto, B., Shiono, T., & Kubota, Y. (2021). Latitudinal gradients and scaling regions in trait space: Taylor's power law in Japanese woody plants. *Global Ecology and Biogeography*, *30*(6), 1334-1343.

Urban, D., & Keitt, T. (2001). Landscape connectivity: a graph‐theoretic perspective. *Ecology*, *82*(5), 1205-1218.

Valdovinos, F. S., & Marsland III, R. (2021). Niche theory for mutualism: A graphical approach to plant-pollinator network dynamics. *The American Naturalist*, *197*(4), 393-404.

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L. I. N., Albert, C. H., Hulshof, C., ... & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, *27*(4), 244-252.

White, E. P., Xiao, X., Nick, J. B. & Sibly, R. M. (2012). Methodological tools. En: Sibly, R. M., Brown, J. H., & Kodric-Brown, A. (Eds.). *Metabolic ecology: a scaling approach*. Wiley, pp. 7–20.

Xu, M. (2015). Taylor's power law: before and after 50 years of scientific scrutiny. *arXiv preprint arXiv:1505.02033*.

Xu, M. (2016). Ecological scaling laws link individual body size variation to population abundance fluctuation. *Oikos*, *125*(3), 288-299.

Zhao, L., Sheppard, L. W., Reid, P. C., Walter, J. A., & Reuman, D. C. (2019). Proximate determinants of Taylor's law slopes. *Journal of Animal Ecology*, *88*(3), 484-494.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (Vol. 574). New York: Springer.

Material suplementario

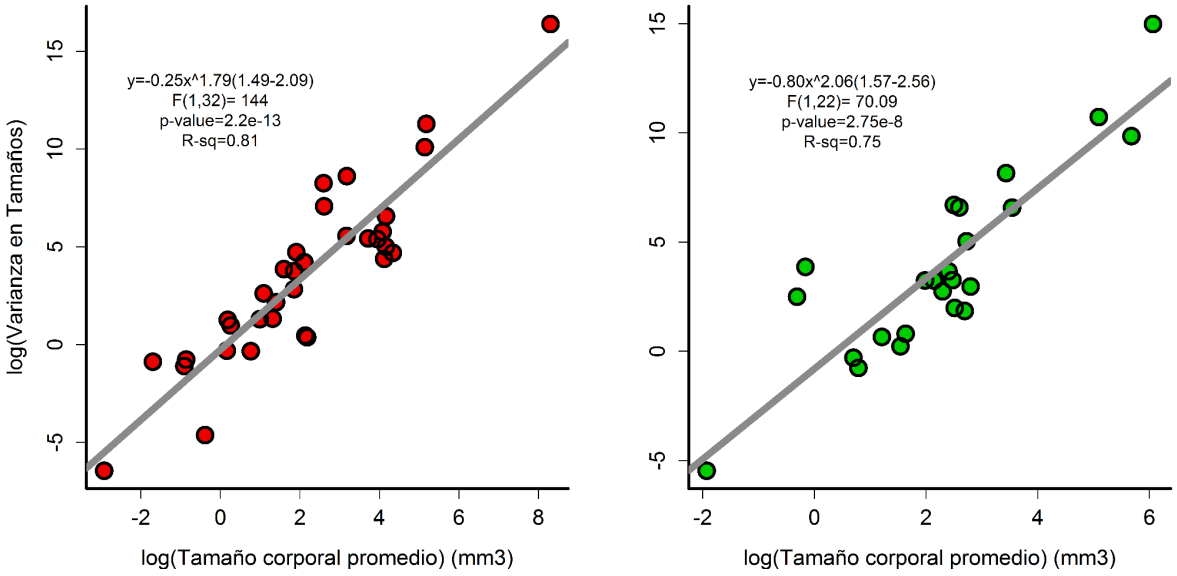


Figura Suplementaria 1. Escalamiento de la varianza en tamaños corporales con el tamaño corporal promedio de las especies carnívoras (rojo) y herbívoras (verde) de la metacomunidad de charcos temporales estudiada (en escala logarítmica). La media y varianza fueron calculadas considerando solo aquellas especies con al menos 8 individuos (34 carnívoras y 24 herbívoras). El exponente de escalamiento no es significativamente diferente de 2, lo que implica una variación constante para todos los tamaños. La distribución de tamaños promedio no es significativamente distinta de la normalidad para ninguno de los gremios tróficos (W=0.98, p-valor=0.85 y W=0.95, p-valor=0.29, respectivamente).

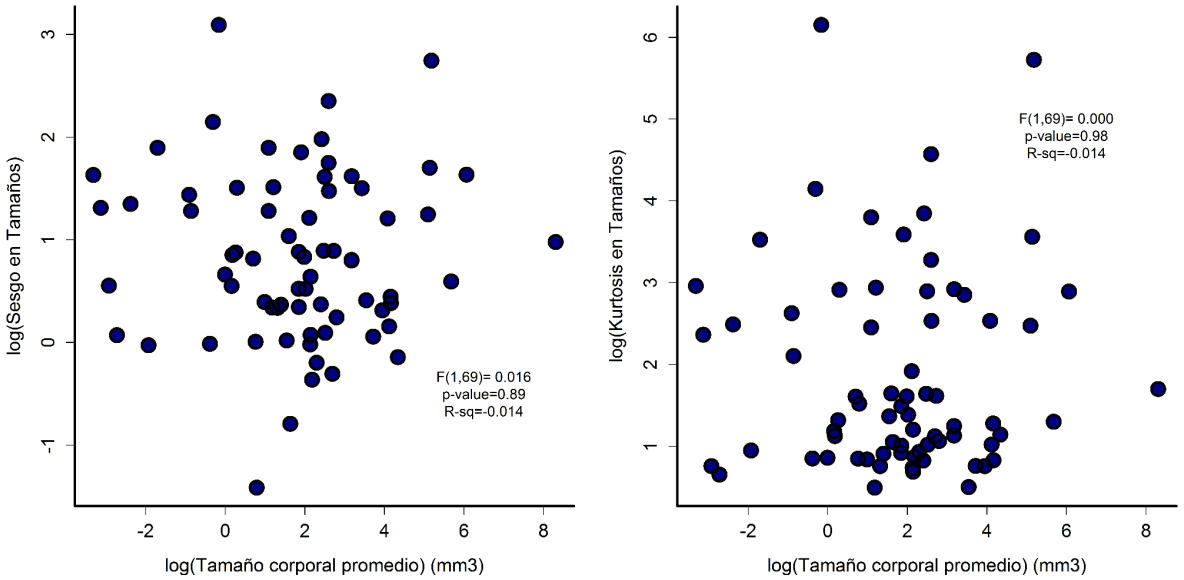


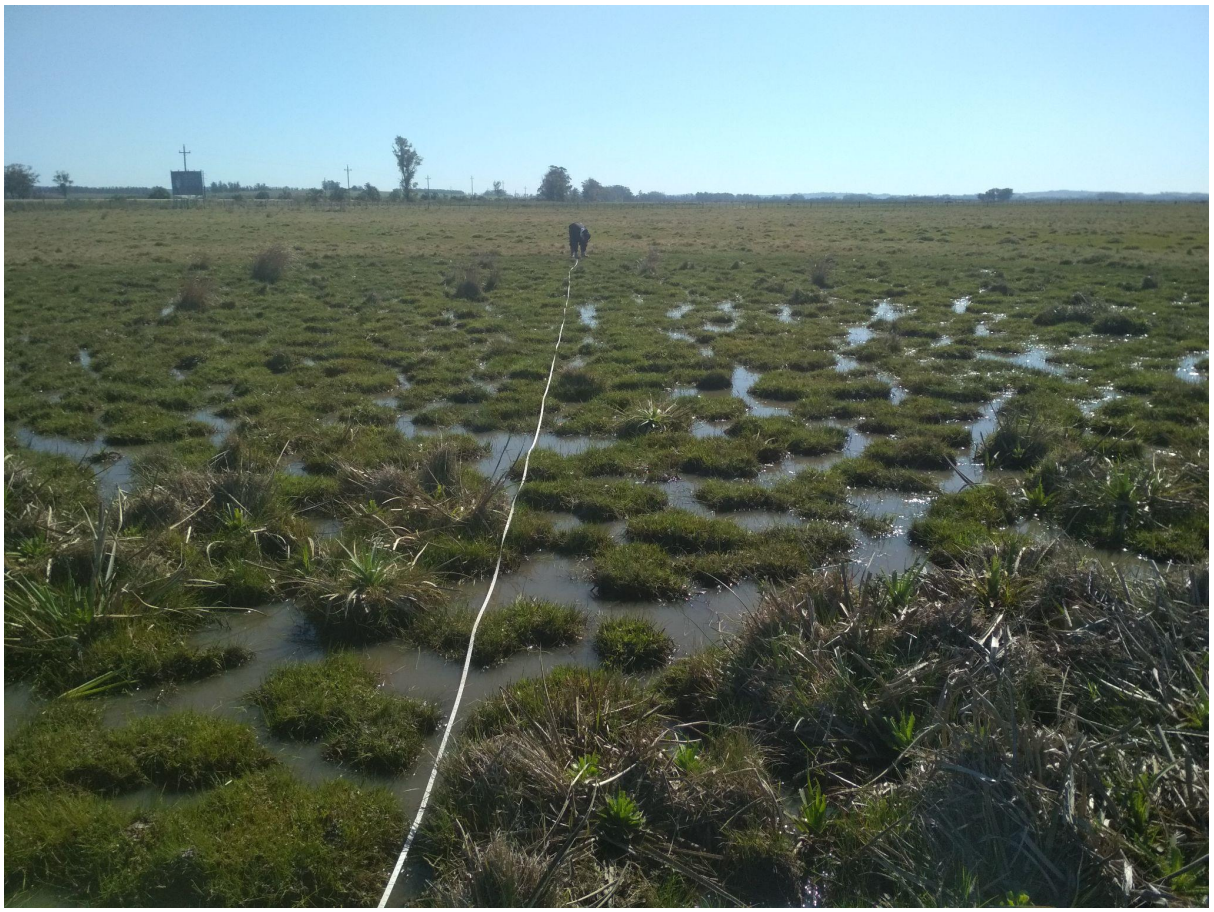
Figura Suplementaria 2. Análisis de la relación entre el sesgo (izquierda) y kurtosis (derecha) de la distribución de tamaños corporales de las 71 especies de la metacomunidad y su tamaño corporal promedio. No se observaron tendencias significativas.

Tabla Suplementaria 1. Resumen de modelos mixtos explorados para el escalamiento de la varianza en tamaños corporales con el tamaño corporal promedio de las especies registradas en el sistema, considerando la pertenencia a una dieta u Orden como efecto aleatorio. Se indican los grados de libertad (gl), y valores de AIC para cada modelo (M1: intercepto aleatorio, M2: intercepto y pendiente aleatorios, M3: modelo sin pendiente, solo valor medio aleatorio, M4: pendiente aleatoria; se incluye también el modelo lineal simple (M0)). Los modelos seleccionados se indican con asterisco (*).

Dieta	Modelo	gl	AIC
	M0*	3	295.13
	M1	4	297.13
	M2	6	301.13
	M3	3	419.92
	M4	4	297.13
Orden	M0	3	295.13
	M1*	4	279.06
	M2	6	278.13
	M3	3	380.37
	M4	4	279.25

Capítulo 3.

Superposición de rasgos en función del tamaño de rasgo a lo largo de gradientes ambientales



Resumen

1) Los patrones de coexistencia de especies, los mecanismos involucrados y su dependencia del tamaño corporal han representado un foco consistente en ecología. La relación entre diferenciación en rasgos y su valor medio ($d = c \cdot \mu^{q}$) resume este foco, capturando el exponente q la tendencia a una mayor o menor similitud entre especies con rasgos más grandes o chicos. A pesar de que el solapamiento de rasgos también depende de su dispersión, el abordaje dominante se ha basado en sus valores medios. Incorporar la variabilidad intraespecífica a los mecanismos de ensamblaje comunitario se reconoce hoy como una demanda para comprender los patrones de biodiversidad.

2) Para distintos rasgos funcionales se ha reportado un escalamiento varianza-media tipo Ley de Taylor ($V = \overline{M}^{b}$), que permite caracterizar la dispersión de rasgos a nivel comunitario. Si la dispersión de un rasgo depende de su valor medio, el nivel de solapamiento entre rasgos de especies dependerá tanto de la diferencia en sus medias–como fue ampliamente estudiado–como del cambio en dispersión. Teóricamente, un nivel de solapamiento independiente del valor del rasgo requiere un balance entre los escalamientos en dispersión (b) y diferenciación (q), tal que $q = \frac{b}{2}$. Por otro lado, ambos escalamientos deberían responder a gradientes ambientales en heterogeneidad (ej. fractalidad), recursos, área o aislamiento. Si estos cambios mantienen la relación $q = \frac{b}{2}$, la similitud tamaño-dependiente se mantendría. De otro modo, existirían cambios sistemáticos en la similitud de rasgos en función del tamaño a lo largo de gradientes ambientales. En este capítulo exploramos los determinantes ambientales de los exponentes b y q, y la asociación entre ellos, para el tamaño corporal de herbívoros de charcos temporales de Rocha, Uruguay.

3) El exponente de Taylor (b) para la dispersión de tamaños aumentó sistemáticamente con la biomasa vegetal y disminuyó con la dimensión fractal del paisaje ($F_{2,11}$= 28.24, R^2= 0.80, p-valor= 4.64×10^{-5}). Las mismas variables ambientales se asociaron con el exponente de diferenciación (q), pero reduciéndose su valor con la biomasa vegetal y aumentando con la dimensión fractal ($F_{2,11}$= 20.61, R^2= 0.75, p-valor= 1.00×10^{-4}). Ambos exponentes estuvieron asociados pero con una pendiente significativamente distinta a la expectativa teórica para el empaquetamiento constante. Estos resultados indican que los recursos disponibles y la

fractalidad ambiental afectan la dispersión tamaño-dependiente (Taylor) y la diferenciación tamaño-dependiente, y por tanto el empaquetamiento de especies-tamaño dependiente.

4) La dependencia de los patrones de empaquetamiento de especies tamaño-dependiente de los contextos ambientales emerge aquí como una interesante perspectiva de análisis. Este trabajo ha intentado aportar, desde un abordaje empírico, a la unificación de distintos marcos teóricos en ecología y así a la comprensión de los mecanismos subyacentes al ensamblaje de la diversidad biológica.

"The use of mean values of morphological measures for a species as a whole in the calculation of size ratios within local communities thus obscures much of the rich texture of intraspecific variation in morphology, and permits detection of patterns only at a coarse level of resolution"

"El uso de valores medios de medidas morfológicas para una especie como un todo en el cálculo de las razones de tamaño dentro de las comunidades locales oscurece gran parte de la rica textura de la variación intraespecífica en la morfología, y permite la detección de patrones solo a un nivel de resolución grueso."

John Wiens (1982). *On size ratios and sequences in ecological communities: Are there no rules?*

Introducción

La importancia de la variabilidad intra-específica fue tempranamente identificada en Biología (Darwin 1859). Si bien ha sido históricamente subestimada en ecología de comunidades, asumiéndose que era marcadamente menor que la variabilidad inter-específica (Siefert *et al.* 2015, Violle *et al.* 2012), su importancia hoy es ampliamente aceptada (Bolnick *et al.* 2011, Hallgrímsson & Hall 2005, Violle *et al.* 2012, Moran *et al.* 2016, Westerband *et al.* 2021). Por un lado, en muchos organismos (ej. peces, anfibios) la dispersión en rasgos como tamaño corporal suele superponerse ampliamente entre especies (Laufer *et al.* 2009, Vignoli *et al.* 2017). Asimismo, casi la mitad de la variabilidad total observada en una comunidad puede corresponder a la heterogeneidad interna de las especies (Siefert *et al.* 2015) y resultar fundamental para comprender las interacciones entre especies (Clark *et al.* 2010, Bolnick *et al.* 2011, Gibert *et al.* 2015, Gibert & DeLong 2017). Por tanto, no dar cuenta de la variabilidad intra-específica puede limitar nuestra comprensión de los mecanismos que determinan el ensamblaje de las comunidades. No obstante, incorporar esta variabilidad demanda nuevos desafíos teóricos y empíricos. Desde una perspectiva teórica, los patrones considerados en la dispersión intra-específica en rasgos deben ser razonablemente realistas (Gibert *et al.* 2015, 2017), pero estimar empíricamente la dispersión en rasgos funcionales para un gran número de especies suele ser un desafío difícil (Violle *et al.* 2012).

En este contexto, reconocer la existencia de escalamientos sistemáticos en la dispersión de rasgos asociados a su valor medio constituye una alternativa prometedora. El escalamiento varianza-media o Ley de Taylor (Taylor 1961) representa una regularidad estadística que permite avanzar sobre las consecuencias de la dispersión intra-específica en el ensamblaje de la biodiversidad (ej. Thibault *et al.* 2011, Giometto *et al.* 2013, Xu 2016, Ulrich *et al.* 2021). De hecho, la Ley de Taylor ha sido ampliamente utilizada en ecología y otras áreas para describir patrones de variabilidad y los potenciales mecanismos que los generan (ej. Kilpatrick & Ives 2003, Ballantyne & Kerkhoff 2007, Eisler *et al.* 2008). Probablemente el uso más extendido ha sido en poblaciones, en donde el exponente de Taylor asociado a variaciones temporales o espaciales en abundancia refleja el nivel de agregación en la población (Taylor 1961, Taylor & Woiwod 1982, Park *et al.* 2013). Asimismo, al combinar los escalamientos en densidad media de individuos con el tamaño corporal y el de varianza con tamaño corporal, es posible predecir la relación varianza en densidad poblacional-tamaño corporal promedio (Cohen *et al.* 2012). A nivel comunitario, se ha

mostrado cómo las interacciones interespecíficas podrían afectar el escalamiento de Taylor en su versión temporal (Kilpatrick & Ives 2003). El exponente de este escalamiento se ha propuesto como una métrica que refleja importantes características de la estructura de las comunidades (Cobain *et al.* 2019). Más recientemente, se ha mostrado cómo la Ley de Taylor representa adecuadamente la dispersión de rasgos y la existencia de agregaciones espaciales a nivel biogeográfico (Thibault *et al.* 2011, Ulrich *et al.* 2021). Asimismo, el análisis de escalamiento varianza-media en rasgos a nivel comunitario y su dependencia de las condiciones locales tiene el potencial de evidenciar los procesos de ensamblaje dominantes (Ulrich et al. 2021). No obstante, a nivel metacomunitario, la asociación entre gradientes ecológicos con el potencial de afectar la estructura comunitaria—área, productividad, heterogeneidad, aislamiento–y el exponente de Taylor en atributos han sido poco exploradas.

La coexistencia de especies y el empaquetamiento a nivel comunitario dependen de la diferenciación de nicho de las especies (Chase & Leibold 2003, Dayan & Simberloff 2005, Chesson 2020). En términos generales, la similitud funcional entre especies implica un solapamiento en las distribuciones de sus rasgos funcionales (MacArthur & Levins 1967), lo cual involucra tanto la diferenciación en los valores promedio, como el nivel de dispersión. Esto es bien reconocido en los abordajes teóricos a la coexistencia entre pares de especies (May 1974, Abrams & Rueffler 2009), pero no siempre en los abordajes a nivel comunitario (Hutchinson 1959, Ritchie & Olff 1999, Ritchie 2010). Congruentemente, los análisis de empaquetamiento de especies, entendida como la agregación o sobre dispersión de rasgos–ej. tamaño corporal–, suelen enfocarse en los valores promedios (ej. Losos *et al.* 1989, Dayan & Simberloff 2005). Un ejemplo de esto es la Teoría de Escalamiento Espacial, uno de los marcos teóricos más recientes y novedosos en ecología (Ritchie & Olff 1999, Ritchie 2010, Rodríguez-Tricot & Arim 2020). De hecho, en general, la dispersión intraespecífica suele asumirse constante (ej. Scheffer y Van Nes 2006) o tratarse como un problema estadístico (Mac Nally 1988) pero no como un componente que puede variar sistemáticamente con el tamaño del rasgo siendo un determinante de los patrones de coexistencia (Ritchie 2010). Precisamente, esa interrelación entre el escalamiento de Taylor $\left(Var = a \cdot M^{b}\right)$ y el escalamiento en diferenciación de rasgos en función de su valor medio $\left(d = c \cdot M^{q}\right)$ fue el punto desarrollado en el capítulo anterior. De allí se desprende que un solapamiento promedio constante en distribución de rasgos para todos los tamaños corporales implica una asociación entre exponentes donde $q = \frac{b}{2}$.

Tanto teórica como empíricamente existen razones para esperar que los escalamientos de Taylor y de diferenciación en tamaños cambien en gradientes ambientales. La acción de filtros ambientales en el ensamblaje de las comunidades determina la sobre representación de determinados rasgos (Cody 2004, Cadotte & Tucker 2017). La agregación de individuos con rasgos similares determina un aumento en la varianza afectando el exponente de Taylor de una comunidad (ver Ulrich *et al.* 2021). La disponibilidad de recursos puede promover la coexistencia de especies más similares y la amplitud en el uso de recursos (MacArthur & Levins 1967, pero ver Chesson 2020). Cuando esta disponibilidad cambia sistemáticamente con el tamaño corporal (ej. Arim *et al.* 2011) es esperable que afecte el escalamiento en varianza y en diferenciación. La heterogeneidad ambiental es reconocida como una importante determinante de la coexistencia de especies (Rosenzweig 1995) y la percepción de esta heterogeneidad y su efecto en la coexistencia de especies es tamaño-dependiente (Ritchie 2010). En particular, la Teoría de Escalamiento Espacial, considerada en el Capítulo 1, ha propuesto que la estructura fractal del ambiente tiene implicancias en la estructura de tamaños corporales de las comunidades (Ritchie & Olff 1999). Asimismo, las interacciones interespecíficas que tienen el potencial de afectar la dispersión de rasgos suelen ser tamaño-dependientes (Arim *et al.* 2010, Quintana *et al.* 2015). Por último, el aislamiento de las comunidades y su relación con el efecto de masa y la selección local podría afectar tanto la variabilidad de los rasgos como la diferenciación entre especies (Borthagaray et al. 2015). Al ser la dispersión dependiente de la masa (Jenkins *et al.* 2007, Rundle *et al.* 2007, Heino *et al.* 2014), estos efectos del aislamiento también serían tamaño-dependientes. Por todo esto, es esperable que gradientes ambientales en recursos disponibles, filtros locales, heterogeneidad, interacciones interespecíficas y aislamiento espacial de las comunidades afecten tanto al patrón de escalamiento de Taylor como al escalamiento en diferencia en tamaños.

Consecuentemente, el primer objetivo de este capítulo es analizar los escalamientos en varianza y diferenciación en tamaños con el tamaño corporal en una metacomunidad animal de charcos temporales. Específicamente se analiza la dependencia de los escalamientos internos a cada comunidad de sus condiciones ambientales–área, heterogeneidad, fractalidad, biomasa de recursos y aislamiento. El segundo objetivo es analizar la existencia de una asociación entre ambos escalamientos y sus consecuencias en la relación entre empaquetamiento de especies y tamaño corporal. Si los valores de los exponentes de Taylor y de diferenciación responden a los gradientes ambientales siguiendo la expectativa teórica (i.e. $q = \frac{b}{2}$) se mantendría un solapamiento de rasgos constante en los gradientes ambientales.

Por otro lado, si no se cumple esta asociación, los patrones de empaquetamiento tamaño-dependiente cambiarán sistemáticamente con las condiciones locales, lo cual representa un fenómeno poco atendido en un marco teórico central a la ecología de comunidades.

Metodología

El sitio de estudio corresponde al sistema de charcos temporales ubicado en el departamento de Rocha (Uruguay), mencionado en capítulos previos. Se trabajó con las bases de datos animal y ambiental que corresponden a la campaña de muestreo de la primavera de 2008. Los detalles de la metodología de muestreo pueden revisarse en los Capítulos 1 y 2 (Rodríguez-Tricot & Arim 2020) y en trabajos previos (ver Laufer *et al.* 2009, Arim *et al.* 2011, Canavero *et al.* 2013). La base de datos animal incluye macroinvertebrados, anfibios y peces identificados al máximo nivel taxonómico posible (Illarze *et al.* 2021). También estimaciones de sus tamaños corporales (Laufer *et al.* 2009, Arim *et al.* 2011) y el gremio trófico al que pertenecen, asignado en base a bibliografía (Arim *et al.* 2010, Illarze *et al.* 2021). Aquellos taxa representados por más de un estadio de vida (larval y adulto) fueron considerados morfo-especies distintas.

Se estimó el tamaño corporal promedio y varianza local de aquellas especies que tuvieran al menos 8 individuos en cada charco. La diferencia de tamaño corporal de una especie con sus vecinas fue calculada promediando la diferencia con las especies más próximas hacia tamaños menores y mayores. Posteriormente se evaluaron los escalamientos de la varianza y de la diferencia promedio con el valor medio del tamaño corporal para cada comunidad y a nivel de gremio trófico, siempre que estos tuvieran al menos tres especies por charco. Para ello se ajustaron regresiones lineales a las variables log-transformadas (Rodríguez-Tricot & Arim 2020). En ambos escalamientos la variable tamaño corporal fue centrada para independizar el intercepto de la pendiente (Quinn & Keough 2002, ver Rodríguez-Tricot & Arim 2020).

Para evaluar los determinantes de estos escalamientos se buscó trabajar con variables que dieran cuenta de la disponibilidad de recursos, posibles interacciones bióticas como la depredación y la competencia inter-específica, la heterogeneidad ambiental, la morfometría de cada sistema local y su conectividad con el resto de los charcos. En este sentido, se

consideró: biomasa vegetal, la cual se calculó como el promedio de la biomasa colectada en las unidades muestrales de cada charco; riqueza total de especies de plantas (Piñeiro-Guerra *et al.* 2014); biomasa animal, calculada como la suma total de los tamaños corporales de todos aquellos individuos menores o iguales al tamaño corporal promedio de los animales carnívoros (siguiendo a Rodríguez-Tricot & Arim 2020); y riqueza de especies del gremio trófico analizado.

En relación a la heterogeneidad ambiental, se trabajó con cuatro métricas: densidad lineal de montículos o islas de tierra en el espejo de agua (Piñeiro-Guerra *et al.* 2014); dimensión fractal de cada sistema, estimada mediante dos métodos distintos: el de transecta y el de "conteo de cajas" (Gneiting *et al.* 2012, Karperien 2013, Rodríguez-Tricot & Arim 2020); y coeficiente de variación en profundidad (Piñeiro-Guerra *et al.* 2014). Los charcos también fueron caracterizados por su área, asumiendo una forma elíptica; su índice de forma, entendido como la proporción entre el diámetro mayor y menor del charco; y su profundidad promedio (ver Arim *et al.* 2010, Piñeiro-Guerra *et al.* 2014).

Para obtener métricas *proxy* de aislamiento de cada comunidad local en la metacomunidad, se estimó la red espacial de charcos a partir de herramientas de la Teoría de Grafos. De este modo, la metacomunidad es representada por un grafo donde cada nodo representa un charco y los vínculos representan algún tipo de relación funcional entre estos (Urban & Keitt 2001, Economo & Keitt 2010). En este caso, para la construcción de la red se consideraron dos metodologías básicas: el árbol de mínima distancia (MST, por sus siglas en inglés) y la red de percolación. Ambos parten de las coordenadas geográficas del centroide de cada charco y de una matriz de distancias geográficas entre pares de charcos (Urban & Keitt 2001, Borthagaray *et al.* 2014) pero presentan distintos criterios para establecer vínculos entre ellos. El árbol de mínima distancia conecta todos los nodos con la mínima distancia posible, sin presentar ciclos. Se dice que representa la "columna vertebral" de la metacomunidad (Urban & Keitt 2001). Por otro lado, la red de percolación representa la red que conecta todos los charcos que se ubiquen a una distancia menor que la distancia umbral de percolación (ver Urban & Keitt 2001, Rozenfeld *et al.* 2008, Borthagaray *et al.* 2015).

Una vez estimadas las redes, se calculó la centralidad de cada nodo, considerando cuatro métricas complementarias: el *grado*, definido como el número de conexiones directas que tiene un nodo; la *intermediación,* que indica la cantidad de veces que una comunidad se encuentra en el camino más corto entre otras dos; el *autovector*, que indica las conexiones

inmediatas pesadas por las conexiones que estas tienen; y la *cercanía* o *proximidad*, que se calcula como el recíproco del promedio de todas las distancias más cortas entre un charco y todos los otros charcos de la red (Economo & Keitt 2010, Borthagaray *et al.* 2015). De este modo, cada métrica se enfoca en distintos aspectos del aislamiento de una comunidad (Borthagaray *et al.* 2015). Todos los análisis fueron realizados con el software estadístico R (R Core Team 2021). Se utilizaron los paquetes *igraph* (Csárdi & Nepusz 2006), *sna* (Butts 2020)*, ape* (Paradis & Schliep 2019) y *graph4lg* (Savary *et al.* 2021).

Se analizó la distribución de las variables de respuesta mediante histogramas y se evaluó su normalidad mediante el test de Shapiro-Wilks. Luego de explorar la relación entre pares de variables explicativas mediante correlogramas, se calculó la correlación de Pearson entre aquellas que buscaban representar un mismo fenómeno (ej. centralidad) con el fin de reducir el número de variables a considerar en los análisis, siempre que fuera posible (Quinn & Keough 2002). El efecto de variables ambientales en los parámetros de los escalamientos varianza-tamaño medio y diferencia-tamaño medio (i.e. interceptos y pendientes) se evaluó ajustando modelos lineales a las variables log-transformadas, utilizando el paquete *bestglm*. Se ajustaron modelos lineales simples o múltiples considerando mantener un balance entre el número de observaciones disponibles y los coeficientes a estimar (Zuur *et al.* 2009). En el caso de las regresiones múltiples, se realizaron gráficos a partir de los residuales parciales (White *et al.* 2012). Por último, se analizó la relación entre el exponente de Taylor (b) y el exponente del escalamiento de la diferencia en tamaños (q). Se analizó si la relación entre estos exponentes se diferenciaba de la predicción teórica del capítulo anterior donde $q = \frac{b}{2}$.

Las variables explicativas fueron centradas para facilitar la interpretación de sus efectos (Schielzeth 2010). La selección de modelos consideró el peso de la evidencia, el Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés), y la complejidad de los mismos cuando las diferencias de AIC eran menores a dos unidades (siguiendo a Burnham & Anderson 2002). También se evaluó la distribución de los residuos en el modelo final. Todos estos análisis también fueron realizados con el software estadístico R (R Core Team 2021).

Resultados

La base animal considerada cuenta con especies clasificadas en cinco gremios tróficos (carnívoros, omnívoros, herbívoros, filtradores y detritívoros). Para todo el sistema, los gremios de mayor riqueza de especies fueron los carnívoros, con 70 morfoespecies, pertenecientes a ocho órdenes y 18 familias, y los herbívoros, con 66 morfoespecies, pertenecientes a 13 órdenes y 29 familias. Considerando que el resto de los gremios presentaron menos de 20 especies, aquellos primeros fueron los gremios seleccionados para trabajar. En todo el sistema, el rango de tamaños corporales -asumiendo el volumen de un elipsoide- abarca siete órdenes de magnitud en el caso de los carnívoros y cinco en herbívoros. Sin embargo, de los 18 charcos muestreados, sólo ocho y 14 contaban con al menos ocho individuos por especie y al menos tres especies por comunidad para carnívoros y herbívoros, respectivamente. Por tanto, a efectos de mantener un balance entre el número de observaciones disponibles y los coeficientes a estimar, los análisis se centraron en las especies herbívoras.

En relación a las variables ambientales consideradas, si bien las métricas de dimensión fractal presentaron una correlación positiva (corr= 0.68, p-valor= 0.006), ambas fueron conservadas en el entendido de que pueden reflejar distintos aspectos del fenómeno (Rodríguez-Tricot & Arim 2020). En el caso de la centralidad, se conservaron dos métricas de la red de percolación (grado e intermediación), y dos del árbol de mínima distancia (intermediación y autovector) en función de los valores de correlación obtenidos.

Escalamientos con tamaño corporal y su relación con gradientes ambientales

Todas las relaciones varianza-tamaño medio exploradas en herbívoros presentaron asociaciones significativas (p-valor<0.05) o marginalmente significativas (p-valor<0.1), congruentes con la Ley de Taylor (Tabla Supl. 1). Se observaron valores de interceptos y pendientes entre -1.94 y 4.65, y 2.10 y 4.34, respectivamente. El exponente de Taylor (*b*) se asoció de manera positiva con la biomasa de plantas, y negativamente con la dimensión fractal–estimada con *box-counting* o conteo de cajas ($F_{2,11}$= 28.24, R^2= 0.80, p-valor= $4.64e^{-5}$; Fig. 1). Este modelo presentó un AICw=0.99 y, consistentemente, el siguiente mejor modelo incluyó la biomasa de plantas y la dimensión fractal estimada por el método de transecta (R^2= 0.58, p-valor<0.05). Estos patrones indican un mayor aumento en varianza a mayores tamaños corporales en aquellos sistemas con más recursos y menor dimensión fractal (i.e. heterogeneidad; Fig. Supl. 1). Por otro lado, el intercepto del escalamiento varianza-media, el

cual representa la varianza media del sistema, no se asoció de manera significativa con ninguna variable ambiental. Pero el exponente (b) y constante (a) de este escalamiento presentaron una correlación negativa (corr= -0.58, p-valor= 0.02), lo que sugiere que a mayor varianza de las especies de tamaños grandes, la varianza promedio de esas comunidades disminuye.

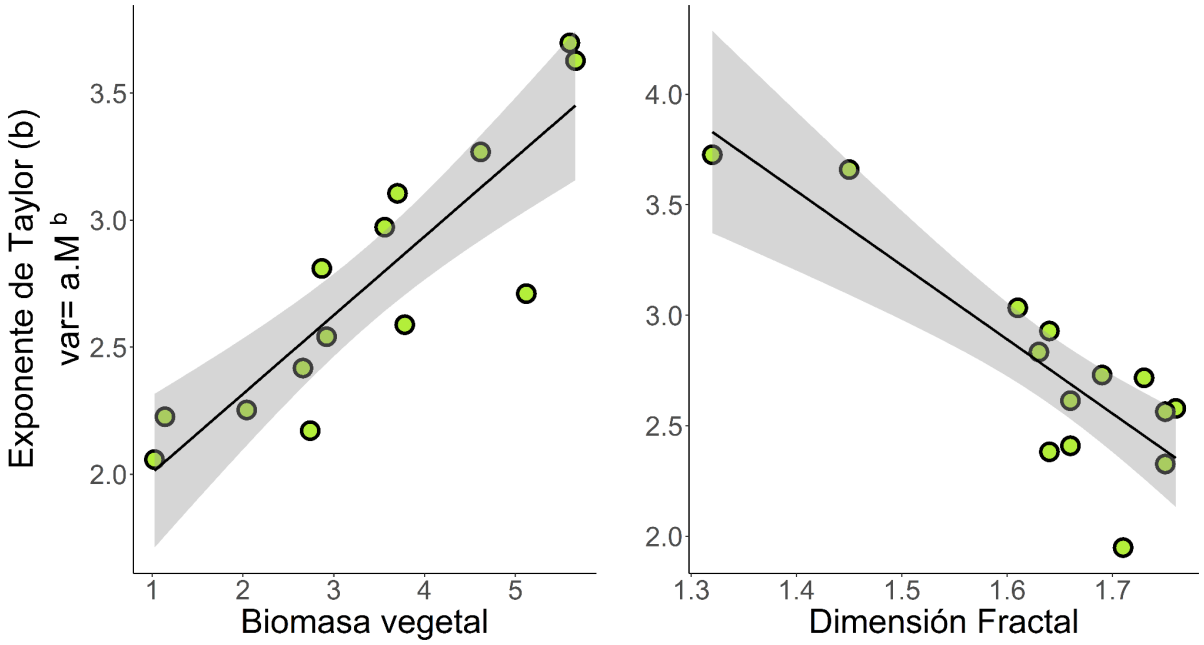


Figura 1. Efecto de la biomasa de plantas y la dimensión fractal en el exponente de Taylor (b), correspondiente al escalamiento varianza-media en tamaños corporales de especies herbívoras (varianza= $a.M^b$; $F_{2,11}$= 28.24, R^2= 0.80, p-valor= $4.64e^{-5}$). La biomasa vegetal corresponde al promedio de biomasa aérea seca en cada unidad muestral de cada charco (g/400 cm^2). La dimensión fractal fue estimada mediante el método de *box-counting*. La banda gris indica el intervalo de confianza al 95%.

Por otra parte, el escalamiento diferencia-tamaño medio mostró valores de interceptos y pendientes entre 0.32 y 2.73, y 0.71 y 1.69, respectivamente. El exponente de esta relación presentó una relación negativa con la biomasa vegetal y positiva con la dimensión fractal ($F_{2,11}$= 20.61, R^2= 0.75, p-valor= $1.00e^{-4}$; Fig. 2). Es decir, los herbívoros de tamaños grandes tienden a ser más similares en sus tamaños cuando la biomasa vegetal es alta y cuando la heterogeneidad es baja (Fig. Supl. 1). Este modelo incorporó la dimensión fractal estimada por el método de transecta. Si bien presentó un AICw= 0.99, se observó otra vez que el siguiente mejor modelo incorporó la métrica complementaria (i.e. *box-counting*) y la biomasa vegetal, y también fue significativo ($F_{2,11}$= 4.95, R^2= 0.37, p-valor= 0.02).

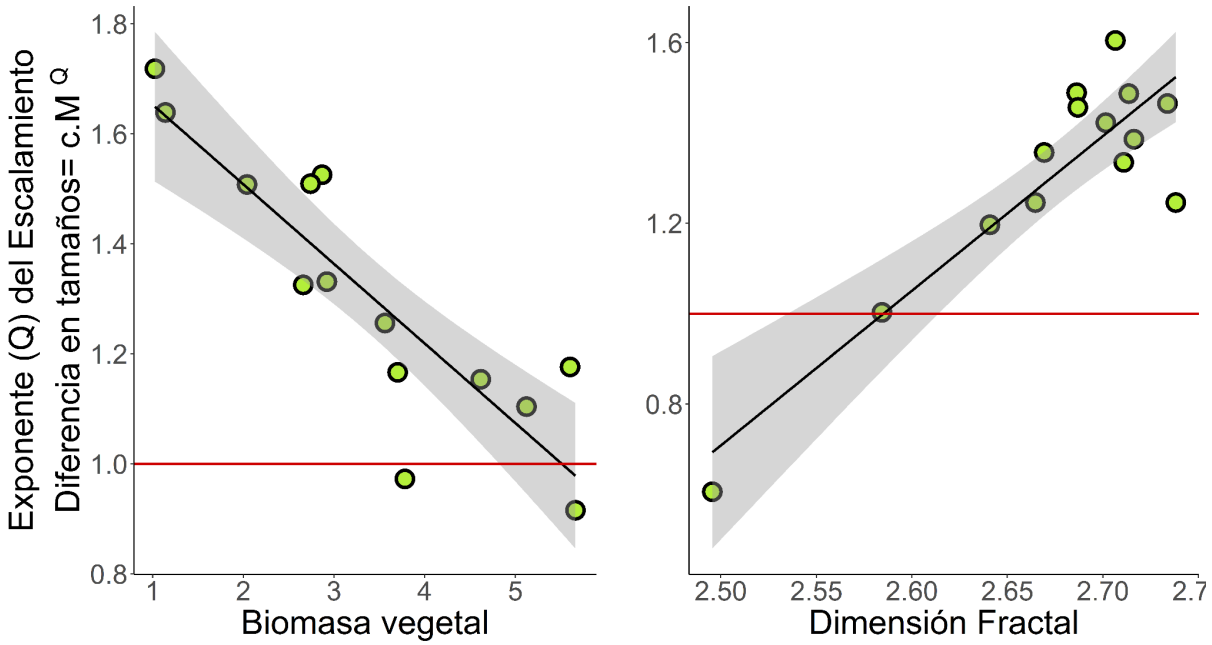


Figura 2. Efecto de la biomasa de plantas y la dimensión fractal en el exponente (q) del escalamiento de la diferencia en tamaños con el tamaño corporal promedio (*Diferencia en tamaños= c.M*^{q}) de especies herbívoras ($F_{2,11}$= 20.61, R^2= 0.75, p-valor= 1.00e^{-4}). La biomasa vegetal corresponde al promedio de biomasa aérea seca en cada unidad muestral de cada charco (g/400 cm^2). La dimensión fractal fue estimada mediante el método de transecta. La banda gris indica el intervalo de confianza al 95%. La línea roja (b=1) indica el escalamiento constante de la diferencia en tamaños con el tamaño corporal.

Cabe mencionar que se observó una correlación negativa entre el exponente de Taylor (b) y el exponente del escalamiento de la diferencia en tamaños (q) (corr= -0.58, p-valor= 0.02), lo cual sugiere que cuanto mayor es el aumento en varianza con el tamaño corporal, menor es la tendencia a diferenciarse entre las especies de tamaños grandes ($F_{2,11}$= 6.40, R^2= 0.29, p-valor= 0.02; Fig. 3). Es decir, la relación observada entre los exponentes b y q no sustenta la existencia de un solapamiento constante entre especies adyacentes.

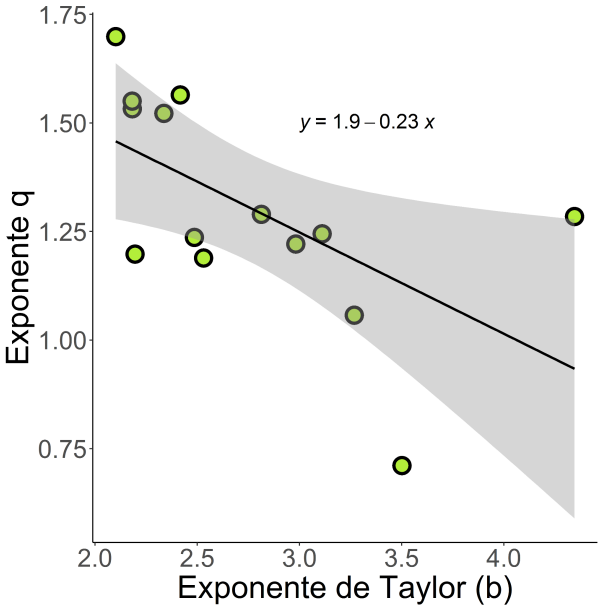


Figura 3. Relación entre el exponente (q) del escalamiento de la diferencia en tamaños corporales con el tamaño corporal medio (*Diferencia en tamaños*= $c.M^q$) y el exponente de Taylor (b), correspondiente al escalamiento varianza-media en tamaños corporales (*varianza*= $a.M^b$), en herbívoros ($F_{1,12}$=6.40, R^2=0.29, p-valor=0.02). La banda gris indica el intervalo de confianza al 95% (-0.41,-0.04). La asociación observada difiere significativamente de la pendiente de dos predicha en el capítulo anterior para un empaquetamiento constante en todos los tamaños corporales.

Finalmente, el intercepto o constante (c) de estandarización del escalamiento de la diferencia en tamaños se asoció negativamente con la biomasa de plantas y positivamente con la centralidad de intermediación de las comunidades ($F_{2,11}$= 10.56, R^2= 0.59, p-valor= 0.002; AICw=0.41; Fig. 4). Esto indica que la diferencia promedio entre especies de un charco disminuye al aumentar la biomasa vegetal disponible y aumenta en las comunidades ubicadas en regiones centrales del paisaje.

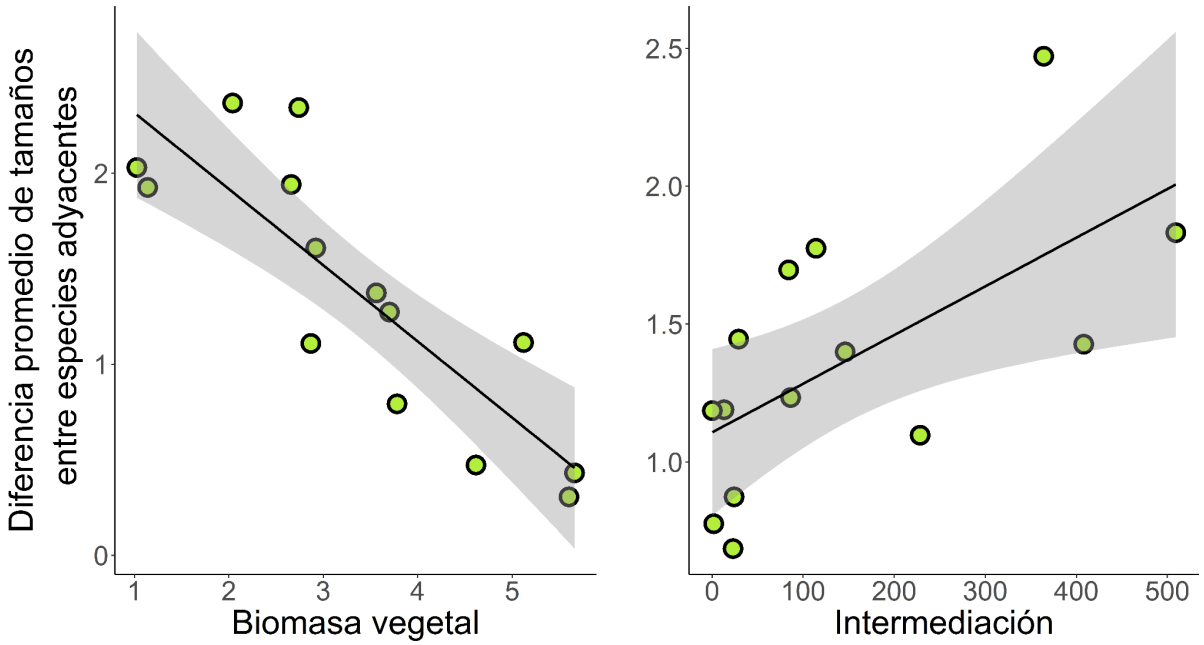


Figura 4. Efecto de la biomasa de plantas y la centralidad (intermediación en la red de percolación) en la diferencia promedio de tamaños entre especies herbívoras adyacentes ($F_{2,11}$= 10.56, R^2= 0.59, p-valor= 0.002). Esta diferencia corresponde al intercepto (*c*) del escalamiento *Diferencia en tamaños*= $c.M^q$. La biomasa vegetal corresponde al promedio de biomasa colectado en cada unidad muestral de cada charco (g/400 cm^2). La intermediación de cada comunidad local fue estimada a partir de la red de percolación. La banda gris indica el intervalo de confianza al 95%.

Discusión

El presente trabajo buscó unificar desde una perspectiva empírica diferentes marcos teóricos bien desarrollados en ecología pero con pocas conexiones explícitas. La Ley de Taylor, el empaquetamiento de especies y la Teoría de Escalamiento Espacial son independientemente sustentadas por los patrones observados en este y otros trabajos (ej. Taylor 1961, MacArthur 1970, Ritchie & Olff 1999, Ritchie 2010, Cohen *et al.* 2012). No obstante, las derivaciones teóricas del capítulo anterior y los patrones empíricos aquí considerados indican que, cuando se considera la estructura de tamaños corporales, se trataría de tres fenómenos mecanísticamente interrelacionados. En el sistema de estudio, la varianza intra-específica en tamaños corporales escala con la media, al igual que el nivel de diferenciación entre especies, respondiendo ambos escalamientos y el resultante empaquetamiento de especies en una comunidad a los gradientes en recursos y heterogeneidad del sistema. Esto constituye un aporte tanto a aspectos clásicos de la teoría ecológica (similitud límite y coexistencia de especies) como a su relación con la Ley de Taylor y Teoría de Escalamiento Espacial.

Asimismo, representa un avance a la comprensión del ensamblaje de las comunidades al trasladar el foco desde visiones tipológicas hacia visiones poblacionales (Mayr 1982, 1997).

El escalamiento de Taylor es una de las regularidades empíricas más importantes en Biología y otras ciencias (Marquet *et al.* 2005). Considerar esta regularidad permite avanzar en derivaciones que conecten la dispersión de los rasgos u otras propiedades ecológicas con el funcionamiento de los ecosistemas (ej. Kilpatrick & Ives 2003, Ballantyne *et al.* 2005, Thibault *et al.* 2011, Cohen *et al.* 2012, Giometto *et al.* 2013, Xu 2016, Cohen 2020). No obstante, la regularidad de la Ley de Taylor en un contexto ecológico, donde los datos son típicamente ruidosos, ha alertado sobre su potencial trivialidad (Cohen & Xu 2015). De hecho, la varianza está asociada con la media desde su fórmula de cálculo, esperándose que si nada pasa el exponente de Taylor sea dos (Kilpatrick & Ives 2003, Ballantyne *et al.* 2005). En este contexto, tanto el desvío del exponente del valor esperado de dos en las comunidades locales, como su variación sistemática en gradientes ambientales con buen sentido biológico (recursos y heterogeneidad), sustentan la capacidad de este patrón de capturar procesos ecológicos relevantes (Ma 2015, Cobain *et al.* 2019). En el sistema de estudio, la dispersión en tamaños corporales es proporcionalmente mayor en las especies de mayor tamaño. No obstante, el aumento en los recursos disponibles lleva incluso a una mayor dispersión de tamaños en los organismos más grandes. Lo opuesto ocurre con la dimensión fractal, la cual refleja tanto la heterogeneidad como la distribución y densidad de parches de recursos y condiciones en el ambiente (Ritchie & Olff 1999, Richie 2010). El aumento en este componente de la heterogeneidad espacial aproxima el escalamiento de Taylor al valor esperado de dos, donde la dispersión es proporcionalmente similar en todos los tamaños corporales (Kilpatrick & Ives 2003, Ballantyne *et al.* 2005). Es decir, un aumento en la fractalidad y heterogeneidad del sistema determina una distribución equitativa de dispersiones en todos los tamaños corporales. Estos efectos del ambiente en la Ley de Taylor sugieren una respuesta diferencial según tamaños corporales y también potenciales efectos en la competencia intra e interespecífica determinando el patrón de empaquetamiento de especies en el sistema. Una interpretación plausible es que en los sistemas más heterogéneos y con menos recursos, los organismos más grandes desplazan por competencia directa e indirecta (Arim & Marquet 2004). Paralelamente, si esta dispersión en atributos está limitada por competencia interespecífica, los mayores recursos también permitirían ampliar la dispersión al tolerarse un mayor grado de superposición de nichos (Kilpatrick & Ives 2003). Los sistemas más homogéneos albergan comunidades donde las especies de mayor tamaño presentan una mayor amplitud de tamaños, lo cual sugiere que serían capaces de una mayor

captura de recursos. Por último, la reducción de la depredación con el tamaño corporal también puede explicar el aumento en dispersión con el tamaño. Al ser la depredación un fenómeno tamaño-dependiente suele concentrarse en clases chicas de individuos, repercutiendo en una reducción de la variabilidad intraespecífica (Morin 1999, Arim & Marquet 2004, Brose *et al.* 2006, Arim *et al.* 2010, 2011, Quintana *et al.* 2015).

Notablemente, la respuesta en los patrones de empaquetamiento tamaño-dependiente involucraron cambios tanto en el escalamiento en varianza como en el escalamiento en diferenciación con el tamaño corporal. Las mismas variables ambientales que afectaron al escalamiento de Taylor afectaron el escalamiento en diferencia en tamaños corporales. La biomasa de recursos aumenta la similitud en el tamaño medio de las especies grandes y lo opuesto ocurre con la fractalidad del paisaje. Este resultado es congruente con los patrones observados en coleópteros de este mismo sistema (Rodríguez-Tricot & Arim 2020-Capítulo 1). Si solo consideramos este patrón las comunidades con más recursos y menos fractalidad presentan mayor sobreposición de tamaños en las especies más grandes. No obstante, como indica el análisis del capítulo anterior, esta interpretación puede ser incompleta ya que este patrón de empaquetamiento puede revertirse con un exponente de Taylor que indique una reducción de la varianza relativa en el mismo gradiente ambiental. En nuestro sistema de estudio ambos escalamientos estuvieron significativa y negativamente asociados, con una pendiente opuesta a la expectativa teórica para un empaquetamiento constante (Capítulo 2). Por tanto, ambos escalamientos refuerzan el rol de los gradientes ambientales en los patrones de empaquetamiento tamaño-dependientes.

La ubicación relativa de una comunidad en el paisaje fue un determinante del empaquetamiento promedio en las comunidades, en donde las comunidades más centrales presentaron mayores diferencias en tamaño corporal entre especies (Fig. 4). Una interpretación plausible a este patrón sería la existencia de un gradiente de importancia en mecanismos equiparadores hacia estabilizadores en el gradiente de aislamiento-centralidad de las comunidades (Chesson 2020). Los sistemas aislados con mayor efecto de filtros ambientales estarían compuestos por especies similares, con desempeño equivalente. Contrariamente, la coexistencia en comunidades centrales dependería más de procesos de estabilización (diferenciación de nicho) (Chesson 2020). Este patrón se suma a la amplia evidencia sustentando un papel del aislamiento de las comunidades en sus procesos de ensamblaje (Ai *et al.* 2013, Borthagaray *et al.* 2015, Leibold & Chase 2018). No obstante esto contradice predicciones centrales de la teoría de metacomunidades. En particular, se espera

que el incremento en el efecto de masa al aumentar la centralidad de una comunidad, favorezca la coexistencia de especies similares, patrón opuesto al aquí reportado (Borthagaray *et al.* 2015, Leibold & Chase 2018). Entender cómo afectan los procesos de dispersión y la disponibilidad de recursos a la estructura de las comunidades constituye una necesidad para el avance del marco teórico en general (Ai *et al.* 2013, Thompson *et al.* 2020) y de la TEE en particular (Ritchie 2010). Los resultados de este trabajo presentan patrones de empaquetamiento asociados a estos gradientes ambientales, dando cuenta tanto del distanciamiento entre especies (ej. razones Hutchinsonianas, Teoría de Escalamiento Espacial) como del escalamiento en dispersión de rasgos (Ley de Taylor). A pesar de la larga atención dedicada al fenómeno de empaquetamiento de especies, su dependencia conjunta del tamaño corporal, el aislamiento de las comunidades y los recursos disponibles han sido poco consideradas (Ritchie 2010, Rodríguez-Tricot & Arim 2020).

El análisis del fenómeno de empaquetamiento de especies dando cuenta de su dependencia del tamaño corporal ha permitido visualizar patrones robustos de asociación con la riqueza de especies, recursos y estructura del paisaje (Rodríguez-Tricot & Arim 2020-Capítulo 1 y este capítulo). Estos son patrones predichos por la teoría clásica y moderna de nicho, pero notablemente poco reportados si se considera su lugar en la construcción del marco teórico de ecología de comunidades. El marco de abordaje propuesto en este capítulo puede proveer tanto una perspectiva mecanicista nueva al fenómeno de ensamblaje de comunidades, como una aproximación que permite su análisis en sistemas naturales. Este trabajo se basó en 14 comunidades locales para las cuales se contó con suficiente información como para estimar los escalamientos de Taylor entre especies y el escalamiento en diferencia de tamaños corporales. Por un lado, esto limita la cantidad de variables que pueden ser consideradas (Zuur *et al.* 2009). Las implicancias de los resultados aquí presentados para la comprensión de los procesos de ensamblaje de comunidades demanda nuevos análisis a futuro, con múltiples comunidades locales y en amplios gradientes ambientales, profundizando en el rol de los procesos metacomunitarios. La invariabilidad del empaquetamiento de especies en el gradiente de tamaños corporales o su dependencia de contextos ambientales emerge de este capítulo como una interesante perspectiva de análisis. En este sentido, la detección de relaciones claras y significativas, a pesar del bajo poder estadístico, sugiere la existencia de un mecanismo subyacente fuerte, evidente a pesar de los pocos datos disponibles y el ruido inherente a las estimaciones de parámetros con datos de campo.

Los patrones aquí reportados también pueden contribuir a la comprensión de otros fenómenos como la Regla de Equivalencia Energética (REE). Esta regla indica que los organismos de diferente tamaño corporal no tienen en principio una ventaja en la utilización de recursos. Específicamente, en promedio, el uso de energía se distribuye homogéneamente entre clases de tamaño corporal (Damuth 1981). Esta regla emerge de la combinación del escalamiento con el tamaño corporal de la demanda metabólica (TM) con un exponente de 0.75 $\left(TM \sim M^{0.75}\right)$ y el escalamiento en densidad de individuos (D) con un exponente de -0.75 $\left(D \sim M^{-0.75}\right)$, determinando la ausencia de cambios sistemáticos en la utilización de energía por poblaciones de diferente tamaño corporal $\left(TM \cdot D \sim M^{0.75} \cdot M^{-0.75} \sim M^{0}\right)$. La potencial existencia de un empaquetamiento constante en el gradiente de tamaños complementaría a la REE. Por un lado, la tendencia a una superposición constante entre especies implica que ningún grupo se desvía sistemáticamente en la utilización de recursos en relación a otros. Una de las críticas a la Regla de Equivalencia Energética es el supuesto de que todas las especies hacen uso de una misma cantidad de recursos (Savage *et al.* 2004, White *et al.* 2007). La TEE propone que la estructura fractal del ambiente y los compromisos del tamaño mínimo de parche y concentración de recursos que requieren especies de diferente tamaño corporal, determinan una disponibilidad de recursos similar para todas las especies (Ritchie 2010, p.100). De este modo esta teoría proporciona una explicación mecanicista para la REE. No obstante la TEE no considera el escalamiento en variación intraespecífica, el cual podría afectar la disponibilidad de recursos para las especies de diferente tamaño. En este capítulo damos cuenta de este escalamiento, de su asociación con el escalamiento en diferencias y del efecto de gradientes de fractalidad. No obstante, no encontramos sustento a una superposición constante de rasgos. que indique un nivel similar de recursos para las especies de todos los tamaños. En este sentido, desviaciones de la REE (ej. Russo *et al.* 2003, Carbone *et al.* 2007) podrían explicarse por cambios sistemáticos en la sobreposición de uso de recursos, como los aquí reportados. La interrelación entre la Regla de Equivalencia Energética y el empaquetamiento tamaño-dependiente constituye así un área de atención futura tanto desde perspectivas teóricas como empíricas.

Uno de los principales desafíos de la ecología es avanzar en el desarrollo de una teoría unificada y mecanicista de la biodiversidad (Marquet *et al.* 2014, Worm & Tittensor 2018). Este trabajo ha intentado aportar a la comprensión de los mecanismos subyacentes al ensamblaje de la diversidad biológica desde nuevas perspectivas. Específicamente, mostramos cómo el fenómeno de empaquetamiento de especies emerge de la combinación de

mecanismos capturados en la Teoría de Nicho (ej. similitud límite; Chase & Leibold 2003), Teoría de Escalamiento Espacial (Ritchie & Olff 1999, Ritchie 2010) y la Ley de Taylor (Taylor 1961) en el marco de tamaños corporales. En su interrelación teórica y empírica se evidencia una interesante línea de trabajo, aportando nuevas perspectivas y abordajes a la búsqueda de los mecanismos detrás de los patrones de la coexistencia de especies y la biodiversidad emergente.

Bibliografía

Abrams, P. A., & Rueffler, C. (2009). Coexistence and limiting similarity of consumer species competing for a linear array of resources. *Ecology*, *90*(3), 812-822.

Ai, D., Gravel, D., Chu, C., & Wang, G. (2013). Spatial structures of the environment and of dispersal impact species distribution in competitive metacommunities. PLoS One, 8(7), e68927.

Arim, M., Abades, S. R., Laufer, G., Loureiro, M., & Marquet, P. A. (2010). Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. Oikos, 119(1), 147-153.

Arim, M., Berazategui, M., Barreneche, J. M., Ziegler, L., Zarucki, M., & Abades, S. R. (2011). Determinants of density–body size scaling within food webs and tools for their detection. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 45, pp. 1-39). Academic Press.

Arim, M., & Marquet, P. A. (2004). Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. Ecology Letters, 7(7), 557-564.

Ballantyne Iv, F., & Kerkhoff, A. J. (2005). Reproductive correlation and mean–variance scaling of reproductive output for a forest model. Journal of theoretical biology, 235(3), 373-380.

Ballantyne IV, F., & J. Kerkhoff, A. (2007). The observed range for temporal mean‐variance scaling exponents can be explained by reproductive correlation. Oikos, 116(1), 174-180.

Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., ... & Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, *26*(4), 183-192.

Borthagaray, A. I., Barreneche, J. M., Abades, S., & Arim, M. (2014). Modularity along organism dispersal gradients challenges a prevailing view of abrupt transitions in animal landscape perception.

Borthagaray, A. I., Pinelli, V., Berazategui, M., Rodríguez-Tricot, L., & Arim, M. (2015). Effects of metacommunity networks on local community structures: from theoretical predictions to empirical evaluations. In *Aquatic functional biodiversity* (pp. 75-111). Academic Press.

Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E. L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L. F., ... & Cohen, J. E. (2006). Consumer–resource body‐size relationships in natural food webs. *Ecology*, *87*(10), 2411-2417.

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. Springer, New York.

Butts, C. T. (2020). *sna*: Tools for Social Network Analysis. R package versión 2.6. https://CRAN.R-project.org/package=sna

Cadotte, M. W., & Tucker, C. M. (2017). Should environmental filtering be abandoned?. Trends in ecology & evolution, 32(6), 429-437.

Carbone, C., Rowcliffe, J. M., Cowlishaw, G., & Isaac, N. J. (2007). The scaling of abundance in consumers and their resources: implications for the energy equivalence rule. *The American Naturalist*, *170*(3), 479-484.

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press.

Chesson, P. (2020). Species coexistence. En: McCann, K. S. & Gellner, G. (Eds.). *Theoretical ecology: concepts and applications*. United Kingdom Oxford university Press.

Clark, J. S., Bell, D., Chu, C., Courbaud, B., Dietze, M., Hersh, M., ... & Wyckoff, P. (2010). High‐dimensional coexistence based on individual variation: a synthesis of evidence. *Ecological Monographs*, *80*(4), 569-608.

Cobain, Matthew RD, Markus Brede, and Clive N. Trueman. "Taylor's power law captures the effects of environmental variability on community structure: An example from fishes in the North Sea." *Journal of Animal Ecology* 88.2 (2019): 290-301.

Cody, M. L. (2004). Assembly rules at different scales in plant and bird communities. En: Weiher E. & Keddy, P. A. (Eds.). *The Search for Assembly Rules in Ecological Communities. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom*.

Cohen, J. E. (2020). Species-abundance distributions and Taylor’s power law of fluctuation scaling. Theoretical Ecology, 13(4), 607-614.

Cohen, J. E., Xu, M., & Schuster, W. S. (2012). Allometric scaling of population variance with mean body size is predicted from Taylor's law and density-mass allometry. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(39), 15829-15834.

Cohen, J. E., & Xu, M. (2015). Random sampling of skewed distributions implies Taylor's power law of fluctuation scaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(25), 7749-7754.

Csardi, G., & Nepusz, T. (2006). The *igraph* software package for complex network research. *InterJournal, complex systems*, *1695*(5), 1-9.

Damuth, J. (1981). Population density and body size in mammals. *Nature*, *290*(5808), 699-700.

Darwin, C. R. (1859). On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, Londres.

Dayan, T., & Simberloff, D. (2005). Ecological and community‐wide character displacement: the next generation. Ecology letters, 8(8), 875-894.

Economo, E. P., & Keitt, T. H. (2010). Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. *Oikos*, *119*(8), 1355-1363.

Eisler, Z., Bartos, I., & Kertész, J. (2008). Fluctuation scaling in complex systems: Taylor's law and beyond. Advances in Physics, 57(1), 89-142.

Gibert, J. P., Dell, A. I., DeLong, J. P., & Pawar, S. (2015). Scaling-up trait variation from individuals to ecosystems. In Advances in Ecological Research (Vol. 52, pp. 1-17). Academic Press.

Gibert, J. P., & DeLong, J. P. (2017). Phenotypic variation explains food web structural patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(42), 11187-11192.

Giometto, A., Altermatt, F., Carrara, F., Maritan, A., & Rinaldo, A. (2013). Scaling body size fluctuations. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(12), 4646-4650.

Gneiting, T., Ševčíková, H., & Percival, D. B. (2012). Estimators of fractal dimension: Assessing the roughness of time series and spatial data. *Statistical Science*, 247-277.

Hallgrímsson, B. & Hall B. K. (2005). Variation. A central concept in biology. Elsevier, New York.

Heino, J., Melo, A. S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S., & Bini, L. M. (2014). Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*, *60*(5), 845-869.

Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. The American Naturalist, 93(870), 145-159.

Illarze, M., Grandal, E. O., Rodriguez-Tricot, L., Pinelli, V., Piñeiro-Guerra, J. M., Sosa-Panzera, L., ... & Arim, M. (2021). La diversidad escondida: invertebrados de charcos temporales en Barra Grande, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, *30*(2), e30-2.

Jenkins, D. G., Brescacin, C. R., Duxbury, C. V., Elliott, J. A., Evans, J. A., Grablow, K. R., ... & Williams, S. E. (2007). Does size matter for dispersal distance?. *Global Ecology and Biogeography*, *16*(4), 415-425.

Karperien, A. (2013). FracLac for ImageJ. – http://rsb.info.nih.gov/ij/plugins/fraclac/FLHelp/Introduction.htm

Kilpatrick, A. M., & Ives, A. R. (2003). Species interactions can explain Taylor's power law for ecological time series. Nature, 422(6927), 65-68.

Laufer, G., Arim, M., Loureiro, M., Piñeiro-Guerra, J. M., Clavijo-Baquet, S., & Fagúndez, C. (2009). Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. *Neotropical Ichthyology*, *7*, 77-86.

Leibold, M. A., & Chase, J. M. (2018). Metacommunity ecology, volume 59. In *Metacommunity Ecology, Volume 59*. Princeton University Press.

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.

Losos, J. B., Naeem, S., & Colwell, R. K. (1989). Hutchinsonian ratios and statistical power. *Evolution*, 43(8), 1820-1826.

Ma, Z. (2015). Power law analysis of the human microbiome. *Molecular ecology*, 24(21), 5428-5445.

Mac Nally, R. C. (1988). On the statistical significance of the Hutchinsonian size‐ratio parameter. *Ecology*, *69*(6), 1974-1982.

MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921), 377-385.

MacArthur, R. (1970). Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical population biology*, *1*(1), 1-11.

Marquet, P. A., Quiñones, R. A., Abades, S., Labra, F., Tognelli, M., Arim, M., & Rivadeneira, M. (2005). Scaling and power-laws in ecological systems. *Journal of Experimental Biology*, *208*(9), 1749-1769.

Marquet, P. A., Allen, A. P., Brown, J. H., Dunne, J. A., Enquist, B. J., Gillooly, J. F., ... & West, G. B. (2014). On theory in ecology. *BioScience*, *64*(8), 701-710.

May, R. M. (1974). On the theory of niche overlap. *Theoretical population biology*, *5*(3), 297-332.

Mayr, E. (1982). The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance. Harvard University Press.

Moran, E. V., Hartig, F., & Bell, D. M. (2016). Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses. *Global Change Biology*, *22*(1), 137-150.

Morin, P. J. (1999). Community ecology. John Wiley & Sons.

Paradis, E., & Schliep, K. (2019). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, *35*(3), 526-528.

Park, S. J., Taylor, R. A. J., & Grewal, P. S. (2013). Spatial organization of soil nematode communities in urban landscapes: Taylor's Power Law reveals life strategy characteristics. *Applied Soil Ecology*, *64*, 214-222.

Piñeiro‐Guerra, J. M., Fagúndez‐Pachón, C., Oesterheld, M., & Arim, M. (2014). Biodiversity–productivity relationship in ponds: Community and metacommunity patterns along time and environmental gradients. *Austral Ecology*, *39*(7), 808-818.

Rundle, S. D., Bilton, D. T., & Foggo, A. (2007). By wind, wings or water: body size, dispersal and range size in aquatic invertebrates. En: Hildrew, A. G., Raffaelli, D. G., & Edmonds-Brown, R. (Eds.). *Body size: the structure and function of aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge*, 186-209.

Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge university press.

Quintana, X. D., Arim, M., Badosa, A., Blanco, J. M., Boix, D., Brucet, S., ... & Søndergaard, M. (2015). Predation and competition effects on the size diversity of aquatic communities. *Aquatic Sciences*, *77*(1), 45-57.

R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/

Ritchie, M. E. (2010). Scale, heterogeneity, and the structure and diversity of ecological communities. In *Scale, Heterogeneity, and the Structure and Diversity of Ecological Communities*. Princeton University Press.

Ritchie, M. E., & Olff, H. (1999). Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, 400(6744), 557-560.

Rodríguez‐Tricot, L., & Arim, M. (2020). From Hutchinsonian ratios to spatial scaling theory: the interplay among limiting similarity, body size and landscape structure. *Ecography*, 43(2), 318-327.

Rosenzweig, M. L. (1995). Species diversity in space and time. Cambridge university press.

Rozenfeld, A. F., Arnaud-Haond, S., Hernández-García, E., Eguíluz, V. M., Serrão, E. A., & Duarte, C. M. (2008). Network analysis identifies weak and strong links in a metapopulation system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(48), 18824-18829.

Russo, S. E., Robinson, S. K., & Terborgh, J. (2003). Size-abundance relationships in an Amazonian bird community: implications for the energetic equivalence rule. *The American Naturalist*, *161*(2), 267-283.

Savage, V. M., Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., & Charnov, E. L. (2004). Effects of body size and temperature on population growth. *The American Naturalist*, *163*(3), 429-441.

Savary, P., Foltête, J. C., Moal, H., Vuidel, G., & Garnier, S. (2021). graph4lg: A package for constructing and analysing graphs for landscape genetics in R. *Methods in Ecology and Evolution*, *12*(3), 539-547.

Scheffer, M., & Van Nes, E. H. (2006). Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(16), 6230-6235.

Schielzeth, H. (2010). Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*(2), 103-113.

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., ... & Wardle, D. A. (2015). A global meta‐analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology letters*, *18*(12), 1406-1419.

Taylor, L. R. (1961). Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 189(4766), 732-735.

Taylor, L. R., & Woiwod, I. P. (1982). Comparative synoptic dynamics. I. Relationships between inter-and intra-specific spatial and temporal variance/mean population parameters. *The Journal of Animal Ecology*, 879-906.

Thibault, K. M., White, E. P., Hurlbert, A. H., & Ernest, S. M. (2011). Multimodality in the individual size distributions of bird communities. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 145-153.

Thompson, P. L., Guzman, L. M., De Meester, L., Horváth, Z., Ptacnik, R., Vanschoenwinkel, B., ... & Chase, J. M. (2020). A process‐based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. *Ecology letters*, *23*(9), 1314-1329.

Ulrich, W., Kusumoto, B., Shiono, T., & Kubota, Y. (2021). Latitudinal gradients and scaling regions in trait space: Taylor's power law in Japanese woody plants. *Global Ecology and Biogeography*, *30*(6), 1334-1343.

Urban, D., & Keitt, T. (2001). Landscape connectivity: a graph‐theoretic perspective. *Ecology*, 82(5), 1205-1218.

Vignoli, L., Bissattini, A. M., & Luiselli, L. (2017). Food partitioning and the evolution of non-randomly structured communities in tailed amphibians: a worldwide systematic review. *Biological Journal of the Linnean Society*, *120*(3), 489-502.

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L. I. N., Albert, C. H., Hulshof, C., ... & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, *27*(4), 244-252.

Westerband, A. C., Funk, J. L., & Barton, K. E. (2021). Intraspecific trait variation in plants: a renewed focus on its role in ecological processes. *Annals of Botany,* 127(4), 397-410.

White, E. P., Xiao, X., Nick, J. B., & Sibly, R. M. (2012). Methodological tools. En: Sibly, R. M., Brown, J. H., & Kodric-Brown, A. (Eds.). *Metabolic ecology: a scaling approach*. John Wiley & Sons.

Worm, B., & Tittensor, D. P. (2018). A theory of global biodiversity (MPB-60). In *A Theory of Global Biodiversity (MPB-60)*. Princeton University Press.

Xu, M. (2016). Ecological scaling laws link individual body size variation to population abundance fluctuation. *Oikos*, 125(3), 288-299.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R (Vol. 574). New York: Springer.

Material suplementario

Tabla Suplementaria 1. Coeficientes del escalamiento de la varianza con el valor medio del tamaño corporal de herbívoros de charcos temporales (Rocha, Uruguay). Se indica el número identificador de cada charco, el valor del intercepto (a) y pendiente (b) del escalamiento de Taylor, el error estándar de cada coeficiente, el p-valor asociado, y el número de especies (S) en cada charco. Todas las regresiones fueron significativas (p-valor<0.05), salvo en el charco 43 donde el ajuste fue marginalmente significativo.

Charco	a	Error std (a)	b	Error std (b)	p-valor	S
2	0.69	1.53	3.50	1.08	2.31E-02	4
6	2.21	1.04	2.42	0.48	3.50E-06	11
8	0.92	1.08	2.20	0.51	1.32E-02	4
10	-0.97	1.31	3.27	0.95	2.30E-03	6
11	-1.94	0.98	4.34	0.76	3.30E-04	6
25	1.40	0.75	2.34	0.48	6.97E-05	8
41	4.65	0.26	2.18	0.17	2.41E-02	3
43	4.13	1.15	2.18	0.54	7.87E-02	3
47	-1.12	0.30	2.10	0.09	1.39E-02	3
49	2.69	1.17	2.98	0.92	2.28E-02	4
51	0.51	1.13	3.11	0.77	1.50E-02	4
55	2.04	1.37	2.53	0.70	1.92E-03	6
56	1.97	1.70	2.49	0.81	8.55E-03	5
222	0.45	0.80	2.81	0.49	2.79E-06	10

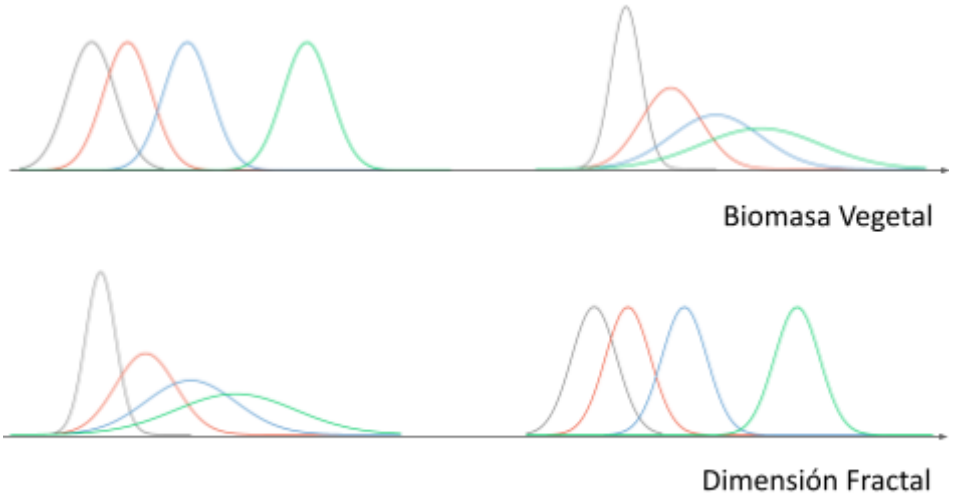


Figura Suplementaria 1. Superposición de tamaños corporales entre especies a lo largo de gradientes de biomasa vegetal y dimensión fractal del paisaje. Efecto de variables ambientales en los escalamientos de varianza y diferencia en tamaños en función del tamaño corporal de herbívoros, en la metacomunidad de charcos temporales estudiada; imagen ilustrativa. Aquellos charcos de mayor biomasa vegetal y menor dimensión fractal presentan una mayor dispersión de tamaños corporales en las especies de mayores tamaños ($b>2$) pero diferencias entre especies de distintos tamaños proporcionalmente similares ($q\sim1$). En cambio, en sistemas de menor biomasa vegetal y mayor dimensión fractal se observa una dispersión en tamaños proporcionalmente similar en todos los tamaños corporales ($b\sim2$) y mayores diferencias entre especies a mayores tamaños ($q>1$).

Discusión general

Comprender el fenómeno de la biodiversidad requiere considerar abordajes deductivos e inductivos que interactúen retroalimentandose (Box 1976, Morin 2011, Marquet *et al.* 2014). Sin embargo, si bien existe una amplia cantidad de teorías ecológicas propuestas, como la Teoría de nicho (Chase & Leibold 2003), Teoría Metabólica (Brown *et al.* 2004), Teoría Neutral (Hubbell 2001), Teoría de Escalamiento Espacial (Ritchie 2010), Teoría de Ensamblaje de comunidades por Selección de Atributos (Shipley 2010), Teoría de Metacomunidades (Leibold & Chase 2018), su contraparte empírica se ha visto típicamente relegada (Arim *et al.* 2007, Logue *et al.* 2011, Grainger & Gilbert 2016), limitando el desarrollo del conocimiento en general y su síntesis teórica (Marquet *et al.* 2014). Sin datos que los validen o motiven reformulaciones, los desarrollos teóricos quedan en ejercicios intelectuales. Se ha destacado también la necesidad de avanzar hacia la unificación entre distintas teorías y perspectivas, buscando alcanzar mejores conceptualizaciones y capacidades para afrontar los desafíos ambientales del presente y el futuro (Scheiner & Willig 2008, Ritchie 2010, Marquet *et al.* 2014). La comprensión de patrones empíricos suele promover la unificación entre teorías, generando puentes que son difíciles de alcanzar desde motivaciones exclusivamente teóricas (ej. Hubbell 2001, Brown *et al.* 2004). Es indispensable entonces contar con datos "enmarcados" en las teorías disponibles para contrastar sus predicciones claves o los supuestos en que se fundamentan (Agrawal *et al.* 2007).

La Teoría de Escalamiento Espacial (TEE) se destaca por considerar la interacción entre la geometría fractal de la naturaleza y la escala de muestreo de los organismos, como determinante de los patrones de biodiversidad. La heterogeneidad es reconocida como una importante determinante de la coexistencia de especies (Rosenzweig 1995), pero suele ser entendida de decenas de formas en diferentes estudios (Loke & Chisholm 2022). Al poner el foco en la fractalidad, la TEE considera una métrica objetiva sobre la heterogeneidad de un sistema en términos de hábitats en el espacio, alimentos en los parches de hábitat y recursos en los alimentos (Ritchie & Olff 1999, Ritchie 2010). La TEE destaca en este sentido por transitar un abordaje a la heterogeneidad cuantitativo, replicable y trasladable entre estudios. Con esta cuantificación, logra formalizar una predicción mecanicista a la relación heterogeneidad-coexistencia y ensamblaje de comunidades. La TEE propone así un mecanismo alternativo a los habituales para explicar la estructura de las comunidades. En este contexto predice un efecto de la fractalidad del paisaje y los alimentos en el escalamiento en

diferencias de rasgos entre especies (Ritchie 2010). Esta conexión entre fractalidad y diversidad constituye una interesante novedad en la teoría ecológica. No obstante, las escasas evaluaciones existentes de la teoría no parecen ser ni adecuadas ni congruentes, y no abordan esta predicción de riesgo (Ritchie 2010, Rodríguez-Tricot & Arim 2020). En el Capítulo 1 de esta tesis se buscó realizar un aporte en este sentido. A partir de la consideración de distintos gradientes ambientales en fractalidad de un sistema natural, se encontraron patrones acordes a las predicciones de la TEE, destacando la importancia de la heterogeneidad -y en particular de su estructura fractal- como determinante de la estructura de tamaños. Notablemente, incluso cuando los patrones empíricos fueron opuestos a la predicción general de la teoría, la consideración de sus mecanismos permitió comprender estas desviaciones. Tanto su capacidad predictiva en patrones no observados previamente como su valor como marco de comprensión a los patrones opuestos a la predicción general, demuestran el atendible valor de la TEE en la construcción de una teoría ecológica de la biodiversidad.

Por otra parte, reconociendo la importancia de la variabilidad intra-específica en los patrones y procesos ecológicos, en el capítulo 2 buscamos superar el supuesto clásico de variabilidad constante en atributos entre especies coexistentes. Para ello trabajamos con la Ley de Taylor, una de las reglas empíricas más conocidas en ecología de poblaciones (Eisler *et al.* 2008). Este escalamiento ha sido poco considerado a nivel comunitario a pesar de haber sido frecuentemente sugerido como una interesante herramienta para el análisis de la variabilidad intraespecífica en mecanismos ecológicos (Marquet *et al.* 2005, Cohen *et al.* 2016). El reporte de este escalamiento en un atributo a nivel de individuos constituye entonces un aporte en sí mismo (Violle *et al.* 2012b). Esto es más destacable al considerar la relevancia ecológica del tamaño corporal y los pocos trabajos que han puesto el foco allí (pero ver Xu 2016, Wang & Xu 2017). Asimismo, el abordaje deductivo, desde una perspectiva tipológica y una de la variabilidad, permitió evidenciar un patrón esperado de empaquetamiento constante entre especies coexistentes no evidente habitualmente. La construcción teórica proporciona así un punto de referencia para contrastar con sistemas naturales. En nuestro caso, el ensamble de animales analizados presentó un empaquetamiento máximo en tamaños corporales intermedios, congruente con varios estudios y mecanismos propuestos.

A partir de este marco de referencia, el Capítulo 3 evaluó empíricamente la existencia de desviaciones de estos escalamientos asociadas a gradientes ambientales. Asimismo, consideramos la asociación entre ambos escalamientos y sus implicancias en la relación entre

empaquetamiento de especies y tamaño corporal. Los patrones observados sugieren vínculos entre el escalamiento varianza-tamaño medio, el empaquetamiento de especies y la percepción de la heterogeneidad tamaño-dependiente de la naturaleza no reportados previamente. Por tanto, este abordaje realiza un aporte a la comprensión del ensamblaje de las comunidades y la construcción de síntesis en ecología, incorporando la variación en atributos dentro de las especies, componente de la diversidad muchas veces relegado.

La TEE proporciona una perspectiva formalizada y singular así como predicciones novedosas en relación a otros marcos teóricos en ecología. De todos modos, vale mencionar que por momentos la presentación de la teoría es confusa y difícil de seguir (Lester 2012). Por un lado, su abordaje requiere profundizar en conocimientos sobre geometría fractal en otras fuentes. Además, la teoría involucra un número importante de parámetros, que ocasionalmente sufren modificaciones en su representación simbólica a lo largo de la presentación de las distintas ecuaciones (Lester 2012). Teniendo presente estas consideraciones, las oportunidades que ofrece la TEE para avanzar en la comprensión del fenómeno de la biodiversidad valen el desafío de superar estas barreras. Asimismo, la presentación en formatos accesibles para una amplia gama de investigadores empíricos y teóricos (ej. Berryman 1999, Hubbell 2001, Shipley 2010, Worm & Tittensor 2018) puede ser un paso esencial para el desarrollo futuro de la teoría. La falta de diálogo entre marcos teóricos y datos empíricos responde a dificultades para identificar predicciones concretas y explícitas pero también a la super-especialización de la ecología en distintas subdisciplinas (Pickett *et al.* 2007). Subsanar esta brecha requiere de mayor colaboración entre pares. Además, el desarrollo de la ecología, y el contexto socio-ecológico global, requiere más y mejores datos que contemplen la variabilidad intra-específica para distintos atributos funcionales, así como distintas escalas temporales y espaciales (Violle *et al.* 2012, Des Roches *et al.* 2021, Stump *et al.* 2022). Esto implica reconocer el valor y potencial de los datos colectados, así como enfocar esfuerzos en la capacitación para su curación y disponibilización (Gotelli & Ellison 2004, Hampton *et al.* 2013, Mouquet *et al.* 2015).

Coda

La *similitud límite* ha sido considerada como una "arena movediza" que ha mantenido atrapada a la ecología de comunidades (Rosenzweig 1995, p6). Hutchinson (1959) identificó a la dependencia de la coexistencia del tamaño corporal como una propiedad fundamental del

fenómeno, considerando en su momento las razones de tamaños constantes. MacArthur & Levins (1967) y May & MacArthur (1972) desarrollaron el marco sobre los límites a la coexistencia de especies. Schoener (1972) sugirió que el escalamiento en varianza con el tamaño debería ser parte central de este cuento. Estas visiones y teorías en buena medida pasaron de moda sin una extensa y rigurosa consideración empírica, lo cual podría explicar el empantanamiento del marco. Las últimas décadas han permitido dar algunos pasos fuera de la arena. La Teoría Moderna de Coexistencia y la Contemporánea de Nicho han aportado nuevas síntesis y desarrollos (ej. Chase & Leibold 2003, Letten *et al.* 2017, Chesson 2018, 2020). Asimismo, la Teoría de Escalamiento Espacial aportó nuevos mecanismos a la comprensión de la coexistencia de especies en gradientes de tamaños corporales y complejidades ambientales.

Esta tesis ha intentado aportar explícitamente a la construcción de abordajes deductivos-inductivos en ecología de comunidades. Partiendo de la consideración explícita de los datos ambientales y comunitarios requeridos para la evaluación de la TEE, se logró la primera evaluación de la predicción más novedosa de la teoría. A saber, la existencia de una conexión entre la fractalidad del ambiente y los patrones de coexistencia tamaño-dependientes. El contraste empírico, a la luz del marco teórico contemporáneo (Bolnick *et al.* 2011, Violle *et al.* 2012, Des Roches *et al.* 2018, Westerband *et al.* 2021, Stump *et al.* 2022), evidenció las limitaciones que una visión tipológica impone a la TEE y a los mecanismos de coexistencia en general. Se derivó entonces la conexión entre sobreposición de rasgos y los escalamientos en varianza (Ley de Taylor) y en diferenciación de rasgos con el tamaño corporal. Así se proporciona tanto un avance teórico general como una nueva perspectiva para el análisis empírico de los patrones de empaquetamiento de especies. Este abordaje permitió explorar los determinantes ambientales de ambos escalamientos y evidenciar una conexión entre estos. Se aporta así un ciclo deductivo-inductivo desde la evaluación de predicciones claves, la reformulación de aspectos del marco teórico y la vuelta a la evaluación de patrones naturales.

Bibliografía

Agrawal, A. A., Ackerly, D. D., Adler, F., Arnold, A. E., Cáceres, C., Doak, D. F., Post, E., Hudson, P., Maron, J., Mooney, K.A., Power, M., Schemske, D., Stachowicz, J.J., Strauss, S.Y., Turner, M. G. & Werner, E. (2007). Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *5*(3), 145-152.

Arim, M., Bozinovic, F., & Marquet, P. A. (2007). On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos*, *116*(9), 1524-1530.

Berryman, A. A. (1999). Principles of Population Dynamics and Their Application Stanley Thornes, Cheltenham, U.K.

Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C. & Vasseur, D.A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, *26*(4), 183-192.

Box, G. E. (1976). Science and statistics. *Journal of the American Statistical Association*, *71*(356), 791-799.

Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, *85*(7), 1771-1789.

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.

Chesson, P. (2018). Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *Journal of ecology*, *106*(5), 1773-1794.

Chesson, P. (2020). Species coexistence. En: McCann, K. S., & Gellner, G. (Eds.). *Theoretical ecology concepts and applications*. United Kingdom Oxford university Press.

Cohen, J. E., Lai, J., Coomes, D. A., & Allen, R. B. (2016). Taylor's law and related allometric power laws in New Zealand mountain beech forests: the roles of space, time and environment. *Oikos*, *125*(9), 1342-1357.

Des Roches, S., Post, D. M., Turley, N. E., Bailey, J. K., Hendry, A. P., Kinnison, M. T., Schweitzer, J. A., & Palkovacs, E. P. (2018). The ecological importance of intraspecific variation. *Nature ecology & evolution*, *2*(1), 57-64.

Des Roches, S., Pendleton, L. H., Shapiro, B., & Palkovacs, E. P. (2021). Conserving intraspecific variation for nature's contributions to people. *Nature Ecology & Evolution*, *5*(5), 574-582.

Gotelli, N. J., & Ellison, A. M. (2004). *A primer of ecological statistics* (Vol. 1). Sunderland: Sinauer Associates.

Grainger, T. N., & Gilbert, B. (2016). Dispersal and diversity in experimental metacommunities: linking theory and practice. *Oikos*, *125*(9), 1213-1223.

Hampton, S. E., Strasser, C. A., Tewksbury, J. J., Gram, W. K., Budden, A. E., Batcheller, A. L., Duke, C. S., & Porter, J. H. (2013). Big data and the future of ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *11*(3), 156-162.

Hubbell, S. P. (2001). A Unified Theory of Biodiversity and Biogeography–Princeton University Press. *Princeton, NJ*.

Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist*, *93*(870), 145-159.

Leibold, M. A., & Chase, J. M. (2018). Metacommunity ecology, volume 59. In *Metacommunity Ecology, Volume 59*. Princeton University Press.

Lester, R. E. (2012). Scale, Heterogeneity, and the Structure and Diversity of Ecological Communities. *Austral Ecology*, *1*(37), e1-e2.

Letten, A. D., Ke, P. J., & Fukami, T. (2017). Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecological Monographs*, *87*(2), 161-177.

Logue, J. B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H., & Metacommunity Working Group. (2011). Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution*, *26*(9), 482-491.

Loke, L. H., & Chisholm, R. A. (2022). Measuring habitat complexity and spatial heterogeneity in ecology. *Ecology Letters*, *25*(10), 2269-2288.

MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American naturalist*, *101*(921), 377-385.

Marquet, P. A., Quiñones, R. A., Abades, S., Labra, F., Tognelli, M., Arim, M., & Rivadeneira, M. (2005). Scaling and power-laws in ecological systems. *Journal of Experimental Biology*, *208*(9), 1749-1769.

Marquet, P. A., Allen, A. P., Brown, J. H., Dunne, J. A., Enquist, B. J., Gillooly, J. F., Gowaty, P. A., Green, J. L., Harte, J., Hubbell, S. P., O'Dwyer, J., Okie, J. G., Ostling, A., Ritchie, M., Storch, D., & West, G. B. (2014). On theory in ecology. *BioScience*, *64*(8), 701-710.

May, R. M., & MacArthur, R. H. (1972). Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *69*(5), 1109-1113.

Morin, P. J. (2011). Community ecology. John Wiley & Sons.

Mouquet, N., Lagadeuc, Y., Devictor, V., Doyen, L., Duputié, A., Eveillard, D., Faure, D., Garnier, E., Gimenez, O., Huneman, P., Jabot, F., Jarne, P., Joly, D., Julliard, R., Kéfi, S., Kergoat, G. J., Lavorel, S., Le Gall, L., Meslin, L., Morand, S., Morin, X., Morlon, H., Pinay, G., Pradel, R., Schurr, F. M., Thuiller, W., & Loreau, M. (2015). Predictive ecology in a changing world. *Journal of applied ecology*, *52*(5), 1293-1310.

Pickett, S. T., Kolasa, J., & Jones, C. G. (2010). *Ecological understanding: the nature of theory and the theory of nature*. Elsevier.

Ritchie, M. E., & Olff, H. (1999). Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature*, *400*(6744), 557-560.

Ritchie, M. E. (2010). Scale, heterogeneity, and the structure and diversity of ecological communities. In *Scale, Heterogeneity, and the Structure and Diversity of Ecological Communities*. Princeton University Press.

Rodríguez‐Tricot, L., & Arim, M. (2020). From Hutchinsonian ratios to spatial scaling theory: the interplay among limiting similarity, body size and landscape structure. *Ecography*, *43*(2), 318-327.

Rosenzweig, M. L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge university press.

Scheiner, S. M., & Willig, M. R. (2008). A general theory of ecology. *Theoretical ecology*, *1*(1), 21-28.

Schoener, T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, *185*(4145), 27-39.

Shipley, B. (2010). *From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities*. Cambridge University Press.

Stump, S. M., Song, C., Saavedra, S., Levine, J. M., & Vasseur, D. A. (2022). Synthesizing the effects of individual‐level variation on coexistence. *Ecological Monographs*, *92*(1), e01493.

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L. I. N., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, *27*(4), 244-252.

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., ... & Messier, J. (2012b). Viva la variance! A reply to Nakagawa & Schielzeth. *Trends in Ecology and Evolution*, *27*(9), 475-476.

Wang, H. F., & Xu, M. (2017). Individual size variation reduces spatial variation in abundance of tree community assemblage, not of tree populations. *Ecology and evolution*, *7*(24), 10815-10828.

Westerband, A. C., Funk, J. L., & Barton, K. E. (2021). Intraspecific trait variation in plants: a renewed focus on its role in ecological processes. *Annals of botany*, *127*(4), 397-410.

Worm, B., & Tittensor, D. P. (2018). A theory of global biodiversity (MPB-60). Princeton University Press.

Xu, M. (2016). Ecological scaling laws link individual body size variation to population abundance fluctuation. *Oikos*, *125*(3), 288-299.