

Tesis de Maestría en Ecología

# Variabilidad y determinantes del auto-raleo en un gremio de peces anuales

Lic. Matías Zarucki



Tesis de Maestría en Ecología

# Variabilidad y determinantes del auto-raleo en un gremio de peces anuales

Lic. Matías Zarucki

Maestría en Ciencias Biológicas, opción Ecología  
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)  
Facultad de Ciencias, Universidad de la República  
Montevideo

Orientador: Dr. Matías Arim

Tribunal:

Dr. Marcelo Loureiro

Dra. Ana I. Borthagaray

Dr. Danilo Calliari

## ÍNDICE

|   |    |
|---|----|
| Agrdecimientos.....   | 3  |
| Resumen.....  | 5  |
| Introducción.....   | 6  |
| Métodos.....  | 11 |
| Área de Estudio.....  | 11 |
| Muestreo.....   | 13 |
| Análisis de datos.....  | 15 |
| Resultados.....   | 16 |
| Auto-raleo a escala local.....  | 19 |
| Auto-raleo a escala paisaje.....  | 17 |
| Modelos con efectos aleatorios.....   | 24 |
| Pendiente (b) y su relación con el número de individuos en el muestreo..... | 26 |
| Discusión.....  | 29 |
| Auto-raleo a diferentes a escalas.....                                      | 31 |
| Determinantes del escalamiento densidad-masa.....                           | 34 |
| Regla de Equivalencia Energética .....                                      | 35 |
| Conclusiones .....  | 36 |
| Referencias bibliográficas.....   | 48 |

## **AGRADECIMIENTOS**

A Matías por la oportunidad de llevar adelante este trabajo y la paciencia para acompañarme a terminarlo.

Al tribunal por los buenos aportes, sugerencias y buena onda que enriquecieron el trabajo

A los amigos del Jolgory-Lab y RedRum (R.I.P), por su poca pero destacada colaboración en que este trabajo saliera adelante

A la familia, a luli y mis amigos por bancarme la cabeza

## **Resumen**

El tamaño corporal es una propiedad fundamental de los organismos, determinando su demanda metabólica y consecuentemente el uso de recursos. La relación entre el tamaño corporal y la abundancia revela el uso de recursos y su partición entre los organismos de un ecosistema, presentando menores abundancias aquellos organismos de mayor tamaño corporal. Se han documentado diferentes relaciones entre el tamaño corporal y la abundancia, pero los distintos abordajes utilizados implican diferentes procesos, limitando los esfuerzos de síntesis. El auto-raleo describe la disminución en densidad con el aumento del tamaño corporal promedio de los individuos de una población en diferentes espacios o tiempos, hipotetizándose que esto es resultado de una competencia tamaño-dependiente. Este patrón está ampliamente documentado en comunidades vegetales y de organismos sésiles, sin embargo son escasos los reportes en organismos de vida libre. La presente tesis pretende contribuir a la comprensión de los mecanismos subyacentes a la conexión densidad-tamaño corporal, analizando el patrón de auto-raleo en comunidades de peces anuales de charcos temporales a diferentes escalas de observación y vinculando los patrones a sus posibles determinantes. Para esto fueron relevadas comunidades donde coexisten 4 especies de peces anuales, presentes en un sistema de 50 charcos temporales en la localidad de Castillos (Rocha, Uruguay). Los análisis fueron conducidos a escala de paisaje y local, buscando contrastar los resultados entre escalas de observación. Además de las regresiones lineales clásicas del auto-raleo, se complementó con metodologías novedosas para este fenómeno como regresiones partidas y modelos mixtos. A escala de paisaje se detectó un patrón congruente con lo reportado a nivel macroecológico, donde el aumento en demanda energética con tamaño corporal surgiría como el principal mecanismo determinando la relación densidad-tamaño corporal. Se encontraron resultados contrastantes a diferentes escalas, y evidencia de cambios abruptos en la relación densidad-tamaño corporal. Además se encontró que la intensidad del auto-raleo está determinado por el número total de peces en el sistema, por encima de otros factores ambientales. En conjunto los resultados reportados sustentan una visión de la relación densidad-tamaño corporal en general y del auto-raleo en particular, en donde se destaca la naturaleza variable del fenómeno, con una intensidad y naturaleza determinado por la relación demanda-oferta en que se encuentre el sistema.

## **Introducción**

En la ecología moderna coexisten un complejo de visiones, con diferentes objetivos, metodologías y marcos teóricos (Woodward *et al*, 2011). Esto dificulta el desarrollo de una perspectiva integrativa que logre simplificar o encontrar puntos en común entre los diferentes ecosistemas, niveles organización y campos de investigación (Woodward *et al*, 2011; McGill, 2010). La capacidad de generar síntesis que trascienda a las diferentes tradiciones es un desafío clave para la ecología como disciplina (McGill, 2010). El avance de la ecología como ciencia también depende de contar con pilares confiables sobre los cuales construir nuevas hipótesis y puntos de encuentro entre teorías. No obstante, incluso a la interna de teorías ecológicas bien consolidadas, su dependencia de las condiciones de estudio y de una casuística robusta que las sustente suele ser un problema (Abrams, 1995; Hanski, 1999; Arim *et al*, 2007).

El tamaño corporal ha adquirido relevancia como atributo de los organismos, por la existencia de regularidades emergentes (Peters, 1983; Brown & Gillooly, 2003) y porque es quizá el principal atributo biológico, asociado a la mayoría de los rasgos y tasas biológicas que determinan su desempeño (de Ruiter *et al*, 1995; Reuman *et al*, 2009; Woodward *et al*, 2010). Sumado a esto, se trata de una de las características más fáciles de medir en la mayoría de los organismos (Woodward *et al*. 2005). El tamaño corporal determina la demanda metabólica y con esto la dependencia del tamaño en otras funciones biológicas (McNab, 2002; Brown *et al*, 2004). Así mismo, las interacciones bióticas, los requerimientos ambientales y la percepción del espacio dependen sistemáticamente del tamaño corporal (Ritchie, 2010; Sibly *et al*, 2012). Lo cual, se ha observado, determinaría la ocurrencia de escalamientos sistemáticos entre atributos a nivel orgánico, poblacional, comunitario y ecosistémico y el tamaño corporal de los organismos involucrados (Brown, 1995; Maurer, 1999; Gaston & Blackburn, 2000).

La relación entre el tamaño corporal y la abundancia es uno de los patrones de escalamiento más estudiado y en muchos sentidos menos comprendido (White *et al*, 2007a; Arim *et al*, 2011). La densidad de individuos es el resultado de múltiples procesos operando a distintas escalas ecológicas y evolutivas (Damuth, 2007), reflejando la demanda de recursos y su distribución entre los organismos de un sistema ecológico (Savages *et al*, 2004). En su visión más básica la ocurrencia de una disminución en la densidad con el aumento del tamaño corporal se debería al incremento en la demanda energética de un organismo al aumentar su masa (Damuth, 1981). Desde que Damuth (1981) describiera esta relación, cientos de artículos han sido publicados reportando patrones similares y discutiendo las implicancias ecológicas (Damuth, 1981, 1987, 1991, 1993, 2007; Enquist, *et al*, 1998; Gaston & Blackburn 2000; Marquet *et al*, 1990; Ackerman *et al*, 2004; McGill,

2008; Reuman *et al*, 2009; White *et al*, 2007a). No obstante, aspectos claves de esta relación continúan sin ser bien comprendidos. En este sentido, si bien suele invocarse una relación estable y predecible entre densidad y tamaño corporal (e.g. Brown *et al*, 2004), la gama de patrones es en realidad notablemente diversa (Gaston & Blackburn, 2000) y los mecanismos detrás de estas variaciones han sido raramente considerados (Arim *et al*, 2011).

A grandes escalas espaciales y/o rangos de tamaño corporal, la relación funcional entre la abundancia de individuos y el tamaño corporal, reflejaría típicamente una ley de potencia de exponente negativo:

$$D \sim a \cdot M^b$$

El exponente (b) de esta relación suele presentar valores cercanos a -0,75. No obstante, otros valores se han reportado para rangos particulares de tamaño corporal, diferentes grupos tróficos y sistemas estudiados (Nee, 1991; Gaston & Blackburn, 2000; White *et al*, 2007a, 2008). El valor de esta relación gana importancia en el marco de la teoría metabólica (West, Brown & Enquist, 1997, 1999; Brown *et al*, 2004), ya que la tasa metabólica sigue una relación alométrica con exponente 0,75 con el tamaño corporal (Brown *et al*, 2004; McNab, 2002). Este patrón en donde ambas variables, densidad y demanda metabólica, se asocian de forma potencial con el tamaño corporal pero con exponentes opuestos se conoce como Regla de Equivalencia Energética (REE a partir de aquí). Esto implicaría que todas las poblaciones utilizarían en promedio la misma energía por unidad de tiempo y área independientemente de su tamaño corporal. La comprensión de este fenómeno toca aspectos claves de la biología de poblaciones, comunidades y ecosistemas (Damuth, 2007). Si bien existe evidencia congruente con la regla de equivalencia energética, la interpretación de las relaciones tamaño corporal abundancia ha sido discutida (White *et al*, 2007a). Esto se debe en parte a aspectos metodológicos que limitan la evaluación de los mecanismos involucrados (Arim *et al*, 2011; White *et al*, 2008a) y a la coexistencia de diferentes abordajes respecto al estudio de la relación entre el tamaño corporal y la abundancia (White *et al*, 2007a). En White *et al*, (2007a) se distingue la existencia de cuatro patrones tamaño corporal-abundancia interrelacionados. Estos patrones son el escalamiento intercomunitario o autoraleo ("Cross-community scaling", CCSR), relación global entre densidad y tamaño ("Global size–density relationship", GSDR), distribución de tamaños corporales o espectro de tamaños ("Individual size distribution" ISD), y la relación local densidad-tamaño ("Local size–density relationship" LSDR). Además la distribución de tamaños corporales a nivel de especie (Species mean-size distribution, SMSD) también se ha propuesto

como un quinto patrón de escalamiento, conectado al ISD y al LSDR (ver Reuman *et al*, 2008). De las distintas relaciones entre densidad y tamaño corporal, el auto-raleo es un enfoque que presenta ventajas metodológicas y conceptuales para abordar el problema (White *et al*, 2007a). Yoda *et al*, (1963) acuñó el término "Self-thinning" o auto-raleo (en la españolización proveniente de las ciencias agrarias) para designar la relación negativa observada entre densidad y tamaño de los individuos. De hecho fue originalmente descripta como la regla de auto-raleo para stands monoespecíficos de plantas (Yoda *et al*, 1963; Westoby, 1984), se la ha observado en poblaciones de densidad saturada de plantas y animales como resultado de competencia intraespecífica (Westoby, 1984; Guíñez, 2005).

Históricamente, el auto-raleo se ha estudiado principalmente en comunidades sésiles o limitadas por el espacio (Yoda *et al*, 1963; Westoby, 1984; Ellison, 1989), como las comunidades de invertebrados costeros del intermareal rocoso (Hughes & Griffiths, 1988; Guíñez & Castilla, 2001; Guíñez *et al*, 2005, Guíñez, 2005). También se ha reportado en animales de vida libre, principalmente peces, la mayoría de ellos Salmoniformes (Elliott, 1993; Armstrong, 1997; Steingrímsson & Grant, 1999; Dunham *et al*, 2000; Keeley, 2003). Existen también algunos trabajos en otros grupos como aves (Meehan *et al*, 2004), roedores (White *et al*, 2004), fitoplancton (Li, 2002) y comunidades unicelulares (Long & Morin, 2005). En general el patrón es interpretado como resultado de la competencia mediada por el tamaño corporal. Al aumentar el tamaño corporal aumentaría la utilización de recursos limitantes como espacio o alimento, determinando que menos individuos sean viables a medida que el tamaño corporal aumenta (Yoda *et al*, 1963; Westoby, 1984). Este patrón puede ser descripto siguiendo una comunidad a través del tiempo (White *et al*, 2004) o por la comparación de diferentes comunidades en el espacio (White *et al*, 2007a). En su origen se ha expresado con la densidad en el eje de abscisas y el tamaño corporal en el eje de ordenadas (Yoda *et al*, 1963; Westoby, 1984; Begon *et al*, 1986, 2006). No obstante, los mecanismos considerados invocan un efecto del tamaño corporal de los individuos sobre la demanda de recursos y consecuentemente en la densidad, por lo que actualmente se presenta la densidad en las ordenadas y el tamaño corporal en las abscisas (White *et al*, 2007). Por otra parte, los estudios de auto-raleo tienden a considerar poblaciones de una única especie o gremio (Yoda *et al*, 1963; Alunno-Bruscia *et al*, 2000). Esto ha motivado que los estudios espaciales de auto-raleo que combinan múltiples especies sean confundidos con patrones GSDR (White *et al*, 2007a). En White *et al*, (2007a) se propone llamar escalamiento entre comunidades ("cross-community scaling") al auto-raleo, para abarcar todos los patrones de abundancia-tamaño corporal descritos por la relación entre el tamaño medio de los organismos y su densidad, como el clásico auto-raleo y otras aproximaciones que usan datos de gremios y comunidades en la misma forma.

Una de las inquietudes centrales en la interpretación de los patrones tamaño corporal-densidad ha sido la necesidad de explicar las variaciones en el exponente de escalamiento. Se pueden identificar tres procesos determinando la variación de la estructura de tamaños dentro de una comunidad: i) la asociación entre la posición trófica y el tamaño corporal (Brown & Gillooly, 2003; Jennings & Mackinson, 2003; Arim *et al*, 2007), ii) la disponibilidad de recursos (Carbone *et al*, 2007) y iii) la diversidad del sistema a través de su efecto en la cantidad y calidad de recursos disponibles para los distintos tamaños corporales (Long *et al*, 2006; Arim *et al*, 2010). No obstante y a pesar de existir buenos sustentos teóricos, la evidencia empírica sobre estos mecanismos es sorprendentemente limitada. Haciendo un ejercicio deductivo podemos inferir el efecto que tendrían distintos factores en la variación de abundancias relativas de cada tamaño corporal y en consecuencia en la pendiente del escalamiento densidad-tamaño. Por una parte, con el aumento del tamaño corporal se esperaría un cambio en la posición trófica (Arim *et al*, 2010). Al incrementar el tamaño corporal aumentaría la demanda por individuo de recursos, pero al aumentar el tamaño aumentarían también los recursos a los que potencialmente podrían acceder los organismos al liberarse de restricciones morfológicas al consumo de presas (Cohen *et al*, 2003; Arim *et al*, 2010). Debido a la influencia combinada de la disminución de la energía disponible a mayores posiciones tróficas y el aumento de la demanda energética con el tamaño corporal, la relación densidad-tamaño corporal tendría una pendiente más pronunciada cuando las especies aumentan su posición trófica a mayores tamaños corporales (Brown & Gillooly, 2003). Por otra parte la diversidad del sistema es esperable que afecte directamente la cantidad y calidad de los recursos disponibles para los distintos tamaños corporales y posiciones tróficas (Arim *et al*, 2010; McCann, 2012). Más allá de los posibles mecanismos involucrados, se espera que al aumentar la riqueza de especies aumente la eficiencia de transferencia energética. Este sería válido tanto para la diversidad de presas como de consumidores (Duffy *et al*, 2007). Dado que la diversidad de presas y consumidores no se distribuye homogéneamente dentro de los sistemas ni cambia de forma similar entre sistemas, es esperable que la diversidad afecte tanto el intercepto como la pendiente de la relación densidad-tamaño corporal (Long *et al*, 2006).

Entre las distintas relaciones densidad-tamaño corporal consideradas, los patrones de auto-raleo presentan algunas ventajas para el análisis de los mecanismos involucrados. Una de las ventajas del auto-raleo es que probablemente se encuentren controladas varias de las fuentes de variación que pueden afectar a esta relación (White *et al*, 2007a). En este sentido mientras que otros enfoques han mostrado ser ampliamente variables en los patrones observados (Gaston & Blackburn, 2000), el auto-raleo es el más estable de los cinco patrones reportados (White *et al*, 2007a; Arim *et al*, 2011). De esta forma si se trata de un conjunto de organismos similares solo variando en su

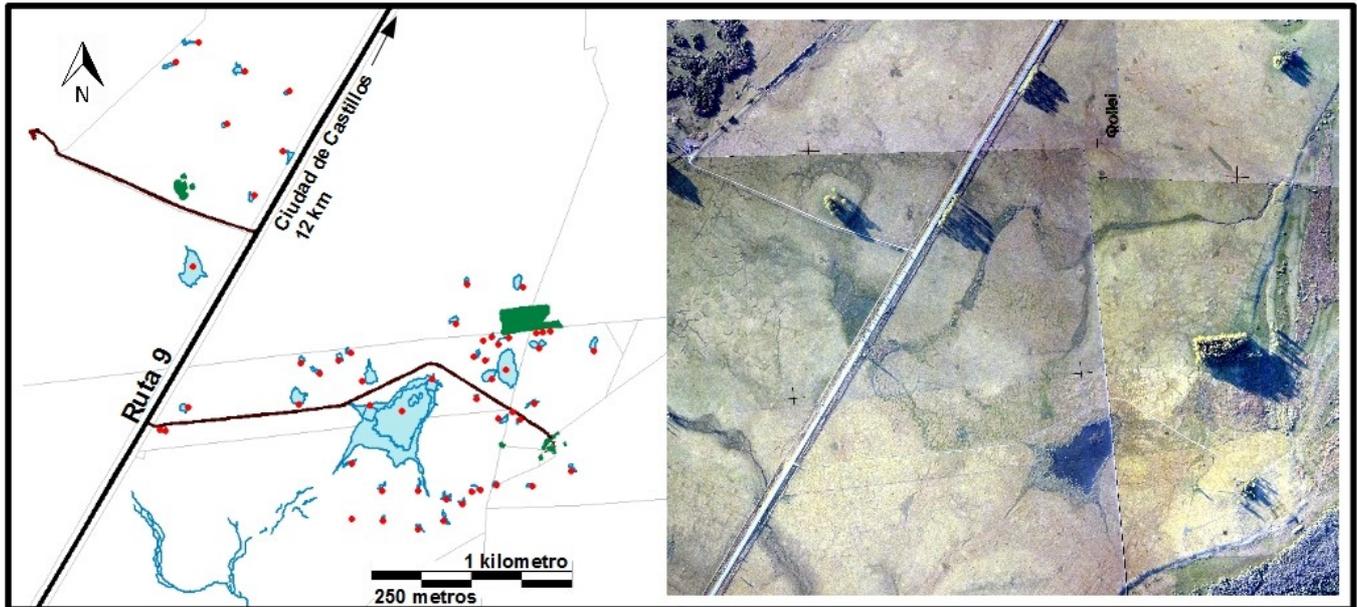
tamaño corporal promedio, los cambios en demandas energéticas y la competencia serían las principales fuerzas operando. Al combinarse información sobre la disponibilidad de recursos potencialmente limitantes y el aumento en demanda energética con el tamaño corporal, se podrían analizar los mecanismos relacionados con la competencia por recursos en la generación de patrones de auto-raleo (Cyr *et al*, 1997a,b; White *et al*, 2007a).

Los charcos temporales se plantean como un sistema de estudio modelo, ya que nos permite evaluar el patrón de interés en varias especies, con varias réplicas y sobre gradientes ecológicos relevantes en cuanto a la producción primaria y tamaño del sistema; factores que teóricamente afectan la estructura de tamaños de las comunidades. Además los charcos temporales son un modelo de estudio de gran tradición en ecología de comunidades, debido a lo metodológicamente abarcables y sus límites definidos (Chase & Leibold, 2002; Hutchinson, 1959; Wilbur, 1997). En particular sobre el sistema aquí tratado se consta de gran información (Laufer *et al*, 2009; Arim *et al*, 2010; Arim *et al*, 2011; Liguori, 2011; Vidal, 2012; Canavero *et al*, 2014; Hernandez, 2014), y se caracteriza por la alta diversidad; más de 100 especies de macrofitas, 200 macroinvertebrados (pertencientes a 22 órdenes), varias especies de anfibios y peces (4 de ellas peces anuales). La presente tesis pretende contribuir a la comprensión de los mecanismos subyacentes a la relación densidad-tamaño corporal, analizando el patrón de auto-raleo en comunidades de peces anuales de charcos temporales. Presenta una evaluación empírica de los patrones de auto-raleo a diferentes escalas de espacio-temporales, explorando los patrones a nivel de paisaje y local (por evento de muestreo, para todo el gremio de peces y para cada especie) y además vincula estos patrones a sus posibles determinantes. En base al marco propuesto, la hipótesis de trabajo sería que la densidad de individuos estaría determinada por el balance entre disponibilidad y demanda de los recursos, y en particular la demanda energética individual está determinada por el tamaño corporal. Por lo que en una comunidad, a medida que la talla de los individuos aumente, disminuiría la densidad poblacional. Por lo que la pendiente de la relación densidad-tamaño corporal estará determinada por la demanda metabólica promedio de los individuos en la comunidad, presentando igual magnitud y signo opuesto al escalamiento en metabolismo con el tamaño corporal.

## Métodos

### Área de estudio

El sistema de charcos temporales relevado en este trabajo se encuentra al norte de la Laguna Castillos sobre la ruta nacional nº 9 próximo a la ciudad de Castillos (Rocha, Uruguay). Está compuesto por más de 50 charcos temporales que se han relevado desde el año 2005 al 2012 (ver Figura 1). Debido a su persistencia año tras año, se cuenta con una identificación de cada charco.



**Figura 1** - Mapa e imagen satelital del área de estudio; donde se señalan los charcos muestreados (marcados con un punto rojo en el mapa). El sistema está ubicado en la cuenca de la Laguna de Castillos en la cercanía de la desembocadura del A° Sarandí del Consejo, a 12 Km de la Ciudad de Castillos.

Los charcos temporales son cuerpos de agua someros, que se forman en depresiones en la planicie de pastizal, donde el terreno tiene poca pendiente y el escurrimiento de las aguas es lento o nulo. Su hidroperíodo se encuentra asociado al régimen de lluvias o a procesos de inundación desde otros sistemas de mayor tamaño (*e.g.* sistemas fluviales, otros humedales, etc). Son localmente abundantes asociándose en sistemas de charcos semiconectados al menos de forma esporádica, y pueden variar en sus dimensiones en un amplio rango de área y profundidad. Su superficie puede abarcar unos pocos metros cuadrados a hectáreas, pero rara vez superan los 30 cm de profundidad. Desde el punto de vista del paisaje los charcos discretos son islas de hábitat acuático en una matriz de pastizal semi-inundable. Esta característica los hace particularmente adecuados como modelos para distintos enfoques en ecología; además son logísticamente abarcables permitiendo realizar

muestreos representativos y replicables con relativamente poco esfuerzo, y de fácil manipulación en abordajes experimentales (Wilbur, 1997; Blaustein & Schwartz, 2001; De Meester *et al*, 2005; Céréghino *et al*, 2008).

Debido al carácter temporal de estos ambientes las especies que constituyen sus comunidades (plantas, zooplancton, macroinvertebrados, peces, etc) tienen adaptaciones características. Se destacan entre estas adaptaciones a la temporalidad del ambiente, la capacidad de colonizar rápidamente nuevos sistemas, estructuras de resistencia, tasas de crecimiento y maduración acordes para completar el ciclo de vida en el tiempo de existencia del charco (Wilbur, 1997; Blaustein & Schwartz, 2001). Un caso paradigmático es el de los peces anuales, estos deben su permanencia en estos ambientes a huevos de resistencia, que son puestos en el sistema y perduran el periodo de secado hasta que nuevamente las condiciones ambientales permiten la eclosión (Errea & Danulat, 2001; Laufer *et al*, 2009). Entre los mecanismos que les permiten la sobrevivencia a estos huevos se encuentran diapausas en la división celular y mecanismos físicos que evitan la desecación (Errea & Danulat, 2001). El sistema relevado se caracteriza por coexistir 4 especies de peces anuales; *Austrolebias luteoflammulatus*, *A. cheradophilus*, *A. viarius*, *Cynopoecilus melanotaenia* (Laufer *et al*, 2009).



**Figura 2** – En las imágenes se presenta un charco temporal característico del sistema estudiado (a), y las 4 especies de peces anuales que coexisten en este. En (b) *Austrolebias luteoflammulatus*, (c) *Austrolebias viarius*, (d) *Austrolebias cheradophilus*, (e) *Cynopoecilus melanotaenia*

## Muestreo

La estrategia de muestreo consiste en transectas longitudinales en el diámetro mayor y menor de cada charco (se asume la forma elíptica) sobre las que se establecen estaciones de muestreo. En base a la medida de la longitud de los diámetros se decide el número de estaciones. Se toman 5 estaciones de muestreo a lo largo de la transecta equidistantes a lo largo del diámetro, excepto en los casos en que el diámetro es menor a 10 metros o mayor a 50. Siendo menor a 10 metros, alguno de los diámetros se dividiría para lograr una muestra cada 2 metros y si es mayor a 50 metros se realiza una muestra cada 10 metros. Teniendo en cuenta que se muestrea en dos transectas varios puntos, el muestreo nos permite tener una visión exhaustiva de cada charco. El arte de pesca utilizado fue el calderín (o red de mano) de boca rectangular de 20x30cm de lado y malla de 1,7 mm. Para evitar un sesgo en el uso del calderín, se utilizó en cada estación con un procedimiento estandarizado de tres pasadas laterales y tres verticales (lavados de red). Para este trabajo se utilizaron los datos relevados de 8 muestreos (Mayo 2006, Junio 2006, Octubre 2008, Junio 2009, Octubre 2009, Agosto 2011, Agosto 2012), realizados en la comunidad de peces del sistema de charcos antes mencionado. Los peces fueron identificados en base a morfología externa a la resolución taxonómica máxima posible (Costa, 2006; Teixeira de Mello *et al*, 2011). Se utilizó un calibre digital Mitutoyo (precisión: 0,1 mm) para medir el largo estándar, alto y ancho del cuerpo en la zona posterior a la apertura opercular. En base a estas medidas se calculó el volumen de un elipsoide (formula:  $V = 4/3 * \pi * a * b * c$ ) como aproximación del volumen corporal de los peces. Esta medida de volumen individual será tomada como el tamaño corporal. Las muestras colectadas en 2006 al 2010 fueron fijadas en formol al 10%, y las colectadas en 2011 y 2012 se conservaron en alcohol 90%. Para este trabajo se considerarán despreciables las posibles diferencias en biovolumen entre estas dos estrategias de conservación, ya que las muestras en alcohol fueron medidas inmediatamente del muestreo evitando pérdida volumen. Los peces fueron eutanasiados en anestésico 2-fenoxietanol. Por otra parte, en el diámetro mayor de cada charco se realizó el muestreo de vegetación; de donde se obtuvo datos de riqueza y de biomasa vegetal. Las muestras se tomaron removiendo toda la vegetación viva en un cuadrante de 20 cm de lado en cada punto de muestreo, siendo posteriormente etiquetadas y transportadas frescas, en base a esto se obtuvo el peso seco como aproximación a la producción primaria de macrófitas en el sistema.

## Análisis de datos

El análisis de auto-raleo se enfocó en la importancia de las distintas escalas de observación

y niveles de organización en el patrón reportado y los potenciales mecanismos involucrados. Para esto, se calculó el tamaño corporal promedio y la densidad de individuos en diferentes contextos (escala de paisaje y local a lo largo de los diferentes muestreos). La densidad de individuos se estimó como el total de peces observados dividido el número de unidades muestrales que presentaron al menos un individuo. Este cálculo tiene en cuenta lo parcheado de los espacios viables dentro del charco y la tendencia de los peces anuales a agruparse en espacios reproductivos (Pasos *et al*, 2013). El número de charcos relevados por muestreo varía debido a que son muestreados solo aquellos charcos que estén en condiciones de ser muestreados, y esto tiene un efecto directo en el análisis de datos. Debén tener agua suficiente para llevar adelante el muestreo (nivel de agua adecuado 10 cm en su zona central) o que no estén muy inundados en caso de lluvias recientes (muy conectados, sin charcos discretos).

El análisis de datos se encuentra dividido en dos fases complementarias, por una parte la evaluación del auto-raleo a varias escalas y la evaluación de factores incidiendo en la distribución de tamaños corporales.

Con el objetivo de analizar patrones de auto-raleo en comunidades de peces en charcos temporales a distintas escalas espacio-temporales, éste se evaluó a diferentes escalas de observación. Esta estrategia permite explorar como se ven reflejadas las mismas variables de interés a diferente nivel de observación. Para la escala de observación de mayor nivel de resolución espacio-temporal, reflejaría la relación lineal entre el tamaño corporal promedio y la densidad de individuos a una escala de “sistema de charcos temporales”, siendo cada punto un muestreo diferente. En este sentido se evaluó el patrón para todos los muestreos juntos y para cada muestreo por separado; donde cada punto representa un charco. Las pendientes fueron evaluadas en primer lugar para todo el gremio de peces, y en segundo lugar, para cada una de las especies presentes. Se utilizaron regresiones lineales para evaluar las pendientes de escalamiento entre la densidad de individuos como variable de respuesta, y el tamaño corporal medio como variable independiente. Debido a que estas variables se relacionan según una ley de potencia (White *et al*, 2007a), se utilizó una transformación logarítmica (logaritmo en base 2) para linealizar la relación funcional. Para el nivel de muestreo se complementó con regresiones cuantiles a Tau 0,1 y 0,9, con el objetivo de visualizar el rango inferior y superior de los datos. Además, fueron probadas regresiones segmentadas (Toms & Lesperance, 2003) para detectar puntos de quiebre en las relaciones (Muggeo, 2003).

Para la evaluación de factores incidiendo en la distribución de tamaños corporales, se llevaron adelante diferentes abordajes. Basado en las pendientes (*b*) provenientes de los análisis

para cada uno de los muestreos individuales, se evaluó la relación lineal entre estas y el número total de individuos por muestreo; a nivel de gremio y para cada una de las especies. Complementariamente se evaluó las relaciones entre las  $b$  obtenidas por muestreo: el tamaño corporal promedio por muestreo y la biomasa vegetal promedio para cada muestreo. Además se relacionó el coeficiente de determinación ( $r^2$ ) con el valor absoluto de  $b$ , con el número total de individuos por muestreo y con el tamaño corporal promedio. Además se ajustaron modelos lineales mixtos (Zuur *et al*, 2009), con el fin de determinar la fuerza de las relación evitando el “ruido” que generan las diferencias entre los distintos escenarios ambientales de cada muestreo. Se validó el modelo aleatorio frente a: un modelo mixto con intercepto aleatorio, modelo mixto con intercepto y pendiente aleatoria y modelo mixto solo con valor medio aleatorio. Esto fue probado para todos los muestreos juntos, utilizando los resultados obtenidos de la regresión partida como referencia del punto de quiebre de la relación. La selección del modelo se realizó mediante un ANOVA y por AIC.

Todos los análisis se realizaron con la plataforma estadística *R* (R Core Team, 2012), usando la interfaz *RStudio* (RStudio, 2012). Se utilizaron las librerías *quantreg* (Koenker, 2009) para trabajar con regresiones cuantiles, *segmented* (Muggeo, 2008) para las regresiones partidas y *lme4* (Bates *et al*, 2011) y *nlme* (Pinheiro *et al*, 2012) para el uso de modelos mixtos.

## Resultados

Se analizaron los 8 muestreos, llevados adelante en 5 años diferentes, con un total de 3803 peces identificados y medidos, de 10 especies diferentes. En la Tabla 1 se resume la información referente a cada muestreo. Se encontraron las 4 especies de peces anuales características de estos charcos (*Austrolebias luteoflammulatus*, *A. cheradophilus*, *A. viarius*, *Cynopoecilus melanotaenia*), y especies de peces no anuales; *Cheirodon interruptus*, *Cnesterodon decemmaculatus*, *Jenynsia multidentata*, *Rhamdia quelen*, *Mimagoniates inequalis*, *Astyanax sp.*, *Bryconamericus sp.*, *Hyphessobrycon sp.* Las especies no anuales presentes sería especies de gran movilidad (llegando desde sistemas fluviales cercanos) o tolerantes a condiciones adversas de oxígeno y concentración altas de nutrientes (Teixeira-de Mello *et al.*, 2011; Serra *et al.*, 2014); lo que explicaría su presencia en los charcos.

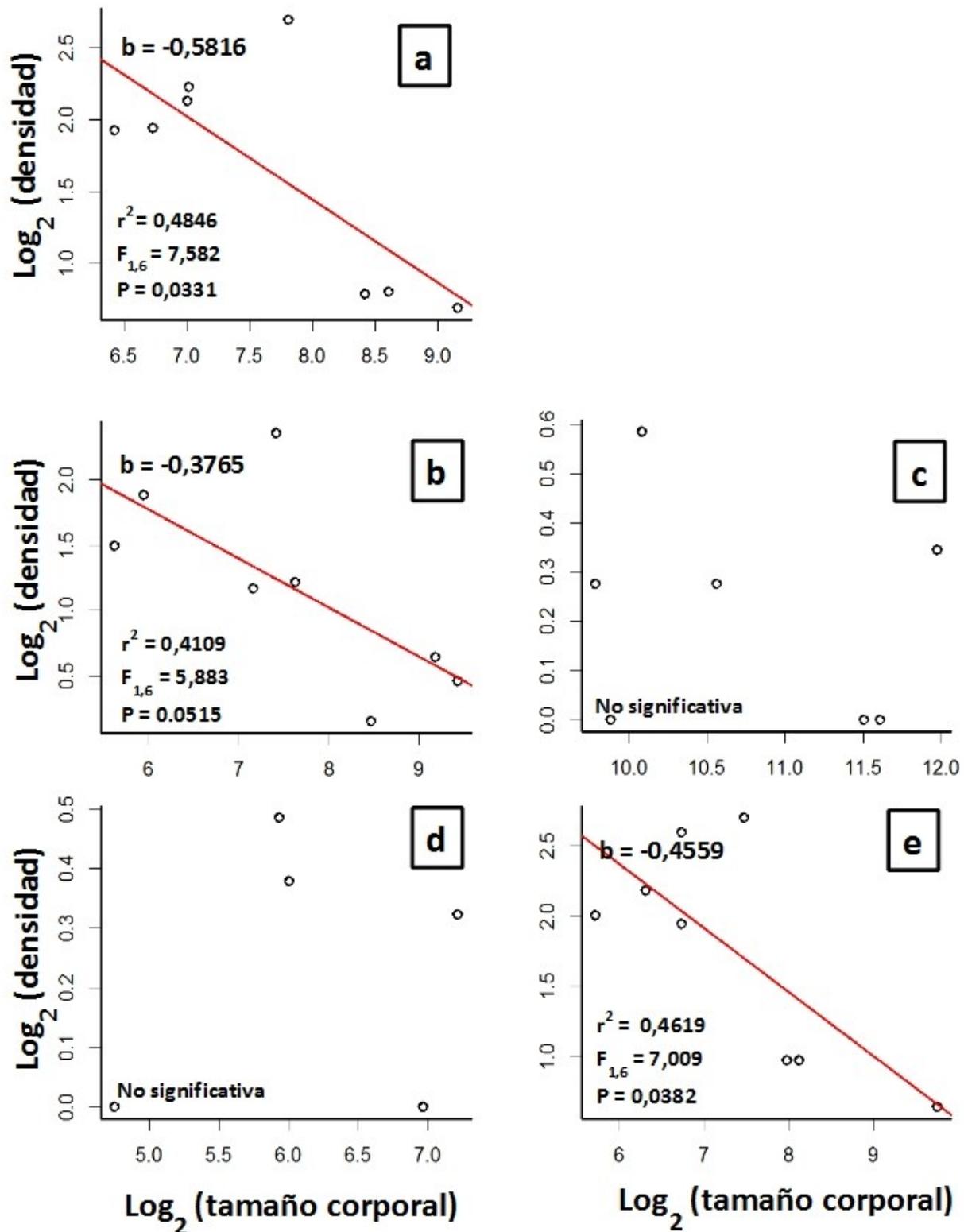
Las especies más comunes en los muestreos fueron las 4 especies de peces anuales; siendo *A. viarius* la especie más abundante, seguida por *A. luteoflammulatus*, después *A. cheradophilus* que está presente en casi todo los muestreos (ausente en Octubre 2009) y *C. melanotaenia* de mucho menor presencia (ausente en Julio 2009, Octubre 2009 y Agosto 2011). La especie de pez no anual que tuvo mayor incidencia en los muestreos fue *C. interruptus* presente en casi todos los muestreos (exceptuando Mayo 2006 y Junio 2006). El resto de las especies de peces no anuales aparecen solo de forma puntual, con una incidencia de un individuo por muestreo. En total las especies no anuales representaron el 1,8% del total de individuos observados.

**Tabla 1** – Resultados de los 8 muestreos analizados, donde se relevaron 3803 individuos, de 10 especies diferentes. Se especifica el número de charcos, el número de peces colectados por muestreo y el número de especies colectadas por muestreo. Además se muestra que especies aparecieron en cada muestreo y cuantos individuos de cada una de las especies aparecieron por muestreo.

| Muestreo                      | Mayo 2006 | Junio 2006 | Octubre 2008 | Junio 2009 | Julio 2009 | Octubre 2009 | Agosto 2011 | Agosto 2012 |
|-------------------------------|-----------|------------|--------------|------------|------------|--------------|-------------|-------------|
| Número de charcos muestreados | 14        | 24         | 18           | 10         | 12         | 15           | 29          | 26          |
| Número de peces colectados    | 498       | 174        | 1075         | 206        | 74         | 58           | 833         | 885         |
| Número de especies            | 4         | 5          | 5            | 7          | 5          | 5            | 5           | 6           |
| <b>Especies (NºInd.)</b>      |           |            |              |            |            |              |             |             |
| <i>A. luteoflammulatus</i>    | 72        | 39         | 200          | 51         | 14         | 26           | 321         | 220         |
| <i>A. cheradophilus</i>       | 18        | 7          | 14           | 1          | 1          | -            | 17          | 47          |
| <i>A. viarius</i>             | 327       | 106        | 826          | 115        | 47         | 14           | 429         | 696         |
| <i>C. melanotaenia</i>        | 28        | 20         | 30           | 2          | -          | -            | -           | 1           |
| <i>C. interruptus</i>         | -         | -          | 1            | 35         | 6          | 16           | 1           | 4           |
| <i>J. multidentata</i>        | -         | -          | -            | 1          | -          | -            | -           | -           |
| <i>Hyphessobrycon sp.</i>     | -         | -          | -            | 1          | -          | -            | -           | -           |
| <i>R. quelen</i>              | -         | -          | -            | -          | 1          | -            | -           | -           |
| <i>M. inequalis</i>           | -         | -          | -            | -          | -          | 1            | -           | -           |
| <i>Astyanax sp.</i>           | -         | -          | -            | -          | -          | 1            | 1           | -           |

### Auto-raleo a escala paisaje

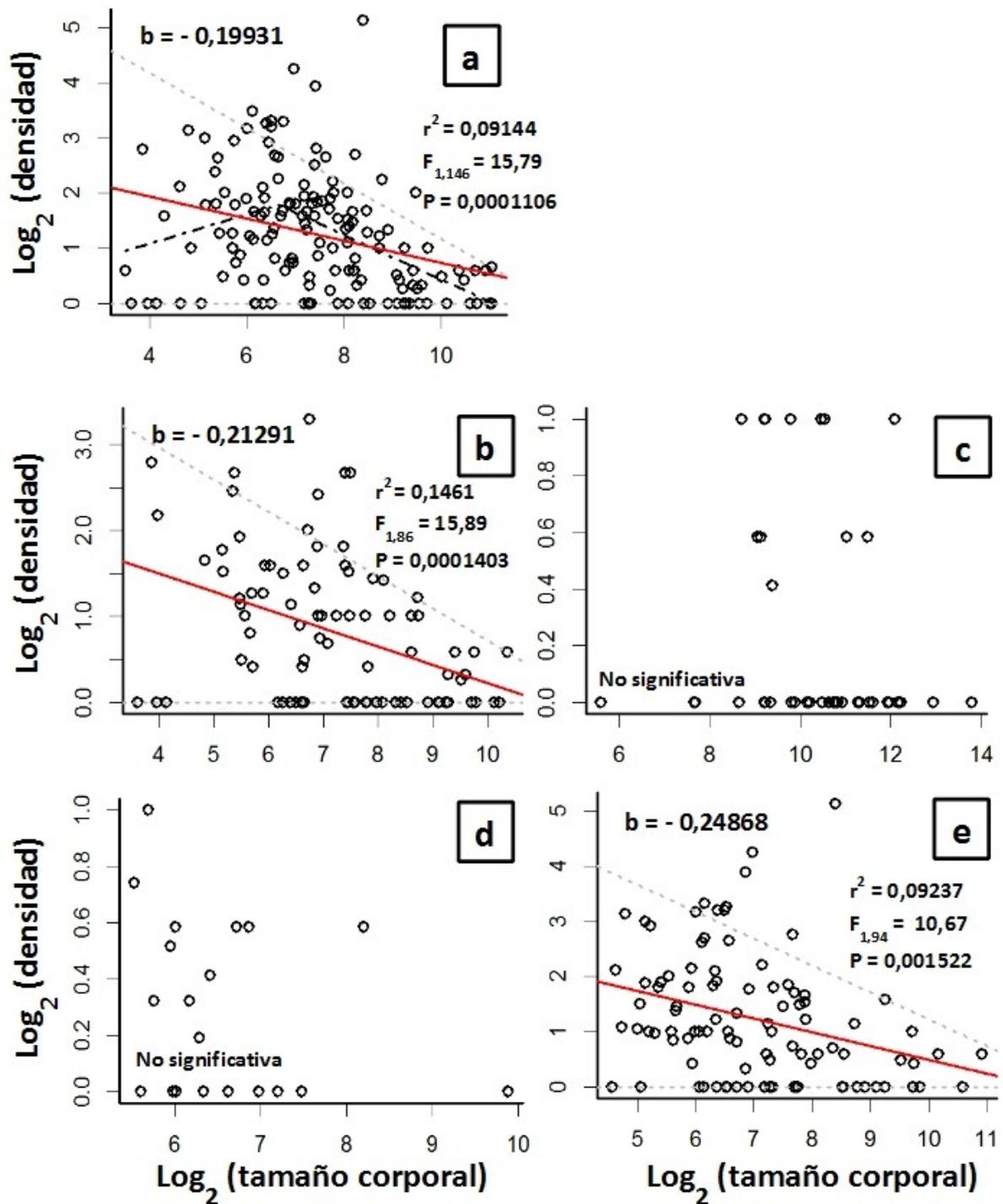
El análisis de auto-raleo desarrollado en este trabajo sigue un criterio de escala de observación, yendo de una visión macroscópica a la más local y acotada en el tiempo. La Figura 3 muestra los resultados del análisis de auto-raleo a la escala mayor de observación, a escala de paisaje. En esta figura se muestra la relación entre el tamaño corporal promedio y la densidad de individuos para cada muestreo (cada punto representa un muestreo diferente). Este análisis se realizó en primer lugar para todo el gremio de peces (Fig 3.a), y en segundo lugar, para cada una de las especies de todos los muestreos donde aparecían (Fig 3.b, c, d y e). A nivel de gremio la regresión lineal entre el tamaño corporal y la densidad mostró resultados significativos (Fig. 3.a,  $P = 0,0331$ ), con una pendiente ( $b$ ) de  $-0,5816$  y un  $r^2 = 0,4846$ . Para los niveles específicos se obtuvieron resultados significativos en la regresión lineal entre el tamaño corporal y la densidad para *A. viarius* (Fig 1.b,  $P = 0,0382$ ;  $b = -0,4559$ ;  $r^2 = 0,4619$ ;  $F_{1,6} = 7,009$ ) y subsignificativos para *A. luteoflammulatus* (Fig 3.d,  $P = 0,0515$ ;  $b = -0,3765$ ;  $r^2 = 0,4109$ ;  $F_{1,6} = 5,883$ ). Las regresiones no arrojaron resultados significativos para *A. cheradophilus* (Fig 3.c;  $P = 0,574$ ;  $b = -0,0638$ ;  $r^2 = -0,1192$ ;  $F_{1,5} = 0,3612$ ) y *C. melanotaenia* (Fig 3.d;  $P = 0,7775$ ;  $b = 0,04026$ ,  $r^2 = -0,2922$ ,  $F_{1,3} = 0,09547$ ).



**Figura 3** - Relaciones entre las variables tamaño corporal promedio y la densidad de individuos para cada muestreo, siendo cada muestreo un punto. (a) Gremio de peces, (b) *A. luteoflammulatus*, (c) *A. cheradophilus*, (d) *C. melanotaenia* y (e) *A. viarius*. Se obtuvieron resultados significativos para el nivel de gremio, ( $P = 0,0331$ ) y para *A. viarius* ( $P = 0,0382$ ) y subsignificativos para *A. luteoflammulatus* ( $P = 0,0515$ ). No se obtuvieron resultados significativos para *A. cheradophilus* ( $P = 0,574$ ;  $b = -0,0638$ ;  $r^2 = -0,1192$ ;  $F_{1,5} = 0,3612$ ) y *C. melanotaenia* ( $P = 0,7775$ ;  $b = 0,04026$ ;  $r^2 = -0,2922$ ;  $F_{1,3} = 0,09547$ ).

## Auto-raleo a escala local

Siguiendo con la lógica de la escala de observación se realizaron los análisis de auto-raleo para cada muestreo y para todos los muestreos juntos. En la Figura 4 se muestra la relación lineal entre el tamaño corporal promedio y la densidad, donde cada punto es un charco (o comunidad) en un muestreo dado, analizándose conjuntamente todos los muestreos. Complementando la regresión lineal del auto-raleo con una regresión cuantil a Tau 0,1 y 0,9, y una regresión partida (segmentada). Este análisis se realizó en primer lugar para todo el gremio de peces (Fig. 4.a), y en segundo lugar, para cada una de las especies con todos los muestreos disponibles (Fig. 4.b, c, d y e). A nivel de gremio la regresión lineal entre el tamaño corporal promedio y la densidad mostró resultados significativos (Fig. 4.a;  $P = 0,0001106$ ;  $b = -0,19931$ ;  $r^2 = 0,0914$ ;  $F_{1,146} = 15,79$ ). En las regresiones cuantiles se obtuvieron a Tau 0,9 una pendiente  $b = -0,50024$  y a Tau 0,1 una pendiente  $b = 0$ . Debido a la presencia de un único individuo en varios charcos ( $\text{Log}[1] = 0$ ) las regresiones cuantiles a Tau 0,1 no arrojaron resultados destacables (pendiente de 0 y un intercepto de 0). Para la regresión partida o segmentada, se encontraron puntos de quiebre solo para el nivel de gremio; obteniendo dos segmentos, uno con pendiente positiva  $b = 3,44481$ , seguido por una relación negativa  $b = -0,3999578$ . Para los niveles específicos sólo se obtuvieron resultados significativos en la regresión lineal entre el tamaño corporal promedio y la densidad para *A. luteoflammulatus* (Fig. 4.b,  $P = 0,0001403$ ;  $b = -0,21291$ ;  $r^2 = 0,1461$ ;  $F_{1,86} = 15,89$ ) y *A. viarius* (Fig. 4.d,  $P = 0,001522$ ;  $b = -0,24868$ ;  $r^2 = 0,09237$   $F_{1,94} = 10,67$ ). Sin embargo, las regresiones no arrojaron resultados significativos para *A. cheradophilus* (Fig. 4.c,  $P = 0,4093$ ;  $b = -0,03236$ ;  $r^2 = -0,007155$   $F_{1,42} = 0,6945$ ) y *C. melanotaenia* (Fig. 4.d,  $P = 0,2484$ ;  $b = -0,08260$ ;  $r^2 = 0,02177$ ;  $F_{1,18} = 1,423$ ). Para todas las relaciones la regresión cuantil a Tau 0,1 arrojó una pendiente de 0 y un intercepto de 0. Las regresiones cuantiles a Tau 0,9 fueron para *A. luteoflammulatus*  $\text{Int} = 4,45352$ ,  $b = -0,37287$  (Fig. 4.b); para *A. viarius*,  $\text{Int} = 6,10067$ ,  $b = -0,48767$  (Fig. 4.c); para *A. cheradophilus*,  $\text{Int} = 1$ ,  $b = 0$  (Fig. 4.c) y para *C. melanotaenia*;  $\text{Int} = 1,06$ ,  $b = -0,058$  (Fig. 4.d).



**Figura 4** - Relaciones entre las variables tamaño corporal promedio y la densidad, combinado para todos los muestreos disponibles. (a) Nivel de gremio, (b) *A. luteoflammulatus*, (c) *A. cheradophilus*, (d) *C. melanotaenia* y (e) *A. viarius*. Solo se encontraron puntos de quiebre en la regresión segmentada para el nivel de gremio (un segmento de  $b = 3.445$  e Int =  $0.01910902$  y el otro de  $b = -0.39$  e Int =  $6.64594028$ ).

Cada muestreo fue analizado con el mismo criterio que el análisis anterior (primero por gremio y después por cada especie), y debido a la cantidad de información los resultados se presentan en forma resumida en las tablas subsiguientes (Tabla 2, a 7 ), de forma tal que cada tabla corresponde a una categoría de análisis (así como gremio, especie 1, etc). Los resultados presentados como imágenes por muestreo figuran en el Apéndice 1 (Apéndice 1.1 al 1.8); siendo cada punto un charco en un muestreo dado.

En la Tabla 2 se muestran los resultados de las regresiones entre el tamaño corporal y la densidad para cada muestreo a nivel de gremio. Solo se obtuvieron resultados significativos en los muestreos de Octubre 2008 y Agosto 2011 (Octubre 2008;  $P = 0,005$ ;  $b = -0,736$ ;  $r^2 = 0,364$  y Agosto 2011;  $P = 0,007$ ;  $b = -0,177$ ;  $r^2 = 0,211$ ), y se obtuvo una gran variabilidad en la pendientes desde una pendiente positiva (Junio 2009;  $b = 0,415$ ,  $P = 0,08226$ ), pasando por un gradiente de pendientes negativas hasta una pendiente de  $b = -0,736$  para Octubre 2008. En cuanto a las regresiones cuantiles para  $\text{Tau} = 0,9$ , se obtuvo una pendiente positiva para Junio 2009, el mismo muestreo que arrojó el resultado de una pendiente positiva en la regresión lineal (Reg. Cuant.  $\text{Tau} = 0,9$ ,  $b = 0,897$ ) y el resto de las pendientes fueron negativas siendo la mayor de  $b = -0,904$  (para Octubre 2008).

**Tabla 2** – Resultados de las regresiones lineales entre la densidad y el tamaño corporal promedio para los datos de gremio de peces para cada uno de los muestreos. Se presentan los principales estadísticos de la regresión lineal y de las regresiones cuantiles a  $\text{Tau} = 0,1$  y  $0,9$ .

| Muestreo     | Regresión lineal |        |                           |           | Regresión cuantil<br>$\text{Tau} = 0,1$ |           | Regresión cuantil<br>$\text{Tau} = 0,9$ |           |
|--------------|------------------|--------|---------------------------|-----------|---|-----------|---|-----------|
|              | b (pendiente)    | $r^2$  | Estadístico de fisher (F) | P – valor | Intercepto                              | Pendiente | Intercepto                              | Pendiente |
| Mayo 2006    | -0,405           | 0,095  | $F_{1,12} = 2,361$        | 0,150     | 6,566                                   | -0,506    | 1,652                                   | -0,132    |
| Junio 2006   | -0,142           | 0,081  | $F_{1,21} = 2,945$        | 0,101     | 0,000                                   | 0,000     | 4,376                                   | -0,378    |
| Octubre 2008 | -0,736           | 0,364  | $F_{1,16} = 10,73$        | 0,005     | 7,964                                   | -0,810    | 10,639                                  | -0,904    |
| Junio 2009   | 0,415            | 0,247  | $F_{1,8} = 3,945$         | 0,082     | -3,867                                  | -0,626    | 9,005                                   | 0,897     |
| Julio 2009   | -0,030           | -0,088 | $F_{1,10} = 0,1123$       | 0,744     | 0,000                                   | 0,000     | 0,580                                   | -0,074    |
| Octubre 2009 | -0,012           | -0,075 | $F_{1,13} = 0,01855$      | 0,894     | 0,000                                   | 0,000     | 2,555                                   | -0,180    |
| Agosto 2011  | -0,346           | 0,211  | $F_{1,27} = 8,467$        | 0,007     | 2,711                                   | -0,313    | 4,953                                   | -0,379    |
| Agosto 2012  | -0,177           | 0,029  | $F_{1,24} = 1,755$        | 0,198     | 0,380                                   | 0,019     | 5,663                                   | -0,474    |

En las Tabla 3 figuran los estadísticos para *A. luteoflammulatus*, las regresiones que resultaron significativas fueron para los muestreos de Octubre 2008 ( $P = 0,0003$ ;  $b = -1,149$ ;  $r^2 = 0,888$ ) y Agosto 2011 ( $P = 0,008$ ;  $b = -0,47$ ;  $r^2 = 0,365$ ). En cuanto a las regresiones cuantiles para  $\text{Tau} = 0,9$ , se obtuvieron pendientes en un importante rango desde positivas a negativas, siendo la más positiva la de Mayo 2006 (Reg. Cuant.  $\text{Tau} = 0,9$ ,  $b = 0,865$ ) y la del muestreo de Octubre 2008 la más negativa (Reg. Cuant.  $\text{Tau} = 0,9$ ,  $b = -1,135$ ).

Para *A. cheradophilus* (Tabla 4) no se obtuvieron resultados significativos para ninguno de los muestreos.

**Tabla 3** – Resultados de las regresiones lineales entre la densidad y el tamaño corporal promedio para los datos de *A. luteoflammulatus* para cada uno de los muestreos. Se presentan los principales estadísticos de la regresión lineal y de las regresiones cuantiles a Tau 0,1 y 0,9.

| Muestreo     | Regresión lineal |                |                           |           | Regresión cuantil<br>Tau = 0,1 |           | Regresión cuantil<br>Tau = 0,9 |           |
|--------------|------------------|----------------|---------------------------|-----------|--------------------------------|-----------|--------------------------------|-----------|
|              | b (pendiente)    | r <sup>2</sup> | Estadístico de fisher (F) | P – valor | Intercepto                     | Pendiente | Intercepto                     | Pendiente |
| Mayo 2006    | 0,452            | 0,071          | F1,8 = 1,689              | 0,230     | 0,000                          | 0,000     | -3,817                         | 0,865     |
| Junio 2006   | 0,059            | 0,022          | F1,15 = 1,352             | 0,263     | 0,000                          | 0,000     | -0,259                         | 0,063     |
| Octubre 2008 | -1,149           | 0,888          | F1,6 = 56,4               | 0,0003    | 9,414                          | -1,032    | 11,069                         | -1,135    |
| Junio 2009   | 0,204            | 0,071          | F1,7 = 1,614              | 0,245     | 0,000                          | 0,000     | -2,326                         | 0,644     |
| Julio 2009   | 0,037            | -0,480         | F1,2 = 0,02688            | 0,885     | 0,000                          | 0,000     | -2,953                         | 0,478     |
| Octubre 2009 | -0,181           | -0,025         | F1,8 = 0,7827             | 0,402     | 0,000                          | 0,000     | 2,577                          | -0,192    |
| Agosto 2011  | -0,470           | 0,365          | F1,14 = 9,627             | 0,008     | 4,790                          | -0,660    | 3,625                          | -0,218    |
| Agosto 2012  | -0,359           | 0,063          | F1,12 = 1,877             | 0,196     | 2,803                          | -0,421    | 7,279                          | -0,858    |

**Tabla 4** – Resultados de las regresiones lineales entre la densidad y el tamaño corporal promedio para los datos de *A. cheradophilus* para cada uno de los muestreos. Se presentan los principales estadísticos de la regresión lineal y de las regresiones cuantiles a Tau 0,1 y 0,9.

| Muestreo     | Regresión lineal |                |                           |           | Regresión cuantil<br>Tau = 0,1 |           | Regresión cuantil<br>Tau = 0,9 |           |
|--------------|------------------|----------------|---------------------------|-----------|--------------------------------|-----------|--------------------------------|-----------|
|              | b (pendiente)    | r <sup>2</sup> | Estadístico de fisher (F) | P – valor | Intercepto                     | Pendiente | Intercepto                     | Pendiente |
| Mayo 2006    | 0,072            | -0,080         | F1,4 = 0,6284             | 0,472     | 0                              | 0         | -1,339                         | 0,239     |
| Junio 2006   | 0,000            | NAN            | NAN                       | NA        | 0                              | 0         | 0,000                          | 0,000     |
| Octubre 2008 | -0,219           | 0,265          | F1,6 = 3,523              | 0,110     | 0                              | 0         | 1,000                          | 0,000     |
| Agosto 2011  | 0,129            | 0,049          | F1,8 = 1,462              | 0,261     | 0                              | 0         | -2,665                         | 0,348     |
| Agosto 2012  | -0,203           | 0,241          | F1,11 = 4,814             | 0,051     | 0                              | 0         | 3,521                          | -0,289    |

Para *A. viarius* (Tabla 5) se obtuvieron resultados significativos solo para el muestreo de Octubre 2008 (P= 0,019; b = -0,782; r<sup>2</sup> = 0,326); y resultados marginalmente significativos para Agosto 2011 (P = 0,060; b = -0,448; r<sup>2</sup> = 0,124) y Agosto 2012 (P = 0,074; b = -0,542; r<sup>2</sup> = 0,135). En cuanto a las regresiones cuantiles para Tau = 0,9, se obtuvieron pendientes negativas de diferente magnitud para todos los muestreos, siendo la de mayor magnitud la de Agosto 2012 (Reg. Cuant. Tau 0,9, b = -1,69), y la de menor magnitud la de Junio 2006 (Reg. Cuant. Tau 0,9, b = -0,055). Para *C. melanotaenia* no hubo resultados significativos (Tabla 6). En la Tabla 7 figuran los resultados obtenidos para los peces no anuales complementarios a los datos del sistema, para los que solamente se pudieron analizar 2 muestreos, y de los cuales el de Junio 2006 resultó significativo y de pendiente positiva (P = 0,041; b = 1,386; r<sup>2</sup> 0,730; F<sub>1,3</sub> = 11,83).

**Tabla 5** – Resultados de las regresiones lineales entre la densidad y el tamaño corporal promedio para los datos de *A. viarius* para cada uno de los muestreos. Se presentan los principales estadísticos de la regresión lineal y de las regresiones cuantiles a Tau 0,1 y 0,9.

| Muestreo     | Regresión lineal |                |                           |           | Regresión cuantil<br>Tau = 0,1 |           | Regresión cuantil<br>Tau = 0,9 |           |
|--------------|------------------|----------------|---------------------------|-----------|--------------------------------|-----------|--------------------------------|-----------|
|              | b (pendiente)    | r <sup>2</sup> | Estadístico de fisher (F) | P – valor | Intercepto                     | Pendiente | Intercepto                     | Pendiente |
| Mayo 2006    | -0,581           | 0,095          | F1,11 = 3,326             | 0,095     | 3,179                          | -0,359    | 11588                          | -1,358    |
| Junio 2006   | -0,061           | -0,062         | F1,13 = 0,1824            | 0,676     | 0,000                          | 0,000     | 1,54                           | -0,055    |
| Octubre 2008 | -0,782           | 0,326          | F1,12 = 7,287             | 0,019     | 6,552                          | -0,629    | 12,26                          | -1,148    |
| Junio 2009   | -1,092           | 0,939          | F1,1 = 31,66              | 0,112     | 7,737                          | -0,836    | 10,33                          | -1,117    |
| Julio 2009   | -0,211           | -0,031         | F1,5 = 0,8207             | 0,407     | 0,000                          | 0,000     | 6,24                           | -0,605    |
| Octubre 2009 | 0,021            | -0,486         | F1,2 = 0,01892            | 0,903     | 0,000                          | 0,000     | 2,88                           | -0,210    |
| Agosto 2011  | -0,448           | 0,124          | F1,20 = 3,984             | 0,060     | 0,000                          | 0,000     | 7,18                           | -0,843    |
| Agosto 2012  | -0,542           | 0,135          | F1,16 = 3,658             | 0,074     | 3,302                          | -0,450    | 13,11                          | -1,690    |

**Tabla 6** – Resultados de las regresiones lineales entre la densidad y el tamaño corporal promedio para los datos de *C. melanotaenia*, para los muestreos donde había información disponible y suficiente para llevar adelante el análisis. Se presentan los principales estadísticos de la regresión lineal y de las regresiones cuantiles a Tau 0,1 y 0,9.

| Muestreo     | Regresión lineal |                |                           |           | Regresión cuantil<br>Tau = 0,1 |           | Regresión cuantil<br>Tau = 0,9 |           |
|--------------|------------------|----------------|---------------------------|-----------|--------------------------------|-----------|--------------------------------|-----------|
|              | b (pendiente)    | r <sup>2</sup> | Estadístico de fisher (F) | P – valor | Intercepto                     | Pendiente | Intercepto                     | Pendiente |
| Mayo 2006    | -0,530           | -0,081         | F1,4 = 0,6248             | 0,474     | 0,000                          | 0,000     | 9,116                          | -1,426    |
| Junio 2006   | -0,150           | -0,044         | F1,6 = 0,7053             | 0,433     | 0,000                          | 0,000     | 0,585                          | 0,000     |
| Octubre 2008 | -0,356           | 0,156          | F1,3 = 1,741              | 0,279     | 1,719                          | -0,243    | 2,502                          | -0,319    |

**Tabla 7** – Resultados de las regresiones lineales entre la densidad y el tamaño corporal promedio para los datos de peces no anuales, para los muestreos donde había información suficiente para llevar adelante el análisis. Se presentan los principales estadísticos de la regresión lineal y de las regresiones cuantiles a Tau 0,1 y 0,9.

| Muestreo     | Regresión lineal |                |                           |           | Regresión cuantil<br>Tau = 0,1 |           | Regresión cuantil<br>Tau = 0,9 |           |
|--------------|------------------|----------------|---------------------------|-----------|--------------------------------|-----------|--------------------------------|-----------|
|              | b (pendiente)    | r <sup>2</sup> | Estadístico de fisher (F) | P – valor | Intercepto                     | Pendiente | Intercepto                     | Pendiente |
| Junio 2006   | 1,386            | 0,730          | F1,3 = 11,83              | 0,041     | -4,591                         | 0,870     | -9,032                         | 1,712     |
| Octubre 2009 | 0,310            | -0,015         | F1,3 = 0,9425             | 0,403     | 0,000                          | 0,000     | -2,450                         | 0,552     |

## Modelos con efectos aleatorios

Los análisis de modelos mixtos aquí presentados apuntan a evidenciar el patrón general de auto-raleo dando cuenta de la variabilidad entre muestreos como efectos aleatorios. Esto permite tener mayor poder estadístico en la detección del patrón general, sacrificando la inferencia estadística sobre el patrón en cada muestreo. De esta forma, los modelos mixtos complementan los análisis anteriores.

Estos análisis fueron realizados para el gremio de peces al nivel comunitario, ya que solo se obtuvieron puntos de quiebre para este nivel (Fig. 4.a; punto de quiebre obtenido a 6,6459). Los análisis fueron conducidos para todos los datos de gremio y para las secciones izquierda y derecha de la distribución determinadas por el punto de quiebre. En la Tabla 7 se presenta los resultados de la ponderación de modelos donde el Modelo 1 es el modelo mixto con intercepto aleatorio, el Modelo 2 es el modelo mixto con intercepto y pendiente aleatoria y el Modelo 3 modelo mixto solo con valor medio aleatorio e intercepto fijo. El modelo ganador fue seleccionado por ANOVA y AIC (menor AIC). Para el gremio (Tab.7.a) se obtuvo diferencias significativas entre los modelos para el análisis de ANOVA, y el de menor AIC el modelo 2; de intercepto promedio de 2,703 y  $b = -0,2048$ . Para la sección izquierda (Tab.7.b) no se obtuvo resultados significativos para el ANOVA, y el de menor AIC fue el Modelo 3, obteniéndose un intercepto promedio de 1,338. Para la sección derecha (Tab.7.c) se obtuvieron diferencias significativas para el ANOVA y el de menor AIC fue el modelo 2; de intercepto 3,9207 y  $b = -0,3415$ . Los modelos ganadores se presentan gráficamente en la Figura 5.

**Tabla 8** – Resultados de la ponderación de modelos para análisis de efectos aleatorios. Los análisis son conducidos para el gremio en primera instancia (a), para la sección izquierda de la distribución (b) y la sección derecha (c). Donde el Modelo 1 es un modelo mixto con intercepto aleatorio, el Modelo 2 es un modelo mixto con intercepto y pendiente aleatoria y el Modelo 3 modelo mixto solo con valor medio aleatorio. Para el gremio se obtuvieron diferencias significativas entre los modelos para el análisis de ANOVA, y el de menor AIC fue el Modelo 2. Para la sección izquierda no se obtubo resultados significativos para el ANOVA, y el de menor AIC fue el Modelo 3. Para la sección derecha se obtuvieron valores significativos para el ANOVA y el de menor AIC fue el Modelo 2.

| <b>(a) Gremio</b> |                 |          |               |           |
|-------------------|-----------------|----------|---------------|-----------|
| Modelo            | AIC             | BIC      | Test de ANOVA | P – valor |
| 1                 | 397.1350        | 409.0694 |               |           |
| 2                 | <u>387.3334</u> | 405.2351 | 1 vs 2        | 1,00E-003 |
| 3                 | 398.9453        | 407.9166 | 2 vs 3        | 5,00E-004 |

| <b>(b) Sección Izquierda</b> |                 |          |               |           |
|------------------------------|-----------------|----------|---------------|-----------|
| Modelo                       | AIC             | BIC      | Test de ANOVA | P – valor |
| 1                            | 156.6177        | 164.1025 |               |           |
| 2                            | 157.1685        | 168.3957 | 1 vs 2        | 0.1782    |
| 3                            | <u>153.3158</u> | 158.9913 | 2 vs 3        | 0.5424    |

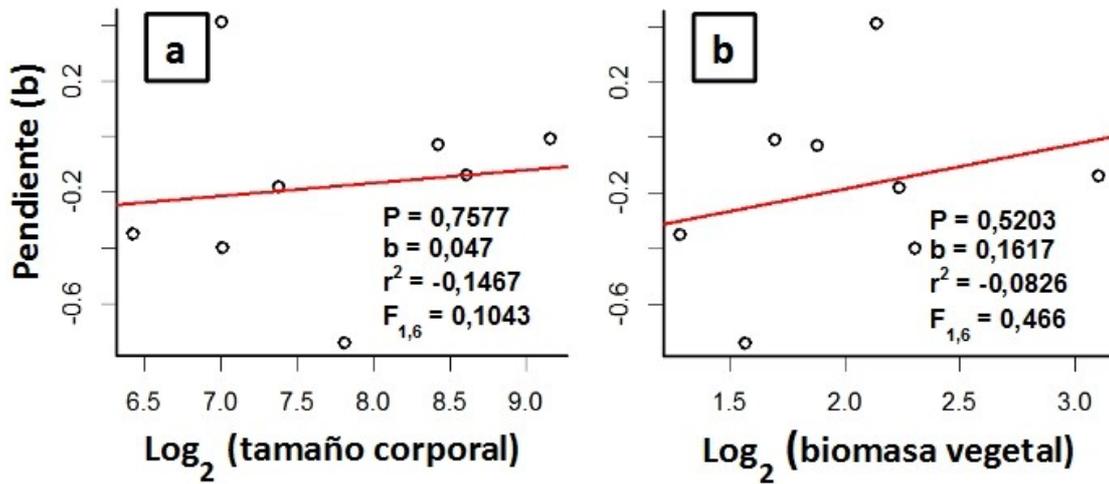
  

| <b>(c) Sección Derecha</b> |                 |          |               |           |
|----------------------------|-----------------|----------|---------------|-----------|
| Modelo                     | AIC             | BIC      | Test de ANOVA | P – valor |
| 1                          | 242.7893        | 253.0467 |               |           |
| 2                          | <u>238.1761</u> | 253.5622 | 1 vs 2        | 0.0135    |
| 3                          | 255.1515        | 262.8756 | 2 vs 3        | <.0001    |

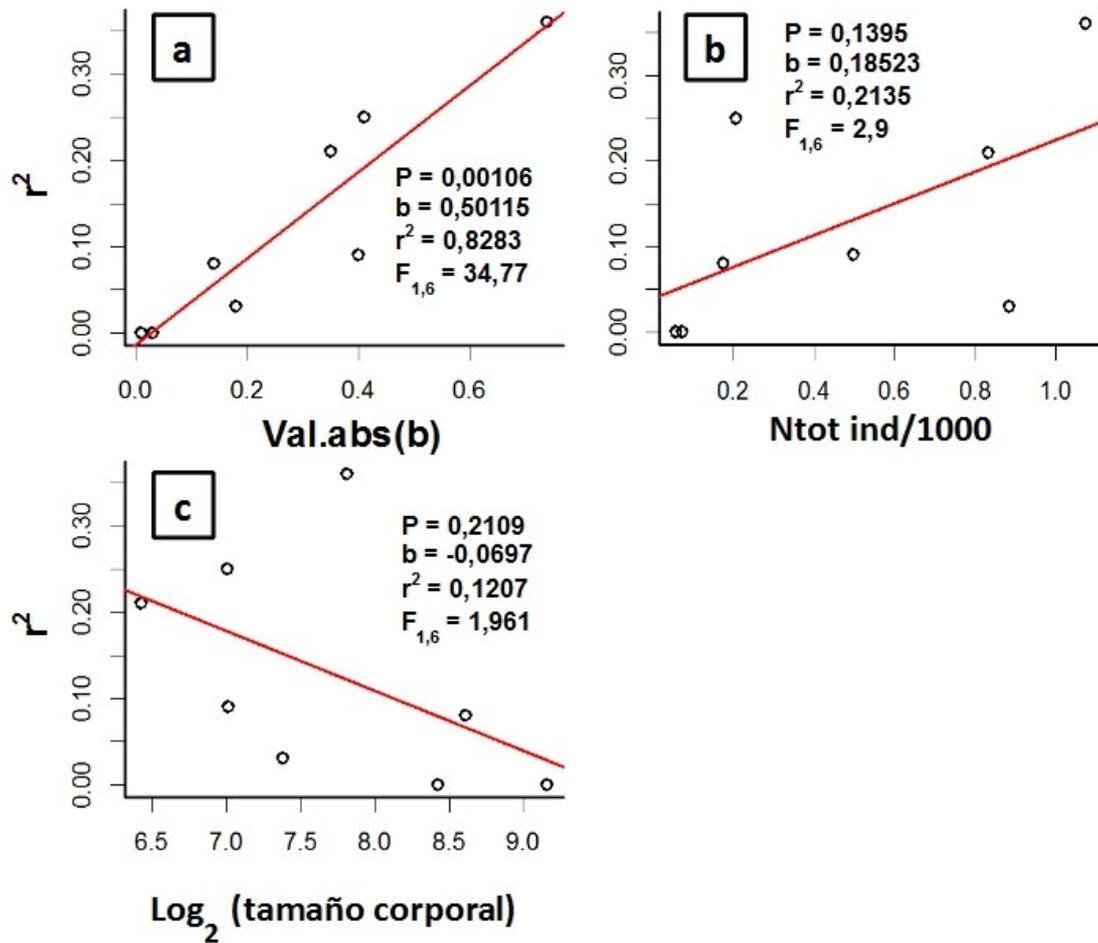
**Figura 6** – Se presentan la representación grafica de la evaluación de modelos de efectos aleatorios. En (a) se presenta el punto de quiebre obtenido para todos los muestreos en 6,6459 usado de referencia para estos analisis. En (b) se presenta el modelo ganador para el gremio de intercepto 2,7031400 y pendiente -0.2048063, en (c) se presentan por una parte el modelo ganador para la sección izquierda de la distribución de intercepto 1,338469 y el modelo ganador del lado derecho de intercepto 3,9207826 y pendiente -0,3415445.

### Pendiente (b) y su relación con el número de individuos en el muestreo

En base al análisis de Auto-raleo para cada uno de los muestreos; se analizó la relación entre la pendiente (b) obtenida para cada muestreo y el número de individuos en dicho muestreo (ver Figura 5). Este análisis se realizó tanto para el nivel de gremio (Fig. 6.a), como para cada una de las especies; *A. luteoflammulatus* (Fig. 6.b), *A. cheradophilus* (Fig. 6.c), *C. melanotaenia* (Fig. 6.d), y *A. viarius* (Fig. 6.e). Se obtuvieron resultados significativos para el nivel de gremio ( $P = 0,0398$ ;  $b = -0,00061$ ; un  $r^2 = 0,4548$ ) y marginalmente significativo para *A. viarius* ( $P = 0,0851$ ;  $b = -0,0028$ ;  $r^2 = 0,3166$ ). Para el resto de las especies no se obtuvieron resultados significativos (*A. cheradophilus*,  $P = 0,4036$ ; *A. luteoflammulatus*,  $P = 0,238$ ; *C. melanotaenia*,  $P = 0,5152$ ). Siguiendo con esta línea de análisis, se relacionaron las pendientes obtenidas para el nivel de muestreo con las variables: tamaño corporal promedio de cada muestreo (Fig. 7.a) y la biomasa vegetal promedio para cada muestreo (Fig. 7.b). Este análisis solo se llevó adelante para el nivel de gremio, que fue el único que arrojó resultados significativos en el análisis anterior. Para esta relación no hubo resultados significativos (Fig. 7.a ;  $P = 0,7577$  y Fig. 6.b;  $P = 0,5203$ ). Además se relacionó linealmente los  $r^2$  obtenidos en los análisis de Auto-raleo a nivel de muestreo con diferentes variables: el valor absoluto de la pendiente para cada muestreo (Fig. 8.a), el número de individuos en el muestreo (Fig. 8.b) y el tamaño corporal promedio para el muestreo (Fig. 8.c). La relación entre  $r^2$  y el valor absoluto de la pendiente resultó significativa (Fig. 8.a;  $P = 0,00106$ ); sin embargo las otras relaciones no reportaron resultados significativos para la Figura 8.b ( $P = 0,1395$ ;  $b = 0,0002$ ;  $r^2 = 0,2135$ ;  $F_{1,6} = 2,9$ ) y Figura 8.c ( $P = 0,2109$ ;  $b = -0,0697$ ;  $r^2 = 0,1207$ ;  $F_{1,6} = 1,961$ ).



**Figura 6-** Relaciones entre la pendiente (b) obtenida en los análisis a nivel de muestreo para la relación tamaño corporal promedio y la densidad para cada muestreo, y el número de individuos reportados para cada muestreo. (a) nivel de gremio, (b) *A. luteoflammulatus*, (c) *A. cheradophilus*, (d) *C. melanotaenia*, (e) *A. viarius*. Se obtuvo resultado significativo para el nivel de gremio ( $P = 0,0398$ ) y subsignificativo para *A. viarius* ( $P = 0,0851$ ).



**Figura 8** - Relaciones entre el  $r^2$  obtenido en análisis a nivel de muestreo para la relación tamaño corporal promedio y la densidad para cada muestreo a nivel de gremio, contra las variables: en (a) la relación lineal entre  $r^2$  valor absoluto de la pendiente (b) número de individuos por muestreo y (c) tamaño corporal promedio.

## Discusión

Los patrones que relacionan la densidad con el tamaño corporal integran los atributos fundamentales de la organización de las comunidades ecológicas (Brown *et al*, 1995). Estos patrones están determinados por el balance dinámico entre las fuerzas que reducen la densidad de individuos (*e.g.* depredación y competencia) y las que lo incrementan (como el acceso y adquisición de recursos). Es generalmente aceptado que animales de mayor tamaño son menos abundantes que los de pequeño tamaño, particularmente si su posición trófica aumenta con el tamaño corporal (Cohen *et al*, 2003; Elton, 1927). Para los organismos acceder a tamaños corporales mayores conlleva ventajas, ya que pueden consumir recursos de calidad inferior, desplazarse distancias mayores utilizando recursos parcheados y son menos limitados en el uso de recursos por la presencia de otros depredadores de menor tamaño (Hopcraft *et al*, 2009; McNab, 2002; Sinclair *et al*, 2003). Todos estos atributos que se encuentran asociados al tamaño corporal determinarían la existencia de un incremento sistemático en el rango de presas que un depredador puede consumir a medida que el tamaño corporal aumenta y tienen el potencial de determinar los patrones que relacionan la densidad con el tamaño corporal (Arim *et al*, 2010). En los escenarios restrictivos donde la depredación y el acceso a recursos no cambian con el tamaño corporal se evidenciaría la regla de equivalencia energética (Arim *et al*, 2011), no existiendo ventajas sistemáticas en el flujo de energía asociado al tamaño corporal (Damuth, 2007). Se ha propuesto que el auto-raleo opera en grupos de individuos que comparten un recurso limitado (espacio, nutrientes o recursos) y refleja interacciones tamaño dependientes (Yoda *et al.*, 1963; Westoby, 1984; White *et al.*, 2007a). En el caso del sistema de charcos temporales en cuestión, el gremio de peces es un conjunto de organismos similares que comparte un espacio efímero para la alimentación y la reproducción, siendo su tamaño corporal promedio la principal diferencia ecológica entre organismos (Arim *et al*, 2010). Esto determinaría que los cambios en demanda energética y sus efectos en la competencia serían las principales fuerzas operando (White *et al*, 2007; Arim *et al*, 2011).

En la presente tesis se analizó el fenómeno de auto-raleo en una amplia gama de escalas espaciales y temporales, considerando distintos niveles de organización ecológica y nuevos enfoques metodológicos (Toms & Lesperance, 2003; Muggeo, 2003, Zuur *et al*, 2009). Estudios previos, típicamente se han centrado en una comunidad en el tiempo o varias comunidades en un único momento (revisado en White *et al*, 2007a). En este contexto, el presente estudio logra capturar una variabilidad previamente sugerida para los patrones densidad-tamaño corporal, pero

rara vez analizada (Cyr *et al.*, 1997a,b; Blackburn & Gaston, 1997; Gaston & Blackburn, 2000). Habiendo detectado diferencias en los patrones reportados para las distintas escalas de observación y entre los niveles de gremio y el de especies; la necesidad de la inclusión explícita de estas fuentes de variación es fuertemente respaldada. Los resultados identifican al auto-raleo como un importante determinante de la estructura de tamaños corporales en la metacomunidad. La ausencia de diferencias significativas con el exponente predicho por la regla de equivalencia energética (Damuth, 2007), sugieren el aumento en demanda energética con el tamaño corporal como una importante determinante de la caída en densidad con el tamaño corporal a la máxima escala de análisis aquí considerada. Más allá de representar o no este nivel de análisis un abordaje macroecológico, estaría capturando la combinación de grandes restricciones propuestas a este nivel (Brown & Maurer, 1989). En esencia, las desviaciones idiosincráticas de cada comunidad local (dadas por las variaciones en el pool de especies, condiciones locales, etc), representarían una variabilidad entorno al fenómeno dominante a esta escala (Maurer, 1999), el aumento en demanda energética con el tamaño corporal (Brown, 1995). Esto es particularmente importante, ya que estudios previos sistemáticamente indicaron la ocurrencia de escalamientos densidad-tamaño corporal congruentes con REE a escalas geográficas (Damuth, 1981; Nee *et al.*, 1991; Carbone & Gittleman, 2002) pero rara vez a escala comunitaria (White *et al.*, 2007a). No obstante, ningún trabajo previo ha identificado a que escala de análisis se pasaría de un patrón al otro. En nuestro sistema de estudio, a escala paisaje la ocurrencia de patrones de auto-raleo congruentes con REE ya es evidente. A nivel comunitario dos mensajes deben ser resaltados: (i) para el conjunto de comunidades la pendiente fue menor que la reportada para la escala de paisaje, evidenciando la potencial importancia de nuevos mecanismos (*e.g.* Arim *et al.*, 2011); (ii) para los diferentes eventos destaca la gran variabilidad de escenarios y pendientes para la relación. Congruentemente con las expectativas teóricas la variabilidad en las pendientes reportadas entre muestreos se asoció con el número total de individuos del sistema. Aumentando la fuerza del auto-raleo con el número total de individuos en el sistema, convergiendo a una pendiente predicha por metabolismo. Estos resultados sugieren que el aumento en demandas energéticas con el tamaño corporal probablemente sea uno de los principales mecanismos determinando el auto-raleo y los patrones contrastantes a nivel de escala de paisaje y local. En esencia, en la medida que otros procesos locales (depredación, número inicial de individuos, relación individuos/recursos) alejen a la comunidad de los niveles de restricción energética, esta no opera atenuando el auto-raleo.

## Auto-raleo a diferentes escalas

Como hemos mencionado, el patrón de auto-raleo en el gremio de peces de la metacomunidad fue congruente con el marco teórico (Fig. 1.a). En este sentido, se observó una pendiente negativa y estadísticamente indistinguible de la esperada por el aumento en tasa metabólica con el tamaño corporal (Damuth 1981; Nee *et al*, 1991; Brown *et al*, 2004). Esto sugiere la potencial existencia de una restricción general a nivel del sistema, que determina la convergencia a nivel “macroecológico” a una pendiente de -0,75. Esto sustenta la prevalencia de la Regla de Equivalencia Energética a mayores escalas de análisis, donde en promedio el uso de energía por las poblaciones es el mismo independientemente del tamaño corporal de los individuos (Damuth, 1981, 1987, 1991, 2007; Nee *et al*, 1991). Un aspecto central de este estudio es que al identificar un patrón congruente con REE a escala de paisaje, sugiere que a pesar de estar jugando simultáneamente múltiples mecanismos con diferentes realizaciones (Maurer, 1999) la compensación en densidad por la mayor demanda energética dominaría sobre el resto de los potenciales mecanismos propuestos. Esto es así, dado que la REE es la única que predice un patrón continuo en la relación densidad-tamaño corporal con escalamiento de -0.75. No obstante, el rango de pendientes dentro del intervalo de confianza es suficientemente amplio para incluir mecanismos adicionales. En este sentido, tanto la ocurrencia de pendientes más pronunciadas asociadas al cambio en posición trófica con el tamaño corporal (Gillooly & Brown, 2003), como eventuales cambios en pendientes podrían ser observados (Arim *et al*, 2011). Sin embargo, debe considerarse que el amplio intervalo de confianza se explica por la presencia de un punto (correspondiente al muestreo de 2008) con condiciones excepcionales de abundancia en un número menor de charcos a los típicamente encontrados (18 contra 52), determinando un valor extremo de densidad.

El análisis intraespecífico sugiere que para la metacomunidad, los mecanismos de auto-raleo probablemente sean más importantes a nivel de gremio. Para *A. viarius* (Fig. 1.e) y *A. luteoflammulatus* (Fig. 1.b), las especies con mayor representación en el sistema, se pudo detectar patrones de auto-raleo aunque más atenuados. En Canavero *et al*, 2014, encontramos que la estructuración espacial de los peces anuales dentro y entre las comunidades de este sistema está mucho más relacionada con los tamaños corporales de los individuos que con su identidad taxonómica. Congruentemente, la inserción en la red trófica de los individuos estuvo determinada por sus tamaños corporales, no detectándose efectos significativos de la identidad específica (Arim *et al*, 2010). Si bien las bajas incidencias y abundancias de *A. cheradophilus* y *C. melanotaenia* no habrían permitido la detección de patrones significativos para estas especies, los estudios previos y la evidencia aquí presentada sugieren que los principales mecanismos estarían operando a nivel de

gremio.

Congruentemente con la expectativa teórica, al reducir la escala de análisis al nivel comunitario se incorporó una importante variabilidad al patrón en estudio (Fig. 2.a). No obstante, a diferencia de enfoques previos, en la presente tesis se ha logrado avanzar tanto en la estructura de esta variabilidad como en sus potenciales determinantes. En este sentido, la pendiente promedio fue notoriamente menor a la obtenida para la escala de paisaje, tanto a nivel de gremio como a nivel específico (Fig. 2.b y 2.e). La menor pendiente a escala local podría deberse a una reducción en el rango de posiciones tróficas observadas dentro de los charcos en comparación a la metacomunidad. Este rango de posiciones tróficas asociado al gradiente de tamaños corporales ha sido identificado como un importante determinante de la pendiente de la relación densidad-tamaño corporal (Brown & Gillooly, 2003). En el presente sistema los peces han mostrado aumentar sistemáticamente su posición trófica con el tamaño corporal (Arim *et al*, 2009; Laufer *et al*, 2009), por lo que este no sería el caso. Las diferencias entre las escalas de observación reflejan un cambio similar al reportado para el contraste entre escalamiento global (GSDR) y el escalamiento local (LSDR) por otros autores (White *et al*, 2007a). LSDR puede presentar escalamientos similares al GSDR ( $b \sim -0,75$ ) pero más comúnmente presenta pendientes más débiles y con mayor dispersión de datos. LSDR sería un subconjunto aleatorio de la distribución global, en donde tanto altas como bajas abundancias de las comunidades locales son reportadas, estando representadas en el GSDR solo las abundancias mayores a nivel local (White *et al*, 2007a). Los datos utilizados en la literatura para la estimación de patrones globales se basan en las mayores densidades reportadas para una especie en la región geográfica en estudio (Carbone & Gittleman, 2002). El presente caso representa un escenario diferente en el cambio de escala de observación. Los valores de abundancia a escala de paisaje son efectivamente la suma de las abundancias locales, eliminado así los potenciales sesgos, frecuentemente invocados, sobre un sub-reporte de los datos de abundancia local en la construcción de los patrones a mayores escalas (Carbone & Gittleman, 2002; White *et al*, 2007a). Por último, se ha propuesto que la conexión entre escalas de análisis sería evidente al considerar el escalamiento en densidad máxima en las comunidades locales (White *et al*, 2007a). Sin embargo, las regresiones al percentil 0,9 indicaron pendientes mayores ( $b \sim -0.5$ ), pero en todos los casos inferiores a las reportadas para la metacomunidad (Fig. 2.a, 2.b y 2.e). En resumen, todo lo aquí reportado en relación a cambios en la relación densidad-tamaño corporal con la escala es relativo al fenómeno y no a sesgos en su construcción, sustentando la existencia de un cambio en los procesos predominantes a distintas escalas por encima de los aspectos metodológicos.

Por otra parte, se detectaron relaciones segmentadas significativas sustentando la existencia de cambios abruptos en la relación densidad-tamaño corporal (e.g. Arim *et al*, 2011; Ziegler *et al*,

2014). Si bien los cambios en la relación densidad-tamaño corporal entre escalas y abordajes han sido ampliamente considerados, la existencia de cambios en los procesos dominantes a distintos rangos de tamaños corporales ha sido comparativamente menos considerada (Akerman *et al*, 2004; Arim *et al*, 2007, 2011; Ziegler *et al*, 2014). No obstante, no solo la demanda y acceso a recursos se ve afectada por el tamaño corporal. Los peces son reconocidos como organismos con amplios nichos debido a sus grandes cambios en dieta, pero también en distribución espacial, interacciones y morfología a lo largo de la ontogenia (Muñoz & Ojeda 1998; Meerhoff *et al*, 2007; Masdeu *et al*, 2011; Hernandez, 2014). Una misma especie ocupa así diferentes nichos en el transcurso de su vida (Muñoz & Ojeda, 1998; Raffaelli *et al*, 2007). Cualquiera de estas tendencias o su combinación tiene también el potencial de cambiar el patrón de inserción de los organismos en la comunidad y los mecanismos que determinan su abundancia. En este sentido, debe destacarse que la madurez reproductiva y el acceso a parejas está estrechamente asociada al tamaño corporal (Wootton, 1992; Pasos *et al*, 2013). Mientras que la caída en densidad suele asociarse al aumento en la demanda energética con el tamaño corporal, el comenzar a defender territorios reproductivos puede reforzar o ser el principal mecanismo de competencia detrás de esta reducción en densidad. Los tamaños del territorio son proporcionales al tamaño corporal del organismo (Jetz *et al*, 2004), los organismos sin capacidad de defender territorios reproductivos pueden ver limitado su acceso a recursos determinando un aumento en mortalidad y un proceso de auto-raleo mediado por defensa de territorios. En este sentido, la defensa de área de acción sería el paralelismo más estrecho entre auto-raleo en animales de vida libre y plantas (u organismos sésiles).

El enfoque desarrollado con modelos mixtos, pretendió dar cuenta de la variabilidad entre muestreos como efectos aleatorios. La ventaja de esta aproximación es tener buen poder estadístico para detectar la tendencia promedio de la relación dando cuenta de la variabilidad entre comunidades y muestreos, pero sin costos estadísticos asociados (ver Zurr *et al*, 2010). El modelo mixto que consideró dos regímenes, por encima y debajo del quiebre, sugiere la ausencia de asociación de efectos del tamaño corporal en la densidad para organismos chicos a medianos y una caída en densidad para los organismos de mayor tamaño corporal (ver Fig. 6.c). Estos cambios con pendientes positivas o neutras a menor tamaño y negativas a tamaños mayores reflejarían cambios abruptos en los procesos dominantes (Fig. 2.a 6C). En los menores tamaños predominaría las ventajas de aumentar el tamaño como el acceso a más recursos y reducción de la depredación (Arim *et al*. 2010; Jennings & Mackinson, 2003), lo cual quedaría opacado de forma relativamente abrupta por la acción de la competencia entre organismos de mayor tamaño (Carbone *et al*, 2007; Arim *et al*, 2011). Los resultados obtenidos refuerzan los mensajes de los otros análisis tanto en la tendencia general como en la existencia de un quiebre en la relación densidad-tamaño corporal. No obstante,

el modelo mixto sugiere la ausencia de asociación entre la densidad y el tamaño corporal en los rangos menores. Hasta este punto, el mensaje obtenido es de una ausencia de costos o beneficios sistemáticos con el tamaño corporal para organismos pequeños a intermedios y un abrupto pasaje a la dominancia de mecanismos de auto-raleo con competencia tamaño dependiente para organismos más grandes. No obstante, persiste una importante variabilidad en las pendientes reportadas ha ser considerada.

Las pendientes obtenidas para las comunidades por evento de muestreo presentaron una gran variabilidad, tanto a nivel de gremio (ver Tabla 2) como a nivel específico (ver Tabla 3 a 7). Los charcos temporales se caracterizan por el reinicio de los sistemas anualmente, en donde la pendiente puede cambiar en reflejo de los cambios inter-anales en la cantidad de energía del sistema, número inicial de eclosiones, rango de tamaños corporales observados, incidencia de depredadores externos, entre otros factores. Esta variabilidad en el patrón observado entre los eventos de muestreo es un resultado a destacar. En general las pendientes obtenidas fueron negativas, apoyando la tendencia esperada de disminución de la densidad con el tamaño corporal promedio (Yoda *et al.*, 1963; Damuth 1981; Westoby, 1984; Brown, 1995), aunque solo dos de ellas fueron significativas (ver Tabla 2). Esto indica la existencia de una importante variabilidad en la relación densidad-tamaño corporal dentro de un mismo sistema de estudio, nivel de organización y escala de análisis. Un nivel de variabilidad que no ha sido ampliamente reconocido en trabajos previos (Cyr *et al.*, 1997a, b; Blackburn & Gaston, 1997; Gaston & Blackburn, 2000; White *et al.*, 2007a). A continuación se avanza en los potenciales determinantes locales de las pendientes observadas.

#### Determinantes del escalamiento densidad-masa

Se detectó una importante variabilidad en la intensidad (pendiente) del auto-raleo entre muestreos. Esta variabilidad se asoció fuertemente con el número total de individuos por muestreo, aumentando la pendiente y la varianza explicada a mayores densidades de la metacomunidad (Fig. 3.a). La asociación fue significativa a pesar del pobre poder estadístico determinado por el bajo número de observaciones disponible. Esto implicaría que la fuerza del auto-raleo aumenta con el número total de individuos en el sistema, algo esperado para este marco teórico (Arim *et al.*, 2011; White *et al.*, 2007a). En donde, para un mismo tamaño corporal la competencia sería mayor a mayores densidades, determinando pendientes más pronunciadas. Este escenario de mayor importancia de los procesos de competencia tamaño dependientes a mayores densidades es también sustentado por la asociación entre la varianza explicada y el valor absoluto de la pendiente (Fig 5.a). Al aumentar la pendiente también aumenta la varianza explicada, indicando que la variabilidad en

densidad pasa a estar significativamente más asociada al tamaño corporal de los organismos. La ausencia de asociaciones significativas entre la pendiente y la biomasa vegetal o el tamaño corporal promedio no indicarían la acción de mecanismos adicionales. En este sentido, los tamaños promedios ya estarían asociados a menores densidades, no incrementando la fuerza de los procesos de auto-raleo. Debe notarse que no solo la intensidad de la asociación densidad-tamaño corporal es explicada por el número total de individuos en el sistema sino su misma existencia estadística (relaciones significativas).

Al detectarse un efecto claro del número de individuos en el patrón de auto-raleo deben considerarse los factores que potencialmente estarían determinando la densidad de individuos en la metacomunidad. Dadas las características del sistema de estudio donde el re-ensamblaje anual de las comunidades probablemente este afectando la densidad de organismos que reclutan cada año. El nivel de llenado de los charcos depende del régimen de pluvial (Laufer *et al*, 2009; Vidal, 2013; Hernandez, 2014), el número los organismos a ser reclutados está asociado a las densidades y éxito reproductivo en el o los años anteriores y ambos aspectos dependen también de la historia climática reciente (Errea & Danulat, 2001). Esto determina una gran variabilidad en el número de individuos presentes al comienzo de la temporada y el volumen del sistema en donde se encuentran; determinando así una gran variabilidad en la densidad de individuos. Por otro lado, la densidad también se ve afectada por la depredación de alevines (importante a nivel intra-gremio en anuales) o incluso de adultos. Los anuales de mayor tamaño (e.g. *A. cheradophilus*), peces no anuales e invertebrados (odonatos, belostomátidos, crustáceos, etc) han sido identificados como depredadores en los charcos (Laufer *et al*, 2009). En este sentido, una alta conectividad entre charcos podría impactar negativamente en las comunidades locales al favorecer el movimiento de los principales depredadores (Borthagaray *et al*, 2012, 2014). En años con altas lluvias y conectividad entre charcos se han observado la presencia de peces de sistemas fluviales adyacentes, los cuales podrían tener un importante efecto de depredación y competencia. Además la relevancia de la depredación externa no debe ser descartada, ya que en el sistema se han registrado más de 50 especies de aves haciendo uso de los charcos (Liguori, 2011). Estos factores combinados afectarían el número de individuos del sistema y con esto la relación densidad-tamaño corporal por muestreo, reflejándose en el intercepto, la forma e intensidad de la relación densidad-tamaño corporal (Arim *et al*, 2011).

### Regla de Equivalencia Energética

El grueso del marco teórico relativo a la relación densidad-masa ha resaltado la relación entre el tamaño corporal y la tasa metabólica. Donde al aumentar el metabolismo con una pendiente

0,75 o  $\frac{3}{4}$  (West, Brown & Enquist, 1997, 1999; Brown *et al*, 2004), aumenta la demanda por recursos a nivel individual y poblacional determinando una caída proporcional en la densidad de individuos (Damuth 1981; Nee 1991). Habiendo considerado previamente los diferentes patrones reportados para la relación densidad-tamaño corporal, debe ser considerada la potencial variabilidad en el escalamiento en metabolismo con el tamaño corporal; la cual no está exenta de controversias (Banavar *et al*, 2002; White *et al*, 2007b; Isaac & Carbone, 2010; Kolokotronis *et al*. 2010). Una parte importante de la discusión ha estado basada en la variabilidad reportada para el exponente de la relación alométrica (Bokma, 2004; Farrell-Gray & Gotelli, 2005; Nagy, 2005; McNab, 2008; Isaac & Carbone, 2010). Se han reportado variabilidad en los escalamientos para diferentes grupos taxonómicos (Nagy, 2005; Reich *et al*, 2006; Clarke & Johnston, 1999; Clarke *et al*, 2010), contextos ambientales (Nagy, 2005, Mc Kechnie *et al*, 2006; Wiersma *et al*, 2007), régimen de demanda energética (Nagy, 2005; Jetz *et al*, 2008; Van Leeuwen *et al*, 2011) y niveles menores de organización al cual las predicciones de la teoría tienen sustento (Maciak *et al*, 2011). Además se ha propuesto la existencia de diferentes escalamientos a niveles intraespecífico o interespecífico (Ginzburg & Damuth, 2008). Se ha planteado incluso que la relación alométrica considerada en casi la totalidad de los trabajos podría ser una mala descripción del patrón general (Kolokotronis *et al*, 2010), incluso cuestionamientos del punto de vista de la pertinencia ecológica del patrón (White & Seymour, 2003; Kozłowski & Konarzewski, 2004; Brown *et al*, 2005; Kozłowski & Konarzewski, 2005; White *et al*, 2007b). A pesar de la variabilidad reportada para el escalamiento del metabolismo con el tamaño corporal, y la discusión subyacente sobre los mecanismos involucrados, notablemente, el contraste empírico de la REE se ha enfocado en la relación densidad-tamaño corporal, asumiendo un escalamiento fijo del metabolismo. De hecho, la demanda metabólica es un atributo plástico el cual responde a la aclimatación, disponibilidad de recursos y densidad de conspecíficos (Nespolo *et al*, 2003; Pough *et al*, 1999). Estas respuestas plásticas pueden cambiar sistemáticamente con el tamaño corporal siendo así determinantes potenciales de la relación densidad-tamaño corporal (McKechine *et al*, 2006). A pesar de haberse evidenciado mecanismos que las conecten, la variabilidad en demanda metabólica es un determinante de las relaciones densidad-tamaño corporal observadas que no ha sido ampliamente explorada hasta el momento.

## **Conclusiones generales**

En la presente tesis se ha buscado aportar a la comprensión de los patrones que relacionan la densidad y el tamaño corporal de los organismos. Enfocados en el auto-raleo por ser el patrón

densidad-tamaño corporal determinado por mecanismos más claros, se detectaron contrastes entre las escalas de análisis y tendencias sistemáticas en la intensidad del fenómeno asociadas a la densidad de individuos en el sistema. Esta variabilidad en el escalamiento densidad-tamaño corporal dentro de un gremio, en un mismo ecosistema y escala de análisis ha sido comparativamente poco considerada.

Para la metacomunidad el escalamiento reportado es cercano a lo esperado por la REE, donde el patrón estaría capturando la combinación de grandes restricciones propuestas a nivel macroecológico (Brown & Maurer, 1989) y las desviaciones estarían dadas por la variabilidad local en torno al fenómeno dominante a esta escala (Maurer, 1999). El aumento en demanda energética con tamaño corporal probablemente sea el principal mecanismo determinando la relación densidad-tamaño corporal (Brown, 1995; Allen *et al*, 2006). Debe ser remarcado, que este salto de escala entre comunidades y escalas mayores ha sido sugerido al comparar niveles biogeográficos con los patrones comunitarios (*e.g.* Allen *et al*, 2006). No obstante, ningún trabajo había contrastado los patrones a escalas más próximas como la local-paisaje (comunitaria-metaocmunitaria). El resultado de esta tesis sugiere que el cambio de mecanismo con la escala podría estar ocurriendo mucho antes de lo considerado previamente.

Por otra parte la pendiente menor obtenida para el nivel local, estaría dada por la variabilidad de escenarios locales. En la medida que las condiciones e historias locales alejen a la comunidad de los niveles de restricción energética, esta no opera atenuando el fenómeno de auto-raleo. En este sentido es destacable la detección de relaciones segmentadas que sustentan la existencia de cambios abruptos en la relación densidad-tamaño corporal (*e.g.* Arim *et al*, 2011; Ziegler *et al*, 2014). Por otra parte, e incluso teniendo en cuenta la importante variabilidad de pendientes obtenidas por muestreo, fue posible encontrar que la intensidad del auto-raleo está determinado por el número total de peces en el sistema, por encima de otros factores ambientales.

El sistema de charcos ha permitido el desarrollo de este análisis a múltiples escalas demostrado su importancia como modelo biológico; ya que presentó cualidades únicas para comprender la predominancia de factores ecológicos determinando los patrones de escalamiento tamaño corporal-densidad. Tanto los sistemas de charcos temporales, como ambiente de pastizal inundable, son muy vulnerables ante los cambios desarrollados por las actividades humanas. En el contexto del cambio global, la ecología está frente al reto de dar respuestas sobre su comprensión de los sistemas naturales. Generar síntesis y coherencia en el marco teórico para diferentes escalas y contextos ambientales es clave en este sentido y esta tesis trató de ser un paso en este camino.

## Referencias Bibliograficas

- Abrams, P. A. 1995. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict?. *Ecology*, 76(7), 2019-2027.
- Ackerman, J.L., Bellwood, D.R., & Brown, J.H. 2004. The contribution of small individuals to density–body size relationships: Examination of energetic equivalence in reef fishes. *Oecologia*. 139: 568-571.
- Allen, C. R., Garmestani, A. S., Havlicek, T. D., Marquet, P. A., Peterson, G. D., Restrepo, C., Stow, C. A. & Weeks, B. E. 2006. Patterns in body mass distributions: sifting among alternative hypotheses. *Ecology Letters*, 9(5), 630-643.
- Alunno-Bruscia M, PS Petraitis, E Bourget & M Fréchette. 2000. Body size-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation. *Oikos*. 90: 28-42.
- Arim, M., Bozinovic, F., & Marquet, P.A. 2007a. On the relationship between trophic position, body mass and temperature: Reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos*. 116: 1524-1530.
- Arim, M., P. A. Marquet, & F. M. Jaksic. 2007b. On the Relationship between Productivity and Food Chain Length at Different Ecological Levels. *The American Naturalist* 169: 62-72.
- Arim, M., Abades, S., Laufer, G., Loureiro, M., & Marquet, P.A. 2010. Food web structure and body size: Trophic position and resource acquisition. *Oikos*. 119: 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. *Adv. Ecol. Res.* 45: 1–39.
- Armstrong, J. D. 1997. Self-thinning in juvenile sea trout and other salmonid fishes revisited. *Journal Animal . Ecol.* 66: 519–526.
- Banavar, J. R., Damuth, J., Maritan, A., & Rinaldo, A. 2002. Supply–demand balance and metabolic scaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(16), 10506-10509.
- Bates D, Maechler M y Bolker B. 2011. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-42.

- Begon, M., L. Firbank, & R. Wall. 1986. Is There a Self-Thinning Rule for Animal Populations? *Oikos* 46:122.
- Begon, M., Harper, J. L., Townsend. C. R. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*, Fourth Edition. Blackwell Publishing. Malden, USA.760pp.
- Blackburn, T. & K. J. Gaston. 1997. A critical assessment of the form of the interspecific relationship between abundance and body size in animals. *Journal of Animal Ecology* 66:233–249
- Blaustein, L. & Schwartz, S. S. 2001. Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology*. 47(4):303–312.
- Bokma, F. 2004. Evidence against universal metabolic allometry. *Functional Ecology*, 18(2), 184-187.
- 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., Arim, M., & Marquet, P. A. 2014. Inferring species roles in metacommunity structure from species co-occurrence networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1792), 20141425.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., & West, G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. 85: 1771–1789.
- Brown, J.H & Gillooly, J.F. 2003. Ecological food webs: highquality data facilitate theoretical unification. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 100, 1467-1468.
- Brown, J. H., West, G. B., & Enquist, B. J. 2005. Yes, West, Brown and Enquist" s model of allometric scaling is both mathematically correct and biologically relevant. *Functional Ecology*, 19(4), 735-738.
- Carbone, C., Rowcliffe, J.M., Cowlishaw, G., & Isaac, N.J.B. 2007. The scaling of abundance in consumers and their resources: Implications for the energy equivalence rule. *American Naturalist*. 170: 479-484.
- Céréghino R., Biggs J., Oertli B. y Declerck S. 2008. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. *Hydrobiologia*. 597:1–6.

- Clarke, A., & Johnston, N. M. 1999. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *Journal of Animal Ecology*. 68(5), 893-905.
- Clarke, A., Rothery, P., & Isaac, N. J. 2010. Scaling of basal metabolic rate with body mass and temperature in mammals. *Journal of Animal Ecology*. 79(3), 610-619.
- Costa, W. J. E. M. 2006. The South American annual killifish genus *Austrolebias* (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae): phylogenetic relationships, descriptive morphology and taxonomic revision. *Zootaxa*, 1213: 1-162.
- Currie, D. J. 1993. What shape is the relationship between body size and population-density. *Oikos* 66, 353–358
- Cyr, H., J. A. Downing, & R. H. Peters. 1997a. Density–body size relationships in local aquatic communities. *Oikos* 79:333–346.
- Cyr, H., R. H. Peters, & J. A. Downing. 1997b. Population density and community size structure: Comparison of aquatic and terrestrial systems. *Oikos* 80:139-149.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*. 290: 699-700.
- Damuth, J. 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use. *Biological Journal of the Linnean Society* 31:193–246.
- Damuth, J. 1991. Ecology - Of Size And Abundance. *Nature* 351:268-269.
- Damuth, J. 1993. Copes rule, the island rule and the scaling of mammalian population density. *Nature*, 365, 748-750.
- Damuth. 2007. A Macroevolutionary Explanation for Energy Equivalence in the Scaling of Body Size and Population Density. *The American Naturalist*. 169: 621-631.
- De Meester L., Declerck S., Stoks R., Louette G., Van De Meutter F., De Bie T., Michels E. y Brendonck L. 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15(6):715–725.

- de Ruiter, P.C., Neutel, A.M., & Moore, J.C. 1995. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*. 269: 1257-1260.
- Duffy, J. E., B. J. Cardinale, K. E. France, P. B. McIntyre, E. Thebault, & M. Loreau. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10:522-538.
- Dunham, J. B., Dickerson, B. R., Beever, E., R. D. Duncan & G. L. Vinyard, et al. 2000. Effects of food limitation and emigration on self-thinning in experimental minnow cohorts. *Journal of Animal Ecology*. 69: 927-934.
- Ellison, A. M. 1989. Morphological determinants of self-thinning in plant monocultures and a proposal concerning the role of self-thinning in plant evolution. *Oikos*. 55: 349-355.
- Elliott, J. M. 1993. The self-thinning rule applied to juvenile sea-trout, *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 62: 371-379.
- Enquist, B. J., Brown, J. H., & West, G. B. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, 395(6698), 163-165.
- Errea, A., & Danulat, E. (2001). Growth of the annual fish, *Cynolebias viarius* (Cyprinodontiformes), in the natural habitat compared to laboratory conditions. *Environmental biology of fishes*, 61(3), 261-268.
- Farrell-Gray, C. C., & N. J. Gotelli. 2005. Allometric exponents support a 3/4-power scaling law. *Ecology* 86: 2083-2087.
- Gaston, K. J. & Blackburn, T. 2000. *Patterns and Process in Macroecology*. Blackwell Science. Oxford.
- Ginzburg, L., & Damuth, J. 2008. The Space-Lifetime Hypothesis: Viewing Organisms in Four Dimensions, Literally. *The American Naturalist*, 171(1), 125-131.
- Guíñez R & JC Castilla. 2001. An allometric tridimensional model of self-thinning for a gregarious tunicate. *Ecology* 82: 2331-2341.
- Guíñez, R., PS Petraitis & JC Castilla. 2005. Layering, the effective density of mussels and mass density boundary curves. *Oikos* 110: 186-190.

- Guiñez, R. 2005. A review of self-thinning in mussels. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 40: 1-6.
- Hanski I. A. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, New York, USA.
- Hernandez, D. 2014. Determinantes de la distribución de tamaños corporales en comunidades de charcos temporales. Tesis de Maestría, PEDECIBA, Montevideo. 52pp.
- Hilborn, R. & M. Mangel. 1997. *The ecological detective confronting models with data*. Princeton University Press.
- Hughes, R.N. & Griffiths, C.L. 1988. Self-thinning in barnacles and mussels – the geometry of packing. *American Naturalist*. 132: 484-491.
- Isaac, N. J., & Carbone, C. 2010. Why are metabolic scaling exponents so controversial? Quantifying variance and testing hypotheses. *Ecology Letters*, 13(6), 728-735.
- Isaac, N. J., Storch, D., & Carbone, C. 2013. The paradox of energy equivalence. *Global Ecology and Biogeography*, 22(1), 1-5.
- Jennings & Mackinson. 2003. Abundance-body mass relationships in size-structured food webs. *Ecology Letters*. 6: 971-974.
- Jetz, W., Freckleton, R. P., & McKechnie, A. E. 2008. Environment, migratory tendency, phylogeny and basal metabolic rate in birds. *PLoS One*, 3(9), e3261.
- Keeley ER. 2003. An experimental analysis of self-thinning in juvenile steelhead trout. *Oikos*. 102: 43-550.
- Koenker, R. 2009 *Quantreg: quantile regression*. R package version 4.97
- Kolokotronis, T., Van Savage, E. J., & Fontana, W. 2010. Curvature in metabolic scaling. *Nature*, 464(7289), 753-756.
- Kozłowski, J., & Konarzewski, M. 2004. Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant?. *Functional Ecology*, 18(2), 283-289.
- Kozłowski, J., & Konarzewski, M. 2005. West, Brown and Enquist's model of allometric scaling again: the same questions remain. *Functional Ecology*, 19(4), 739-743.

- 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.
- Levin, S. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73,1943–67.
- Li, W.K.W. 2002. Macroecological patterns of phytoplankton in the northwestern North Atlantic Ocean. *Nature* 419: 154-157.
- Liguori, L. 2011. Relación tamaño corporal – área en aves que utilizan un sistema de charcos temporales. Tesina de grado Licenciatura ciencias biológicas, opción Ecología. Facultad de Ciencias, Udelar. 26pp.
- Long, Z.T. & Morin, P.J. 2005. Effects of organism size and community composition on ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* 8: 1271-1282.
- Long, Z.T., Steiner, C.F., Krumins, J.A., & Morin, P.J. 2006. Species richness and allometric scaling jointly determine biomass in model aquatic food webs. *Journal of Animal Ecology*. 75: 1014-1023.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, & D. A. Wardle. 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294:804-808.
- Maurer, B. A. 1999. *Untangling ecological complexity: the macroscopic perspective*. University of Chicago Press.
- Maciak, S., Janko, K., Kotusz, J., Choleva, L., Boroń, A., Juchno, D., Roman K, Jan Kozłowski & Konarzewski, M. 2011. Standard metabolic rate (SMR) is inversely related to erythrocyte and genome size in allopolyploid fish of the *Cobitis taenia* hybrid complex. *Functional Ecology*, 25(5), 1072-1078.
- Marquet, P.A., Navarrete, S.A., & Castilla, J.C. 1990. Scaling population density to body size in rocky intertidal communities. *Science*. 250: 1125–1127.
- Marquet, P.A., Navarrete, S.A., & Castilla, J.C. 1995. Body size, population density, and the energetic equivalence rule. *J. Anim. Ecol.* 64: 325–332.
- McCann, K.S., 2012. *Food Webs*. Princeton University Press, Oxford and Princeton.

- McGill. 2008. Exploring Predictions of Abundance from Body Mass Using Hierarchical Comparative Approaches. *The American Naturalist*, 172: 88-101.
- McGill, B. J. 2010. Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology Letters*, 13: 627–642
- McKechnie, A. E., Freckleton, R. P., & Jetz, W. 2006. Phenotypic plasticity in the scaling of avian basal metabolic rate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1589), 931-937.
- McNab, B. K. 2008. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comp. Biochem. Physiol. A*. 151,5–28.
- Medel, R. G., Bozinovic, F., & Novoa, F. F. 1995. The mass exponent in population energy use: the fallacy of averages reconsidered. *American Naturalist*, 155-162.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., Teixeira de Mello, F., Clemente, J.M., Jensen, E., Torben, L., Lauridsen, E. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biol.*52, 1009–21.
- Muggeo, V. M. 2003. Estimating regression models with unknown break-points. *Statistics in medicine*, 22(19), 3055-3071.
- Muggeo VMR. 2008. segmented: an R Package to Fit Regression Models with Broken-Line Relationships. *R News* 8: 20-25.
- Muñoz A. A. & Ojeda F. P. 1998. Structure of carnivorous intertidal fishes of the Chilean coast: implications of ontogenetic dietary shifts. *Oecologia*114,563–73.
- Nagy, K. A. 2005. Field metabolic rate and body size. *Journal of Experimental Biology*, 208(9), 1621-1625.
- Naisbit R. E., Rohr R. P., Rossberg A. G., Kehrli P. & Bersier L.F. 2012. Phylogeny versus body size as determinants of food web structure. *Proc. Roy. Soc. Lond. B Biol.*279, 3291–7
- Nespolo, R.F., Arim, M., & Bozinovic, F. 2003. Body size as a latent variable in a structural equation model: thermal acclimation and energetics of the leaf-eared mouse. *Journal of Experimental Biology*, 206, 2145-2157.

Passos, C., Tassino, B., Loureiro, M., & Rosenthal, G. 2013. Intra-and intersexual selection on male body size in the annual killifish *Austrolebias charrua*. *Behavioural processes*, 96, 20-26.

Peters, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, USA

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D & R Development Core Team. 2012. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-104.

Pough, F. H., M. J. Christine, & J.B. Heiser. 1999. *Vertebrate life*. 5<sup>th</sup> ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.

R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Austria. URL <http://www.R-project.org>

R Studio, Inc. 2012. URL <http://www.rstudio.com/>

Raffaelli, D. 2007. Food webs, body size and the curse of the latin binomial. In: *From Energetics to Ecosystems: The Dynamics and Structure of Ecological Systems* (eds N. Rooney, K. S. McCann & D. L. G. Noakes) pp. 53–64. Springer, Dordrecht.

Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Machado, J. L., & Oleksyn, J. 2006. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*, 439(7075), 457-461.

Reuman, D.C., Mulder, C., Banasek-Richter, C., Blandenier, M.-F.C., Breure, A.M., Hollander, H.D., Kneitel, J.M., Raffaelli, D., Woodward, G., & Cohen, J.E. 2009. Allometry of body size and abundance in 166 food webs. *Adv. Ecol. Res* 41,1- 44.

Ritchie M. E. 2010. *Scale, Heteogeneity, and the Structure and Diveristy of Ecological Communities*. Princeton University Press, Princeton.

Roderick M.L. & Barnes, B. 2004. Self-thinning of plant populations from a dynamic viewpoint. *Funct Ecol* 18:197–203.

Silva, M., and Downing, J.A. 1995. The allometric scaling of density and body mass: A nonlinear

relationship for terrestrial mammals. *Am. Nat.* 145, 704–727.

Steingrimsson, S.O. & JWA Grant. 1999. Allometry of territory size and metabolic rate as predictors of self-thinning in young-of-the-year Atlantic salmon. *Journal of Animal Ecology* 68: 17-26.

Teixeira-de Mello, F., I. Gonzalez-Bergonzoni, and M. Loureiro. 2011. Peces de agua dulce de Uruguay. PPR-MGAP. 188Pp

Timothy, D. Meehan, Walter Jetz & James H. Brown T.D. *et al.* 2004. Energetic determinants of bundance in winter landbird communities. *Ecology Letters*. 7: 532-537.

Toms, J. D. & Lesperance, M. L. 2003. Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, 84: 2034–2041.

Van Leeuwen, T. E., Rosenfeld, J. S., & Richards, J. G. 2011. Adaptive trade-offs in juvenile salmonid metabolism associated with habitat partitioning between coho salmon and steelhead trout in coastal streams. *Journal of Animal Ecology*, 80(5), 1012-1023.

Vidal, N. 2012. Dinámica de las interacciones entre zooplankton y peces anuales en ambientes temporales. Tesis de Maestría, PEDECIBA, Montevideo. 99pp.

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.

West, G. B., Brown, J. H., & Enquist, B. J. 1999. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, 284(5420), 1677-1679.

Westoby, M. 1984. The self-thinning rule. *Adv. Ecol. Res* 14, 167–225.

White, E.P., S. K. M. Ernest, & K. M. Thibault. 2004. Trade-offs in community properties through time in a desert rodent community. *Am. Nat.* 164, 670–676.

White, E.P., Ernest, S.K.M., Kerkhoff, A.J., & Enquist, B.J. 2007a. Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. 22: 323–330.

White, C. R., Cassey, P., & Blackburn, T. M. 2007b. Allometric exponents do not support a universal

metabolic allometry. *Ecology*, 88(2), 315-323.

White, E.P., S. K. M. Ernest, & K. M. Thibault. 2004. Trade-offs in community properties through time in a desert rodent community. *Am. Nat.* 164: 670–676.

White, C. R. & Seymour, R. S. 2003. Mammalian basal metabolic rate is proportional to body mass<sup>2/3</sup>. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*100,4046–4049.

Wiersma, P., Muñoz-García, A., Walker, A., & Williams, J. B. 2007. Tropical birds have a slow pace of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(22), 9340-9345.

Wilbur H. M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology*. 78(8): 2279–2302.

Woodward, G., Benstead, J.P., Beveridge, O.S., Blanchard, J., Brey, T., Brown, L., Cross, W.F., Friberg, N., Ings, T.C., Jacob, U., Jennings, S., Ledger, M.E., et al. 2010. Ecological networks in a changing climate. *Adv. Ecol. Res.* 42, 72–138.

Woodward, G., Andersen, K. H., Belgrano, A., Blachard J. & Reiss J. 2011. Editorial Commentary: Body Size and the (Re)unification of Ecology. *Adv. Ecol.* 45: xxix – xv.

Wootton, R. J. 1992. *Fish Ecology*. New York, Chapman & Hall. 212p.

Yoda, K., T. Kira, H. Ogawa, & K. Hozumi. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants. XI). *Journal of the Institute of Polytechnics, Osaka City University, Series D* 14:107-109.

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. *Am. Nat.* 163, 429–441.

Serra, S. Bessonart, J. Teixeira de Mello, F. Duarte, A. Malabarba, L. y Loureiro, M. (2014). *Peces del Río Negro*. Montevideo, MGAP-DINARA, 208 p

Sibly, R. M., Brown, J. H. & Kodric-Brown, A. 2012. *Metabolic ecology: a scaling approach*. Wiley-Blackwell.

Ziegler, L., Berazategui, M., & Arim, M. 2014. Discontinuities and alternative scalings in the density–mass

relationship of anuran larvae. *Hydrobiologia*, 723(1), 123-129.

Zuur, A. F, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA y Smith GM. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, USA