

TESIS DE DOCTORADO 2014

## Mecanismos determinantes de la riqueza, estructura y dinámica del plancton a diferentes escalas espacio-temporales

Angel M. Segura

Orientadores: Matías Arim, Danilo Calliari y Hugo Fort

Tesis para acceder al título de doctor en biología según los requerimientos del PEDECIBA-Uruguay, sub-área Biología.

*We no longer need better theories of species coexistence; we need better theories for species presence-absence, relative abundance and persistence times in communities that can be confronted with real data.*

Hubell 2001

## ÍNDICE

RESUMEN GENERAL.....	3
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	5
CAPITULO I.....	12
DEPENDENCIA METABÓLICA DE LA RIQUEZA DE ESPECIES DEL FITOPLANCTÓN LACUSTRE.....	12
Resumen.....	12
Introducción.....	13
Métodos.....	16
Resultados.....	19
Discusión.....	26
CAPITULO II.....	29
LA COMPETENCIA EN UN EJE DE NICHOS MODULA LA COEXISTENCIA DE ESPECIES DE FITOPLANCTON ESTUARINO.....	29
Resumen.....	29
Introducción.....	30
Métodos.....	32
Resultados.....	36
Discusión.....	39
CAPITULO III.....	43
COLAS GORDAS EN LAS FLUCTUACIONES POBLACIONALES DE LOS MICROORGANISMOS MARINOS.....	43
Resumen.....	43
Introducción.....	44
Métodos.....	47
Resultados.....	50
Discusión.....	54
DISCUSIÓN GENERAL.....	59
BIBLIOGRAFÍA.....	66
ANEXO A2. Modelo de competencia Lotka-Volterra.....	76

## RESUMEN GENERAL

Comprender los mecanismos que generan y mantienen la biodiversidad a múltiples escalas es un objetivo central en ecología. A escala global, el incremento en el número de especies desde los polos al ecuador ha motivado numerosas hipótesis, reconociéndose el papel central de la energía disponible. Localmente, las interacciones entre especies pueden modificar los patrones esperados según las predicciones basadas en indicadores globales. Por ejemplo, la riqueza local puede ser menor a lo esperado por efecto de la exclusión competitiva de alguna de las especies. La generación de hipótesis formales que posibiliten su evaluación con datos empíricos es crucial para avanzar en la comprensión de estos patrones.

El desarrollo de modelos basados en rasgos individuales (e.g. tamaño corporal) permite integrar los procesos que ocurren a distintas escalas y mediante relaciones de escalamiento generar predicciones cuantitativas de las respuestas comunitarias a diferentes forzantes ambientales (e.g. temperatura, concentración de recursos). Un avance en la formulación de hipótesis cuantitativas se generó en el marco de la llamada teoría metabólica de la ecología (TME), que propone que el metabolismo individual está fuertemente relacionado con el tamaño corporal y la temperatura. Sobre una serie de supuestos fuertes (e.g. independencia del tamaño individual y de la abundancia total de organismos en una comunidad con la temperatura) la TME predice un efecto exponencial de la temperatura sobre la riqueza de especies analizada a escalas globales.

En esta tesis se analizó la estructura y riqueza comunitaria del plancton a escala global y local. Se evaluaron los patrones de riqueza y los supuestos de la TME en comunidades de organismos planctónicos dulceacuícolas en amplios gradientes ambientales. A escala local, se analizó como las interacciones entre las especies, mediadas por los rasgos de los organismos, modulan la estructura, riqueza y dinámica de las comunidades planctónicas. Los mecanismos que conectan ambas escalas se vincularon de forma explícita.

Se demostró que los supuestos de tamaño promedio y abundancia independientes de la temperatura postulados en la TME no se cumplen en el fitoplancton y que sus efectos son determinantes de la riqueza. Es posible mejorar el poder predictivo del modelo planteado por la TME relajando estos supuestos y explicar la gran variedad de relaciones entre riqueza y temperatura registradas previamente. A escala local, se halló evidencia en varias comunidades de fitoplancton estuarino y costero de que la competencia genera una distribución multimodal de la biomasa y

diversidad en el eje de tamaños. Estos patrones representan una de las primeras evidencias empíricas que apoyan la llamada hipótesis de emergencia neutral. En la dimensión temporal se registraron fluctuaciones poblacionales extremas, que fueron caracterizadas mediante distribuciones Estables de Levy. Se expande así el paradigma de fluctuaciones (log) Normales para reconocer que los eventos extremos son una característica intrínseca de las poblaciones naturales.

Es aconsejable abandonar la TME en su formulación original como modelo válido para explicar los patrones de riqueza a gran escala debido a los supuestos restrictivos en los que está basada y a un razonamiento tautológico en su derivación. En este sentido, la pendiente entre (log) riqueza y el inverso de la temperatura no debe ser utilizada como un estimador de la energía de activación. Se propone en esta tesis un marco menos restrictivo de la TME para abordar la comprensión de los patrones de riqueza a varias escalas utilizando aproximaciones basadas en los rasgos individuales y poblacionales como eje integrador.

**Palabras clave:** biodiversidad; teoría metabólica de la ecología; plancton; gradiente latitudinal; neutralidad emergente; fluctuaciones poblacionales.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

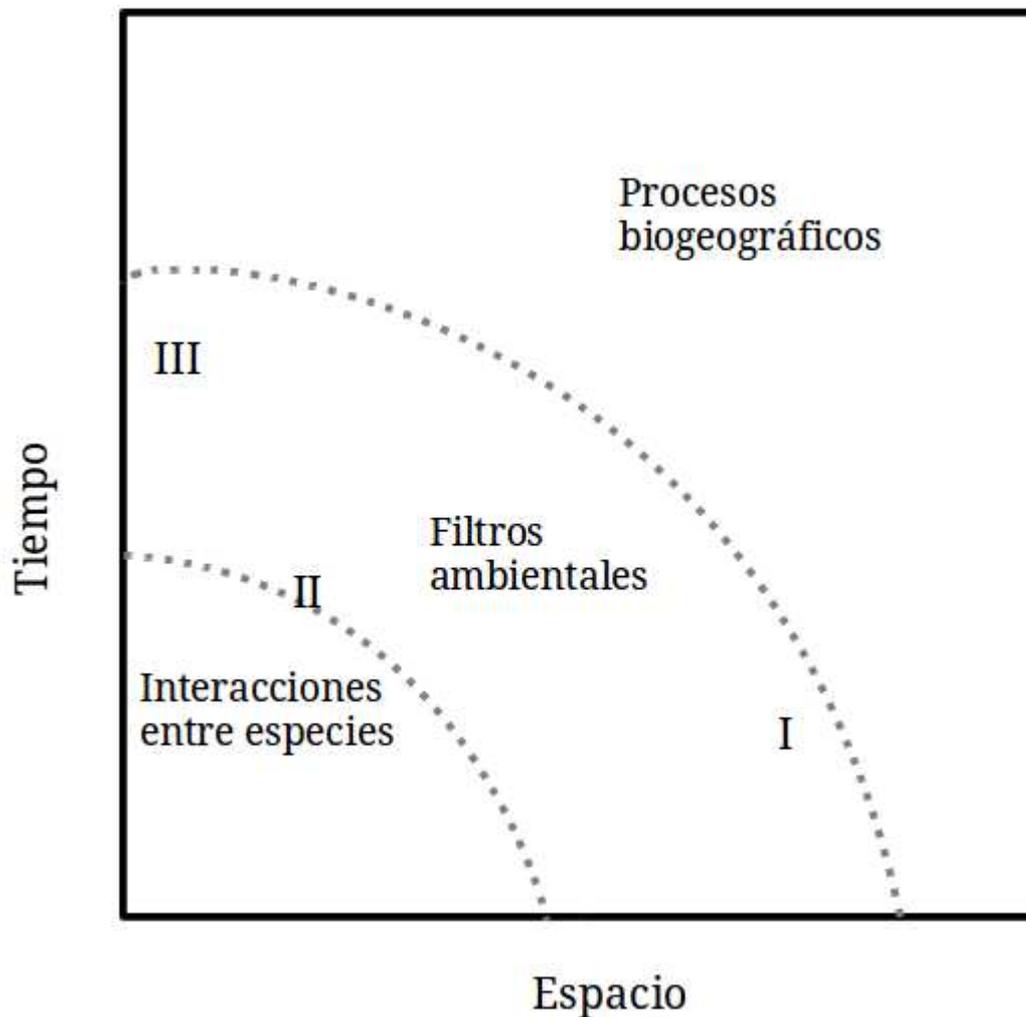
Comprender los mecanismos que mantienen la biodiversidad y estructuran las comunidades es un tema clásico y central en ecología (Hutchinson, 1959; Tilman, 1982; Gotelli & McCabe, 2002; Alexandrou *et al.*, 2011; Brown, 2014). Esto se vuelve aún más relevante en un contexto donde se suceden modificaciones antrópicas del ambiente a un ritmo acelerado (Millenium Ecosystem Assesment, 2005). Los cambios ambientales comprenden efectos locales, como la estructura del hábitat (Layman *et al.*, 2007), el estado trófico de los sistemas acuáticos (Huisman *et al.*, 2005) e introducción de especies (Davis, 2009), o cambios a escala global, como la modificación de los flujos de carbono, clima y homogenización de biotas (Millenium Ecosystem Assesment, 2005). Generar predicciones cuantitativas sobre los patrones de diversidad a diferentes escalas se vuelve crucial para comprender y predecir el efecto de las modificaciones antrópicas en el ambiente.

Los estudios sobre los mecanismos que modulan la biodiversidad han registrado un cambio histórico en su foco. En las décadas de los 70' y 80's, regía el principio de exclusión competitiva (Gause, 1934), que aseveraba que en un ambiente homogéneo y en un contexto de competencia por un recurso, solo una especie permanecería mientras que las demás se extinguirían. Predominaba la visión que hacía énfasis en los aspectos locales del ensamblaje y en la existencia de diferencias en el uso del ambiente entre las especies (*i.e.* diferencias de nicho) que facilitaban su coexistencia (Hutchinson, 1959; Schoener, 1974). El centro estaba puesto en las interacciones de competencia y en general se contrastaban hipótesis utilizando experimentos tendientes a evaluar la dinámica de unas pocas especies (Tilman, 1982). Se llegó luego de tres décadas a un consenso sobre el papel de los efectos denso-dependientes que posibilitan la coexistencia en ambientes donde la interacción dominante es la competencia (Chesson, 2000). Se determinó que la limitación generada por los procesos de competencia intra-específica debería ser más fuerte que la competencia inter-específica para que un par de especies coexistan (MacArthur & Levins, 1967; Chesson, 2000). Las interacciones positivas que tuvieron un lugar preponderante como mecanismo para explicar la organización de las comunidades en los inicios del siglo XX tuvieron un lugar relegado en esta discusión (Bertness & Callaway, 1994). El incremento de la comprensión del papel de la depredación como mecanismo relevante para facilitar la coexistencia también fue reconocido tempranamente (e.g. Paine, 1961) e incorporado de forma similar a la competencia en el razonamiento más recientemente (Chesson & Kuang, 2008). Actualmente existe una gama de

mecanismos alternativos capaces de contrarrestar el efecto de la exclusión competitiva, como las dinámicas caóticas (Huisman & Weissing, 1999), las fluctuaciones ambientales (Hutchinson, 1961) o la heterogeneidad espacial (Amarasekare, 2003). A pesar de la multitud de mecanismos capaces de explicar la coexistencia de especies a nivel local con apoyo empírico de manipulaciones experimentales (Sommer, 1985; Tilman, 1986), resulta difícil generar hipótesis con predicciones contrastables en comunidades naturales.

Con el foco puesto en los patrones a escala global surgió una rama de la ecología denominada macroecología (Brown & Maurer, 1989; Li, 2000). Esta aproximación no considera los detalles de las interacciones y se basa en el análisis estadístico de grandes series de datos ecológicos para derivar reglas generales y universales que expliquen los patrones de diversidad a gran escala. Destaca entre las teorías macroecológicas la llamada teoría metabólica de la ecología (TME; Gillooly *et al.*, 2001; Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004) por su base mecanicista y por generar predicciones cuantitativas a diferentes niveles de organización biológica (Brown *et al.*, 2004). Esta aproximación ha demostrado un gran poder predictivo (Gillooly *et al.*, 2001; Allen *et al.*, 2002; Savage *et al.*, 2004) y su desarrollo y evaluación a nivel comunitario, uno de los niveles de organización natural más complejos, constituyen pasos fundamentales para avanzar en el entendimiento de los mecanismos que promueven y mantienen la biodiversidad. Además, generar un acercamiento entre las visiones macroecológicas y locales es un objetivo actual de la ecología de comunidades (Brown, 2014; Hurlbert & Stegen, 2014).

El número o riqueza de especies en una comunidad local es el resultado del balance entre procesos que la incrementan y disminuyen; los cuales dependen de la escala considerada (Figura 1). En escalas espacio-temporales extensas, la especiación y extinción son los procesos dominantes (Holling, 1992; Ricklefs & Schluter, 1993; Ricklefs, 2004). Estos patrones han sido bien documentados en el registro fósil por paleontólogos y en la distribución geográfica de las especies por biogeógrafos (Ricklefs & Schluter, 1993). En ecología, las interacciones específicas (resumido en Chesson, 2000), los filtros ambientales (Keddy, 1992) y la capacidad de dispersión entre comunidades (MacArthur & Wilson, 1967) fueron los principales mecanismos propuestos para intentar explicar los patrones de diversidad. No obstante, las comunidades son el resultado de la interacción entre procesos que operan a distintas escalas por lo que es imprescindible desarrollar abordajes que potencialmente detecten los múltiples procesos operando, conectándolos con la escala en la que operan (Cavender-Bares *et al.*, 2009).



**Figura IG-1.-** Esquema de los procesos más relevantes que modulan la diversidad de especies a diferentes escalas espacio-temporales (modificado de Cavender-Bares *et al.*, 2009). En números romanos se muestra la ubicación relativa de los tres capítulos de esta tesis.

A escala global, el patrón latitudinal de riqueza refiere al incremento del número de especies desde los polos al ecuador (Gaston & Blackburn, 2000; Fuhrman *et al.*, 2008) y es uno de los patrones de más larga data y conocidos en ecología (Rohde, 1992; Ricklef, 2004). Existen tres grandes grupos de explicaciones concernientes al gradiente latitudinal: a) factores históricos, b) ecológicos y c) evolutivos. Entre los factores ecológicos y evolutivos, se han registrado más de 20 posibles explicaciones o hipótesis (Rohde, 1992), muchas con predicciones y mecanismos similares y solo unas pocas con predicciones que posibilitan una evaluación rigurosa (Rohde, 1992; Allen *et al.* 2007). Dos de éstas no son tautológicas en su deducción y cuentan con suficiente apoyo empírico (Rohde, 1992; Ricklef, 2004). La primera relaciona la riqueza de especies con la productividad del sistema, donde un sistema con mayor productividad puede mantener un mayor número de individuos y por lo tanto mantener poblaciones de especies que no serían viables en otros sistemas ("Hipótesis de los individuos; HI")

(Wright, 1983; Hurlbert, 2004). La segunda relaciona la riqueza de especies de un ambiente con la temperatura mediante su influencia en la cinética de los procesos biológicos ("Hipótesis de la velocidad evolutiva; HVE") (Rohde, 1992). Según esta última, la temperatura vía su acción en las tasas de mutación (Allen *et al.*, 2006; Allen *et al.*, 2007), las tasas de recambio poblacional y especiación (Brown *et al.*, 2004), promoverían una mayor divergencia genética en las poblaciones y una tasa de especiación mayor en ambientes cálidos. Lo interesante de estas hipótesis (HI y HVE) es que no son excluyentes y es probable que ambos mecanismos, productividad y temperatura interactúen para generar los patrones observados (Gillooly & Allen, 2007). Sin embargo, la evaluación formal de estos aspectos de una manera combinada es escasa.

La teoría metabólica de la ecología (TME) vincula procesos a diferentes escalas y niveles de organización, y su evaluación podría aportar a dilucidar el papel de estos mecanismos (Brown *et al.*, 2004). El metabolismo está fuertemente determinado por el tamaño corporal del organismo y la temperatura (Gillooly *et al.*, 2001). La TME asume que el metabolismo individual, entendido como la serie de reacciones encargadas de transformar la materia y la energía de los organismos, determina la relación de éstos con el ambiente (Brown *et al.*, 2004). Una diferencia sustancial de esta aproximación respecto a hipótesis previas, es que a partir de la formulación matemática que relaciona el metabolismo individual, la temperatura y el tamaño corporal, y con una serie de supuestos específicos, permite generar predicciones para niveles de organización biológica más complejos (e.g. Brown *et al.*, 2004; Arim *et al.*, 2007). En uno de los niveles mas complejos, la TME propone una explicación a los gradientes latitudinales de riqueza (Allen *et al.*, 2002). La TME predice que la temperatura mediante su efecto exponencial en el metabolismo es la que dirige los patrones de riqueza. Un aspecto novedoso es que propone una hipótesis con predicciones concretas arriesgando una relación funcional del tipo de Van't Hoff-Arrhenius entra la riqueza y la temperatura, y predice el valor específico de la energía de activación sugiriendo una estrecha relación con la energía de activación de los procesos metabólicos (Allen *et al.*, 2002). Estas predicciones de la TME han recibido sustento empírico (Allen *et al.*, 2002; Allen *et al.*, 2007), pero también numerosas críticas por la falta de ajuste con respecto a los patrones observados (Casseiro *et al.*, 2007; Hawkins *et al.*, 2007; Latimer, 2007). A pesar de generar una gran controversia, la mayoría de las evaluaciones analizaron solo la pendiente de la relación entre riqueza y temperatura y no consideraron el efecto de las desviaciones de los supuestos (e.g. densidad independiente de la temperatura). Estas evaluaciones se han

considerado débiles y poco robustas (Storch, 2012) y no permitirían avanzar en la comprensión de los mecanismos que determinan las desviaciones de las predicciones básicas. Las críticas a supuestas inconsistencias o errores matemáticos han sido una constante, bien superada, en el desarrollo de la TME (West *et al.*, 1999; Sibly *et al.*, 2012). En términos de la evaluación de los patrones de riqueza, el problema de inconsistencia lógica interna (Price *et al.*, 2012) es grave y requiere un examen detallado. No obstante, la TME representa un cambio sustancial en el entendimiento de los procesos que modulan los patrones de diversidad a gran escala por dos grandes razones: primero, por que logra capturar, en base a predicciones mecanicistas la esencia de los patrones geográficos de diversidad y segundo porque propone una formulación de la teoría con mecanismos, supuestos y predicciones cuantitativas, factibles de ser evaluadas, fomentando el desarrollo de la teoría ecológica con procesos deductivos e inductivos (Platt, 1964). La presente tesis intenta contribuir en este proceso, evaluando los supuestos y las predicciones de la TME en la relación temperatura-riqueza taxonómica y cómo los cambios sistemáticos en atributos poblacionales (e.g. tasa de crecimiento) o comunitarios (e.g. tamaño medio) pueden generar desviaciones sistemáticas de la relación esperada. Esta evaluación se realizará el capítulo I utilizando la comunidad de fitoplancton lacustre como comunidad de estudio.

Si bien a macro-escala la TME explica algunos de los patrones geográficos en la riqueza de especies, aún resta explicar una gran fracción de la varianza comúnmente observada en la relación riqueza-temperatura (Allen *et al.*, 2002). Estas desviaciones del patrón general estarían relacionadas a mecanismos que operan localmente. Una comunidad local la definimos como un grupo de poblaciones de diferentes especies en la cual las interacciones entre éstas son efectivas (Hanski & Gilpin, 1991; Siepielski & Mcpeek, 2010). A escala ecológica, asumiendo que los procesos evolutivos están en equilibrio, la riqueza de especies puede ser mantenida por procesos que ocurren a dos niveles; a) dentro de la comunidad local, y b) a escala regional, es decir en un conjunto de comunidades locales vinculadas por procesos de dispersión de organismos (Ricklefs, 1989; Holyoak *et al.*, 2005). Si bien existen una serie de mecanismos potenciales que promueven la coexistencia local (e.g. Huisman & Weissing, 1999; Chesson, 2000; Roy & Chattopadhyay, 2007), el desafío actual radica en generar predicciones concretas aplicables a comunidades naturales ricas en especies.

La teoría Neutral (Hubbell, 2001) aportó una teoría formal y con predicciones contrastables que generó un encendido debate entre sus defensores y oponentes, pues descartaba las diferencias entre las especies (i.e. nichos) como requerimiento

para la coexistencia. Esta teoría se basa en la equivalencia funcional de todas las especies y asigna a los procesos de dispersión un papel fundamental como mecanismo para mantener la diversidad local (Rosindell *et al.*, 2011). Recientemente, las hipótesis relacionadas al nicho y a los procesos neutrales se entienden como un continuo en el cual ambos mecanismos generan los patrones observados (Etienne & Olff, 2004; Holt, 2006; Scheffer & van Nes, 2006). Se está avanzando hacia la generación de modelos y teorías que incorporen ambos tipos de mecanismos para poder discernir su influencia relativa en la estructuración de las comunidades (Etienne & Olff, 2004). La discusión sobre este tema no está cerrada y la generación de evidencia empírica y la evaluación de estas hipótesis es un tema de actualidad abordado en el capítulo II.

Un hito importante en lo que respecta a la ecología de comunidades ha sido el cambio de foco para desarrollar aproximaciones basadas en la utilización de rasgos funcionales (McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007; Violle & Jiang, 2009). Según esta aproximación, denominada ecología funcional, los organismos que poseen rasgos similares tienen similar habilidad para sobrevivir y reproducirse en un ambiente dado y por lo tanto similar adecuación biológica (Violle *et al.*, 2007). En general es difícil medir las respuestas fisiológicas o la adecuación biológica de los organismos directamente por lo que se tiende a buscar relaciones entre éstas y rasgos más fácilmente cuantificables como el tamaño corporal (Kruk *et al.*, 2010). Es posible estimar el valor de una tasa (*e.g.*, tasa de crecimiento máxima) de un grupo funcional determinado utilizando las relaciones potenciales entre las variables fisiológicas o respuestas funcionales y el tamaño corporal (Litchman & Klausmeier, 2008; Kruk *et al.*, 2010). De esta manera es posible adjudicar valores acotados de sus respuestas funcionales a grupos de especies para los cuales no existen mediciones experimentales. Es fundamental en esta aproximación escoger adecuadamente los rasgos de los organismos directamente involucrados en los procesos o funciones a analizar (Le Quéré *et al.*, 2005; Kruk *et al.*, 2010) así como la evaluación de la unicidad en la respuesta de los grupos funcionales (Kruk *et al.*, 2011; Kruk & Segura, 2012). Esta estrategia es cada vez más común en estudios ecológicos y junto con el desarrollo de modelos matemáticos permite identificar y evaluar los mecanismos que generan los patrones ecológicos observados tanto en comunidades locales (Brose, 2008; Segura *et al.*, 2011) como en la evaluación de patrones a gran escala (Stegen *et al.*, 2012). En esta tesis, se utilizará esta estrategia para aportar a la comprensión de los patrones de riqueza a gran escala y para generar modelos y predicciones cuantitativas del resultado de la interacción entre especies a escala local.

Para contrastar las teorías, se utilizará como modelo las comunidades

planctónicas, constituidas por los microorganismos fotosintetizadores y heterótrofos que viven a la deriva en la columna de agua. Estas comunidades tienen rápidos tiempos de respuesta (Reynolds, 1984), poseen altos valores de diversidad, son polifiléticos y las especies son generalmente cosmopolitas (Hillebrand & Azovsky, 2001; Falkowski *et al.*, 2004). Su utilización como modelo ha propiciado el desarrollo de numerosas teorías ecológicas (Hutchinson, 1961; Tilman, 1982; Huisman & Weissing, 1999) y la puesta a prueba de hipótesis sobre la estructura y el funcionamiento ecosistémico (López-Urrutia *et al.*, 2006; Castro & Gaedke, 2008). Además, dada su relativa simplicidad estructural, se conocen adecuadamente las relaciones entre los rasgos y las funciones (Reynolds, 1984; Kruk *et al.*, 2010; Edwards *et al.*, 2012). Los datos analizados en esta tesis provienen de diversos programas de monitoreo de largo plazo (e.g. Canal de la Mancha; Estación Plymouth L4; Datos paleolimnológicos) y programas de monitoreo global (e.g. Transecto Meridional del Atlántico; AMT) junto con meta-análisis de rasgos y datos fisiológicos y con datos originales no publicados previamente.

La hipótesis general de esta tesis plantea que a macro-escala, la temperatura ambiental vía su acción en el metabolismo individual es un determinante de la cantidad de especies que puede mantener una comunidad. Como hipótesis no excluyente se plantea que la productividad del sistema afectará este patrón esperado, vía su acción en el número de individuos que un determinado ambiente puede mantener. A escala local, los rasgos funcionales de los organismos serán los determinantes de las interacciones entre especies y por lo tanto modularán la riqueza específica, la estructura de la comunidad local y su dinámica.

La presente tesis consta de tres capítulos autocontenidos en los que se desarrollan explícitamente las hipótesis particulares a evaluar, junto con la metodología detallada que se empleó para alcanzar los objetivos propuestos. Además, se presentan los resultados más relevantes y una discusión de los mismos en su contexto ecológico. Al final, se agrega una discusión general con los aportes emergentes del conjunto de esta tesis y perspectivas de investigación que se generaron de la misma.

## CAPITULO I

### DEPENDENCIA METABÓLICA DE LA RIQUEZA DE ESPECIES DEL FITOPLANCTÓN LACUSTRE

#### Resumen

En este capítulo se analiza la dependencia de la riqueza de especies (S) con la temperatura (T) en el marco de la Teoría Metabólica Ecológica (TME) evaluando explícitamente sus supuestos y predicciones. La TME propone que el logaritmo natural de la riqueza de especies y el inverso de la temperatura están relacionados de forma lineal y con una pendiente igual a la energía de activación. Esto depende de que la abundancia total de organismos de la comunidad, el tamaño corporal y la productividad promedio por especie sean independientes de la temperatura. Estas predicciones y sus supuestos fueron evaluados en ~660 comunidades de fitoplancton lacustre del Hemisferio Sur (Antártida a Argentina) y Norte (Europa y Norteamérica) y con 281 mediciones experimentales de la tasa de crecimiento del fitoplancton compiladas de la literatura. Las relaciones propuestas por la TME se evaluaron mediante ajustes lineales, cuadráticos y en segmentos. La relación entre riqueza y temperatura presentó una relación con tres segmentos lineales. A temperaturas superiores a 17°C e inferiores a 11°C la relación fue débil o inexistente. A temperaturas intermedias la relación fue negativa para los tres set de datos según lo esperado, pero las pendientes fueron significativamente más pronunciadas ( $\sim 1$ ) que lo esperado según la TME ( $\sim 0.3$ ). Cuando se incluyó el efecto de la densidad total de organismos de la comunidad y el tamaño corporal, la relación con la riqueza dio cuenta de un 64% de la varianza. La conclusión central de este capítulo es que la TME en su formulación original, es decir, con los supuestos de independencia de la abundancia y el tamaño corporal con la temperatura, es un modelo ineficiente para describir los patrones latitudinales de riqueza. Por el contrario, cuando se incluye explícitamente la dependencia de estas variables en la TME, la misma tiene un poder predictivo destacable. La inclusión de los atributos comunitarios mejora significativamente el modelo pero cuestiona el uso de la pendiente de la relación T-S como una medida de la energía de activación. Se desprende que la tensión entre la energía de activación, la abundancia total y el tamaño corporal produce el patrón en segmentos observado en la relación T-S del fitoplancton lacustre.

**Palabras clave:** biodiversidad del plancton; teoría metabólica de la ecología; lagos; América; Antártida; Europa

Una versión de este capítulo se encuentra en revisión en la revista *Global Ecology and Biogeography* y puede ser citado como:

Segura, A.M., Calliari, D., Kruk, C., Izaguirre, I., Saad, J., Fort, H. & Arim, M. Metabolic dependence of phytoplankton species richness.

## Introducción

El incremento de la riqueza de especies de los polos al trópico es uno de los patrones ecológicos más reconocidos. Se han postulado una gran cantidad de hipótesis para intentar explicarlo, pero no existe un mecanismo que cuente con sustento amplio (Rohde, 1992; Willig *et al.*, 2003). En general, las hipótesis relacionadas con la cantidad de energía del sistema (e.g. temperatura y productividad) son las que más apoyo han recibido de los análisis empíricos de este patrón (Allen *et al.*, 2007; Pinel-Alloul *et al.*, 2013). Una década atrás, se planteó una de las primeras relaciones cuantitativas que vinculan la riqueza de especies con la temperatura en el marco de la que se conoce como la Teoría Metabólica de la Ecología (TME; Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004). La TME plantea que el metabolismo individual influye en la estructura y la dinámica a distintos niveles de organización ecológica (Brown *et al.*, 2004). En su formulación original la TME predice una dependencia del tipo de Arrhenius de la riqueza de especies (S) con la temperatura (Allen *et al.*, 2002). De esta forma, el logaritmo natural de la riqueza de especies (S) se relaciona de forma lineal con el inverso de la temperatura (1/T; T en Kelvin) más un intercepto (I) (Allen *et al.*, 2002);

$$\ln(S) = -E_a/kT + I \quad (1)$$

donde  $\ln$  es el logaritmo natural,  $E_a$  es la energía de activación para el metabolismo autotrófico y  $k$  es la constante de Boltzmann ( $k = 8.62 \times 10^{-5} \text{ eVK}^{-1}$ ). La energía de activación fue propuesta como una constante que sintetiza la energía del proceso metabólico limitante (Gillooly *et al.*, 2001; Allen *et al.*, 2002). Evaluaciones posteriores registraron una gran variación en los valores estimados de la energía de activación que ha conducido a la exploración sistemática de su variación y de los procesos que la generan (Dell *et al.*, 2011). En la ecuación 1, el intercepto (I) está compuesto de los siguientes parámetros:

$$I = \ln(J/A) + \ln(b_0 \langle M^{3/4} \rangle) - \ln(\langle B_T \rangle) \quad (2)$$

donde  $J$  es la abundancia total de los organismos de la comunidad en un área ( $A$ ) determinada. El segundo término es el promedio del tamaño corporal ( $M$ ) elevado a la  $3/4$  y  $b_0$  una constante de normalización. El tercer término es un promedio de la energía utilizada por especie. En su propuesta inicial, era esperable que la dependencia exponencial de la temperatura fuera más fuerte que los efectos de las

variables incluidas en el intercepto (ec. 2) si se cumplían dos supuestos fuertes: i) la abundancia total de la comunidad y ii) el tamaño medio de los organismos son ambos independientes de la temperatura. Esto implica que la ecuación 2 en su totalidad debe ser también independiente de la temperatura. Si bien este modelo tuvo apoyo empírico (Allen *et al.*, 2002), también fue duramente criticado por los desvíos observados en las predicciones y en los supuestos (Algar *et al.*, 2007; Cassemiro *et al.*, 2007; Hawkins *et al.*, 2007; Cassemiro & Diniz-Filho, 2010).

Algunos autores sugirieron que se debía abandonar la TME por los desvíos observados en la linealidad en la relación entre riqueza y temperatura (Hawkins *et al.*, 2007; Cassemiro & Diniz-Filho, 2010). Sin embargo, resulta evidente que dado el conjunto de supuestos explícitos e implícitos necesarios en la formulación de este modelo, un test basado únicamente en la relación entre la riqueza y temperatura no es suficiente (Storch, 2012). Se han realizado algunos esfuerzos tendientes a una evaluación más rigurosa de este modelo que incluyen la evaluación explícita de algunos de los supuestos (Cassemiro & Diniz-Filho, 2010), como el efecto del área (Wang *et al.*, 2009), el número de individuos y la disponibilidad de agua en ecosistemas terrestres (Šímová *et al.*, 2011). En este sentido, se ha propuesto recientemente que para mejorar la predicción de los patrones de riqueza, la TME debería incorporar explícitamente el papel del tamaño de la comunidad (J) como determinante de la riqueza (Allen *et al.*, 2007). El efecto del número total de organismos es reconocido desde larga data y se conoce como la "hipótesis del número de individuos" (HMI; Rohde, 1992). Para avanzar en la construcción de una teoría de la biodiversidad, es crucial que este modelo formal se evalúe considerando explícitamente las predicciones y los supuestos. Sin embargo, la cantidad de datos sobre riqueza de especies, estructura de tamaños, abundancia y productividad en rangos suficientemente amplios como para observar el patrón esperado son prohibitivos de coleccionar para la mayoría de las comunidades.

Una gran fracción de los estudios previos han evaluado los patrones de riqueza en el marco de la TME en comunidades de vertebrados de ecosistemas terrestres (Hawkins *et al.*, 2007; Cassemiro & Diniz-Filho, 2010) o plantas (Allen *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2009). Recientemente, la evaluación de procesos biogeográficos en microorganismos ha experimentado un gran auge (Martiny *et al.*, 2006) con énfasis en los microorganismos acuáticos (Hessen *et al.*, 2007; Schiaffino *et al.*, 2011; Pinel-Alloul *et al.*, 2013) y en comprender los patrones biogeográficos de los rasgos (Green *et al.*, 2008). Las comunidades de fitoplancton son un modelo de estudio excepcional para evaluar los efectos de la disponibilidad de energía en la riqueza de especies

(Stomp *et al.*, 2011). El fitoplancton presenta gran diversidad de especies y los estudios dirigidos a comprender su dinámica comunitaria típicamente incluyen medidas de la productividad, la estructura de tamaños, la riqueza de especies y conteos de abundancia o alguna medida proxy (e.g. Clorofila a). En general, las relaciones halladas entre abundancia poblacional y crecimiento máximo con el tamaño corporal y temperatura apoyan las predicciones de la TME (Gillooly *et al.*, 2001; Brown *et al.*, 2004; Litchman *et al.*, 2007; Kruk *et al.*, 2010), pero en algunos casos se hallaron desviaciones causadas por la disponibilidad de recursos del ambiente u otros rasgos morfológicos de los organismos (Marañón, 2008; Kruk *et al.*, 2012; Litchman, 2012), lo que sugiere que son un buen modelo que permite identificar procesos adicionales que pueden generar desviaciones respecto a las predicciones de la TME. El fitoplancton lacustre provee un interesante modelo de estudio por el amplio rango de condiciones ambientales, particularmente la temperatura a la que está sometido. Sin embargo en comparación con los ecosistemas terrestres o marinos, las predicciones de la TME han sido evaluadas escasamente, y en algunos casos con resultados contrarios (de Castro & Gaedke, 2008; Marañón, 2008).

En este capítulo, en el marco de la TME se evaluará la hipótesis de que la temperatura ambiental por su efecto en las tasas biológicas y en el metabolismo de los organismos determinará el número de especies al evaluar este mecanismo en un rango latitudinal amplio. Para ello se analiza el patrón de riqueza a gran escala en 686 lagos de ambos hemisferios. En particular, se evalúan las predicciones de la TME de una relación lineal entre el logaritmo de la riqueza de especies y el inverso de la temperatura cuya pendiente debe ser cercana a la energía de activación estimada para los organismos autótrofos ( $E_a \sim 0.32$  eV). Además, se evalúa i) si algunas de las desviaciones observadas en la relación temperatura vs. riqueza de especies podrían ser explicadas por desvíos en los supuestos, particularmente respecto a que el tamaño promedio y la densidad son independientes de la temperatura; y ii) que la energía de activación es constante en el rango de temperaturas viables. La relación entre temperatura y riqueza encontrada no fue lineal y en contraste con estudios previos, el mejor modelo fue en general uno con tres segmentos que son identificables en las relaciones del tamaño, la densidad y la tasa de crecimiento con la temperatura.

## Métodos

Se compilaron tres grupos de datos con información sobre la comunidad de fitoplancton y variables ambientales de lagos de Sudamérica, Antártida (SAA), Norteamérica (NA) y Europa (EU) (Fig. I1). Luego se evaluó la forma de la relación entre el inverso de la temperatura y el logaritmo natural de la riqueza y por último se evaluaron los supuestos de la TME y se vincularon ambos patrones.

### *Bases de datos*

El conjunto de datos proveniente de Sudamérica y Antártida proviene de 48 lagos en la pampa y patagónica Argentina hasta la península Antártida, entre los 34° y 63° S. En los lagos someros, las muestras se tomaron sub-superficiales (30 cm) en aguas abiertas, mientras que en los lagos profundos las muestras fueron colectadas en la zona epilimnética integrando desde los 5m de profundidad hasta la superficie. Estas muestras se tomaron en sucesivas campañas desde 2003 hasta 2008. En los lagos pampeanos y patagónicos, las muestras se tomaron en primavera austral, mientras que en la Antártida las muestras fueron colectadas en el verano austral. La temperatura del agua se registró con un sensor Horiba D-54. Los análisis para fitoplancton muestreado en los lagos de SAA fueron todos realizados siguiendo el mismo protocolo; las muestras fueron fijadas en solución de lugol 1% y el conteo fue realizado en un microscopio óptico invertido de acuerdo con la técnica de Utermöhl (1958). Las algas fueron contabilizadas individualmente, y se estimó en el caso de colonias o filamentos el número promedio de células por organismo. El biovolumen de cada organismo fue calculado utilizando formulas geométricas aproximadas a su forma y sus dimensiones promedio. Por más detalles de las técnicas de muestreo o los análisis del fitoplancton, ver Allende *et al.*(2009) e Izaguirre *et al.* (2012). La información sobre fitoplancton de los lagos patagónicos y antárticos es original y no ha sido publicada previamente pero las metodologías de colecta pueden ser consultadas en Schiaffino *et al* (2011).

Los datos de Norteamérica (NA) fueron generados en el marco del programa de la agencia de protección ambiental (EPA por sus siglas en ingles) de Estados Unidos entre los años 1973 y 1975, e incluyen 540 lagos ubicados desde el 49° N hasta el 26.9 °N. El muestreo se realizó en primavera, verano u otoño y los lagos fueron visitados de una a cuatro veces. Se integró la columna de agua para tomar las muestras desde la superficie hasta los 4.6 m ó hasta donde la intensidad de la luz era el 1% de la radiación incidente ó hasta la profundidad máxima si esta era menor a 4.6 m (Taylor *et al.*, 1979; Stomp *et al.*, 2011). Las sub-muestras de fitoplancton fueron

preservadas en solución de Lugol (1%) los organismos identificados bajo microscopio con un aumento de 400x hasta el nivel de especie o género utilizando una cámara Neubauer. Algunas diatomeas se identificaron en microscopio de contraste de fases. Para finalizar el conteo se tomó como regla que se alcanzará a contar 100 veces a la especie dominante o cuando se contabilizaron al menos 100 campos. La riqueza de especies de un determinado lago se definió como el número de especies hallado en el transcurso de un año. Estos datos fueron utilizados previamente para analizar patrones de riqueza a gran escala en un marco teórico diferente (Stomp *et al.*, 2011). La temperatura promedio anual y el promedio de clorofila *a* fueron utilizados en los análisis. Los protocolos de muestreo y otros detalles se pueden consultar en Stomp *et al.* (2011) y los datos están disponibles en el sistema de obtención de datos de la EPA ([www.epa.gov/storet](http://www.epa.gov/storet)).

Los lagos Europeos (EU) fueron visitados en el marco del proyecto de la Unión Europea-BIOMAN en el 2000 y 2001 e incluyen 98 lagos distribuidos en tres zonas desde Dinamarca hasta España (55-36° N; Fig. 1). Se tomaron muestras de los lagos mensualmente durante 6 meses en el verano boreal. Las muestras de agua subsuperficiales fueron agregadas de 8 (en lagos < 5 ha.) o 16 (lagos > 5 ha.) sitios escogidos de forma aleatoria en el lago (Muyllaert *et al.*, 2010). Al final de la estación de muestreo se mezclaron las muestras de cada lago a igual volumen y esa muestra compuesta fue analizada para contabilizar la riqueza de especies o géneros (Muyllaert *et al.*, 2010). El fitoplancton fue enumerado utilizando métodos de conteo estándar en un microscopio invertido. En cada región de Europa los análisis fueron realizados por científicos diferentes, pero la lista de géneros fue validada y comparada entre investigadores para evitar sesgos asociados a la persona encargada de realizar los conteos (Muyllaert *et al.*, 2010). En Dinamarca se identificaron las especies hasta el nivel de especie y se halló que la riqueza de géneros y de especies presentaba una relación fuerte (regresión lineal: pendiente=1.16, N=32;  $p < 0.001$  en Muyllaert *et al.*, 2010). Se convirtieron los valores de géneros a especies utilizando este valor de conversión para el resto de las zonas de Europa. Detalles de los procedimientos de los muestreos se encuentran en las referencias mencionadas. La temperatura del agua de cada lago fue calculada como el promedio entre visitas. Los análisis estuvieron restringidos a los lagos con valores de conductividad > 2000  $\mu\text{S}/\text{cm}$  para evitar lagos salinos del sur de España con una dinámica muy diferente a los demás.

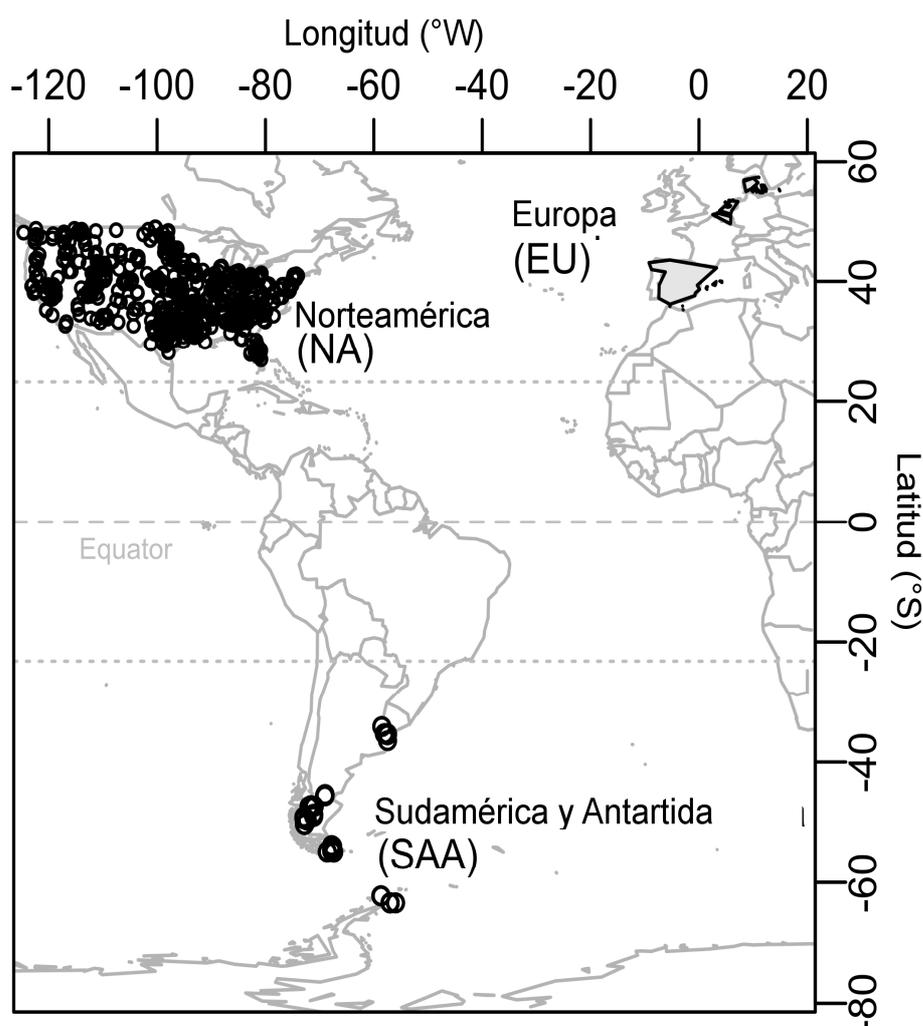
Se evaluó la relación entre el inverso de la temperatura multiplicado por la constante de Boltzmann ( $1/kT$ ) y el logaritmo natural de la riqueza específica. Además se evaluó el tamaño corporal medio, la densidad total de individuos ( $J/A$ ) y la tasa máxima de crecimiento en relación con la temperatura ( $1/kT$ ). La relación con el tamaño promedio fue evaluada solamente en SAA. En NA y EU se utilizó como proxy de  $J/A$  la concentración de clorofila a; pues  $J/A$  y la concentración de clorofila a están significativamente correlacionadas (SAA; log-log; Spearman  $r=0.7$ ;  $N=54$ ;  $p<0.01$ ).

Se recopilaron tasas de crecimiento máximo ( $\mu_{\max}$ ) de fitoplancton de agua dulce de experimentos en los cuales el medio y las condiciones no indicaban una limitación al crecimiento por luz o nutrientes. Se escogieron aquellos en que la misma especie en las mismas condiciones haya sido sometida a diferentes temperaturas en un gradiente de al menos 10 °C. En total se revisaron 42 experimentos que contabilizaron 281 medidas de  $\mu_{\max}$  en un rango de temperaturas de 2 a 42 °C, con especies representativas de diferentes clases taxonómicas y grupos funcionales basados en morfología (Kruk *et al.*, 2010). En la tabla A1 al final del presente capítulo se encuentran los valores utilizados.

Se evaluó el ajuste de las relaciones propuestas utilizando tres modelos estadísticos, uno lineal (Allen *et al.*, 2002), uno cuadrático (Hawkins *et al.*, 2007) y uno que considere segmentos lineales con transiciones discretas en las pendientes (Muggeo, 2003). Los modelos segmentados permiten determinar de forma objetiva rangos de la variable con respuestas lineales similares. Esta aproximación facilita la interpretación de los parámetros con respecto a otras aproximaciones no lineales (Muggeo, 2003) y ha sido aplicada exitosamente para resolver problemas biológicos (Segura *et al.*, 2013). La selección de los modelos fue basada en el criterio de información de Akaike (AIC; Burnham & Anderson, 2002). Una diferencia de dos unidades de AIC entre modelos competidores indica un apoyo relevante al modelo con menor AIC. Si el intervalo de confianza al 95% de la pendiente de cualquiera de las variables con respecto a  $1/kT$  se superpone con el cero, se consideró que esa variable es independiente de la temperatura.

## Resultados

Los rangos de riqueza de especies y temperatura fueron similares entre Sudamérica y Antártida (SAA), Norteamérica (NA) y Europa (EU) (Tabla I1). SAA presentó las temperaturas más frías (0°C) y el mayor rango latitudinal (~29°; Fig. I1) y de temperaturas (27°C). Los datos de NA y EU presentaron los rangos más amplios de clorofila a.



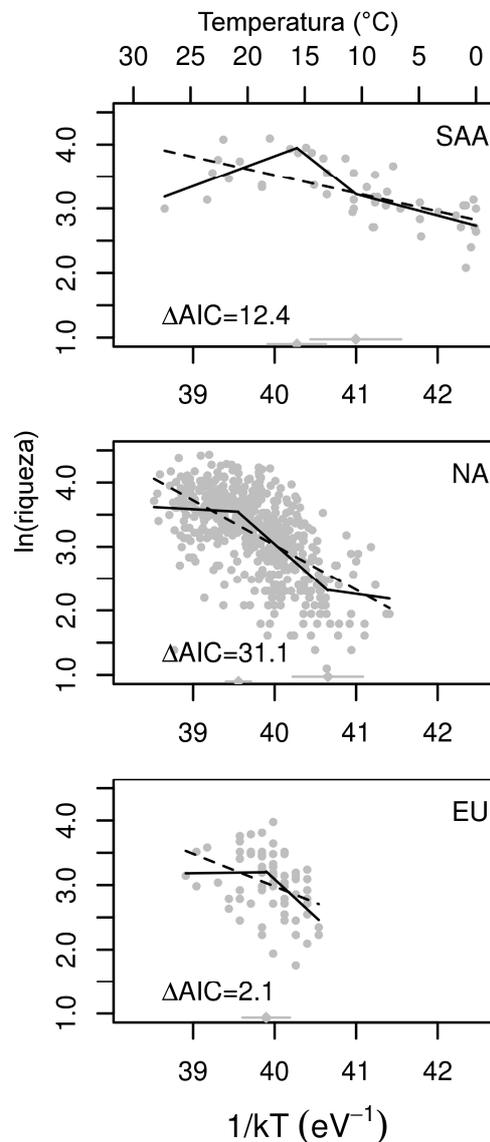
**Figura I1.-** Disposición geográfica de los lagos evaluados (círculos) en Sudamérica y Antártida (SAA), Norteamérica (NA) y Europa (EU). No se posee la posición exacta de los lagos evaluados en Europa; se analizaron lagos de Dinamarca (55°48'-56°27' N), Bélgica y Holanda (50°48'-52°41'N), y el Sur de España (36°10'-39°25'N), países que se marcan en gris.

Tabla I1.- Características de los lagos analizados en cada uno de las tres bases de datos. Se muestran los valores de la mediana [máximo y mínimo].

Región	# de lagos	Rango latitudinal	Temperatura (°C)	Riqueza de especies	<i>Chlorofila a</i> (µg/L)	Profundidad (m)
Sudamérica y Antártida (SAA)	48	34 a 63 °S	8.7 [0 a 27]	24 [8 a 60]	1 [0 a 101]	4 [<1 a 200]
Norteamérica (NA)	540	26 a 49 °N	18.8 [7 a 28]	27 [3 a 84]	10 [0.4 a 691]	5.7 [<1 a 307*]
Europa (EU)	74	36 a 55 °N	17 [13 a 25]	21 [6 a 53]	22 [1 a 175]	1 [<1 a 7]

\* Se evaluó un solo lago con más de 70 m. El cuantil 95% fue 25 m y más del 70% de los lagos tuvieron una profundidad de menos de 9 m.

La relación entre el logaritmo de la riqueza de especies ( $S$ ) y el inverso de la temperatura ( $1/kT$ ) tuvo una relación negativa en todos los grupos de datos acorde con las predicciones de la TME (Fig. I2). Los modelos lineales fueron significativos ( $p < 0.05$ ) y presentaron energías de activación dentro de las esperadas teóricamente (rango = -0.28 a -0.7; tabla 2) pero con una fracción de varianza explicada moderada a baja ( $R^2 = 0.13$  a  $0.4$ ). Los modelos no lineales (cuadráticos o segmentados) explicaron mejor los datos de acuerdo con el criterio de AIC (Tabla I2).



**Figura I2.-** Patrones a gran escala de la riqueza del fitoplancton de 48 lagos de Sudamérica y Antártida (SAA), 540 lagos de Norteamérica (NA) y 74 lagos de Europa (EU). Se documenta la diferencia de AIC entre el modelo lineal (línea punteada) y el modelo en segmentos (línea continua). Según AIC, el modelo en segmentos explicó los datos de mejor forma que los modelos continuos.

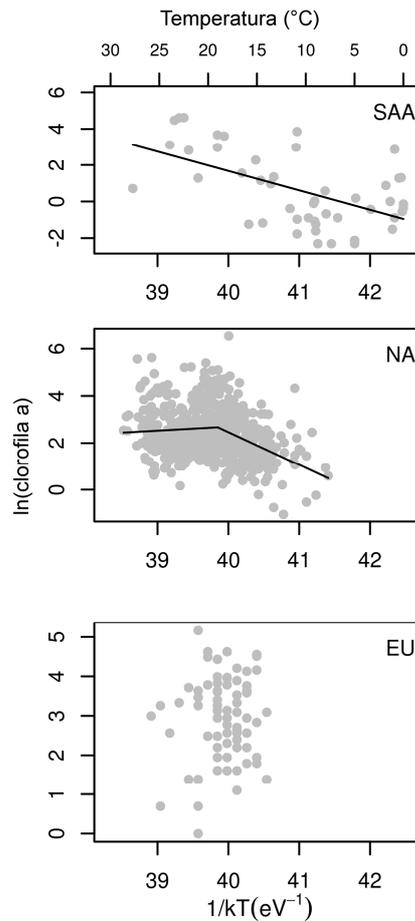
Tabla I2.- Relación entre riqueza y temperatura en fitoplancton lacustre de Sudamérica y Antártida (SAA), Norteamérica (NA) y Europa (EU). El logaritmo natural de la riqueza fue evaluado respecto a el inverso de la temperatura multiplicada por la constante de Boltzmann ( $X = 1/kT$ ). La pendiente del modelo lineal ha sido utilizada como indicador de la energía de activación ( $E_a$ ; Allen *et al.*, 2002). Se presenta la diferencia de AIC ( $\Delta AIC$ ) respecto al mejor modelo dentro de cada región geográfica (fila). Una diferencia de AIC < 2 implica que los modelos tienen similar capacidad para explicar los datos.

	LINEAL	CUADRÁTICO	SEGMENTOS	
Sudamérica y Antártida	$\ln(S) = -0.28 X + 14.89$	$\ln(S) = -0.128 X^2 + 10.2 X - 199.017$	$\ln(S) = 0.47 X - 14.97$	si $X < 40.27$
SAA			$\ln(S) = -0.998 X$	si $40.27 > X > 40.99$
			$\ln(S) = -0.334 X$	si $X > 40.99$
Bondad de ajuste	$R^2 = 0.418$ ; df=45 $\Delta AIC = 12.4$	$R^2 = 0.517$ ; df=44 $\Delta AIC = 5.6$	$R^2 = 0.62$ ; df=41 $\Delta AIC = 0$	
Norteamérica	$\ln(S) = -0.7 X + 31.02$	$\ln(S) = -0.253 X^2 + 19.39X - 368.67$	$\ln(S) = -0.069X + 6.29$	si $X < 39.55$
NA			$\ln(S) = -1.116X$	si $39.55 > X > 40.65$
			$\ln(S) = -0.178X$	si $X > 40.65$
Bondad de ajuste	$R^2 = 0.356$ ; df=537 $\Delta AIC = 31.05$	$R^2 = 0.379$ ; df=536 $\Delta AIC = 14.07$	$R^2 = 0.40$ ; df=535 $\Delta AIC = 0$	
Europa	$\ln(S) = -0.51 X + 23.159$	$\ln(S) = -0.662 X^2 + 52.22 X - 1026.12$	$\ln(S) = -0.030X + 1.99$	si $X < 39.88$
EU			$\ln(S) = -1.13X$	si $X > 39.88$
Bondad de ajuste	$R^2 = 0.14$ ; df=72 $\Delta AIC = 2.9$	$R^2 = 0.19$ ; df=71 $\Delta AIC = 0$	$R^2 = 0.21$ ; df=70 $\Delta AIC = 0.8$	

En todos los grupos de datos, la regresión en segmentos presentó mayor varianza explicada y menor AIC que los modelos cuadráticos excepto en EU donde las diferencias en AIC fueron menores a una unidad.

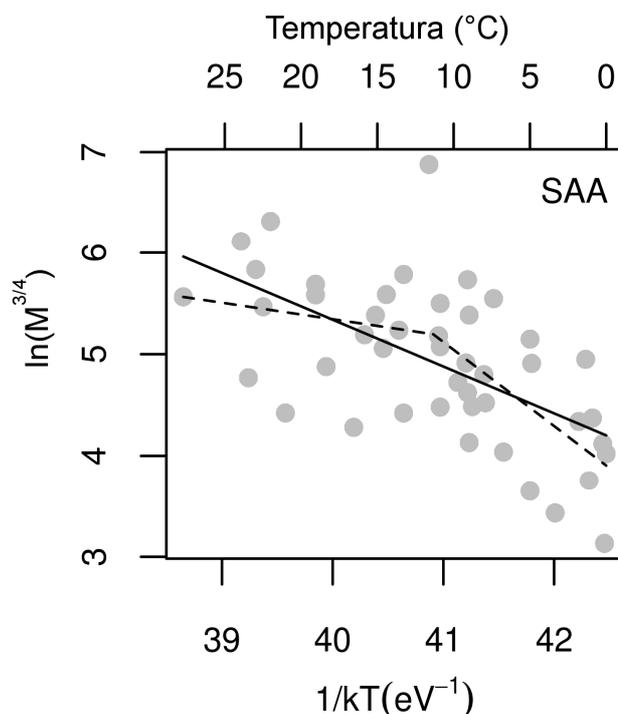
En la relación de la riqueza con el inverso de la temperatura se identificaron dos puntos de quiebre en SAA y NA, y un solo punto en EU (Fig. I2). En todos los casos se observó una región intermedia con una pendiente negativa cercana a la unidad (media entre zonas geográficas= -1.08; sd= 0.07). En las regiones cálidas (SAA > 15°C; NA > 20°C y EU > 17°C) la relación fue ligeramente positiva (SAA), o no se registró relación (NA y EU- 95% CI de la pendiente incluye al cero). En las regiones más frías (SAA < 10°C y NA < 12°C) la relación no fue significativa (NA) o negativa (SAA) pero con una pendiente menos pronunciada que en la región intermedia. En resumen, esta relación presentó dos zonas extremas donde el efecto de la temperatura en la riqueza es moderado o ausente y una región intermedia con importantes efectos de la temperatura.

En SAA se agregó como covariable al tamaño promedio de los organismos ( $\langle M^{3/4} \rangle$ ) y la densidad total (J/A) y el modelo multivariado con segmentos en  $1/kT$  ajustó mejor a los datos (Tabla I3) y explicó hasta un 64% de la varianza de la riqueza. En NA y EU también se detectaron efectos sistemáticos de la abundancia total de la comunidad (concentración de clorofila a (cloa) utilizada como variable sustituta de J/A). En NA, la regresión múltiple con dos puntos de quiebre en  $1/kT$  y la covariable  $\ln(\text{cloa})$  fue el modelo más adecuado (Tabla I3). En EU el mejor modelo fue lineal en  $1/kT$  pero incluyó  $\ln(\text{cloa})$  como covariable (Tabla I3). En resumen, todos los modelos incluyeron  $1/kT$  y J/A como importantes variables predictivas, mientras que los modelos para SAA y NA fueron claramente no-lineales respecto de  $1/kT$ .



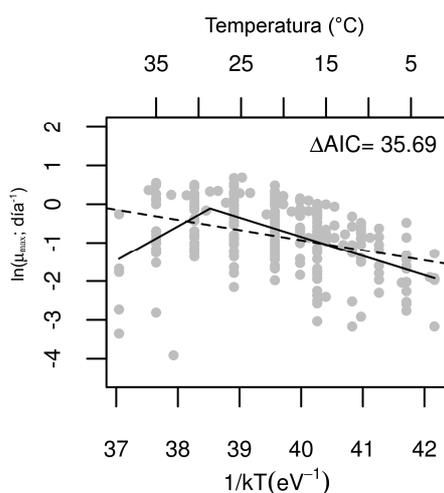
**Figura 13.-** Relación entre la concentración de clorofila a, utilizada como un proxy de abundancia y el inverso de la temperatura en Sudamérica y Antártida (SAA), Norteamérica (NA) y Europa (EU). Las líneas representan el mejor modelo ajustado.

En SAA y NA la densidad medida como  $\ln(\text{cloa})$  varió significativamente en el gradiente de temperatura (Fig. 13). SAA presentó una relación negativa entre el logaritmo de la abundancia y el inverso de la temperatura (Tabla 13). En los lagos de NA, la relación de  $1/kT$  y  $\ln(\text{cloa})$  fue en segmentos con una pendiente negativa para temperaturas menores a  $18^\circ\text{C}$  (pendiente=  $-1.4$ ,  $\text{sd}=0.21$ ,  $t=-6.4$ ;  $p<0.01$ ) y ausencia de relación a temperaturas mayores (pendientes=  $0.17$ ,  $\text{sd}=0.18$ ,  $t=0.95$ ,  $p=0.253$ ) (Fig. 3). En los lagos de EU, la temperatura y la abundancia ( $\ln(\text{cloa})$ ) no estuvieron relacionadas (pendiente=  $0.24$ ,  $\text{sd}=0.36$ ,  $p=0.5$ ;  $R^2=0.006$ ). El tamaño promedio de los organismos en los lagos SAA disminuyó con la temperatura (Tabla 13; Fig. 14). En el anexo A1 se presentan los estadísticos descriptivos de los modelos seleccionados y los modelos competidores evaluados.



**Figura I4.-** Cambios sistemáticos en el tamaño corporal ( $M$ ) con la temperatura en el fitoplancton lacustre de Sudamérica y Antártida (SAA). El modelo lineal y en segmentos explicaron de forma similar los datos ( $\Delta AIC < 2$ ). Las ecuaciones correspondientes se presentan en la tabla I3.

Por último, la relación entre la tasa de crecimiento máximo ( $\mu_{max}$ ) y el inverso de la temperatura mostró un patrón en segmentos, con un punto de quiebre cercano a los 28 °C (Fig. I5). La energía de activación estimada para temperaturas intermedias (2-28 °C) fue de 0.497 (95%CI= 0.379 a 0.651). A temperaturas más elevadas (28-40 °C) se registró un marcado descenso en la energía de activación ( $E_a = -0.89$ ; 95% CI= -0.38 to -1.39).



**Figura I5.-** Relación en segmentos (línea continua) entre la tasa de crecimiento máximo ( $\mu_{max}$ ) y el inverso de la temperatura en fitoplancton de agua dulce. El quiebre implica un cambio en la energía de activación a temperaturas elevadas (28 °C). Se presenta además el modelo lineal (línea punteada) y la diferencia de AIC ( $\Delta AIC$ ) entre ambos modelos.

**Tabla I3.-** Modelos estadísticos seleccionados para las diferentes zonas geográficas de los atributos comunitarios en función del inverso de la temperatura y la constante de Boltzmann ( $X=1/kT$ ). Fueron analizados la riqueza de especies (R), la densidad total (J/A) o la clorofila a (chl-a) como variable subrogante y el tamaño promedio (M). Se presenta la fracción de varianza explicada ( $R^2$ ) y los grados de libertad (g.l.).

Zona y variable de respuesta	Ecuación		$R^2$	g.l.
<b>Sudamérica y Antártida (SAA)</b>	$\ln(S) = 0.49X + 0.066 (J/A) + 0.032 \ln(M^{3/4}) - 16.6$	si $X < 40.49$	0.646	37
Modelo en segmentos	$\ln(S) = -0.91X + 0.066 (J/A) + 0.032 \ln(M^{3/4})$	si $40.49 < X < 40.97$		
Riqueza de especies (S)	$\ln(S) = -0.20X + 0.066 (J/A) + 0.032 \ln(M^{3/4})$	si $X > 40.97$		
Densidad (J/A)	$\ln(J/A) = -0.98X + 47.79$		0.267	46
Tamaño (M)	$\ln(M) = -0.164 X + 11.28$	si $X < 40.91$	0.418	41
	$\ln(M) = -0.83 X$	si $X > 40.91$		
<b>Norteamérica (NA)</b>	$\ln(S) = -0.163 X + 0.217 \ln(chlo-a) - 3.324$	si $X < 39.33$	0.52	532
Modelo en segmentos	$\ln(S) = -0.829 X + 0.217 \ln(chlo-a)$	si $39.33 < X < 40.69$		
Riqueza de especies (S)	$\ln(S) = -0.043 X + 0.217 \ln(chlo-a)$	si $X > 40.69$		
Densidad (cloa)	$\ln(cloa) = 0.168X - 4.026$	si $X < 39.86$	0.115	536
	$\ln(cloa) = -1.397X - 4.026$	si $X > 39.86$		
<b>Europa (EU)</b>				
Modelo en segmentos	$\ln(S) = -0.18 X + 0.198 \ln(chlo-a) + 9.77$	si $X < 39.94$	0.39	69
Riqueza de especies (S)	$\ln(S) = -1.12X + 0.198 \ln(chlo-a)$	si $X > 39.94$		
Densidad (cloa)	Ningún modelo significativo; Correlación de Spearman $r = 0.0789$ ; $P = 0.50$			72

## Discusión

Los mecanismos causantes de los patrones latitudinales de riqueza fueron evaluados en el marco de la TME en comunidades de fitoplancton lacustre de Sudamérica, Antártida, Norteamérica y Europa. Se encontró la relación negativa entre el inverso de la temperatura y el logaritmo natural de la riqueza de especies acorde con las predicciones originales de la TME. Sin embargo la naturaleza de los modelos fue fuertemente no-lineal respecto al inverso de la temperatura y la inclusión de la densidad total de individuos en la comunidad mejoró el ajuste de los modelos para todas las zonas geográficas analizadas. En los extremos de temperatura la relación esperada por la TME no fue observada y en algunos casos los patrones fueron contrarios a lo esperado, mientras que en las regiones intermedias, las relaciones negativas tuvieron pendientes significativamente mayores ( $\sim 1$ ) a las esperadas por la TME ( $\sim 0.3$ ). Estos hallazgos sugieren que las desviaciones en los supuestos de la TME respecto a la energía de activación, la abundancia de organismos y el tamaño promedio tienen importantes efectos en los patrones de riqueza de especies. Los últimos dos efectos habían sido sugeridos en la formulación original del modelo (Allen *et al.*, 2002), y su relevancia mencionada posteriormente (Allen *et al.*, 2007). Sin embargo, las evaluaciones posteriores raramente consideraron sus efectos explícitamente (Algar *et al.*, 2007; Allen *et al.*, 2007; Hessen *et al.*, 2007; Cassemiro & Diniz-Filho, 2010; Pinel-Alloul *et al.*, 2013). En este trabajo demostramos que la abundancia y el tamaño corporal mejoran el entendimiento de los patrones globales de riqueza si son considerados explícitamente en concordancia con resultados obtenidos en un marco teórico diferente (Stomp *et al.*, 2011).

La relación negativa de la riqueza con el inverso de la temperatura observada en las tres regiones geográficas sugiere generalidades en la dependencia de la riqueza con la temperatura (Allen *et al.*, 2002; Hessen *et al.*, 2007; Fuhrman *et al.*, 2008). El registro de patrones no lineales no es novedoso y ha sido descrito previamente en diversos taxa utilizando modelos polinómicos o similares (Algar *et al.*, 2007; Hawkins *et al.*, 2007). Un aporte de este trabajo es que la utilización de modelos en segmentos mejora la interpretación biológica de los parámetros, que pueden ser interpretados como estimadores de la energía de activación. Sin embargo, los resultados sugieren que existen rangos intermedios de temperatura donde la energía de activación es constante y a pesar de ser mayor a la predicha, es en esta zona donde los datos parecen concordar cualitativamente con la TME. Más aún, los datos de experimentos también sugieren variaciones sistemáticas de la energía de activación en un gradiente

amplio de temperatura que concuerda con los hallado en meta-análisis recientes (Dell *et al.*, 2011).

Los resultados de este trabajo demuestran que la pendiente de la relación entre log-riqueza y  $1/kT$  puede ser un buen estimador de la energía de activación sólo si los supuestos de la formulación original de la TME se cumplen. Los efectos conjuntos de la abundancia, el tamaño corporal y las tasas de crecimiento, cada uno con una relación particular con la temperatura y un efecto diferencial en la riqueza condicionan el abandono del uso de la pendiente en estas relaciones como un estimador de la energía de activación. Según la formulación original de la TME, el efecto exponencial de la temperatura si es evaluado en rangos suficientemente amplios debería minimizar el efecto de las variaciones en la abundancia total de organismos o de cambios sistemáticos en el tamaño corporal (Allen *et al.*, 2002). Las comunidades planctónicas presentan cambios en su abundancia total y tamaño corporal promedio causados por disponibilidad de recursos, sedimentación o interacciones tróficas que alcanzan varios órdenes de magnitud (Kruk *et al.*, 2010). En este sentido, es esperable que el efecto positivo de la temperatura sea atenuado por la disminución de la densidad total ( $J/A$ ) o el tamaño promedio ( $\langle M^{3/4} \rangle$ ; ec. 2) causados por ejemplo por un incremento de la depredación en las zonas tropicales o por el efecto de la regla de Bergman y la regla de la temperatura y el tamaño (Angilletta, 2009). Estos efectos junto con la caída observada de la energía de activación a temperaturas elevadas (Fig. 15) podrían explicar el déficit de especies con respecto a las predicciones de la TME que se observa en a esas temperaturas elevadas. En base a argumentos fisiológicos y a los cambios registrados en la estructura comunitaria y la energía de activación (Fig. 15), es esperable hallar desviaciones respecto a lo esperado por la TME en las temperaturas extremas. En el extremo frío, la caída del tamaño promedio a temperaturas menores a  $9^{\circ}\text{C}$  en SAA (Fig.14) puede vincularse directamente con el cambio en la pendiente de la relación entre la riqueza y la temperatura. Por último, una reducción en la producción promedio por especie ( $\langle BT \rangle$ ) en los lagos fríos podría explicar la desviación observada en estos ambientes. Lamentablemente no contamos con información sobre la producción total en estos lagos para poder evaluar esta hipótesis.

Es destacable que a pesar de las diferencias en los diseños de muestreo, zonas geográficas y biotas entre SAA, NA y EU que las relaciones de riqueza y temperatura fueron similares. En este sentido, el uso de las regresiones en segmentos sugiere que existe margen para explorar los mecanismos de la TME que operan de forma diferente según la condición ambiental y que no es necesario invocar mecanismos alternativos

(e.g. Relación de las tasas de mutación con la temperatura; Allen *et al.*, 2007) para explicar los patrones observados. Los resultados de este trabajo sugieren que la TME puede mejorar su capacidad predictiva si los supuestos originales son relajados. Los resultados sugieren que el efecto combinado de la temperatura (T), la abundancia (J/A), el tamaño corporal (M) y la productividad (BT) es el que determina la riqueza esperada en un lago, y que el balance entre ellos puede cambiar sistemáticamente entre zonas. Esta tensión entre T, J/A, M da lugar al patrón en segmentos observado en la relación entre temperatura y riqueza y brinda una explicación plausible para la variabilidad de patrones observados en otros taxones (Algar *et al.*, 2007; Hessen *et al.*, 2007; Pinel-Alloul *et al.*, 2013). Es interesante que los mecanismos más relevantes para moldear los patrones de riqueza a gran escala ya estuvieran incorporados en la formulación original del modelo de la TME. En este trabajo mostramos que si estas variables son consideradas explícitamente y no como independientes de la temperatura, es posible alcanzar una mejor descripción de los patrones de riqueza a gran escala y visualizar el dominio de acción de la TME.

## **CAPITULO II**

### **LA COMPETENCIA EN UN EJE DE NICHOS MODULA LA COEXISTENCIA DE ESPECIES DE FITOPLANCTON ESTUARINO**

#### **Resumen**

Comprender los mecanismos que mantienen la biodiversidad es un tema central en ecología. Clásicamente se ha visualizado a la competencia como un proceso que disminuye la diversidad, hecho que no concuerda con la observación de cientos de especies de productores primarios microscópicos que compiten por unos pocos recursos esenciales (e.g. luz, nutrientes). En este capítulo se muestra que la competencia es un mecanismo capaz de explicar la distribución multimodal de tamaños, utilizado como variable subrogante del nicho, en las comunidades de fitoplancton estuarino-costero de Norteamérica, Sudamérica y Europa. Estos patrones apoyan las predicciones realizadas por la hipótesis de neutralidad emergente. Más aún, una distribución multimodal similar es observada para los tamaños de diatomeas estuarinas durante el Holoceno. Asimismo, un modelo de Lotka-Volterra de competencia es capaz de predecir el tamaño y la pertenencia funcional de las especies dominantes en cada una de las modas. Los resultados sugieren que es posible la coexistencia de especies funcionalmente equivalentes y que la competencia por recursos es un proceso clave para moldear la estructura de tamaños del fitoplancton estuarino-costero, que a su vez se relaciona con las funciones ecosistémicas.

**Palabras clave:** coexistencia, neutralidad emergente, grupos funcionales.

Una versión de este capítulo fue publicado en la revista Scientific Reports y puede ser citado como:

Segura, A.M., Kruk, C., Calliari, D., García-Rodríguez, F., Conde, D., Widdicombe, C.E. & Fort, H. (2013) Competition Drives Clumpy Species Coexistence in Estuarine Phytoplankton. Scientific Reports, 3

## Introducción

Según la visión clásica, el número de especies que pueden coexistir en un determinado ambiente está limitado al número de recursos limitantes (Gause, 1934). Las observaciones sobre una multitud de especies de productores primarios microscópicos (i.e. fitoplancton) que coexisten en ambientes aparentemente homogéneos compitiendo por luz y unos pocos nutrientes esenciales llevó a plantear la conocida paradoja del plancton (Hutchinson, 1961). Desde el planteo de Hutchinson en la década de los '60, varios mecanismos basados en las diferencias de nicho han sido planteados para explicar la gran diversidad de especies encontrada; entre estas se incluyen las fluctuaciones ambientales (Hutchinson, 1961), las interacciones tróficas (Benincà *et al.*, 2008) o las dinámicas caóticas (Huisman & Weissing, 1999). Una visión diferente que puede dar cuenta de la coexistencia de especies está basada en la acción de mecanismos neutrales y asume que las poblaciones son equivalentes con respecto a la adecuación biológica (Hubbell, 2001). Mecanismos neutrales han sido planteados para explicar los patrones de diversidad del fitoplancton de los océanos tropicales (Barton *et al.*, 2010), pero los resultados fueron duramente cuestionados (Huisman, 2010). Dos análisis recientes de la estructura del fitoplancton costero mostraron que la combinación de procesos neutrales y de nicho promueven la coexistencia y modulan la estructura de tamaños de la comunidad (Vergnon *et al.*, 2009; Segura *et al.*, 2011) y sugieren que la competencia es uno de los procesos más relevantes. Estos resultados apoyan la denominada "hipótesis de neutralidad emergente" (Holt, 2006) que propone que la competencia por recursos estructura la comunidad mediante la selección de rasgos específicos en un eje de nicho, pero que los grupos de especies que comparten estos rasgos son equivalentes funcionalmente y por lo tanto sujetos a procesos de deriva ecológica (Scheffer & van Nes, 2006). Esta hipótesis predice que a lo largo de un eje de nichos (e.g. volumen individual), la biomasa de las especies se agrupará en regiones determinadas del eje. Sin embargo, la evidencia empírica que apoya esta nueva hipótesis es escasa (Vergnon *et al.*, 2009; Vergnon *et al.*, 2012).

El tamaño corporal es una de las propiedades más conspicuas de los organismos, define su adecuación biológica y está sujeta a la acción de la selección natural por cambios tamaño-dependientes en las tasas fisiológicas, las interacciones biológicas y las forzantes ambientales (Woodward *et al.*, 2005; Litchman & Klausmeier, 2008). El rango de tamaños del fitoplancton abarca más de nueve órdenes de magnitud en volumen desde organismos unicelulares diminutos hasta

organismos coloniales que pueden ser observados a simple vista (Litchman *et al.*, 2009). La estructura de tamaños de una comunidad influye en procesos ecosistémicos clave como el flujo de carbono hacia el océano profundo o la transferencia de energía hacia los niveles tróficos superiores (Falkowski *et al.*, 2004). Además, la estructura de tamaños es afectada por procesos climáticos y la carga de nutrientes de los ecosistemas, por lo que comprender los mecanismos que moldean la composición y estructura de tamaños del fitoplancton es crucial para comprender el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos en un escenario de cambio global.

En este trabajo, asumiendo que el tamaño individual sintetiza adecuadamente el nicho de las especies, se evalúa la hipótesis que la competencia por recursos estructurada en este eje es un mecanismo de primer orden que determina la estructura de la comunidad. Específicamente se analizará si la distribución de tamaños presenta agregaciones de especies y biomasa en zonas particulares del eje, generando estructuras multimodales. Para esto, se analizó la estructura de tamaños y rasgos funcionales del fitoplancton de diversos sistemas estuarinos en escalas ecológicas y paleolimnológicas y lo contrastamos con las predicciones de un modelo Lotka-Volterra de competencia (Segura *et al.*, 2011).

## Métodos

### *Estructura de tamaños del fitoplancton*

Se generó una base de datos con información propia y extraída de literatura sobre el tamaño y la biomasa de las especies de fitoplancton de diversos estuarios y zonas costeras. Las series estuvieron compuestas por muestras que abarcan aproximadamente 10 años de observaciones realizadas con una frecuencia semanal a estacional dependiendo del sistema. Se recopiló información de zonas costeras y estuarios templados y subtropicales de ambos hemisferios. En total se obtuvo información de tamaño individual y abundancia poblacional de más de 300 especies de fitoplancton de grandes estuarios (Río de la Plata- Uruguay (Calliari *et al.*, 2005); Bahía de San Francisco- EEUU (Cloern & Dufford, 2005)) y regiones costeras (Estación L4 en el Canal de la Mancha- UK (Widdicombe *et al.*, 2010)). La abundancia de las especies y el tamaño individual considerados son: promedio de la década del 1992 al 2001 de muestreos estacionales en todo el gradiente salino de la Bahía de San Francisco (Tabla 1 en Cloern & Dufford, 2005); un muestreo puntual en primavera del 2005 en el Río de la Plata donde se abarcó todo el gradiente salino (Tabla 2 en Calliari *et al.*, 2005) y los datos colectados en la estación L4 del Observatorio ambiental del Canal de la Mancha Occidental (<http://www.westernchannelobservatory.org.uk/l4/Phytoplankton>), que se ubica 10 millas aguas afuera de la costa de Plymouth-UK (50°159 N, 4°139 W). En la estación L4, las muestras de agua se toman cada semana y son analizadas mediante conteo en microscopio óptico para determinar la abundancia y el tamaño de cada especie (Widdicombe *et al.*, 2010). Se utilizaron las muestras del período 1992-2002. Los detalles de las metodologías específicas pueden hallarse en las referencias mencionadas.

### *Datos paleoecológicos*

Para analizar patrones temporales de larga duración en la estructura de tamaños analizamos una serie de datos paleoecológicos de casi 5000 años de la Laguna Blanca en el Sureste de Uruguay (García-Rodríguez *et al.*, 2002). Se analizaron las diatomeas, que son una clase de fitoplancton muy relevante para el funcionamiento de los sistemas costeros (Falkowski *et al.*, 2004) y además presentan una buena preservación en el registro fósil. Un testigo de 545 cm de largo fue tomado en la zona más profunda de la laguna en mayo del año 2000 con un "piston corer". El testigo fue inmediatamente sellado y mantenido en frío (4°C) hasta el análisis de

laboratorio. La datación se realizó mediante técnicas convencionales de medición de concentración de Carbono 14 en la materia orgánica sedimentada (García-Rodríguez *et al.*, 2002). La edad se expresa en años antes del presente (aap) por Carbono 14 normalizado por el fraccionamiento isotópico  $\delta^{13}\text{C}$  del -25‰. La preservación de diatomeas fue realizada utilizando métodos estándar (ver Segura *et al.* 2013). Un mínimo de 400 valvas fueron contadas en el microscopio a un aumento de 1250x. Las especies se identificaron de acuerdo a la literatura (Krammer & Lange-Bertalot, 1986; Rumrich *et al.*, 2000; Witkowski *et al.*, 2000; Metzeltin & García-Rodríguez, 2003) y las valvas fueron medidas en su dimensión lineal a 600 y 1000x en un microscopio óptico. El volumen para cada especie se estimó de manera indirecta a partir de las dimensiones lineales máximas medidas y utilizando un modelo de diatomeas actuales. Se ajustó por mínimos cuadrados un modelo lineal en log-log del largo máximo de la valva y el volumen individual para diatomeas actuales del Mar Báltico (Olenina *et al.*, 2006). El modelo resultante ( $\log_2(\text{volumen}) = 1.85 + 2.43 \log_2(\text{dimensión de la valva})$ ; N= 596) fue significativo ( $p \ll 0.001$ ) y explicó un alto porcentaje de varianza ( $R^2 = 0.92$ ).

#### *Grupos funcionales basados en morfología*

Las especies de fitoplancton fueron clasificadas en grupos funcionales basados en morfología (GFBM) (Kruk *et al.*, 2010; Kruk & Segura, 2012). Entre los GFBM existen diferencias importantes en sus tasas de crecimiento, hundimiento, en los parámetros demográficos y la habilidad competitiva (Kruk *et al.*, 2010; Segura *et al.*, 2011). Para cada especie perteneciente a un GFBM y con un tamaño determinado, se estimó su tasa de crecimiento máximo y de hundimiento utilizando relaciones alométricas previamente definidas (Segura *et al.*, 2011).

#### *Distribución multimodal de tamaños*

La existencia de múltiples modas fue evaluada visualmente y por medio del test que utiliza el estadístico *dip* (Hartigan & Hartigan, 1985). El test evalúa la diferencia máxima, para todos los puntos, entre la distribución empírica y la distribución unimodal que minimiza la máxima diferencia.

#### *Cálculo de la entropía*

El tamaño individual del fitoplancton se caracterizó mediante el volumen ( $\text{mm}^3 \text{org}^{-1}$ ) en  $\log_2$  y este fue utilizado como indicador del eje de nicho. Se utilizó el índice de Shanon-Weiner o entropía para cuantificar las zonas donde existen acumulaciones

de especies y biomasa en el eje de nicho. Este índice ha sido utilizado previamente para este fin (Fort *et al.*, 2009; Fort *et al.*, 2010; Segura *et al.*, 2011), representa adecuadamente la diversidad y se define como:

$$S = -\sum p_i \log_2 p_i \quad (1)$$

donde  $p_i$  es la fracción de biovolumen (biomasa;  $\text{mm}^3\text{mL}^{-1}$ ) de la especie  $i$  en una comunidad de  $n$  especies. Para cada comunidad el eje de volúmenes fue dividido en segmentos de una unidad en  $\log_2$  para evaluar las estructuras de picos y valles. Para cada segmento se calculó  $p_{\text{iseg}} = N_{\text{iseg}} / \sum N$  donde  $N_{\text{iseg}}$  es el biovolumen de cada una de las especies de ese segmento dividido el biovolumen total de la comunidad. Los picos fueron definidos como las modas en diversidad de especies ( $S$ ) flanqueadas por zonas de baja diversidad.

#### *Modelo Lotka-Volterra de competencia (MLVC)*

Se utilizó un modelo de competencia de Lotka-Volterra en el eje de nichos, definido para  $n$  especies como (May, 1973; Scheffer & van Nes, 2006; Segura *et al.*, 2011):

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \mu_i \left[ \frac{K_i - \sum_1^n (\alpha_{ij} N_j)}{K_i} \right] \quad i = 1 : n \quad (2)$$

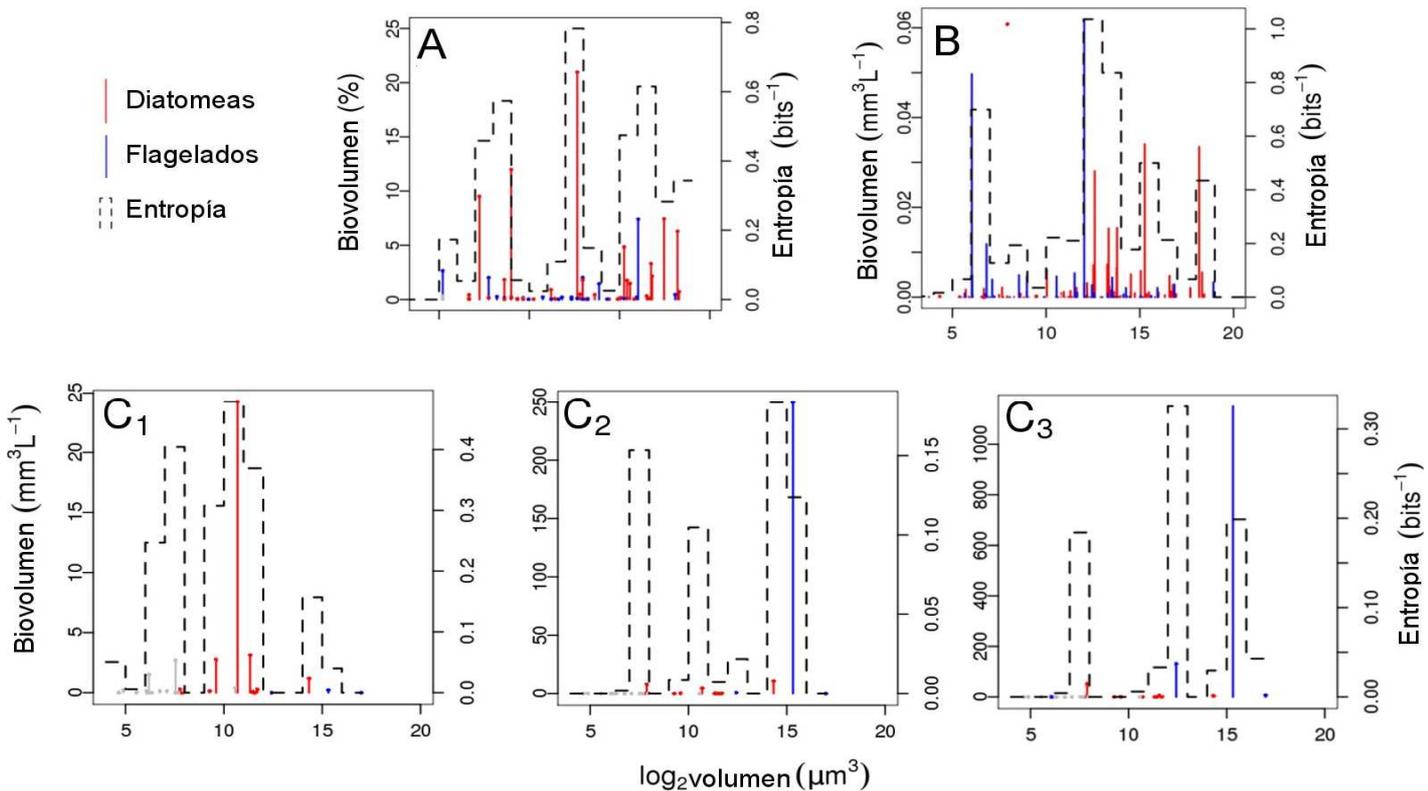
donde  $N_i$  es la biomasa,  $\mu_i$  es la tasa máxima de crecimiento y  $K_i$  es la capacidad de carga de la especie  $i$ . El término en la suma representa el efecto de la competencia de todas las especies sobre la especie  $i$ . La novedad en nuestro caso fue que los parámetros del modelo son empíricos. Esto es, fueron obtenidos a partir de cantidades medidas directa o indirectamente, *i.e.* estimadas de modelos (por detalles de las derivaciones ver anexo A2). Las tasas de crecimiento y hundimiento y la constante media de saturación para el fósforo fueron extraídas de la literatura en base a experimentos (Kruk *et al.*, 2010). Se ajustó una relación de escalamiento de estas tasas con el tamaño individual para los organismos de cada GFBM (V- flagelados y VI- organismos con pared silicea) (Segura *et al.*, 2011).

Cada especie fue caracterizada por la pertenencia a un GFBM y por su tamaño individual. Luego se estimó una capacidad de carga ( $K$ ) asumiendo un modelo de competencia por recursos (ver información suplementaria en el anexo A2 por más detalles de esta derivación). Los coeficientes de competencia ( $\alpha_{ij}$ ) se estimaron como la probabilidad de solapamiento entre los volúmenes individuales de las especies (May, 1973; Segura *et al.*, 2011). La lógica de este supuesto es que las especies que

están más alejadas en el eje de nichos (volumen) van a interactuar menos entre si que aquellas que se encuentran más cerca, y que las especies con nichos más estrechos van a experimentar menor competencia que aquellas con nichos más amplios. En las simulaciones del modelo, la condición inicial fue de 50 especies de cada GFBM ( $S_{tot}=100$ ) equiespaciadas en cuanto a su volumen individual (*i.e.* eje de nicho). Se definieron dos escenarios con volúmenes individuales máximos similares a los observados en sistemas con mayor influencia límnic (Vmax=  $10^4$ ) y marina (Vmax=  $10^6$ ) para explorar su efecto en la estructura comunitaria. En cada escenario se iniciaron 5000 simulaciones del MLVC con los parámetros ( $\alpha$ , K y m) estimados para cada especie y en condiciones ambientales de lavado y resuspensión variables y dentro de los rangos esperables y con una biomasa inicial de las especies baja y tomada de una distribución uniforme aleatoria ( $N_0=\text{rand}[0-1]$ ). A los 50 días de simulación, la posición de las especies, su densidad de biomasa (biovolumen;  $\text{mm}^3\text{mL}^{-1}$ ) y su pertenencia a un GFBM fue registrada. Luego se realizó para cada escenario un promedio de la biomasa de cada especie y la entropía por intervalos de volúmenes en el eje de nicho (volumen individual) sobre las 5000 simulaciones. Una descripción detallada se puede encontrar en Segura et al, 2013.

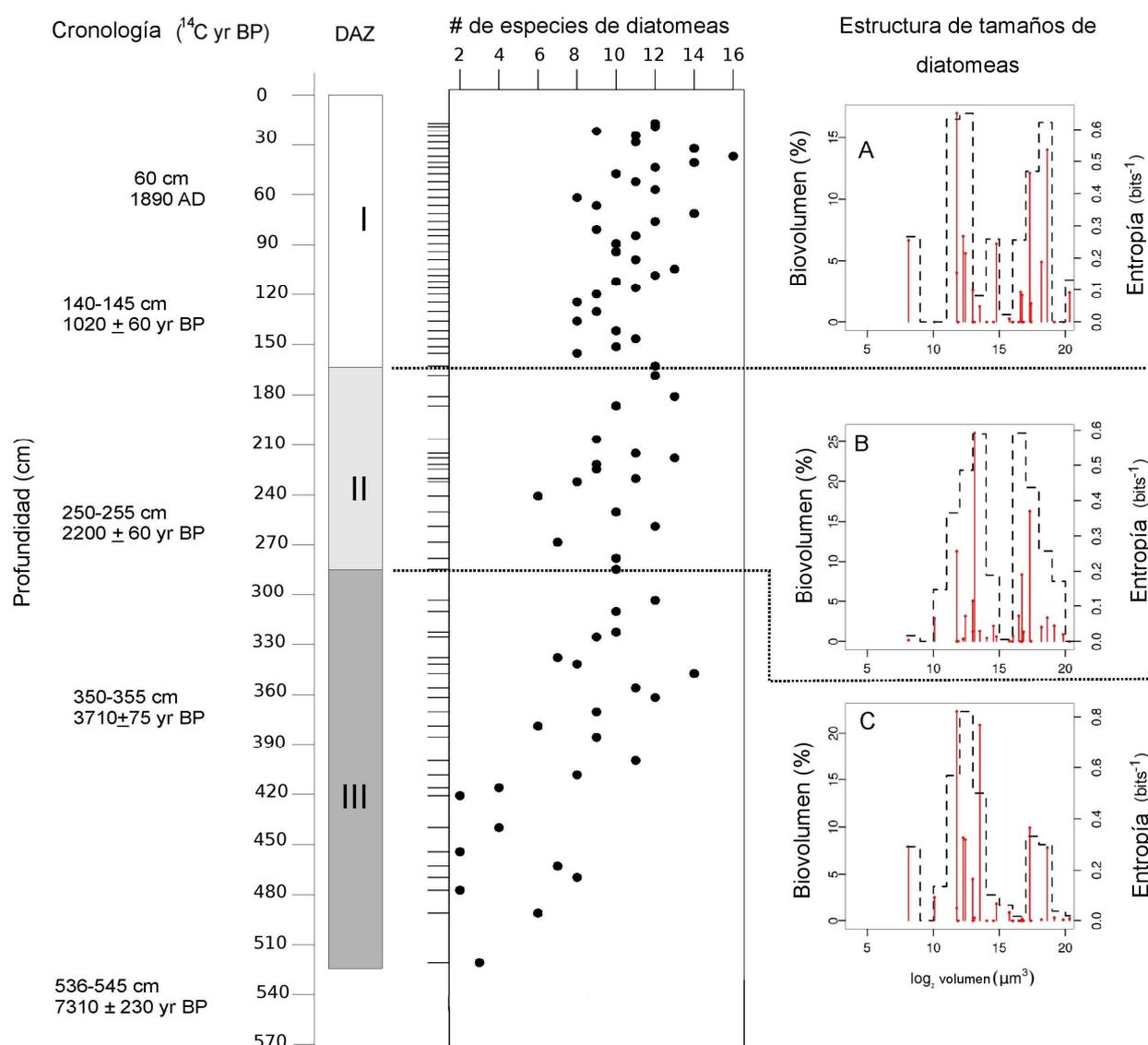
## Resultados

Los grupos funcionales V (flagelados) y VI (diatomeas) dominaron en número de especies y biovolumen en todos los estuarios y zonas costeras. Ambos grupos presentaron en promedio el 91% de las especies registradas y el 99% del biovolumen total de la comunidad. Una distribución multimodal con picos y valles fue evidente y no fue rechazada por el test de DIP ( $P < 0.05$ ) en los tres ecosistemas analizados (Fig. II1). Es destacable la similitud en la estructura y diversidad de la comunidad en estuarios con características contrastantes en cuanto a área, profundidad y grado de eutrofización. Este patrón multimodal puede ser considerado como el estado de (quasi-) equilibrio de estas comunidades, pues la escala temporal del presente análisis (ca. 10 años) representa en promedio más de 2000 generaciones de fitoplancton. Este patrón multimodal es además confirmado por la distribución de tamaños y diversidad de especies de diatomeas en los últimos 3000 aap en la Laguna Blanca (Fig. II2).



**Figura II1.-** Distribuciones multimodales del fitoplancton costero. Las líneas punteadas negras indican la diversidad (entropía) por clase de tamaño que fue calculada como se detalla en el texto. Las barras verticales azules y rojas representan especies individuales de los grupos funcionales V (e.g. Flagelados) y VI (e.g. Diatomeas) respectivamente y las líneas grises son especies típicas del grupo IV (e.g. Ankistrodesmus sp.). A, Bahía de San Francisco (USA); B, Canal de la Mancha (UK); C1-3, Rio de la Plata (Uruguay) en su sección interna, media y externa respectivamente.

La distribución multimodal se observó en la comunidad de diatomeas en todos los períodos durante el Holoceno, aunque las especies de diatomeas identificadas cambiaron de forma significativa. En base a las características ecológicas se definieron asociaciones de diatomeas (ZAD) contrastantes en los diferentes períodos (García-Rodríguez, 2006). Las ZAD son indicativas de regímenes salinos pasados y a pesar de que las especies dominantes variaron en los diferentes ZAD, las características morfológicas (tamaño) siempre fueron similares a lo largo de todo el registro (Fig. II2). El patrón multimodal fue reproducido por el modelo matemático (ec. 2; MLVC) que fue capaz de reproducir la estructura de tamaños y la filiación a los GFBM de las especies dominantes (Fig. II3).



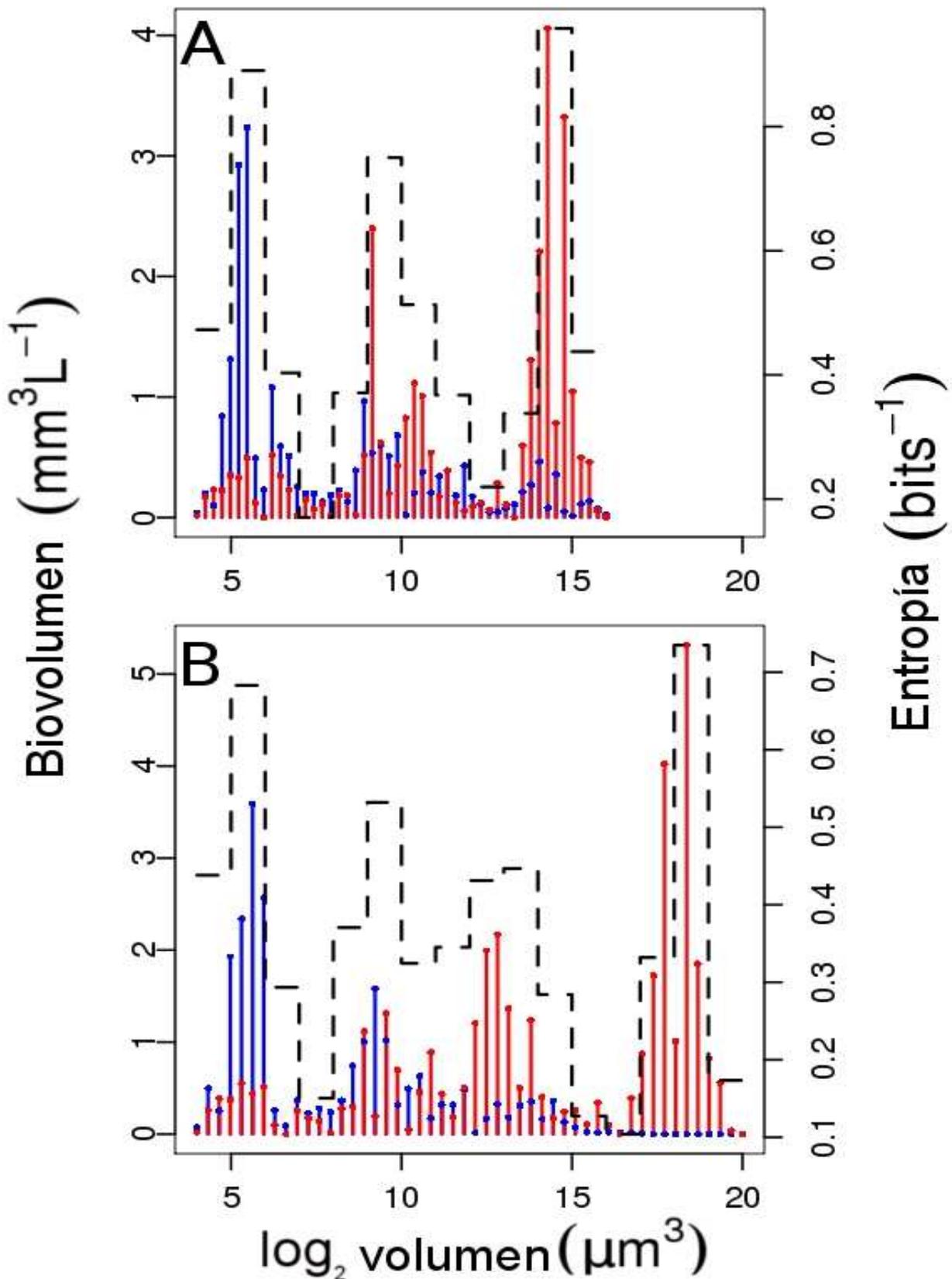
**Figura II2.-** Datos paleoecológicos de la Laguna Blanca, Uruguay. Se muestra el número de especies de diatomeas que coexisten, y las zonas que identifican cambios en la paleosalinidad según las agrupaciones de diatomeas (ZAD). ZAD III indica un régimen marino-salobre, ZAD II

salobre y de agua dulce y ZAD I de agua dulce. En cada una de las ZAD se registraron distribuciones multimodales en el biovolumen de las diatomeas.

Los datos empíricos presentaron una tendencia hacia organismos de mayor tamaño en ambientes marinos (e.g. Canal de la Mancha) respecto a lo observado en ambientes limnéticos (e.g. Río de la Plata interior; Fig. II1 C1). Estos resultados concuerdan con el registro de un mayor tamaño de las diatomeas marinas respecto a las dulceacuícolas (Litchman *et al.*, 2009) y la dominancia de tamaños intermedios en ambientes costeros salinos. Ha sido sugerido que el tamaño individual del fitoplancton tiende a disminuir en escalas de tiempo evolutivas (Jiang *et al.*, 2005). Otra opción para explicar las diferencias está en que los nutrientes limitantes son generalmente diferentes (Nitrógeno- Océano vs Fósforo- Agua dulce) y los pulsos de llegada de los mismos son diferentes en el ámbito marino y en el agua dulce (Litchman *et al.*, 2009) pero este es un tema no resuelto. Una vez que el tamaño máximo de la comunidad es definido, el modelo fue capaz de reproducir adecuadamente la estructura multimodal observada (Fig. II3) brindando apoyo a la hipótesis de que la competencia es una fuerza importante para estructurar estas comunidades.

## **Discusión**

La distribución multimodal de tamaños, entropía y las diferencias abióticas observadas entre sistemas son resultados que apoyan a la hipótesis de neutralidad emergente como un mecanismo plausible en la estructuración de las comunidades de fitoplancton estuarino y costero (Scheffer & van Nes, 2006; Vergnon *et al.*, 2009; Segura *et al.*, 2011; Vergnon *et al.*, 2012). El modelo de competencia utilizado, cuyos parámetros tomaron valores asignados según revisiones de literatura y valores medidos *in situ*, tuvo una gran capacidad predictiva en cuanto a la estructura de tallas, patrones de diversidad y afiliación funcional de las especies dominantes.



**Figura II3.-** Coexistencia de especies y estructura de tamaños multimodal en el modelo de Lotka-Volterra. A y B representan simulaciones donde el tamaño máximo del fitoplancton fue similar al hallado en el Río de la Plata ( $10^4$ ) y el Canal de la Mancha ( $10^6$ ) respectivamente. Las líneas punteadas representan la entropía promedio calculada sobre 5000 simulaciones. Las líneas verticales azules y rojas representan especies del grupo funcional V y VI respectivamente.

Los resultados analizados no parecen apoyar algunas de las hipótesis alternativas sobre los mecanismos que estructuran las comunidades, como ser la teoría neutral *sensu stricto* (Hubbell, 2001) o la hipótesis de múltiples dimensiones de los ecosistemas (HMD) (Clark *et al.*, 2007). Ninguna de estas explicaciones plantea la formación de distribuciones multimodales de biomasa en un eje de nicho como las observadas en este trabajo. Por ejemplo, la neutralidad pura predice una distribución uniforme de los rasgos en un eje de nicho (Hubbell, 2001). Si bien la agregación de caracteres es un resultado potencialmente esperable en modelos de evolución neutral, la distribución empírica en el eje de nicho muestra que los organismos están espaciados de forma similar y con rasgos similares en sistemas dispares, por lo cual es poco probable que sea obra del azar. La propuesta de la HMD de la existencia de "otros" nichos ocultos (e.g. Dependencia del sílice en las diatomeas, estructuras de resistencia en flagelados o partición temporal del nicho) no predice una distribución particular de los rasgos (Vergnon *et al.*, 2009). La partición temporal de los nichos entre diatomeas y flagelados, como fue sugerido por el Mandala de Margalef (Margalef, 1978; Falkowski *et al.*, 2004) puede operar como un mecanismo estabilizador en conjunto con los mecanismos planteados por la neutralidad emergente para facilitar la coexistencia a largo plazo de entre estos grupos (Falkowski *et al.*, 2004). La neutralidad emergente no descarta el hecho de que la mezcla turbulenta de la columna de agua favorezca la dominancia de las diatomeas, o que su estabilidad es un factor que favorezca a los flagelados. Pero sí es capaz de explicar los ejemplos paradójicos en los que los flagelados dominan la comunidad independientemente de la concentración de nutrientes o la intensidad de luz y solamente es función de las condiciones iniciales como ha sido registrado en trabajos empíricos (Cloern & Dufford, 2005) y experimentos (Kremp *et al.*, 2008).

Un mecanismo alternativo basado en la distribución y fraccionamiento de los recursos y que predice patrones multimodales de distribución de biomasa es la hipótesis textural de Holling (HT) (Holling, 1992). Sin embargo, en primera instancia, esta no parece ser una hipótesis capaz de explicar los patrones aquí observados pues existieron grandes similitudes en la estructura comunitaria (Fig. II1) en ecosistemas "texturalmente" muy dispares, como ser ambientes marinos y de agua dulce, y con marcadas diferencias en las condiciones abióticas y sus escalas espaciales típicas. La heterogeneidad ambiental en la estructura física y química de los ambientes acuáticos esta íntimamente ligada al rango de escalas de los procesos generadores, que a su vez están asociados a la escala espacial del ecosistema de acuerdo con la HT (Mann &

Lazier, 2006). Por ejemplo, los patrones de circulación – un factor primario para describir la estructura física del ambiente acuático- posee un rango de escalas de acción que van desde el tamaño de la cuenca que contiene al cuerpo de agua hasta los mm-cm típicos de la escala de Kolmogorov, donde la energía mecánica es disipada como calor (Mann & Lazier, 2006). Asimismo, los procesos y patrones químicos y biológicos escalan también con esa variabilidad. Sin embargo, es poco probable que los patrones multimodales similares hallados en la estructura de la comunidad biológica sean forzados por el ambiente, entendido desde un punto de vista textural en ecosistemas tan disímiles desde el punto de vista físico como una laguna costera, grandes estuarios y zonas costeras marinas. Estas similitudes en la estructura de tamaños y diversidad de los productores primarios parecen reflejar mecanismos fisiológicos y de interacciones entre especies de carácter más general, para los cuales la neutralidad emergente aparece como una explicación más parsimoniosa.

Otro resultado que apoya la teoría de neutralidad emergente es que el número de modas observadas en todos los sistemas concuerda con lo esperado teóricamente. En un modelo teórico simple (i.e. La misma amplitud de nicho ( $\sigma$ ) y capacidad de carga (K) para todas las especies) el número de modas coincide con el número de picos del vector propio de la matriz comunitaria (Fort *et al.*, 2009). Esta relación es robusta a cambios en la amplitud de nichos y es esperable que se cumpla en condiciones más realistas (Fort *et al.*, 2010). Debido a esto y en base a la relación existente entre la amplitud de nicho ( $\sigma$ ) y el rango del eje de nicho (rango de volumen de las especies en la comunidad), se espera teóricamente que el número de picos (C) sea C=3 en el Río de la Plata y la Bahía de San Francisco y C=4 para el Canal de la Mancha.

Una pregunta interesante a responder es cómo surgen estas especies ecológicamente equivalentes en los ecosistemas estuarinos-costeros. El registro paleontológico sugiere que la aparición de nuevas especies coincide frecuentemente con fenómenos climáticos extremos que desestructuran los sistemas ecológicos (Graham & Group, 1996). Nuestra interpretación es que las restricciones al establecimiento e invasión de las especies equivalentes no son tan fuertes en períodos de disturbio en contraste con ecosistemas más estables. Los dos grupos dominantes en estuarios corresponden a dos de los tres grupos de fitoplancton eucariota marino que dominan el océano hoy día (i.e. Diatomeas y flagelados). Estos grupos han evolucionado juntos a partir de la extinción masiva de finales del Pérmico (Falkowski *et al.*, 2004). Este evento, relativamente reciente, marcó una transición en los ecosistemas oceánicos y es probable que haya sido un período de inestabilidad

ecosistémica y restitución (Falkowski *et al.*, 2004). En escalas ecológicas, la variabilidad de los ambientes estuarinos, dada por las descargas de agua dulce, o la intrusión de agua salda puede promover el surgimiento de especies de fitoplancton funcionalmente equivalentes, pero pertenecientes a diferentes grupos morfofuncionales. Estos ambientes difieren de forma importante con los ambientes oceánicos o lagos de agua dulce, donde los mecanismos estructuradores de la comunidad fitoplanctónica (i.e. competencia por recursos) deberían ser similares, pero donde no se observan distribuciones multimodales de biovolumen. En estos casos la relativa estabilidad en las condiciones ambientales no permitiría a las especies equivalentes invadir el sistema, pues hasta donde conocemos, no hay ejemplos de estructuras multimodales de tamaño o riqueza en las comunidades de productores primarios.

El análisis de los patrones de coexistencia del fitoplancton en las condiciones de variabilidad típicas de un estuario y sistemas costeros nos permite comprender algunos aspectos de este patrón macroecológico. Por ejemplo, cual es el significado en términos eco-evolutivos de la convergencia a tamaños corporales específicos? En este capítulo se muestra que a pesar de las diferencias en las estrategias fisiológicas observadas entre los GFBM, visibles en las relaciones de escalamiento de las tasas de crecimiento y hundimiento con el volumen (Segura *et al.*, 2011), las especies diferentes tienden a converger en un mismo volumen como ha sido mostrado previamente (Margalef, 1978; Segura *et al.*, 2011). En este sentido la coexistencia de especies de grupos funcionales diferentes es posible en rangos de tamaños particulares donde las diferencias de adecuación son menores (Fig. II1 y II3) hecho que además define la estructura de tamaños de la comunidad. En resumen, en este capítulo se demuestra que la competencia por recursos en un eje de tamaños es una fuerza poderosa capaz de estructurar las comunidades de fitoplancton estuarino a diversas escalas. Estos resultados apoyan la hipótesis de la neutralidad emergente como un mecanismo posible para promover la coexistencia de especies y modelar la estructura de la comunidad en el fitoplancton costero-estuarino.

## CAPITULO III

### COLAS GORDAS EN LAS FLUCTUACIONES POBLACIONALES DE LOS MICROORGANISMOS MARINOS

#### Resumen

Las fluctuaciones de las poblaciones naturales poseen importantes consecuencias ecológicas, como la aparición de plagas, impactos en las pesquerías o la formación de floraciones nocivas (FANs). Sin embargo no existe consenso en la forma adecuada para describir dichos eventos. En este capítulo, utilizamos datos de densidad poblacional de varias especies de organismos planctónicos colectados en un período de 16 a 20 años para analizar las distribuciones de sus fluctuaciones poblacionales. Las fluctuaciones poblacionales en 12 especies, de un total de 17 con un número de casos suficientes para el análisis ( $N > 150$ ) no fueron adecuadamente representadas por la distribución Gaussiana (D'Agostino;  $p < 0.05$ ) sino por la distribución estable de Levy (LSD). Cuando se analizaron las distribuciones de las fluctuaciones de los grupos funcionales (diatomeas, flagelados, nanoflagelados, coccolitoforidos, crustáceos y apendicularias), ninguno fue adecuadamente descrito por distribuciones Gaussianas, pero si por LSD. El parámetro característico de esta distribución ( $\alpha$ ) determinó como altamente volátiles a aquellas especies que son conocidas por generar FANs, como los dinoflagelados ( $\alpha = 1.48$ ) y como poco volátiles a los nanoflagelados ( $\alpha = 1.92$ ), un grupo que en general está fuertemente controlado en su abundancia por depredación. Más aun, en grupos de especies zooplanctónicas con reproducción sexual, ciclos de vida complejos y varios estadios de desarrollo como los copépodos o apendicularias también se hallaron desviaciones respecto a la distribución Gaussiana. Las fluctuaciones poblacionales de estos grupos también estuvieron adecuadamente caracterizadas por distribuciones LSD. Los resultados de este capítulo sugieren que las distribuciones de las fluctuaciones poblacionales tienen colas gordas respecto a la distribución Gaussiana. La ocurrencia de distribuciones LSD es general y hace que eventos extremos sean significativamente más comunes que lo esperable, un hecho que acarrea importantes consecuencias para la predictibilidad de las floraciones de las poblaciones.

**Palabras clave:** fluctuaciones; floraciones; Levy Estable; Canal de la Mancha.

Una versión de este capítulo fue publicado en la revista *Oikos* y puede ser citado como: Segura, A.M., Calliari, D., Fort, H. & Lan, B.L. (2013) Fat tails in marine microbial population fluctuations. *Oikos*, 122, 1739-1745.

## Introducción

Comprender los mecanismos que generan las fluctuaciones en la abundancia de las poblaciones es un problema clásico en ecología de poblaciones (Levin, 1992). En un extremo, las fluctuaciones pueden llevar a una población a la extinción y modificar los flujos de materia y energía y la salud ecosistémica. Sin embargo, no existe un consenso sobre como describir dichas fluctuaciones (Keitt & Stanley, 1998; Halley & Inchausti, 2002). A pesar de que la distribución Lognormal ha sido propuesta como universal (Allen *et al.*, 2001), su evaluación ha sido restringida a la fauna de aves de Norteamérica (Keitt & Stanley, 1998).

Según el paradigma clásico de la ecología de poblaciones, la distribución de abundancias en el tiempo de una población puede ser adecuadamente descrita por una distribución Lognormal, debido a que los procesos generadores son multiplicativos y no aditivos (Whittaker, 1970; May, 1975; Lawton, 1989). Si la abundancia ( $N$ ) de una población de la especie  $s$  es adecuadamente representada por una Lognormal, entonces las fluctuaciones,  $R_s$ , de esa población en tiempos sucesivos ( $i$ ) quedan definidas por:

$$R_s = N(i+1)/N_i$$

también debe ser Lognormal, por lo que su logaritmo

$$\log(R_s) = r_s$$

debe ajustarse a una distribución Normal o Gaussiana. La hipótesis de Lognormalidad de las fluctuaciones se sustenta en el supuesto que las fluctuaciones de abundancia de las poblaciones naturales están regidas por una serie de mecanismos generales y por lo tanto pueden ser descritas por distribuciones "universales" (Halley & Inchausti, 2002). A pesar de que esta hipótesis ha recibido apoyo (Allen *et al.*, 2001), casi la mitad de las 544 series de tiempo sobre fluctuaciones poblacionales analizadas por Halley & Inchausti (2002) presentaron fuertes diferencias respecto a una distribución Lognormal.

Basado en la geometría fractal, Mandelbrot sugirió que la familia de distribuciones estables de Levy (LSD) son capaces de describir procesos multiplicativos en finanzas (Mandelbrot, 1997) de una forma más adecuada que las distribuciones Normales. Las LSD son caracterizadas por cuatro parámetros e incluyen a la distribución Normal como un caso límite, cuando el parámetro característico Alfa ( $\alpha$ ) equivale a dos (Nolan, 2009). Las LSD fueron exitosamente utilizadas para

describir sistemas biológicos (Mandelbrot, 1973; West, 1995) y el comportamiento humano (Barabási, 2005). Recientemente se halló que las fluctuaciones,  $r_s$ , en insectos, mamíferos y peces se podían describir más adecuadamente utilizando LSD que con distribuciones Gaussianas (Lan & Chandran, 2011). La familia de distribuciones LSD es entonces una buena candidata para describir las fluctuaciones  $r_s$ , en la naturaleza (Lan & Chandran, 2011). Cuando las fluctuaciones poblacionales ( $r_s$ ) siguen una distribución de la familia de las LSD, los eventos extremos, es decir, explosiones o disminuciones poblacionales de varios órdenes de magnitud son significativamente más probables que las esperables si las fluctuaciones se ajustaran a una distribución Normal. Estos grandes cambios en las abundancias han sido denominados "volatilidad" y pueden ser caracterizados por el parámetro característico ( $\alpha$ ) que gobierna el ancho de las colas de la distribución. Cuanto menor es el parámetro alfa, mayor es la probabilidad de que se registre una fluctuación extrema y por lo tanto la volatilidad de esa población. Los eventos extremos serían propiedades intrínsecas de los sistemas y no resultado de catástrofes o eventos aleatorios.

La evaluación adecuada de esta hipótesis acerca de las distribuciones requiere series temporales largas (más de 200 observaciones) para poder caracterizar adecuadamente los eventos extremos. Este hecho limita la aplicación de estos métodos en poblaciones naturales, pues por ejemplo una población con un evento reproductivo por año requeriría al menos doscientos años de monitoreo. Esta limitación es evidente en los estudios previos, donde la mayoría de las series no superaba los cientos de observaciones (Halley & Inchausti, 2002; Lan & Chandran, 2011). Los organismos del plancton, que son un grupo polifilético, diverso y cosmopolita que incluye productores primarios (fitoplancton) y consumidores (zooplancton) son un modelo ideal para evaluar estas hipótesis debido a su corto tiempo generacional. El tiempo transcurrido en un año para estos organismos puede equivaler, en número de generaciones, al transcurrido desde la última glaciación para los árboles de los bosques templados (Reynolds, 2006). Además, algunas especies de fitoplancton pueden crecer y en pocos días incrementar astronómicamente su abundancia poblacional, un fenómeno conocido como floraciones. Las floraciones de fitoplancton generan importantes cambios en el funcionamiento ecosistémico pelágico pues por ejemplo son el sustento de la trama trófica (Mann & Lazier, 2006). Si las especies involucradas en estas floraciones producen toxinas, se genera un severo impacto sobre la salud ecosistémica y humana y estos eventos son conocidos como floraciones algales nocivas (FAN). Los mecanismos que favorecen el desarrollo de ciertas especies no están claramente identificados, pero se presume que son una

combinación de filtros ambientales (ruptura de la estructura de la columna de agua), interacciones interespecíficas (escape de los depredadores y competencia) y atributos específicos de las especies formadoras de floraciones (Irigoien *et al.*, 2005). Por lo tanto, la correcta interpretación de las fluctuaciones de los microorganismos marinos es crucial para entender las causas biológicas de las mismas.

En este capítulo se evalúan las hipótesis Gaussiana y LSD utilizando una gran base de datos (>200 especies) con abundancias poblacionales de fitoplancton y zooplancton costero registrado semanalmente por más de 16 años en una estación en el Canal de la Mancha (L4) cercana a Plymouth-Reino Unido. Los resultados indican que las distribuciones estables de Levy (LSD) describen adecuadamente las fluctuaciones, y presentan un mejor desempeño que la distribución Normal. El parámetro alfa caracterizó a los grupos de especies generadoras de FAN como volátiles (e.g. dinoflagelados), y como muy estable a los nanoflagelados, un grupo de especies sujetas a fuertes controles biológicos. Estos resultados sugieren que las fluctuaciones poblacionales de colas pesadas son comunes y que por lo tanto las fluctuaciones extremas son más probables de lo esperado.

## Métodos

### *Descripción de las series temporales*

La abundancia poblacional de las especies de fitoplancton y zooplancton fueron obtenidas de la base de datos generada por el "Western Channel Observatory" ([www.westernchannelobservatory.org.uk/l4/phytoplankton](http://www.westernchannelobservatory.org.uk/l4/phytoplankton)). Las muestras de agua fueron colectadas semanalmente en un período de entre 16 y 20 años (1988 a 2008) en el Canal de la Mancha en la estación L4 (50°15'N, 4°13'W) aguas afuera de Plymouth-Reino Unido. Información detallada del esquema de muestreo y procesamiento de las muestras se puede encontrar en Widdicombe *et al.* (2010) y Eloire *et al.* (2010) para fitoplancton y zooplancton, respectivamente. La matriz generada contiene información de abundancia y tamaño corporal de más de 200 especies. El tamaño del fitoplancton fue caracterizado con su volumen individual ( $\mu\text{m}^3 \text{org}^{-1}$ ), el cual fue transformado a el diámetro esférico equivalente (ESD), que se define como el diámetro ( $\mu\text{m}$ ) de una esfera con un volumen equivalente al medido.

### *Estimaciones de las fluctuaciones poblacionales*

Las fluctuaciones poblacionales  $r_s = \log(N_{i+1}/N_i)$  se calcularon a dos niveles diferentes: (A) grupos funcionales y (B) especies individuales. Cuando  $N=0$ , no es posible calcular  $r_s$ . En el caso A se sumaron las abundancias de todas las especies de un grupo y luego se estimó  $r_s$ . Los grupos dentro del fitoplancton se definieron como Diatomeas, Nanoflagelados, Dinoflagelados y Cocolitofóridos siguiendo la clasificación propuesta por Widdicombe *et al.* (2010) y en Crustaceos y Appendicularidos para el zooplancton. En el caso B, se calculó  $r_s$  para cada especie. Se analizó la forma de la distribución cuando el número de  $r_s$  fue mayor a 150 para satisfacer el compromiso entre el poder estadístico para caracterizar la distribución y el número de especies analizadas. En el caso del zooplancton, se escogieron para los análisis específicos las especies más representativas de crustáceos del área. La ausencia de una especie en el área ( $N=0$ ) puede deberse a dos motivos diferentes: 1) la especie está realmente ausente de la zona o 2) la abundancia está por debajo del límite de detección. En el caso 1, la posterior aparición de la especie puede deberse al arribo de propagulos desde otra zona. Ambos casos generan problemas en el cálculo de  $r_s$  pues involucran el cálculo de  $\log(0)$ .

Para las especies de Diatomeas se evaluó la relación entre la volatilidad, caracterizada por el parámetro característico ( $\alpha$ ) y el tamaño individual mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

### Estimación de parámetros

Para estimar los parámetros de la LSD se utilizó un método de máxima verosimilitud del paquete *fBasics* (Wuertz, 2012) en el programa estadístico R (R development Core Team, 2010). Las LSD se describen por cuatro parámetros,  $\alpha, \beta, \delta, \gamma$ , que son respectivamente el parámetro característico que toma valores entre 0 y 2, el parámetro de sesgo que indica la asimetría de la distribución y toma valores entre -1 y 1, el de escala que puede tomar valores entre 0 y  $\infty$ , y el de ubicación que indica la moda de la distribución y puede tomar valores entre  $-\infty$  y  $\infty$ . Los parámetros característico y de sesgo determinan la forma de la distribución, donde el primero define el espesor de las colas y el segundo la asimetría. En la familia LSD, la varianza es infinita para  $\alpha < 2$  y por lo tanto el parámetro de escala puede ser utilizado como una medida del ancho de la distribución. La media y el desvío estándar de las series empíricas fueron utilizados para caracterizar las distribuciones Gaussianas.

### Bondad de ajuste

La normalidad de las distribuciones fue evaluada mediante el test de D'Agostino implementado en el paquete *fBasics*. No existen evaluaciones formales de las distribuciones LSD por lo que las mismas se basaron en técnicas visuales recientemente desarrolladas (Nolan, Preprint (2013)). El ajuste general de la LSD fue evaluado utilizando una transformación de la distribución empírica acumulada en los extremos de la distribución y desde el primer al tercer cuartil la distribución sin modificar. Dado un set de datos  $x_1, x_2, \dots, x_n$  y sean  $x_{(i)}$  los valores ordenados de  $x$  y su distribución empírica acumulada en  $x_i = p_i$ . Se definieron tres valores;  $q_1=1/4$ ,  $q_2=1/2$  y  $q_3=3/4$ . Con estos valores se definió el primer, segundo y tercer cuartil de la distribución de los datos ( $t_1, t_2$  y  $t_3$ ). Luego se definieron las siguientes funciones (Nolan 2013, com. pers):

$$h_0(x) = \begin{cases} -1 - \log(-x) & \text{si } x < -1 \\ x & \text{si } -1 \leq x \leq 1 \\ 1 + \log(x) & \text{si } x > 1 \end{cases}$$

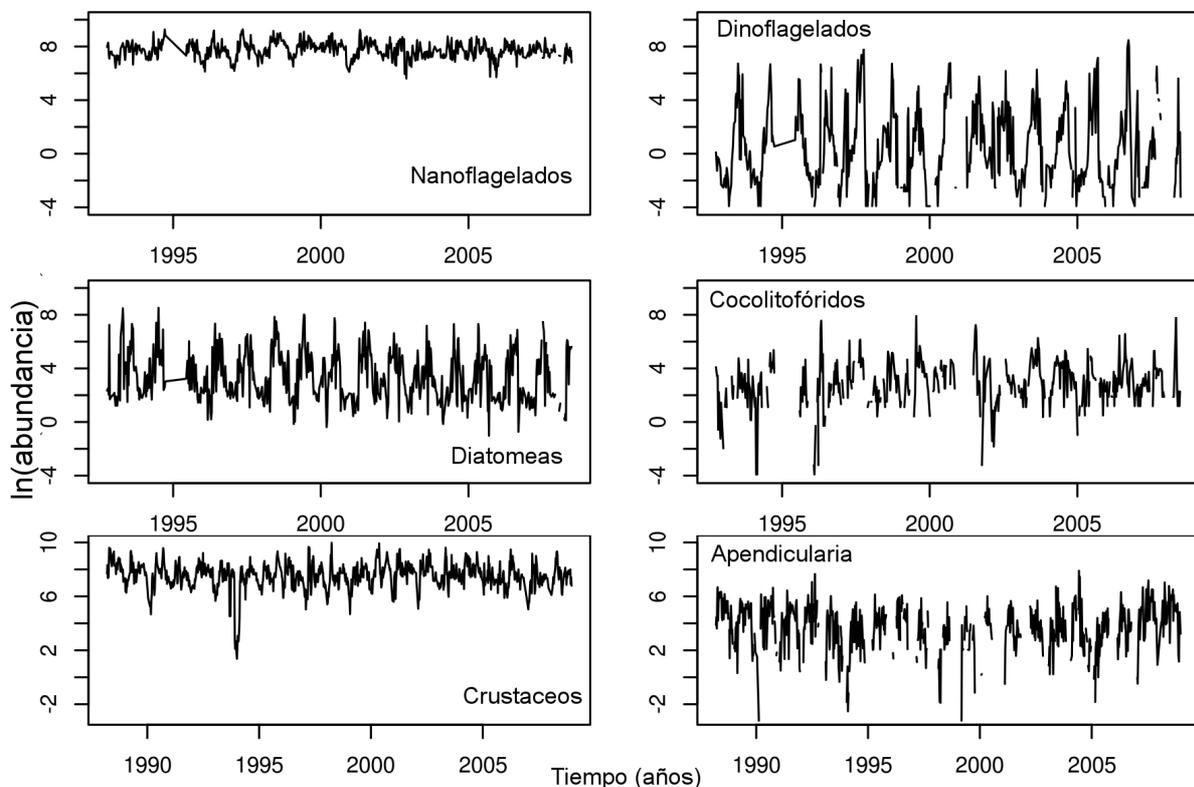
$$h(x) = h(x | t_1, t_2, t_3) = h_0(2(x-t_2)/(t_3-t_1))$$

$$g(p) = g(p | q_1, q_2, q_3) = \begin{cases} q_1 + q_1 \log(p/q_1) & \text{si } p < q_1 \\ p & \text{si } q_1 \leq p \leq q_3 \\ q_3 - (1-q_3) \log((1-p)/(1-q_3)) & \text{si } p > q_3 \end{cases}$$

El gráfico que se utilizará para evaluar el ajuste viene dado por los pares  $(h(x_{(i)}), g(p_i))$ . En este capítulo, la variable  $x$  representa el logaritmo de las fluctuaciones poblacionales ( $r_s$ ). Los detalles específicos de esta transformación y sus aplicaciones pueden ser hallados en las referencias mencionadas.

## Resultados

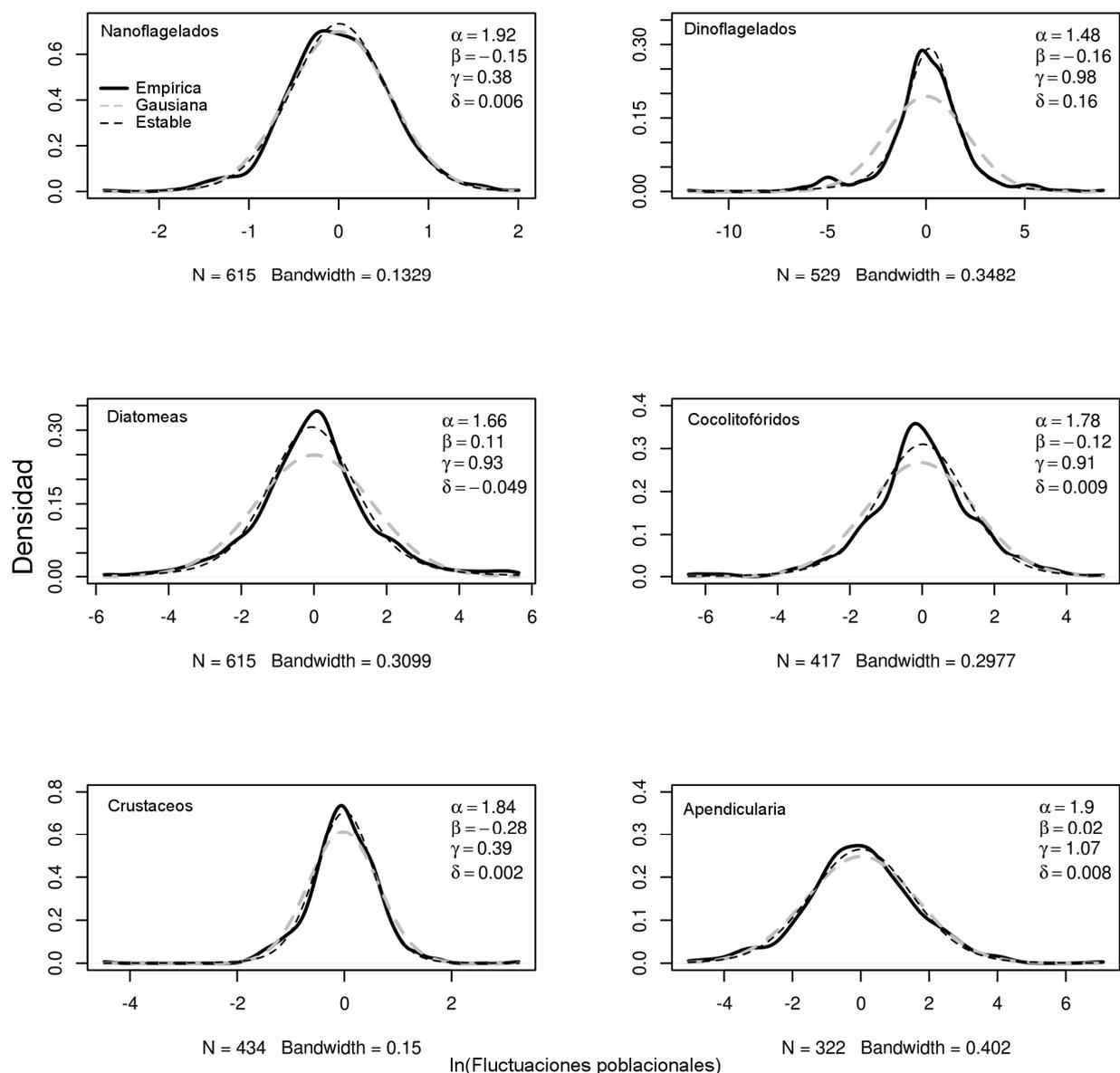
Las series de tiempo analizadas abarcaron 16 años y 20 años, para el fitoplancton y el zooplancton, respectivamente. Los datos incluyeron más de 200 especies de cuatro grupos de fitoplancton (diatomeas, nanoflagelados, dinoflagelados y cocolitofóridos) y dos grupos de zooplancton (crustaceos y apendicularias). Los nanoflagelados (promedio  $\pm$  sd =  $2692 \pm 1739$  células  $\text{ml}^{-1}$ ) dominaron en abundancia seguidos por las diatomeas ( $162.5 \pm 445.8$  células  $\text{ml}^{-1}$ ), dinoflagelados ( $67.3 \pm 321.7$  células  $\text{ml}^{-1}$ ) y cocolitoforidos ( $53 \pm 197.7$  células  $\text{ml}^{-1}$ ). La abundancia de zooplancton fue menor y los crustaceos ( $2616.7 \pm 2774.95$  org.  $\text{m}^{-3}$ ) registraron una mayor abundancia que los apendicularias ( $92.4 \pm 204.86$  org.  $\text{m}^{-3}$ ) (Fig. III1).



**Figura III1.-** Abundancia de los grupos de fitoplancton (org  $\text{mL}^{-1}$ ) y zooplancton (org  $\text{m}^{-3}$ ) registrada en la estación L4 del Canal de la Mancha (UK).

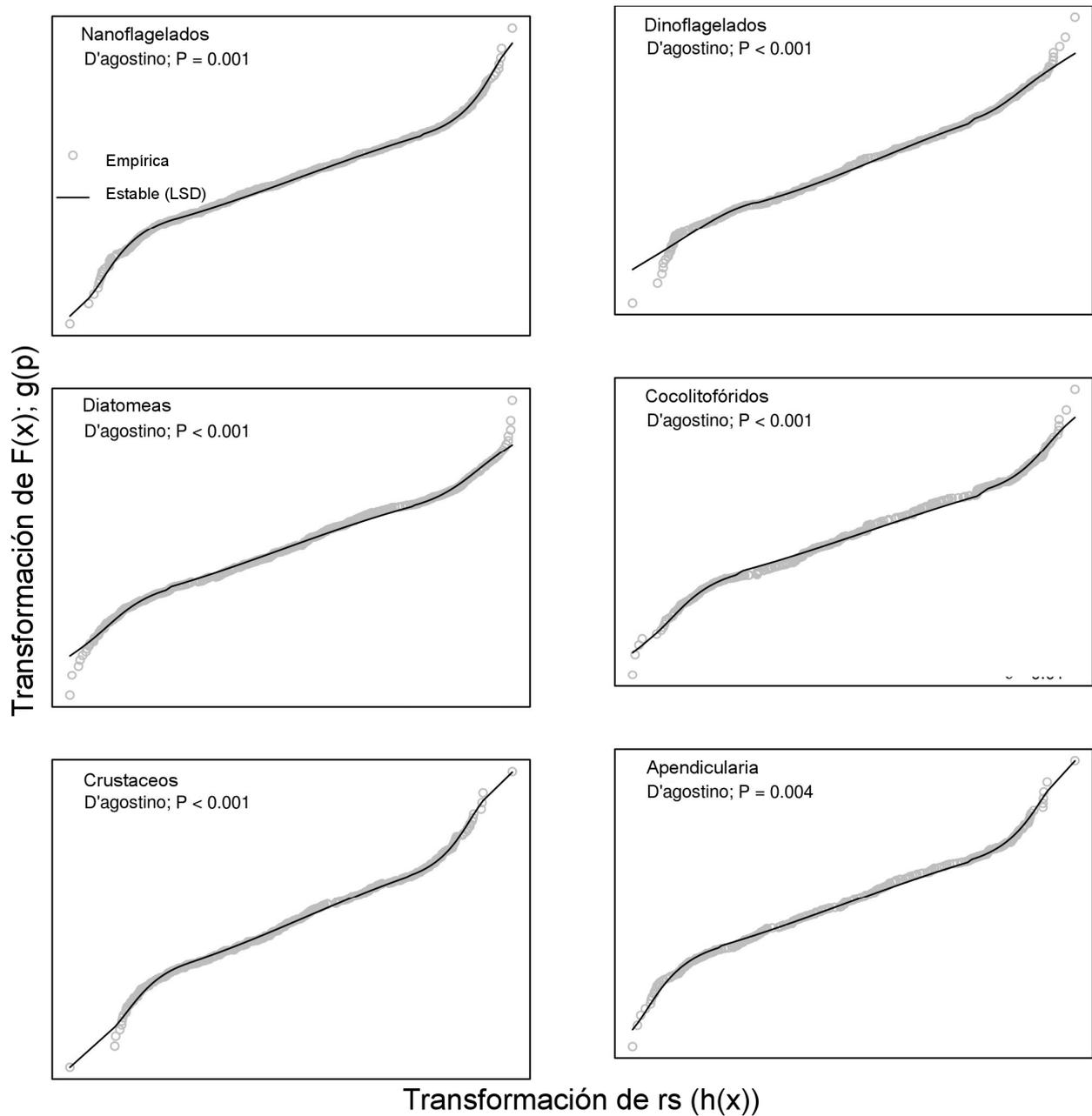
Los seis grupos mostraron una dinámica temporal diferente (Fig. III1) y todas las distribuciones de  $r_s$  fueron significativamente diferentes de una Normal (D'Agostino test:  $p < 0.05$ ; Fig. III2). Sin embargo, la distribución de  $r_s$  fue adecuadamente descrita por una LSD según la comparación con la distribución de densidad empírica (Fig. III2) y la distribución acumulada modificada (Fig. III3). La volatilidad (dada por  $\alpha$  en la Fig. III2) fue diferente entre grupos y menor a dos en

algunos casos. En los grupos de fitoplancton, la menor volatilidad (mayor alfa) fue para los nanoflagelados ( $\alpha=1.92$ ), la mayor se registró en los dinoflagelados ( $\alpha=1.48$ ) mientras que las diatomeas ( $\alpha=1.66$ ) y los cocolitoforidos ( $\alpha=1.78$ ) tuvieron una volatilidad intermedia. Los últimos tres grupos tuvieron una similar amplitud en sus fluctuaciones según el parámetro que representa la escala ( $\gamma$ ; promedio  $\pm$  sd=  $0.94 \pm 0.04$ ), mientras que los nanoflagelados tuvieron una menor amplitud de sus fluctuaciones ( $\gamma=0.38$ ). Los grupos de zooplancton estuvieron caracterizados por volatilidades intermedias donde los crustaceos ( $\alpha=1.84$ ) fueron más volátiles que los apendicularias ( $\alpha=1.9$ ).



**Figura III2.-** Distribuciones de probabilidad empírica (dpe) de las fluctuaciones poblacionales  $r_s$  del fitoplancton y zooplancton de la estación L4 del Canal de la Mancha. Se muestran además las distribuciones Gaussianas y Estables de Levy ajustadas. Se muestra el número de puntos utilizados para caracterizar la dpe, el ancho de banda (Bandwith) utilizado para el suavizado y los valores de los parámetros estimados de las distribuciones estables.

Las especies con más de 150 casos de  $r_s$  fueron nueve diatomeas, cuatro dinoflagelados y una del grupo de los cocolitoforidos. Las especies de diatomeas presentaron una correlación positiva entre el tamaño y el parámetro alfa ( $r$  de Pearson=0.83;  $p=0.006$ ; Fig. III4). Esto implica que a mayor tamaño las diatomeas son menos volátiles. Según la prueba de D'Agostino, cuatro de cinco especies de diatomeas de gran tamaño (promedio  $\pm$  sd; ESD=  $25 \pm 4.6 \mu\text{m}$ ) fueron Gaussianas (Tabla III1), lo que implica que su parámetro alfa es igual a dos. La especie de diatomea de gran tamaño pero fluctuaciones no normales fue *Ceratulina pelagica* aunque el valor de alfa fue cercano a dos. Las restantes cuatro especies de diatomeas de pequeño tamaño (ESD=  $6 \pm 1.2 \mu\text{m}$ ) presentaron distribuciones de sus fluctuaciones no Gaussianas y bien modeladas por distribuciones LSD con parámetros menores a dos (entre 1.7 y 1.9). Las fluctuaciones de las especies de dinoflagelados y de cocolitoforidos fueron no Gaussianas (Tabla III1) pero adecuadamente caracterizadas por LSD, con el parámetro alfa con valores entre 1.57 y 1.89 para los cuatro dinoflagelados y 1.89 en el caso del cocolitoforido *Emiliana Huxleyi*. Los crustaceos *Acartia clausii* y *Centropages typicus* presentaron distribuciones no normales de sus fluctuaciones poblacionales (D'Agostino  $p < 0.01$ ) y bien representadas por distribuciones LSD mientras que *Calanus helgolandicus* presentó fluctuaciones Normales (Tabla III1).

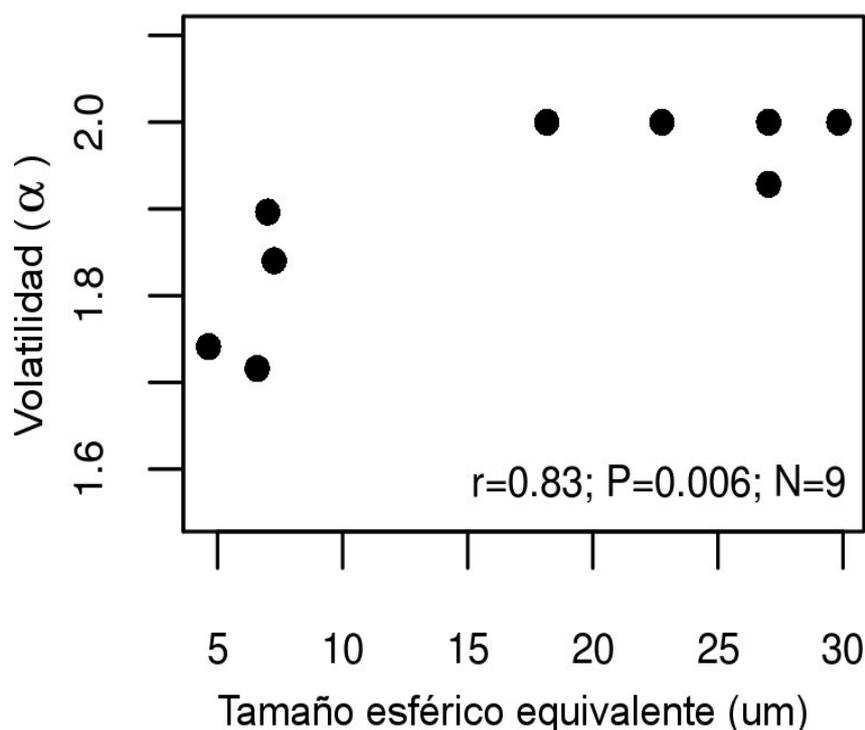


**Figura III3.-** Comparación entre la distribución acumulada empírica modificada (ver métodos) y las distribuciones de Levy Estables (LSD) ajustadas para los seis grupos. Ninguna de las distribuciones fue Gaussiana según la prueba de D'Agostino ( $P < 0.05$ ).

## Discusión

El presente trabajo analizó una de las series temporales de abundancia de poblaciones naturales de más larga data si se escala en tiempos generacionales. Del análisis se desprende que las distribuciones estables de Levy (LSD) son buenos descriptores de las distribuciones de fluctuaciones poblacionales en microorganismos marinos ( $r_s$ ) al nivel de grupo y de especie. La propuesta de universalidad de las fluctuaciones Gaussianas (Allen *et al.*, 2001) no fue apoyada en la mayoría de las series analizadas. Estos resultados sugieren que las fluctuaciones extremas son generales y comunes no solo a organismos asexuales simples, sino también en organismos con ciclos de vida complejo y reproducción sexual como los copépodos o apendicularias. Este cambio de paradigma implica que las fluctuaciones extremas son más comunes que lo esperado según la visión Gaussiana con importantes consecuencias para la predicción de las explosiones poblacionales.

La evidencia de fluctuaciones poblacionales con distribuciones con colas gordas es cada vez más común (Schmitt *et al.*, 2008; Quiroz-Martinez *et al.*, 2012), pero en general, el largo de las series temporales impide una caracterización adecuada de las mismas (Lan & Chandran, 2011). Los mecanismos que generan distribuciones con colas pesadas en los sistemas físicos son ampliamente conocidos, pero no así en los sistemas ecológicos. Ciertos escenarios donde es posible registrar dinámicas de colas pesadas surgen del análisis de modelos de competencia y de depredador-presa. Por ejemplo, se ha visto que ciertos modelos de competencia pueden generar las condiciones para que una especie presente periodos de muy baja abundancia alternados con explosiones demográficas cortas (Ferriere & Cazelles, 1999). Este patrón también se ha hallado en modelos depredador-presa clásicos (Vandermeer, 1993). Sin embargo, no se han realizado análisis explícitos de las distribuciones de las fluctuaciones en ninguno de los modelos mencionados. En este sentido, la evaluación de las distribuciones en poblaciones naturales permite tener un marco de referencia contra el cual evaluar los resultados de los modelos teóricos.



**Figura III4.-** Correlación ( $r$  de Pearson) entre el tamaño esférico equivalente de las diatomeas (ESD;  $\mu\text{m}$ ) y la volatilidad poblacional, cuantificada por el parámetro  $\alpha$  de la distribución de Levy. Cuanto mayor es alfa, menor es la probabilidad de una fluctuación extrema de la población analizada.

**Tabla III1.-** Valores de los parámetros estimados para la distribución de Levy ( $\alpha, \beta, \delta, \gamma$ ) en las distribuciones de las fluctuaciones poblacionales de los organismos planctónicos de la estación L4 del Canal de la Mancha. Probabilidad (P) asociada a la prueba de D' Agostino para evaluar normalidad donde los valores de P resaltados en negrita indican distribuciones Gaussianas y por lo tanto  $\alpha=2$ . Se indica además el grupo en mayúsculas, el número de observaciones (N) y el diámetro esférico equivalente (ESD;  $\mu\text{m}$ ).

Código	GRUPO/Especie	N	ESD	P	$\alpha$	$\beta$	$\gamma$	$\delta$
DIATOMEAS								
A	<i>Stauroneis membranacea</i>	173	29.8	<b>0.793</b>	2			
B	<i>Cerataulina pelagica</i>	177	27	0.024	1.928	-1.000	1.133	-0.028
C	<i>Pleurosigma spp.</i>	169	27	<b>0.565</b>	2			
D	<i>Guinardia delicatula</i>	344	22.8	<b>0.444</b>	2			
E	<i>Paralia sulcata</i>	169	18.2	<b>0.705</b>	2			
F	<i>Leptocylindrus danicus</i>	177	7.3	0.017	1.840	-0.616	1.452	0.183
G	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	180	7.0	>0.01	1.896	-1.000	0.923	0.077
H	<i>Nitzschia closterium</i>	396	6.6	>0.01	1.716	0.164	0.848	-0.098
I	<i>Pseudo nitzschia delicatissima</i>	253	4.6	>0.01	1.741	0.414	1.232	-0.076
DINOFLAGELADOS								
J	<i>Ceratium fusus</i>	181	26.7	0.034	1.797	-0.283	0.754	0.099
K	<i>Mesoporos perforatus</i>	180	22	>0.01	1.819	-0.080	0.833	-0.020
L	<i>Karenia mikimotoi</i>	183	20	>0.01	1.579	0.099	1.223	-0.169
M	<i>Scropsiella trochoidea</i>	214	17.8	0.015	1.889	-0.228	1.036	0.159
COCCOLITHOFÓRIDOS								
N	<i>Emiliana huxleyi</i>	327	5	0.011	1.895	-0.200	0.914	0.023
CRUSTACEOS								
	<i>Acartia Clausii</i>	358	-	>0.01	1.85	0.74	0.74	-0.14

<i>Centropages typicus</i>	238	-	>0.01	1.81	0.83	0.99	-0.15
<i>Calanus helgolandicus</i>	397	-	<b>0.29</b>	2			

Es posible pensar ciertos mecanismos ecológicos que generan estas distribuciones de colas gordas. Las diferencias halladas en las colas de las distribuciones entre grupos y especies muestran que existe una marcada variabilidad natural en las fluctuaciones y por lo tanto sugieren diferentes mecanismos actuando en la regulación de la abundancia de los diferentes taxones. El conocimiento sobre la biología y ecología de estos grupos puede ser utilizado para vincular los patrones observados con los mecanismos de regulación subyacentes.

La coexistencia de dos vías tróficas diferentes en el ambiente pelágico marino (Azam *et al.*, 1983; Kiørboe, 1993) y particularmente en el Canal de la Mancha es ampliamente conocida (Rodríguez *et al.*, 2000). Estas dos vías pueden ser representadas esquemáticamente como el anillo microbiano y la vía herbívora clásica (Rodríguez *et al.*, 2000; Calbet, 2008). El anillo microbiano esta compuesto por los organismos de menor tamaño, *i.e.* bacterias y un ensamble diverso de autótrofos, heterótrofo y mixótrofos en la clase de tamaño conocida como pico y nanoplancton (> 20  $\mu\text{m}$ ). Las relaciones de tamaño entre depredador y presa son menores a 10:1 (Hansen *et al.*, 1994) y las dinámicas de sus poblaciones están reguladas por el fuerte acople ecológico que existe entre depredadores y presas (Gasol, 1994; Rodríguez *et al.*, 2000). Este fuerte control descendente regula las fluctuaciones de bacterias y nanoflagelados que permanecen estables en sus abundancias (1-2 ordenes de magnitud). Se propone entonces que la baja volatilidad registrada en los nanoflagelados del Canal de la Mancha responde al eficiente control por depredación al que están sujetos estos organismos, como es comúnmente observado en bacterias y flagelados (Valiela, 1998; Sherr & Sherr, 2008).

La vía herbívora puede ser esquematizada como un arreglo trófico lineal y más simple, donde productores primarios de mayor tamaño (típicamente diatomeas pequeñas) son consumidas por metazoarios planctónicos (50-200  $\mu\text{m}$ ) que a su vez son consumidos por grandes invertebrados y pequeños vertebrados (e.g. Larvas de pez). Las relaciones de tamaños entre los depredadores y sus presas es mayor a 10 (Hansen *et al.*, 1994) y el control de las presas por los depredadores es débil debido a que estos últimos poseen tiempos generacionales mucho mas prolongados y no son capaces de desarrollar poblaciones con abundancia suficiente para controlar a sus presas cuando éstas son abundantes. Esto puede ser observado en las distribuciones con volatilidad intermedia de los crustáceos. Las floraciones de los productores

primarios ocurren en periodos relativamente cortos debido a la influencia de características oceanográficas particulares, como la floración de primavera en latitudes templadas o las floraciones asociadas a frentes oceanográficos (Sverdrup, 1953; Kjørboe, 1993; Mann & Lazier, 2006). Estas relaciones han sido descritas para el Canal de la Mancha (Rodríguez *et al.*, 2000; Eloire *et al.*, 2010) y caracterizadas en algunos casos en las diatomeas pequeñas (Widdicombe *et al.*, 2010). Los detalles particulares de los mecanismos de control se espera varíen según el caso, pero las distribuciones de las fluctuaciones halladas para las diatomeas pequeñas, los dinoflagelados y los coccolitoforidos podrían adscribirse a aquellos que operan en la vía herbívora. Las especies de esos grupos son conocidas formadoras de floraciones (*Nitzschia* y *E. huxleyi*) en algunos casos nocivas (e.g. *Pseudo-Nitzschia sp.* y *Karenia*). Una pregunta interesante es por que algunas especies forman floraciones mientras que la mayoría no. Algunas propuestas sugieren que las especies formadoras de floraciones tienen ventajas competitivas debido a ciertos atributos ecológicos, como una alta afinidad por nutrientes y altas tasas de crecimiento y baja susceptibilidad a la depredación (Irigoien *et al.*, 2005). En condiciones de crecimiento favorable (i.e. Luego de un evento de mezcla de la columna de agua), estas especies son negativamente seleccionadas por los depredadores, se desvía la presión de depredación a otras especies del ensamble y por lo tanto estas encuentran una "ventana" de oportunidad, siendo beneficiadas al inicio de la floración. Es esperable que estas especies posean una alta volatilidad. Las grandes diatomeas por el contrario presentaron baja volatilidad (Fig. III4). Este hallazgo coincide con los resultados de un modelo donde las diatomeas grandes crecen lentamente luego del pico inicial de diatomeas pequeñas (Litchman *et al.*, 2009). La dinámica de las diatomeas grandes y sus adaptaciones para sobrevivir en el medio pelágico son poco comprendidas y en general no están asociadas a las floraciones, aunque en ciertos casos contribuyen a las mismas. Las poblaciones estables de diatomeas grandes y la correlación del tamaño corporal con la volatilidad son aspectos que requieren una mayor investigación. La relación entre el tamaño corporal y la dinámica poblacional es esperable dado el efecto del tamaño en numerosos atributos ecológicos a diferentes niveles de organización (Woodward *et al.*, 2005). El tamaño de las diatomeas está relacionado positivamente con la tasa de incorporación de nutrientes y de crecimiento (Litchman *et al.*, 2007; Segura *et al.*, 2011). Esto es contrario a las fluctuaciones con distribución Gaussiana observadas en las especies de diatomeas grandes, pues es esperable que una mayor tasa de crecimiento potenciara rápidas explosiones poblacionales y por lo tanto una mayor probabilidad de colas pesadas. Nuestro

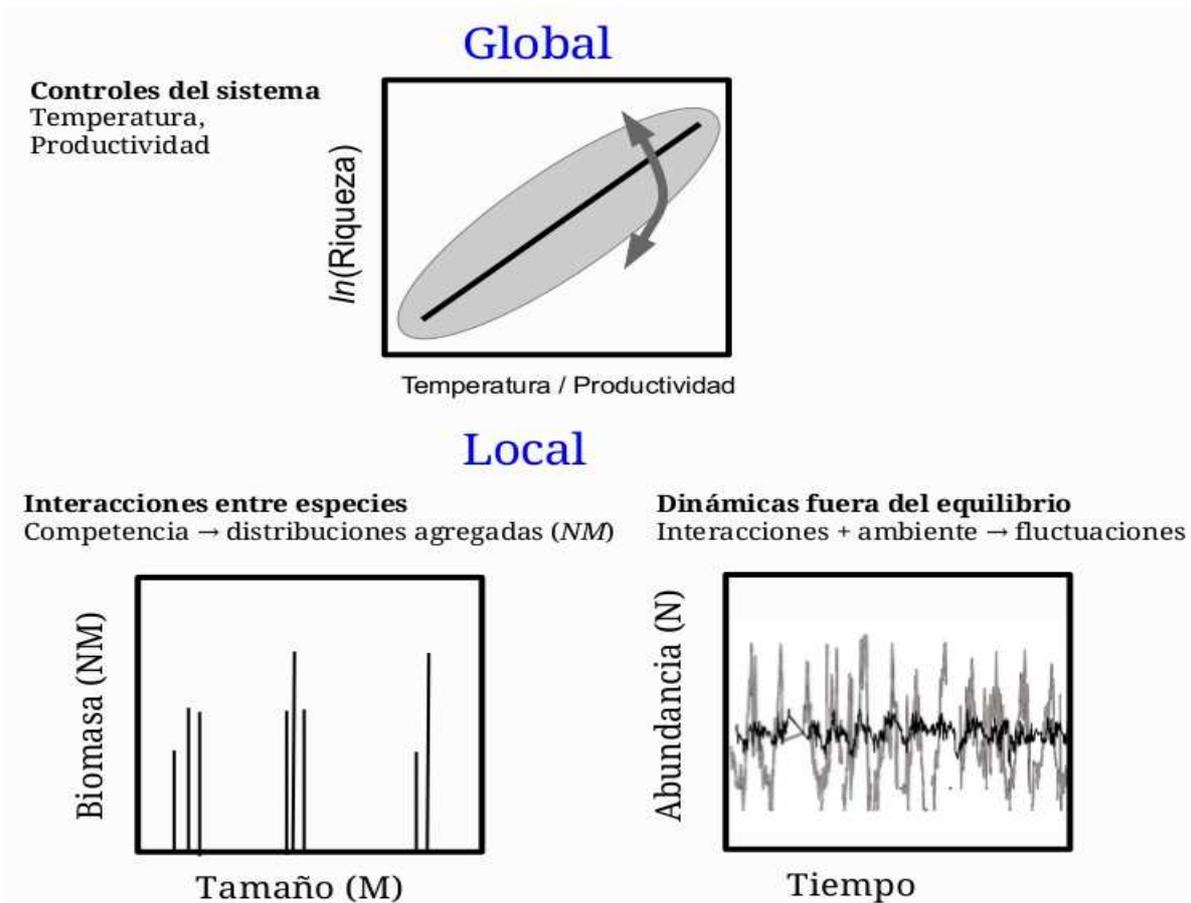
razonamiento sugiere que debe haber mecanismos que compensen este incremento en la tasa de crecimiento con el tamaño. El hundimiento aparece como un fuerte candidato para contrarrestar el incremento poblacional, pero esta y otras hipótesis deben ser adecuadamente formuladas y evaluadas. Otro proceso potencialmente capaz de modificar las dinámicas observadas es la advección de organismos hacia y desde zonas adyacentes. La estación de muestreo L4 puede ser considerada representativa de la zona costera templada del Canal de la Mancha y por lo tanto representativa de una zona oceanográfica más amplia (Widdicombe *et al.*, 2010). Basado en este supuesto, los efectos de la advección en las poblaciones locales puede ser considerado como escaso y por lo tanto los patrones de las fluctuaciones estarían reflejando sin sesgo las dinámicas poblacionales del plancton de esa zona.

El presente capítulo analizó las fluctuaciones de las poblaciones naturales en una comunidad de microorganismos acuáticos. Los resultados sugieren que las dinámicas de colas gordas son comunes y pueden ser adecuadamente caracterizadas por distribuciones de LSD. Esto generaliza el paradigma previo sobre fluctuaciones Gaussianas (Allen *et al.*, 2001) incorporando explícitamente la posibilidad de eventos extremos. Reconocer que los eventos extremos son más probables que lo esperado según el paradigma previo abre una serie de vías para investigar la predictibilidad de las explosiones poblacionales. La caracterización correcta de las distribuciones de las fluctuaciones poblacionales permitirá por ejemplo predecir el tiempo de retorno luego de una floración, hecho directamente vinculable al manejo costero. Además, conocer los mecanismos que posibilitan las explosiones poblacionales puede también ayudar a entender los mecanismos generales que modulan la dinámica de las poblaciones.

## DISCUSIÓN GENERAL

En la presente tesis se evaluaron los mecanismos determinantes de los patrones de diversidad a varias escalas espacio-temporales, desde los gradientes latitudinales de riqueza a los procesos locales que determinan la estructura y la dinámica de las comunidades. Un aporte transversal a todos los capítulos de esta tesis han sido los abordajes cuantitativos, buscando ser novedosos, y aportando resultados complementarios a los presentados en trabajos previos. El análisis conjunto de la temperatura y los atributos comunitarios en la riqueza de especies proveen una visión amplia del desempeño y limitantes de la TME. Estos resultados permiten expandir el rango de aplicación de la TME e incorporar de forma explícita los procesos que modifican la estructura comunitaria a escala local, como puede ser la competencia por recursos, con los patrones de riqueza observados a gran escala. De forma esquemática, el valor promedio de riqueza de una zona está determinada por propiedades observables a nivel del ecosistema (e.g. temperatura y disponibilidad de recursos). Las interacciones entre especies y con el ambiente en una comunidad operando a una temperatura y flujo de recursos determinados desvían de lo esperado la riqueza (Fig. DG1). Se aporta con este trabajo a la construcción de una teoría de la biodiversidad que integra diferentes escalas mediante el reconocimiento del papel de los rasgos en las interacciones y dinámicas.

Esta propuesta incluye las predicciones originales de la TME y amplia su rango a sistemas donde los supuestos originales no se cumplen. La construcción de la TME representó un salto cuantitativo en la comprensión de diversos procesos ecológicos, desde los individuos (*Brown et al., 2004*) y poblaciones (*Savage et al., 2004*) hasta los niveles mas complejos como las tramas tróficas (*Arim et al., 2007*) y las comunidades (*Allen et al., 2002*). Para realizar una predicción del número de especies en una comunidad, la TME en su versión original requería de una serie de supuestos fuertes (*Allen et al., 2002*). El énfasis estaba en el efecto exponencial de la temperatura en la riqueza taxonómica, minimizándose efectos de otros atributos comunitarios (e.g. abundancia total, tamaño corporal) al considerarlos independientes de la temperatura. Esta versión original de la TME fue apoyada por datos empíricos (*Allen et al., 2002*), pero también fue duramente criticada por la falta de apoyo en otros casos (*Cassemiro et al., 2007; Hawkins et al., 2007*).



**Figura DG1.-** Esquema de los principales patrones y reseña de los procesos que determinan la riqueza, estructura y dinámica comunitaria a escala global y local tratados en la presente tesis.

Esto derivó en nuevas predicciones sobre los mecanismos generadores, como la tasa diferencial de especiación y mutación entre zonas (Allen *et al.*, 2006; Allen *et al.*, 2007) o incluso modelos con resultados poco claros y que agregan una serie de supuestos difíciles de evaluar (Stegen *et al.*, 2009). Mayoritariamente, la evaluación de la TME se basó en analizar la forma de la relación (lineal vs no-lineal) y el valor de la pendiente de la relación entre el inverso de la temperatura y el logaritmo de la riqueza, una prueba poco informativa y poco robusta (Storch, 2012). Más recientemente se comenzaron a evaluar explícitamente algunos de los supuestos de la TME, como el efecto del área (Wang *et al.*, 2009) y el número de individuos (Casseiro & Diniz-Filho, 2010) o la disponibilidad de agua y más recientemente se evaluaron varios de los supuestos en conjunto (Bailly *et al.*, 2014). Esta tesis aporta en esta construcción, al evaluar varios de los supuestos en un mismo grupo de datos y cuantificar el efecto de las desviaciones de los supuestos originales en la riqueza de especies (Capítulo I). Estas desviaciones brindan una potencial explicación a los patrones de riqueza contrarios a lo esperado según el modelo original de la TME (Hawkins *et al.*, 2007).

El análisis de la TME realizado en esta tesis pone en relevancia aspectos de la estructura comunitaria que fueron relegados en la versión original. Es importante aquí reorganizar y volver a revisar la ecuación utilizada en el capítulo I para comprender el efecto de cada uno de los términos en la riqueza

$$\ln(S) = -E/kT + \ln(\sum N_i M_i^{3/4} f(R) b_0) - \ln(BT) \quad (1)$$

donde el primer término representa el efecto de la temperatura (T) y ha sido ampliamente discutido en revisiones previas (Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004; Allen *et al.*, 2007; Cassemiro & Diniz-Filho, 2010). Un aporte a remarcar de la presente tesis es la sugerencia de abandonar el uso de la pendiente de la relación entre riqueza y el inverso de la temperatura como estimador de la energía de activación (E). Este valor está influenciado por la asociación entre tamaño corporal-temperatura y densidad-temperatura cuyos efectos analizaremos más adelante. Esta consideración aporta a comprender la gran variedad de energías de activación determinadas en estudios previos (Stegen *et al.*, 2009; Dell *et al.*, 2011). Los dos últimos términos de la ecuación 1, considerados como independientes de la temperatura en la derivación original de la TME (Allen *et al.*, 2002), son interesantes pues permiten evaluar el efecto de la estructura comunitaria y la abundancia de recursos y el uso de energía por las especies en la riqueza. A continuación se detallan los aspectos más relevantes de ambos términos.

Los atributos incluidos en el segundo término indican que el tamaño corporal ( $M^{3/4}$ ) está multiplicado por la abundancia (N) de cada población. Es fácil entonces ver que cualquier interacción intra o inter-específica a escala local que genere desviaciones respecto de la relación entre N y M va a tener una influencia directa y cuantificable en la riqueza de especies. Por ejemplo, la competencia entre especies de fitoplancton en sistemas estuarinos generó distribuciones multimodales del biovolumen (biomasa= NM) en un eje de tamaños (M) (Fig. DG1 y Capítulo II) y es esperable que este cambio en la estructura se vea reflejado en un cambio en la riqueza. Los espectros de tamaño, que representan una relación lineal de la abundancia (N) de las especies en función de su tamaño corporal (M) en escala logarítmica son una forma muy utilizada para evaluar los cambios en la estructura de la comunidad planctónica (Sheldon *et al.*, 1972; Belgrano *et al.*, 2002; Cermeño *et al.*, 2008). Está ampliamente documentado que existen variaciones sistemáticas en la pendiente y el intercepto de la relación asociados a la disponibilidad de recursos (R) (Cermeño *et al.*, 2008) y por consiguiente un efecto sobre la riqueza (Cermeño &

Figueiras, 2008). Dada la generalidad de las relaciones entre densidad y tamaño corporal (Belgrano *et al.*, 2002; Arim *et al.*, 2011), es esperable que sea posible entender el efecto de estas variaciones en la riqueza en otros grupos de organismos.

En este contexto, la incorporación explícita en la ecuación de la relación del metabolismo con los recursos externos (R) es una cuestión ineludible. Si bien la disponibilidad de recursos genera cambios en el metabolismo individual y en la estructura comunitaria (Cermeño & Figueiras, 2008), son escasas las incorporaciones explícitas de este efecto en los modelos destinados a evaluar la TME (Finke *et al.*, 2004; López-Urrutia *et al.*, 2006). Una potencial estrategia para incorporar a los nutrientes explícitamente se basa en describir las relaciones de los parámetros fisiológicos (e.g. constante media de saturación por recursos; km) con el tamaño corporal mediante ecuaciones alométricas (Litchman *et al.*, 2007; Kruk *et al.*, 2010). El uso de estas relaciones ha demostrado ser un abordaje útil que proporciona una forma eficiente de asignar valores a los parámetros de los modelos (Capítulo II; Litchman & Klausmeier, 2008; Kruk *et al.*, 2010).

El tamaño corporal sintetiza diversos aspectos de la biología de los organismos, la estructura de la comunidad a la cual pertenecen (Capítulo I y II) y la dinámica de las mismas (Capítulo III). Sin embargo, para realizar un análisis fino de las relaciones entre especies es necesario incorporar otras características funcionales de los organismos que generan desviaciones sistemáticas respecto al escalamiento esperado según la TME. Por ejemplo, las características fisiológicas (relación entre el tamaño y la tasa de crecimiento máximo) difirieron entre los organismos de fitoplancton clasificados en grupos funcionales basados en morfología (GFBM; capítulo II) o en la dinámica poblacional (e.g. la volatilidad diferencial de diatomeas y flagelados; capítulo III). El uso de relaciones alométricas para los diferentes grupos funcionales definidos en base a sus características morfológicas aumenta el nivel de complejidad de las relaciones. Por otro lado, el incremento de la complejidad permite distinguir patrones e identificar procesos que no hubieran resultado evidentes si solo se considerase el tamaño individual.

En el último término de la ecuación 1, el uso de energía promedio (BT; eq. 1) es el que presenta mayores dificultades en su evaluación y que genera una inconsistencia lógica interna del modelo (Price *et al.*, 2012). No existe un dispositivo capaz de medir BT en comunidades naturales de plancton y la misma debe ser calculada a partir de la producción total comunitaria (BC) y el número de especies (S). Por lo tanto su estimación es dependiente del número de especies del sistema y entonces S estaría a ambos lados de la ecuación 1, cancelándose este término mutuamente. Por otro lado,

el razonamiento que utilizaron Allen et al., (2002) para derivar la relación de la temperatura con la riqueza se basa en la equivalencia energética a nivel poblacional ( $BT_i$ ). Sin embargo, este razonamiento no es aplicable para la energía total comunitaria ( $BC = \sum BT_i$ ) y por lo tanto no es válido formular la equivalencia tal como está presentada en la ecuación 1 y en su desarrollo original (Allen et al., 2002). En este sentido, se sugiere que para evaluar los patrones de riqueza a gran escala, la TME debe ser reformulada en el efecto del uso de energía promedio por especie. No obstante, la aproximación cuantitativa y la relación con la estructura comunitaria y los recursos (segundo término; ec. 1) pueden ser útiles para construir un nuevo modelo cuantitativo. El relajar los supuestos restrictivos e incorporar explícitamente los recursos aportaría a una unificación de los mecanismos que operan en escalas locales y globales (Brown, 2014; Hurlbert & Stegen, 2014) y a expandir la discusión acerca de los determinantes energéticos de la riqueza de especies (Wright, 1983; Allen et al., 2002).

Otro supuesto que subyace a las aproximaciones macroecológicas y que debe ser evaluado es que el sistema se encuentra en estado estacionario. Esto implica que los procesos que dirigen la transformación de materia y energía están en equilibrio. Este supuesto es adecuado para un cierto rango de escalas temporales, donde los procesos de ganancia y de pérdida se igualan. La estructura de tamaños multimodal mostró una fuerte coincidencia entre sistemas con características dispares que sugieren que es un patrón de quasi-equilibrio (Capítulo II). Estos patrones fueron evidentes cuando se consideraron estados de tiempo relativamente largos (e.g. varios años) o amplias zonas espaciales (e.g. Río de la Plata). Esto sugiere que si bien la auto-organización dirigida por la competencia es responsable de crear zonas favorecidas y no favorecidas en los tamaños individuales del fitoplancton, existen otros mecanismos que permiten que en momentos particulares algunas especies escapen a los controles de la competencia y dominen la biomasa del sistema de forma transitoria alejando a la comunidad del equilibrio (Fig. DG1). En estos casos es esperable que se observe por lo tanto una diferencia entre la riqueza de especies observada y predicha. En esta tesis se mostró que las poblaciones de fitoplancton presentan fluctuaciones extremas en su abundancia y se atribuyeron una serie de mecanismos ecológicos a la forma de las distribuciones de las fluctuaciones (Capítulo III). El tamaño corporal similar de los flagelados y sus depredadores determina un fuerte acople entre depredador/presa que favorece una gran estabilidad en las fluctuaciones de sus poblaciones similar a lo planteado en base a un análisis teórico de modelación (Brose et al., 2006; Otto et al., 2007). De forma diferente, las

diatomeas pequeñas tienen depredadores con un tamaño ordenes de magnitud mayor y por lo tanto no son capaces de diezmar a sus poblaciones cuando las condiciones de nutrientes y luz son favorables para el rápido crecimiento de las mismas. Aquí se observa nuevamente la utilidad de aproximaciones basadas en los rasgos para describir las interacciones y como estas tienen influencia sobre la dinámica de las poblaciones y los atributos a niveles de organización comunitarios. Es importante en futuros trabajos vincular explícitamente estos patrones con los patrones de riqueza, pero se espera que las comunidades más alejadas del equilibrio sean las que generan el ruido observado en los patrones de riqueza global (Fig. DG1). En un gradiente amplio de temperaturas, se espera que las comunidades cercanas al equilibrio, como las dominadas por flagelados y bacterias estén menos apartadas de la riqueza media esperada según el modelo (ec. 1), mientras que las comunidades típicas de floraciones dominadas por diatomeas pequeñas y alejadas del equilibrio, aporten a la variación observada respecto a esa tendencia media. Estos patrones deben ser evaluados explícitamente en futuras investigaciones.

Como se demostró en esta tesis, es necesario desarrollar modelos que incluyan diferente grado de complejidad tanto en lo que respecta a las variables involucradas como a las interacciones entre las especies para comprender los patrones de diversidad a diferentes escalas. El abordaje de la ecología basada en rasgos es una herramienta poderosa para sintetizar aspectos que ayudan a integrar procesos que ocurren a diferentes escalas y mejorar así el entendimiento de los mecanismos y la fracción de variabilidad explicada por los modelos. En resumen, esta tesis aportó a comprender de una manera mecanicista los patrones globales de riqueza, extendiendo el alcance de la TME y señalando sus limitaciones. También realizó una contribución a la comprensión de los mecanismos que operan a escala local y que podrían generar la variación respecto al patrón esperado. En cuanto a los mecanismos que modifican la estructura, dinámica y riqueza de las comunidades locales, se aportó evidencia que sugiere que la competencia en un eje de tamaños promueve el agrupamiento de especies o bien funcionalmente equivalente o muy distintas, con un efecto marcado en la estructura de la comunidad. Además se evaluaron las distribuciones de las fluctuaciones poblacionales y se expandió el paradigma Gaussiano clásico para incorporar a los eventos extremos como un componente intrínseco a la dinámica de las poblaciones. En su conjunto, se transita el camino hacia la unificación de la comprensión de los procesos que generan y sustentan los patrones de biodiversidad a diferentes escalas en un esquema enfocado a la contrastación de las predicciones teóricas con datos empíricos accesibles.

## BIBLIOGRAFÍA

- Allen, A.P., Li, B.-L. & Charnov, E.L. (2001) Population fluctuations, power laws and mixtures of lognormal distributions. *Ecology letters*, **4**, 1-3.
- Allen, A.P., Brown, J.H. & Gillooly, J.F. (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, **297**, 1545-1548.
- Allen, A.P., Gillooly, J.F. & Brown, J.H. (2007) Recasting the species-energy hypothesis: the different roles of kinetic and potential energy in regulating biodiversity. *Scaling Biodiversity* (ed. by D.M. Storch, P.A. & Brown, J.H. ). Cambridge University Press, Cambridge.
- Allen, A.P., Gillooly, J.F., Savage, V.M. & Brown, J.H. (2006) Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *PNAS* 103: 9130-9135 *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 9130-9135.
- Allende, L., Tell, G., Zagarese, H., Torremorell, A., Pérez, G., Bustingorry, J., Escaray, R. & Izaguirre, I. (2009) Phytoplankton and primary production in clear-vegetated, inorganic-turbid and algal- turbid shallow lakes from the pampa plain (Argentina). *hydrobiologia*, **624**, 45-60.
- Amarasekare, P. (2003) Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology letters*, **6**, 1109-1122.
- Angilletta, J.M.J. (2009) *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford Univeristy Press, Oxford.
- Arim, M., Bozinovic, F. & Marquet, A. (2007) On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos*, **116**, 1524-1530.
- 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. *Advances in Ecological Research*, **45**, 1-39.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, G.J., Gray, J.S., Meyer Reil, L.A. & Thingstad, F. (1983) The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. *Marine ecology progress series*, **10**, 257-263.
- Bailly, D., Cassemiro, F.A.S., Agostinho, C.S., Marques, E.E. & Agostinho, A.A. (2014) The metabolic theory of ecology convincingly explains the latitudinal diversity gradient of Neotropical freshwater fish. *Ecology*, **95**, 553-562.
- Barabási, A.L. (2005) The origin of bursts and heavy tails in human dynamics. *Nature*, **435**, 207-211.
- Barton, A.D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J. & Follows, M.J. (2010) Patterns of Diversity in Marine Phytoplankton. *Science*, **327**, 1509-1511.
- Belgrano, A., Allen, A.P., Enquist, B.J. & Gillooly, J.F. (2002) Allometric scaling of maximum population density: a common rule for marine phytoplankton and terrestrial plants. *Ecology letters*, **5**, 611:613.
- Benincà, E., Huisman, J., Heerkloss, R., Jöhnk, K.D., Branco, P., Van Nes, E.H., Scheffer, M. & Ellner, S.P. (2008) Chaos in a long-term experiment with a plankton community. *Nature*, **451**, 822-825.
- Bertness, M.D. & Callaway, R. (1994) Positive interactions in communities. *Trends In Ecology & Evolution*, **9**, 191-193.
- Brose, U. (2008) Complex food webs prevent competitive exclusion among producer species. *Proceedings of the Royal Society B*, **275**, 2419-2536.
- Brose, U., Williams, L.R. & Martinez, N.D. (2006) Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology letters*, **9**, 1228-1236.
- Brown, J.H. (2014) Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, **41**, 8-22.
- Brown, J.H. & Maurer, B.A. (1989) Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, **243**, 1145-1150.
- 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.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, Second edition. edn. Springer-Verlag, New York, USA.

- Calbet, R. (2008) The trophic roles of microzooplankton in marine systems. *ICES Journal of Marine Science*, **65**, 325-331.
- Calliari, D., Gómez, M. & Gómez, N. (2005) Biomass and composition of the phytoplankton in the Río de la Plata estuary: large scale distribution and relationship with environmental variables during a Spring cruise. *Continental Shelf Research*, **25**, 197-210.
- Cassemiro, F.A.S. & Diniz-Filho, J.A.F. (2010) Deviations from predictions of the metabolic theory of ecology can be explained by violations of assumptions. *Ecology*, **91**, 3729-3738.
- Castro, F. & Gaedke, U. (2008) The metabolism of lake plankton does not support the metabolic theory of ecology. *Oikos*, **117**, 1218-1226.
- Cavender-Bares, J.K., Kennerly, H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693-715.
- Cermeño, P. & Figueiras, F.G. (2008) Species richness and cell-size distribution: size structure of phytoplankton communities. *Marine Ecology Progress Series*, **357**, 79-85.
- Cermeño, P., Marañón, E., Harbour, D., Figueiras, F.G., Crespo, B.G., Huete-Ortega, M., Varela, M. & Harris, R. (2008) Resource levels, allometric scaling of population abundance, and marine phytoplankton diversity. *Limnology and Oceanography*, **53**, 312-318.
- Clark, J.S., Dietze, M., Chakraborty, S., Agarwal, P.K., Ibañez, I., LaDeau, S. & Wolosin, M. (2007) Resolving the diversity paradox. *Ecology Letters*, **10**, 647-662.
- Cloern, J.E. & Dufford, R. (2005) Phytoplankton community ecology: principles applied in San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series*, **285**, 11:28.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review in Ecology and Systematics*, **31**, 343-366.
- Chesson, P. & Kuang, J.J. (2008) The interaction between predation and competition. *Nature*, **456** 235-238.
- Davis, M.A. (2009) *Invasion Biology*, Oxford.
- de Castro, F. & Gaedke, U. (2008) The metabolism of lake plankton does not support the metabolic theory of ecology. *Oikos*, **117**, 1218-1226.
- Dell, A.I., Pawara, S. & Savage, V.M. (2011) Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 10591-10596
- Eloire, D., Somerfield, P.J., Conway, D.V.P., Halsband-Lenk, C., Harris, R. & Bonnet, D. (2010) Temporal variability and community composition of zooplankton at station L4 in the Western Channel: 20 years of sampling. *Journal of plankton research*, **32**, 657 - 679.
- Etienne, R.S. & Olff, H. (2004) How dispersal limitation shapes species-body size distributions in local communities. *American Naturalist*, **163**, 69-83.
- Falkowski, P.G., Katz, M.E., Knoll, A.H., Quigg, A., Raven, J.A., Schofield, O. & Taylor, F.J.R. (2004) The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science*, **305**, 354-360.
- Ferriere, R. & Cazelles, B. (1999) Universal power laws govern intermittent rarity in communities of interacting species. *Ecology*, **80**, 1505-1521.
- Finkel, Z.V., Irwin, A.J. & Schofield, O.M.E. (2004) Resource limitation alters the 3/4 size scaling of metabolic rates in phytoplankton. *Marine ecology progress series*, **273**, 269-279.
- Fort, H., van Nes, E.H. & Scheffer, M. (2009) The paradox of the clumps mathematically explained. *Theoretical Ecology*, **2**, 171.
- Fort, H., van Nes, H.E. & Scheffer, M. (2010) The Clumping Transition in Niche Competition: a Robust Critical Phenomenon. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, **May** 1-16.
- Fuhrman, J.A., Steele, J.A., Hewson, I., Schwalbach, M.S., Brown, M.V., Green, J.L. & Brown, J.H. (2008) A latitudinal diversity gradient in planktonic marine bacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **105**, 7774-7778.
- García-Rodríguez, F. (2006) Inferring paleosalinity changes using the chrysophyte cyst to diatom ratio in coastal shallow temperate/subtropical lagoons influenced by sea level changes. *Journal of Paleolimnology*, **36**, 165-173.
- García-Rodríguez, F., Mazzeo, N., Sprechmann, P., Metzeltin, D., Sosa, F., Treutler, H.C., Renom, M., Scharf, B. & Gaucher, C. (2002) Paleolimnological assessment of human impacts in Lake Blanca, SE Uruguay. *Journal of Paleolimnology*, **28**, 457-468.
- Gasol, J.M. (1994) A framework for the assessment of top-down vs bottom-up control of heterotrophic nanoflagellate abundance. *Marine ecology progress series*, **113**, 291-300.

- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000) *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell, Malden.
- Gause, G.F. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Reprinted 1964 by Hafner, New York.
- Gillooly, J.F. & Allen, A.P. (2007) Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory. *Ecology*, **88**, 1890–1894.
- Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Savage, V.M. & Charnov, E.L. (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, **293**, 2248–2251.
- Graham, R.W. & Group, F.W. (1996) Spatial Response of Mammals to Late Quaternary Environmental Fluctuations. *Science*, **272**, 1601–1606.
- Green, J.L., Bohannan, B.J.M. & Whitaker, R.J. (2008) Microbial biogeography: from taxonomy to traits. *Science*, **320** 1039–1042.
- Halley, J. & Inchausti, P. (2002) Lognormality in ecological time series. *Oikos*, **99**, 518–530.
- Hansen, B., Bjorsen, P.K. & Hansen, P.J. (1994) The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography*, **39**, 395–403.
- Hanski, I. & Gilpin, M. (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**, 3–16.
- Hartigan, J.A. & Hartigan, P.M. (1985) The DIP test of unimodality. *The annals of statistics*, **13**, 70:84.
- Hawkins, B.A., Albuquerque, F.S., Araujo, M.B., Beck, J., Bini, L.M., Cabrero-Sañudo, F.J., Castro-Parga, I., Diniz-Filho, J.A., Ferrer-Castan, D., Field, R., Gómez, J.F., Hortal, J., Kerr, J.T., Kitching, I.J., León-Cortés, J.L., Lobo, J.M., Montoya, D., Moreno, J.C., Olalla-Tárraga, M.A., Pausas, J.G., Qian, H., Rahbek, C., Rodríguez, M.A., Sanders, N.J. & Williams, P. (2007) A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*, **88**, 1877–1888.
- Hillebrand, H. & Azovsky, A.I. (2001) Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient. *Ecography*, **24**, 251–256.
- Holt, R.D. (2006) Emergent neutrality. *Trends in Ecology and Evolution* **21**, 531–533.
- Holyoak, M., Leibold, M.A. & Holt, R.D. (2005) *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago press, Chicago-London.
- Holling, C.S. (1992) Cross-Scale Morphology, Geometry, and Dynamics of Ecosystems *Ecological Monographs* **62**, 447–502.
- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Huisman, J. (2010) Comment on “Patterns of Diversity in Marine Phytoplankton”. *Science*, **329**, 512.
- Huisman, J. & Weissing, F.J. (1999) Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, **402**, 407–410.
- Huisman, J., Matthijs, H.C.P. & Visser, P.M. (2005) *Harmful Cyanobacteria*. Springer, Dordrecht.
- Hurlbert, A.H. (2004) Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters* **7**, 714–720.
- Hurlbert, A.H. & Stegen, J. (2014) When should species richness be energy limited, and how would we know? *Ecology letters*, **17**, 401–413.
- Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**, 145–159.
- Hutchinson, G.E. (1961) The paradox of plankton. *The American Naturalist*, **882**, 137–145.
- Irigoien, X., Flynn, K. & Harris, R. (2005) Phytoplankton blooms: a ‘loophole’ in microzooplankton grazing impact? *Journal of Plankton Research*, **27**, 313–321.
- Izaguirre, I., Allende, L., Escaray, R., Bustingorry, J., Pérez, G. & Tell, G. (2012) Comparison of morpho-functional phytoplankton classifications in human-impacted shallow lakes with different stable states. *hydrobiologia*, **698**, 203–216.
- Jiang, L., Schofield, O.M.E. & Falkowski, P.G. (2005) Adaptive evolution of phytoplankton cell size. *The American Naturalist*, **66**, 496–505.
- Keddy, P.A. (1992) A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, **6**, 621–626.
- Keitt, H.T. & Stanley, H.E. (1998) Dynamics of North American breeding bird populations. *Nature*, **393**, 257–260.
- Kjørboe, T. (1993) Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in Marine Biology*, **29**, 1–72.
- Kremp, A., Taminien, T. & Spilling, K. (2008) Dinoflagellate bloom formation in natural

- assemblages with diatoms: nutrient competition and growth strategies in Baltic spring phytoplankton. *Aquatic Microbial Ecology*, **50**, 181–196.
- Kruk, C. & Segura, A.M. (2012) The habitat template of phytoplankton morphology-based functional groups. *Hydrobiologia*, **698**, 191-202.
- Kruk, C., Peeters, E.T.H.M., Van Nes, E.H., Huszar, V.L.M., Costa, L.S. & Scheffer, M. (2011) Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography*, **56**, 110-118.
- Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E.T.H.M., Bonilla, S., Costa, L., Lürling, M., Reynolds, C.S. & Scheffer, M. (2010) A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, **55**, 614-627.
- Lan, B.L. & Chandran, P. (2011) Distribution of animal population fluctuations. *Physica A*, **390**, 1289-1294.
- Lawton, J.H. (1989) Food webs. *Ecological Concepts* (ed. by J.M. Cherrett), pp. 43-78. Blackwell, Oxford.
- Layman, C.A., Quattrochi, J.P., Peyer, C.M. & Allgeier, J.E. (2007) Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology letters*, **10**, 937-944.
- Levin, S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**, 1943:1967.
- Li, W.K.W. (2000) Macroecological patterns of phytoplankton in the northwestern North Atlantic Ocean. *Nature*, **419**, 154:157.
- Litchman, E. & Klausmeier, C.A. (2008) Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **39**, 615-639.
- Litchman, E., Klausmeier, C.A. & Yoshiyama, K. (2009) Contrasting size evolution in marine and freshwater diatoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 2665-2670.
- López-Urrutia, A., San Martín, E., Harris, R.P. & Irigoien, X. (2006) Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 8739 – 8744.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, **101**, 377–385.
- Mandelbrot, B.B. (1973) A population birth and mutation process. I: Explicit distributions for the number of mutants in an old culture of bacteria. *Journal of Applied probability*, **11**, 437-444.
- Mandelbrot, B.B. (1997) *Fractals and Scaling in Finance: Discontinuity, Concentration, Risk*. Springer, New York.
- Mann, K.H. & Lazier, J.R.N. (2006) *Dynamics Of Marine Ecosystems*. Blackwell Publisher - Estados Unidos.
- Marañón, E. (2008) Inter-specific scaling of phytoplankton production and cell size in the field. *Journal of Plankton Research*, **30**, 157-163.
- Margalef, R. (1978) Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, **1**, 493-509.
- Martiny, J.B.H., Bohannan, B.J.M., Brown, J.H., Colwell, R.K., Fuhrman, J.A., Green, J.L., Horner-Devine, M.C., Kane, M., Krumins, J.A., Kuske, C.R., Morin, P.J., Naeem, S., Øvreås, L., Reysenbach, A.-L., Smith, V.H. & Staley, J.T. (2006) Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Review Microbiology*, **4**, 102-112.
- May, R.M. (1973) *Stability and complexity in model ecosystems*, 2 edn. Princeton University, London.
- May, R.M. (1975) Patterns of species abundance and diversity. *Ecology and evolution of communities* (ed. by M.L. Cody and J.M. Diamond), pp. 81-120. Harvard University press, Cambridge.
- Millenium Ecosystem Assesment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Shyntesis report*. In: (ed. I. Press), Washington DC.
- Muggeo, V.M.R. (2003) Estimating regression models with unknown break-points. *Statistics in Medicine*, **22**, 3055–3071.
- Muylaert, K., Perez-Martinez, C., Sanchez-Castillo, P., Lauridsen, T.L., Vanderstukken, M., Declerck, S.A.J., Van der Gucht, K., Conde-Porcuna, J.M., Jeppesen, E., De Meester, L. & Vyverman, W. (2010) Influence of nutrients, submerged macrophytes and zooplankton grazing on phytoplankton biomass and diversity along a latitudinal gradient in Europe.

*Hydrobiologia*, **653**, 79-90.

- Nolan, J.P. (2009) *Stable Distributions: Models for Heavy Tailed Data*. American University.
- Nolan, J.P. (Preprint (2013)) *Graphical diagnostics for heavy tailed data*. Birkhauser- first chapter available from <http://academic2.american.edu/~jpnolan/stable/stable.html> Boston.
- Olenina, I., Hajdu, S., Edler, L., Andersson, A., Wasmund, N., Busch, S., Göbel, J., Gromisz, S., Huseby, S., Huttunen, M., Jaanus, A., Kokkonen, P., Ledaine, I. & Niemkiewicz, E. (2006) *Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea*.
- Otto, S.B., Rall, B.C. & Brose, U. (2007) Allometric degree distributions facilitate food-web stability. *Nature*, **450**, 1226-1229.
- Paine, R.T. (1961) A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, **103**, 91-93.
- Pinel-Alloul, B., André, A., Legendre, P., Cardille, J.A., Patalas, K. & Salki, A. (2013) Large-scale geographic patterns of diversity and community structure of pelagic crustacean zooplankton in Canadian lakes. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 784-795.
- Platt, J.R. (1964) Strong inference. *Science*, **164**, 347:353.
- Price, C.A., Weitz, J.S., Savage, V.M., Stegen, J., Clarke, A., Coomes, D.A., Dodds, P.S., Etienne, R.S., Kerkhoff, A.J., McCulloh, K., Niklas, K.J., Olf, H., Swenson, N.G. & Chave, J. (2012) Testing the metabolic theory of ecology. *Ecology letters*, **12**, 1465-1474.
- Quiroz-Martinez, B., Schmitt, F.G. & Dauvin, J.C. (2012) Statistical analysis of polychaete population density: dynamics of dominant species and scaling properties in relative abundance fluctuations. *Nonlinear Processes Geophysics*, **19**, 45-52.
- R development Core Team (2010) *R: a language and environment for statistical computing*
- Reynolds, C.S. (1984) *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds, C.S. (2006) *Ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricklefs, R.E. (1989) Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*, **235**, 167-171.
- Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, Chicago, Illinois.
- Rodríguez, F., Fernández, E., Head, R.N., Harbour, D.S., Bratbak, G., Heldal, M. & Harris, R.P. (2000) Temporal variability of viruses, bacteria, phytoplankton and zooplankton in the western English Channel off Plymouth. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, **80**, 575-586.
- Rohde, K. (1992) Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos*, **65**, 514-527.
- Rosindell, J., Hubbel, S.P. & Etienne, R.S. (2011) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends In Ecology & Evolution*, **26**, 340-348.
- Savage, V.M., Gillooly, J.F., Brown, J.M., West, G.B. & Charnov, E.L. (2004) Effects of Body Size and Temperature on Population Growth. *American Naturalist*, **163**, 429-441.
- Scheffer, M. & van Nes, H.E. (2006) Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 6230-6235.
- Schiaffino, M.R., Unrein, F., Gasol, J.M., Massana, R., Balagué, V. & Izaguirre, I. (2011) Bacterial community structure in a latitudinal gradient of lakes: the roles of spatial versus environmental factors. *Freshwater Biology*, **56**, 1973-1991.
- Schmitt, F.G., Molinero, J.C. & Brizard, S.Z. (2008) Nonlinear dynamics and intermittency in a long-term copepod time series. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, **13**, 407-415.
- Schoener, T.W. (1974) Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, **185**, 27-39.
- Segura, A.M., Milessi, A.C., Vogler, R., Galván-Magaña, F. & Muggeo, V.M.R. (2013) The determination of maturity stages in male elasmobranchs (Chondrichthyes) using a segmented regression of clasper length on total length. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **70**, 830-833.
- Segura, A.M., Calliari, D., Kruk, C., Conde, D., Bonilla, S. & Fort, H. (2011) Emergent neutrality drives phytoplankton species coexistence. *Proceedings of the Royal Society B*, **278**, 2355-2361.
- Sherr, E.B. & Sherr, B.F. (2008) Understanding roles of microbes in marine pelagic food webs: a brief history. *Advances in Microbial Ecology of the Oceans*. New York: Wiley; 2008. p.

- Sibly, R.M., Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. (2012) *Metabolic Ecology: A Scaling Approach*. Wiley-Blackwell.
- Siepielski, M.A. & Mcpeek, M.A. (2010) On the evidence for species coexistence: a critique of the coexistence program. *Ecology*, **91**, 3153–3164.
- Šimová, I., Storch, D., Keil, P., Boyle, B., Phillips, O.L. & Enquist, B.J. (2011) Global species-energy relationship in forest plots: role of abundance, temperature and species climatic tolerances. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 842–856.
- Sommer, U. (1985) Comparison between steady state and nonsteady state competition: experiments with natural phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **30**, 335–346.
- Stegen, J.C., Enquist, B.J. & Ferriere, R. (2009) Advancing the metabolic theory of biodiversity. *Ecology letters*, **12**, 1001–1015.
- Stegen, J.C., Enquist, B.J. & Ferriere, R. (2012) Eco-Evolutionary Community Dynamics: Covariation between Diversity and Invasibility across Temperature Gradients. *American Naturalist*, **180**, E110–E126.
- Stomp, M., Huisman, J., Mittelbach, G.G., Litchman, E. & Klausmeier, C.A. (2011) Large-scale biodiversity patterns in freshwater phytoplankton. *Ecology*, **92**, 2096–2107.
- Storch, D. (2012) Biodiversity and its energetic and thermal controls. *Metabolic Ecology: A Scaling Approach* (ed. by R.M. Sibly, Brown, J.H. And Kodric-Brown, A.), pp. 120–131. John Wiley & Sons, Ltd.
- Sverdrup, H.U. (1953) On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal Conseil Exploration Mer*, **18**, 287–295.
- Taylor, W.D., Williams, L.R., Hern, S.C., Lambou, V.W., Morris, F.A. & Morris, M.K. (1979) Phytoplankton water quality relationships in U.S. lakes. Part I: Methods, rationale, and data limitations. In: (ed. Epa/600/021), pp. 3–79. Environmental Protection Agency, Washington.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Tilman, D., Kiesling, R., Sterner, R. and S. Tilman (1986) Green, blue-green and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon, and nitrogen. *Arch. Hydrobiol.*, **106**, 473–485.
- Utermöhl, H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen. Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie* **9**, 1–38.
- Valiela, I. (1998) *Marine Ecological Processes*, second edn. Springer, New York.
- Vandermeer, J. (1993) Loose coupling of predator–prey cycles: entrainment, chaos, and intermittency in the classic MacArthur consumer–resource equations. *American Naturalist*, **141**, 687–716.
- Vergnon, R., Dulvy, N.K. & Freckleton, R.P. (2009) Niches versus neutrality: uncovering the drivers of diversity in a species-rich community. *Ecology Letters*, **12**, 1079–1090.
- Vergnon, R., Van Nes, E.H. & Scheffer, M. (2012) Emergent neutrality leads to multimodal species abundance distributions. *Nature communications*, **3**
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, I.H. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.
- Wang, Z., Brown, J.H., Tang, Z. & Fang, F. (2009) Temperature dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 13388 –13392.
- West, B.J. (1995) Fractal statistics in biology. *Physica D*, **86**, 12–18.
- West, G.B., Brown, J.H. & Enquist, B.J. (1999) The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, **284**, 167–169.
- Whittaker, R.H. (1970) *Communities and ecosystems*. Macmillan Publishing Co., New York.
- Widdicombe, C.E., Eloire, D., Harbour, D., Harris, R.P. & Somerfield, P.J. (2010) Long-term phytoplankton community dynamics in the Western English Channel. *Journal of plankton research*, **32**, 643–655.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual review in ecology and systematics*, **34**, 273–309.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J.M., Olesen, J.M., Valido, A. & Warren, P.H. (2005) Body Size in Ecological Networks. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**,

402-409.

Wright, D.H. (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, **41**, 496-506.

Wuertz, D., Rmetrics core team members uses code builtin from the following R contributed packages: gmm from Pierre Chauss, gld from Robert King, gss from Chong Gu, nortest from Juergen Gross, HyperbolicDist from David Scott, sandwich from Thomas Lumley, Achim Zeileis and fortran/C code from Kersti Aas (2012) *fBasics: Rmetrics - Markets and Basic Statistics*. <http://CRAN.R-project.org/package=fBasics>.

## **ANEXO A1. Modelos estadísticos en fitoplancton lacustre**

Anexo al capítulo I. DEPENDENCIA METABÓLICA DE LA RIQUEZA DE ESPECIES DEL FITOPLANCTÓN LACUSTRE

Tablas con los parámetros estimados y estadísticos descriptivos de los modelos ajustados para la relación entre los atributos comunitarios, riqueza (R), tamaño corporal (M) y abundancia (N) en función de la temperatura (T) para el fitoplancton lacustre de Sudamérica y Antártida (SAA), Norteamérica (NA) y Europa (EU). Se presentan además los modelos que describen la relación entre tasa de crecimiento máximo y temperatura.

**ANEXO A1. MODELOS ESTADISTICOS FITOPLANCTON LACUSTRE**

**Anexo al capítulo I. DEPENDENCIA METABÓLICA DE LA RIQUEZA DE ESPECIES DEL FITOPLANCTÓN LACUSTRE**

**SOUTH AMERICA AND ANCTARTIC**

**Temperature and species richness relationship**

Model equation	Parameters estimated and associated statistics					Goodnes of fit statistics			
	Coef.	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	df	R <sup>2</sup>	AIC	ΔAIC*
<b>LINEAR (T) (as predicted by MTE)</b>	I	14,888	2,052	7,255	P<0,01	45	0,418	40,7	23
$\ln(R) = -E/kT + I$	E	-0,284	0,05	-5,681	P<0,01				
<b>QUADRATIC (T)</b>	I	-199,017	71,003	-2,803	0,008	44	0,517	33,9	17
$\ln(R) = -E/kT + Q(1/kT)^2 + I$	E	10,201	3,48	2,932	0,005				
	Q	-0,128	0,043	-3,014	0,004				
<b>SEGMENTED (T)</b>	I	-14,97	8,714	-1,718	0,093	41	0,623	28,3	11
$\ln(R) = -E1/kT + I$ if $1/kT < BK1$	E1	0,47	0,221	2,13	0,044				
$\ln(R) = -E2/kT + I$ if $BK1 < 1/kT < BK2$	E2	-0,998	0,36	-2,771	0,011				
$\ln(R) = -E3/kT + I$ if $1/kT > BK2$	E3	-0,334	0,119	-2,8	0,01				
	BK1	40,272	0,177						
	BK2	40,995	0,276						

\* ΔAIC is computed by comparing AIC from a given model and the AIC from the best fitted model

SOUTH AMERICA AND ANCTARTIC		Temperature, community attributes and species richness relationship								
Model equation	Parameters estimates and associated statistics					Goodnes of fit statistics				
	Coef.	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	df	R <sup>2</sup>	AIC	ΔAIC	
<b>LINEAR (T) + ABUNDANCE (J/A)</b> ln(R)= -E/kT + L ln(J/A) +I	I	11,514	2,377	4,845	P<0,01	45	0,483	36,7	19	
	E	-0,215	0,055	-3,907	P<0,01					
	L	0,07	0,029	2,408	0,02					
<b>QUADRATIC (T) + ABUNDANCE (J/A)</b> ln(R)= -E/kT+ Q(1/kT)^2+ L ln(J/A) + I	I	-225,455	64,564	-3,492	0,001	44	0,604	25,9	9	
	E	11,381	3,158	3,604	0,001					
	Q	-0,142	0,039	-3,672	0,001					
	L	0,084	0,026	3,223	0,002					
<b>LINEAR (T) + ABUNDANCE (J/A) + BODY SIZE (M)</b> ln(R)= -E/kT + L ln(J/A) +D ln(M^3/4) + I	I	8,96	3,336	2,686	0,01	41	0,409	32,5	15	
	E	-0,157	0,072	-2,202	0,033					
	L	0,066	0,031	2,107	0,041					
	D	0,053	0,083	0,646	0,522					
<b>SEGMENTED (T) + ABUNDANCE (J/A)</b> ln(R)= -E1/kT +L ln(J/A) +I if 1/kT < BK1 ln(R)= -E2/kT + L ln(J/A)+ I if BK1 < 1/kT < BK2 ln(R)= -E3/kT + L ln(J/A) + I if 1/kT > BK2	I	-16	7,061	-2,43	0,02	41	0,682	21,4	4	
	L	0,075	0,025	3,06	0,004					
	E1	0,478	0,178	2,849	0,009					
	E2	-0,892	1,158	-1,342	0,161					
	E3	-0,313	0,09	-3,775	P<0,01					
	BK1	40,351	0,141							
	BK2	40,651	0,169							
<b>SEGMENTED (T) + ABUNDANCE (J)+ BODY SIZE (M)</b> ln(R)= -E1/kT + L ln(J/A)+D ln(M^3/4)+I if 1/kT < BK1 ln(R)= -E2/kT + L ln(J/A)+ D ln(M^3/4) if BK1 < 1/kT < BK2 ln(R)= -E3/kT + L ln(J/A) + D ln(M^3/4) if 1/kT > BK2	I	-16,6	7,154	-2,736	0,01	37	0,646	17,4	0	
	L	0,066	0,027	2,697	0,01					
	D	0,032	0,07	0,559	0,579					
	E1	0,49	0,156	3,239	0,003					
	E2	-0,91	0,368	-0,865	0,27					
	E3	-0,204	0,128	-2,504	0,02					
	BK1	40,97	0,234							
	BK2	40,311	0,164							
						Min AIC=	17,387			
<b>SOUTH AMERICA AND ANCTARTIC</b>		<b>Temperature relationship of abundance</b>								
<b>ABUNDANCE (J/A) AND TEMPERATURE RELATIONSHIP</b>		<b>Parameters estimates and associated statistics</b>					<b>Goodnes of fit statistics</b>			
Model equation		<b>Coef.</b>	<b>Estimate</b>	<b>Std. Error</b>	<b>t value</b>	<b>Pr(&gt; t )</b>	<b>df</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>AIC</b>	<b>ΔAIC</b>
<b>LINEAR (T)</b>		I	47,791	9,818	4,867	P<0,01	46	0,267	191,9	0
		A	-0,98	0,239	-4,096	P<0,01				
<b>QUADRATIC (T)</b> ln(J/A)= A/kT+ Q(1/kT)^2 + I		I	406,048	366,282	1,109	0,274	45	0,282	192,9	0,99
		A	-18,54	17,948	-1,033	0,307				
		Q	0,215	0,22	0,978	0,333				
						Min AIC=	191,9			

SOUTH AMERICA AND ANCTARTIC		Body size relationship with temperature								
BODY SIZE (M) vs TEMPERATURE RELATIONSHIP		Parameters estimates and associated statistics					Goodnes of fit statistics			
Model equation	Coef.	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	df	R <sup>2</sup>	AIC	ΔAIC	
<b>LINEAR (T)</b>										
ln(M)= A/kT + I	I	23,755	3,848	6,174	P<0,01	43	0,358	90,1	1,1	
	A	-0,46	0,94	-4,896	P<0,01					
<b>QUADRATIC (T)</b>										
ln(M)= A/kT+ Q(1/kT) <sup>2</sup> + I	I	-217,746	139,619	-1,56	0,126	42	0,401	89,0	0,0	
	A	11,396	6,853	1,663	0,104					
	Q	-0,145	0,084	-1,73	0,091					
<b>SEGMENTED (T)</b>										
ln(M)= A1/kT + I if 1/kT < BK1	I	11,2846	9,2062	1,226	0,227	41	0,418	89,6	0,6	
	A1	-0,1624	0,2307	-0,704	0,31					
ln(M)= A2/kT if 1/kT >= BK1	A2	-0,8261	0,2296	-3,599	0,001	Min AIC=		89,0		
	BK1	40,91	0,4905							

<b>NORTH AMERICA (NA)</b>									
<b>Temperature and density (as chlorophyll a) relationship with species richness</b>									
<b>Model equation</b>	<b>Parameters estimated and associated statistics</b>					<b>Goodnes of fit statistics</b>			
	<b>Coef.</b>	<b>Estimate</b>	<b>Std. Error</b>	<b>t value</b>	<b>Pr(&gt; t )</b>	<b>df</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>AIC</b>	<b>ΔAIC</b>
<b>LINEAR (T)</b>	I	31,018	1,613	19,232	P<0,01	537	0,356	804,579	149
$\ln(R) = -E/kT + I$	E	-0,7	0,041	-17,244	P<0,01				
<b>QUADRATIC (T)</b>	I	-368,668	91,2	-4,042	P<0,01	536	0,379	787,598	132
$\ln(R) = -E/kT + Q(1/kT)^2 + I$	E	19,394	4,584	4,23	P<0,01				
	Q	-0,253	0,058	-4,383	P<0,01				
<b>SEGMENTED (T)</b>	I	6,292	5,506	1,143	0,254	533	0,401	773,525	118
$\ln(R) = -E1/kT + I$ if $1000/T < BK1$	E1	-0,069	0,14	-0,494	0,394				
$\ln(R) = -E2/kT$ if $BK1 < 1/kT < BK2$	E2	-1,116	0,1	-11,21	P<0,01				
$\ln(R) = -E3/kT$ if $1/kT > BK2$	E3	-0,178	0,522	-0,34	0,376				
	BK1	39,556	0,079						
	BK2	40,653	0,22						
<b>LINEAR (T) + ABUNDANCE (as CHL-A)</b>	I	26,012	1,494	17,41	P<0,01	536	0,492	679,053	23
$\ln(R) = -E/kT + L \ln(chl-a) + I$	E	-0,587	0,037	-15,745	P<0,01				
	L	0,223	0,019	11,961	P<0,01				
<b>QUADRATIC (T) + ABUNDANCE (as CHL-A)</b>	I	-206,261	83,185	-2,48	0,013	535	0,499	673,252	17
$\ln(R) = -E/kT + Q(1/kT)^2 + L \ln(chl-a) + I$	E	11,096	4,184	2,652	0,008				
	Q	-0,147	0,053	-2,793	0,005				
	L	0,213	0,019	11,353	P<0,01				
<b>SEGMENTED (T) + ABUNDANCE (as CHL-A)</b>	I	-3,324	7,762	-0,428	0,669	532	0,52	655,976	0
$\ln(R) = -E1/kT + L \ln(chl-a) + I$ if $1/kT < BK1$	L	0,217	0,019	11,684	P<0,01				
	E1	0,163	0,199	0,82	0,284				
$\ln(R) = -E2/kT + L \ln(chl-a) + I$ if $BK1 < 1/kT < BK2$	E2	-0,829	0,068	-12,15	P<0,01				
$\ln(R) = -E3/kT + L \ln(chl-a) + I$ if $1/kT > BK2$	E3	0,043	0,524	0,082	0,397				
	BK1	39,334	0,082						
	BK2	40,698	0,222						
Min AIC=								656	

<b>NORTH AMERICA (NA)</b>		<b>Temperature and phytoplankton density (as chlorophyll a) relationship</b>								
<b>Model equation</b>	<b>Parameters estimated and associated statistics</b>					<b>Goodnes of fit statistics</b>				
	<b>Coef.</b>	<b>Estimate</b>	<b>Std. Error</b>	<b>t value</b>	<b>Pr(&gt; t )</b>	<b>df</b>	<b>R<sup>2</sup></b>	<b>AIC</b>	<b>ΔAIC</b>	
<b>LINEAR (T)</b>	I	22,453	3,327	6,748	P<0,01	538	0,063	1588,2	27	
$\ln(\text{chl-a}) = E/kT + I$	E	-0,505	0,084	-6,029	P<0,01					
<b>QUADRATIC (T)</b>	I	-754,197	188,461	-4,002	P<0,01	537	0,092	1573,4	12	
$\ln(\text{chl-a}) = A/T + Q(1/T)^2 + I$	A	38,54	9,474	4,068	P<0,01					
	Q	-0,491	0,119	-4,122	P<0,01					
<b>SEGMENTED (T)</b>	I	-4,0261	6,939	-0,58	0,562	536	0,115	1561,577	0	
$\ln(\text{chl-a}) = E1/kT + I \quad \text{if } 1/kT < BK1$	E1	0,168	0,1762	0,9533	0,253					
$\ln(\text{chl-a}) = E2/kT \quad \text{if } 1/kT \geq BK1$	E2	-1,397	0,2186	-6,391	P<0,01					
	BK1	39,86	0,0964							

EUROPE (EU)									
Temperature and density (as chlorophyll a) relationship with species richness									
Model equation	Parameters estimates and associated statistics					Goodnes of fit statistics			
	Coef.	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	df	R <sup>2</sup>	AIC	ΔAIC
<b>LINEAR (T)</b> ln(R)=-E/kT + I	I	23,159	5,947	3,894	P<0,01	72	0,138	94,8	21,2
	E	-0,505	0,149	-3,389	0,001				
<b>QUADRATIC (T)</b> ln(R)=-B/kT+ Q(1/kT)^2 + I	I	-1026,115	472,716	-2,171	0,033	71	0,194	91,9	18,2
	B	52,222	23,753	2,199	0,031				
	Q	-0,662	0,298	-2,22	0,03				
<b>SEGMENTED (T)</b> ln(R)= -E1/kT + I if 1000/T > BK1 ln(R)= -E2/kT if 1000/T < BK1	I	1,98911	11,49947	0,173	0,863	70	0,2061	92,7	19,1
	E1	0,03052	0,29025	0,105	0,395				
	E2	-1,133	0,4020	-2,818	0,0087				
	BK1	39,88	0,15						
<b>LINEAR (T) + DENSITY (as CHLO-A)</b> ln(R)= -E/kT + L ln(chl-a) + I	I	24,54	5,19	4,728	P<0,01	71	0,354	75,4	1,8
	E	-0,555	0,13	-4,262	P<0,01				
	L	0,21	0,043	4,88	P<0,01				
<b>QUADRATIC (T) + DENSITY (as CHLO-A)</b> ln(R)= -E/kT+ Q (1/kT)^2 + L ln(chl-a) + I	I	-778,774	418,575	-1,861	0,067	70	0,386	73,6	0,0
	E	39,811	21,032	1,893	0,063				
	Q	-0,507	0,264	-1,919	0,059				
	L	0,2	0,043	4,692	P<0,01				
<b>SEGMENTED (T) + DENSITY (as CHLO-A)</b> ln(R)= -E1/kT + L ln(chl-a) + I if 1/kT < BK1 ln(R)= -E2/kT + L ln(chl-a) if 1/kT > BK1	I	9,77267	10,22555	0,956	0,343	69	0,3955	74,5	0,9
	E1	-0,1808	0,2586	-0,6992	0,31				
	E2	-1,127	0,3534	-3,188	0,003				
	L	0,19835	0,04268	4,648	P<0,01				
	BK1	39,94	0,1565						
							Min AIC=		73,6

EUROPE (EU)									
Density (as chloropyll a) and temperature relationship									
Model equation	Parameters estimates and associated statistics					Goodnes of fit statistics			
	Coef.	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	df	R <sup>2</sup>	AIC	ΔAIC
<b>LINEAR (T)</b>	I	-6,575	14,197	-0,463	0,645	72	0,006	223,6	0
ln(chl-a)= A/T + I	A	0,239	0,355	0,671	0,504				
<b>QUADRATIC (T)</b>	I	-1238,525	1157,802	-1,07	0,288	71	0,022	224,4	0,772
ln(chl-a)= E/kT+ Q(1/T)^2 + I	E	62,145	58,177	1,068	0,289				
	Q	-0,778	0,731	-1,064	0,291				

POPULATION GROWTH RATE ( $\mu$ ) vs TEMPERATURE RELATIONSHIP									
	Coef.	Estimate	Std, Error	t value	Pr(> t )	df	R <sup>2</sup>	AIC	$\Delta$ AIC
<b>LINEAR (T)</b>	I	9,594	1,702	5,636	P<0,01	254	0,129	631,7	35,7
$\ln(\mu) = -E/kT + I$	E	-0,263	0,043	-6,128	P<0,01				
<b>QUADRATIC (T)</b>	I	-270,932	44,637	-6,07	P<0,01	253	0,247	596,6	0,5
$\ln(\mu) = E/kT + Q(1/kT)^2 + I$	E	13,912	2,254	6,171	P<0,01				
	Q	-0,179	0,028	-6,289	P<0,01				
<b>SEGMENTED (T)</b>	I	-34,0932	9,5422	-3,573	0,000423	252	0,2539	596,1	0,0
$\ln(M) = E1/kT + I$ if $1/kT < BK1$	E1	0,882	0,2514	3,508	P<0,01				
$\ln(M) = E2/kT$ if $1/kT > BK1$	E2	-0,4987	0,06046	-8,249	P<0,01				
	BK1	38,52	0,1505						
								Min AIC=	596,1

## ANEXO A2. *Modelo de competencia Lotka-Volterra*

Anexo al capítulo II. LA COMPETENCIA EN UN EJE DE NICHOS MODULA LA COEXISTENCIA DE ESPECIES DE FITOPLANCTON ESTUARINO

### *Modelo de competencia en el fitoplancton*

Para entender los mecanismos causantes de los patrones observados en la comunidad de fitoplancton utilizamos un modelo "microscópico" de competencia de Lotka-Volterra (MLVC), es decir, con recetas explícitas para calcular sus parámetros (May, 1973). Se utilizó el volumen individual como eje de nicho ( $X = \log_2$  volumen) donde se pusieron a competir  $n$  especies. El volumen individual está fuertemente relacionado con aspectos fisiológicos y ecológicos de los organismos (Brown *et al.*, 2004; Reynolds, 2006; Litchman & Klausmeier, 2008) y ha sido utilizado exitosamente para reducir la complejidad de los modelos acuáticos (Baird & Shutters, 2007; Follows *et al.*, 2007). Así, el MLVC da cuenta del cambio de biomasa ( $N_i$ ) en el tiempo de las especies competidoras y se expresa como:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \mu_i \frac{\left[ K_i - \sum_{j=1}^n (\alpha_{ij} N_j) \right]}{K_i} \quad i = 1 : n \quad (1)$$

Donde  $\mu_i$  es la tasa de crecimiento máxima y  $K_i$  es la capacidad de carga la especie  $i$ . El término de suma representa el efecto de la competencia de todas las especies  $j \neq i$  sobre la especie  $i$  (ver cálculos abajo). Por una lista detallada de los parámetros y cual fue la fuente por la cual fueron estimados ver tabla A2.1.

### **Derivación de la capacidad de carga**

Para estimar la capacidad de carga ( $K$ ) de las especies se utilizó un modelo que considera explícitamente la relación entre los nutrientes y el fitoplancton, que ha sido extensamente evaluado en experimentos de competencia (Tilman, 1982; Huisman & Weissing, 1999). La biomasa de las especies de fitoplancton depende de la disponibilidad de fósforo como el único recurso limitante ( $R$ ) con una tasa de consumo que responde a una curva del tipo I o de Monod y las pérdidas causadas por diversos factores. Entre los factores de pérdida se puede resaltar la advección hacia fuera del sistema ( $f$ ), el hundimiento fuera de la zona eufótica con una velocidad ( $s$ ) y ser consumido por organismos del zooplancton ( $m$ ). La dinámica del recurso ( $R$ ) depende de la concentración del recurso en el agua que ingresa al sistema ( $R_0$ ), la remineralización del fitoplancton muerto, que se asume instantánea y la tasa de consumo de nutrientes por el fitoplancton. Para una especie particular, las ecuaciones que gobiernan la dinámica de los recursos ( $R$ ) y la biomasa poblacional ( $N$ ) son:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= N\mu_{vol} \frac{R}{R+k} - N[f + s_{vol}z^{-1}(1-p) + m] \\ \frac{dR}{dt} &= (R_o - R)f - Q \left[ N\mu \frac{R}{R+k} + N[f + s_{vol}z^{-1}(1-p) + m] \right] \end{aligned} \quad (2)$$

donde la tasa de crecimiento ( $\mu_{vol}$ ) y hundimiento ( $s_{vol}$ ) dependen del volumen individual y del grupo funcional basado en morfología (GFBM) al que pertenezca la especie (Tabla A2.1). La constante  $k$  es la constante media de saturación del modelo de Michaelis-Menten y fue asignada como una constante ( $k= 0.07 \text{ mg L}^{-1}$ ; Kruk *et al.*, 2010).  $Q$  es la concentración por unidad de volumen promedio de fosfato que tiene el fitoplancton ( $Q= 5.05 \times 10^{-3}$ ;  $\text{mg P mm}^{-3}$ ; Reynolds, 1984). La solución de las dos ecuaciones (2) en equilibrio nos arroja dos cantidades fundamentales, que son la capacidad de carga ( $K= N^*$ ; en unidades de densidad de biomasa  $\text{mm}^3 \text{ L}^{-1}$ ) y el fitness ( $R^*$  como una concentración de nutrientes  $\text{mg L}^{-1}$ ). Como algunos de los parámetros de la ecuación 2 son función del volumen individual del fitoplancton, entonces  $K$  y  $R^*$  dependerán también del volumen individual de la especie en cuestión. Así, las ecuaciones de  $R^*$  y  $K$  son:

$$\begin{aligned} R^* \{Vol, MBFG\} &= \frac{[f + s_{vol}z^{-1}(1-p) + m]k}{\mu_{vol} - [f + s_{vol}z^{-1}(1-p) + m]} \\ K \{Vol, MBFG\} &= \frac{(R_o - R^*)f}{Q \left[ \mu_{vol} \frac{R^*}{R^* + k} - m + s_{vol}z^{-1}(1-p) \right]} \end{aligned} \quad (3)$$

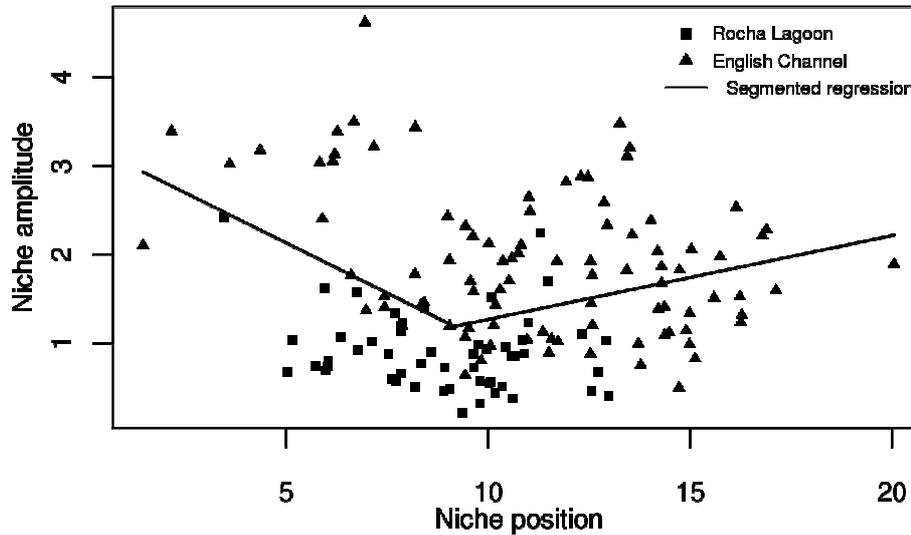
### Cálculo de los coeficientes de competencia para el MLVC

Se consideró al volumen como el eje de nicho fundamental ( $X= \log_2$  volumen), donde cada especie se encuentra representada por un valor medio  $X_i= \langle \log_2 \text{ volumen} \rangle$  (donde  $\langle \rangle$  representa el promedio de cada especie  $i$ ) y un desvío estándar  $\sigma_i$  que representa la amplitud de nicho de esta especie. Para reducir el número de parámetros, se estimó la relación entre  $X$  y  $\sigma_i$ . El modelo fue evaluado en su sensibilidad a la relación funcional escogida entre  $X$  y  $\sigma_i$  y no mostró variaciones cualitativas relevantes (Segura *et al.*, 2011).

### Relación entre la posición (tamaño; $X \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ ) y la amplitud de nicho ( $\sigma$ )

Para calcular la posición en el eje de nicho (tamaño individual) se calculó el biovolumen y se promedió para todos los organismos de todas las especies con biovolúmenes mayores a 5% registradas en la Laguna de Rocha y en el Mar Báltico (Olenina *et al.*, 2006). Para estimar el desvío estándar, escogimos aquellas especies en las cuales al menos se contaba con las medidas de seis organismos. Este número de individuos es un compromiso entre la confiabilidad del ajuste estadístico y la precisión del ajuste. La relación entre  $\sigma$  y  $X$  mostró un patrón en  $V$  (Figura S1). Se ajustó a los datos una regresión partida en el programa estadístico

R (R development Core Team, 2010). Para ajustar la regresión partida se utilizó el paquete "segmented" (Muggeo, 2008). Este modelo fue superior a una regresión lineal, que no fue significativa en sus parámetros y su capacidad para explicar los datos fue significativamente menor (según el criterio de información de Akaike;  $\Delta AIC > 2$ ; Burnham & Anderson, 1998).



**Figura S1.**-Relación entre la posición en el eje de nicho X [ $\log_2(\text{Volume})$ ] y la amplitud ( $\sigma$ ) del mismo. Las ecuaciones son:  $\sigma = -0.226X + 3.266$  para  $X < 9.17$  y  $\sigma = 0.322X + 0.0947$  para  $X \geq 9.17$ .

### Cálculo de la matriz de interacciones

Los coeficientes de competencia  $\alpha_{ij}$  fueron calculados a partir de la formula propuesta por MacArthur y Levins para calcular el solapamiento de nicho (MacArthur & Levins, 1967). En este caso particular se asumió un eje de nicho finito de tamaño  $L_{max}$ , y multiplicando por un factor de normalización. Como las amplitudes de nicho ( $\sigma_i$ ) no son constantes, la matriz de competencia entre la especie  $i$  y la  $j$  se calcula como:

$$\alpha_{ij} = \sqrt{\frac{2\sigma_i\sigma_j}{\sigma_i^2 + \sigma_j^2}} e^{-\frac{(X_i - X_j)^2}{2(\sigma_i^2 + \sigma_j^2)}} \frac{\text{erf}\left(\frac{2L_{max} - X_i - X_j}{\sigma_i + \sigma_j}\right) + \text{erf}\left(\frac{X_i + X_j}{\sigma_i + \sigma_j}\right)}{\text{erf}\left(\frac{L_{max} - X_i}{\sigma_i}\right) + \text{erf}\left(\frac{X_i}{\sigma_i}\right)}$$

donde  $\text{erf}$  es la función normal de error.

**Tabla A2.1** Parámetros del modelo de competencia

Parámetro	Símbolo	Dimensión	Relacionado	Fuente
Tasa de crecimiento máxima	$\mu$	día <sup>-1</sup>	Volumen, GFBM	1,2
Capacidad de carga	K	mm <sup>3</sup> L <sup>-1</sup>	Volumen, GFBM	
Concentración de recursos externos	R <sub>o</sub>	mg L <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup>	Propiedad del sistema	2
Tasa de lavado	<i>f</i>	día <sup>-1</sup>	Propiedad del sistema	2
Contenido de nutrientes del fitoplancton	Q	mg P mm <sup>-3</sup>	Constante	3
Tasa de hundimiento	<i>s</i>	m día <sup>-1</sup>	Volumen, GFBM	1,2
Profundidad del sistema	<i>z</i>	M	Propiedad del sistema	2
Probabilidad de resuspensión	<i>p</i>	adimensional	Propiedad del sistema	-
Mortalidad por herbivoría	<i>m</i>	día <sup>-1</sup>	Constante	2; D. Calliari, datos no publicados.
Posición en el eje de nicho	<i>X</i>	μm <sup>3</sup>	<log <sub>2</sub> (Volume)>	2
Amplitud de nicho	$\sigma$	-	Desvío estándar (log <sub>2</sub> (Volume))	2

1- Kruk et al., (2010); 2- Segura et al., (2011); 3 Reynolds (1984)

## REFERENCIAS A2

- Baird, M.E. & Shutters, I.M. (2007) A size-resolved pelagic ecosystem model. *Ecological Modelling*, **203**, 185:203.
- 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.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) *Model selection and inference. A practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York.
- Follows, M.J., Dutkiewicz, S., Grant, S. & Chisholm, S.W. (2007) Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science*, **315**, 1843-6.
- Huisman, J. & Weissing, F.J. (1999) Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, **402**, 407-410.
- Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E.T.H.M., Bonilla, S., Costa, L., Lüring, M., Reynolds, C.S. & Scheffer, M. (2010) A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, **55**, 614-627.
- Litchman, E. & Klausmeier, C.A. (2008) Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **39**, 615-639.
- MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, **101**, 377-385.
- May, R.M. (1973) *Stability and complexity in model ecosystems*, 2 edn. Princeton University, London.
- Muggeo, V.M.R. (2008) *segmented: Segmented relationships in regression models*. .
- Olenina, I., Hajdu, S., Edler, L., Andersson, A., Wasmund, N., Busch, S., Göbel, J., Gromisz, S., Huseby, S., Huttunen, M., Jaanus, A., Kokkonen, P., Ledaine, I. & Niemkiewicz, E. (2006) *Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea*.
- R development Core Team (2010) *R: a language and environment for statistical computing*
- Reynolds, C.S. (1984) *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds, C.S. (2006) *Ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Segura, A.M., Calliari, D., Kruk, C., Conde, D., Bonilla, S. & Fort, H. (2011) Emergent neutrality drives phytoplankton species coexistence. *Proceedings of the Royal Society B*, **278**, 2355-2361.
- Tilman, D. (1982) *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, N. J.