

Informe final publicable de proyecto

Funcionamiento ecosistémico en un contexto metacomunitario: importancia relativa de los rasgos funcionales en el ensamblaje comunitario

Código de proyecto ANII: FCE_3_2018_1_148560

19/04/2023

PINELLI SCHMIDT, Verónica (Responsable Técnico - Científico)

ILLARZE DIVE, Mariana (Investigador)

RODRÍGUEZ TRICOT, Lucía (Investigador)

ARIM IHLENFELD, Matías (Investigador)

BORTHAGARAY PERADOTTO, Ana Ines (Investigador)

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. CENTRO UNIVERSITARIO REGIONAL ESTE (Institución Proponente)

Resumen del proyecto

La diversidad funcional es reconocida como un motor fundamental del funcionamiento ecosistémico (BEF), principalmente a través de mecanismos como la complementariedad entre especies y el efecto de selección. Esta surge de procesos de ensamblaje comunitario, determinados por la dispersión y el ambiente local. Sin embargo, la relación entre el ensamblaje y los mecanismos BEF ha sido poco estudiada. En este proyecto, analizamos el rol de la estructura del paisaje en el funcionamiento ecosistémico, a través de su efecto en el ensamblaje y la diversidad funcional de las comunidades. Nuestro análisis empírico se enfocó en una metacomunidad de plantas de charcos temporales en Rocha, Uruguay. A una base de datos preexistente, agregamos datos actuales (2005-2021). Estimamos las diversidades taxonómica y funcional, elaborando un completo listado de especies y sus rasgos funcionales. Específicamente, medimos área foliar, altura, contenido de agua, N, C y P. Cuantificamos las distribuciones comunitarias de los rasgos mediante la media, varianza, sesgo y curtosis ponderadas. A nivel ecosistémico, estimamos la biomasa vegetal (producción) y su variación entre años (estabilidad). Adicionalmente, medimos la descomposición vegetal en fase seca y activa con el índice del té, por primera vez para estos ecosistemas. Para cada charco cuantificamos el tamaño, forma, heterogeneidad, fisicoquímica y aislamiento. De acuerdo con los mecanismos BEF, la biodiversidad promovió la descomposición y estabilidad, pero no la productividad. El aislamiento y el tamaño pequeño de los charcos favorecieron escenarios de ensamblaje dependientes de atributos, determinando la diversidad. Las tres variables ecosistémicas se correlacionaron con las distribuciones de los atributos, en línea con los mecanismos de complementariedad y selección; así como con el ambiente local y la conectividad. En el actual escenario de fragmentación, estas tendencias empíricas contribuyen a la comprensión mecanicista de la conexión entre la estructura del paisaje, el ensamblaje de la biodiversidad y el funcionamiento ecosistémico.

Ciencias Naturales y Exactas / Ciencias Biológicas / Ecología / Ecología de metacomunidades y metaecosistemas

Palabras clave: Metaecosistema / Área foliar específica / Bolsas de té /

Introducción

La concepción de la biodiversidad ha cambiado profundamente en las últimas décadas, pasando de considerarse un epifenómeno al principal motor del funcionamiento ecosistémico¹⁻⁴. Este desarrollo (BEF, del inglés Biodiversity and Ecosystem Functioning) se enfocó en dos aspectos del funcionamiento ecosistémico: la productividad y su conexión con el flujo de materia y energía -Relación Productividad-Biodiversidad (BPR)- y la estabilidad, concebida como resiliencia, resistencia o constancia-Relación Diversidad-Estabilidad-^{5,6}. Se han reportado distintos patrones para la BPR⁷, pero hay consenso en dos mecanismos principales que determinan una asociación positiva entre diversidad y funcionamiento ecosistémico. Por un lado, un efecto de muestreo (sampling effect), mediante el cual algunas especies tienen un rol funcional desproporcionado y su presencia en la comunidad determina el funcionamiento; mayor riqueza implica mayor probabilidad de contar con estas especies⁸⁻¹⁰. Por otro lado, un efecto de complementariedad (complementarity effect), cuando las diferencias en el nicho de las especies promueven un uso más eficiente de los recursos en la comunidad; así más riqueza implica mayor complementariedad en atributos funcionales y mayor flujo ecosistémico^{8,11}. La síntesis de la conexión entre la diversidad y el funcionamiento ecosistémico en estos mecanismos es uno de los grandes logros de la ecología moderna en las últimas décadas¹². Paralelamente, se destacan dos mecanismos que promueven la estabilidad ecosistémica: i) Las co-variaciones negativas, o asincronía¹³, según las cuales las especies responden diferencialmente a las fluctuaciones ambientales, pero la función ecosistémica permanece temporalmente constante¹⁴; y ii) la hipótesis de seguridad (insurance hypothesis), por la cual al aumentar el número de especies aumenta la chance de contar con especies funcionalmente redundantes dentro de la comunidad, así como con al menos una especie que responda favorablemente a las condiciones imperantes. Así, la función ecosistémica no sólo se mantendría temporalmente estable frente a fluctuaciones ambientales sino también en valores altos de riqueza por un efecto de muestreo¹⁵⁻¹⁸. La complementariedad podría promover también la estabilidad ecosistémica, reduciendo la chance de establecimiento de especies exóticas en un ambiente abiótico altamente explotado¹⁹. Por tanto, ambos atributos ecosistémicos -productividad y estabilidad- están interrelacionados con la biodiversidad, determinando el funcionamiento ecosistémico^{20,21}.

Los mecanismos propuestos están fuertemente anclados en que los atributos de las especies son determinantes de su éxito (Teoría de Nicho), lo cual se refleja en una mayor persistencia, competitividad o productividad de las especies^{32,35}.

La mayoría se basan en diferencias funcionales entre las especies, que determinan cómo estas responden al ambiente biótico y abiótico. Sin embargo, históricamente la investigación se ha centrado en la diversidad taxonómica^{11,22}. La consideración explícita de la relación entre la diversidad funcional y la taxonómica es importante, ya que la misma está en la base de los mecanismos que asocian a las comunidades más ricas con un aumento en la productividad y estabilidad¹; pudiendo ser distinta la relación de cada una con el funcionamiento ecosistémico²². Congruentemente, el foco actual en ecología son los abordajes funcionales^{14,23,24} con una visión abarcativa y complementaria de la biodiversidad²⁵. El sesgo taxonómico sobre lo funcional está relacionado, en parte, con dificultades para identificar rasgos funcionales, medirlos y estimar su plasticidad fenotípica^{26–30}. Sin embargo, los esfuerzos puestos en superar estas limitaciones metodológicas han mostrado que los rasgos funcionales explican gran parte de la variabilidad en el funcionamiento ecosistémico y además están estrechamente asociados a gradientes ambientales^{31,32}. Más aún, se ha encontrado que las distribuciones de los valores de rasgos funcionales clave pueden estar más fuertemente conectadas con el funcionamiento ecosistémico que la diversidad funcional como métrica general^{33,34}. La distribución de los valores de rasgos funcionales de una comunidad reflejaría los procesos de ensamblaje y cambios comunitarios en respuesta a cambios ambientales³³. Así, una baja varianza estaría vinculada a filtros ambientales fuertes, y un corrimiento en la media podría estar asociado a cambios en las condiciones ambientales de la comunidad³³.

La relación causa-efecto entre los rasgos funcionales y el funcionamiento ecosistémico es, en líneas generales, en ambos sentidos ^{36,37}. Algunos rasgos tienen un efecto en las tasas ecosistémicas. Por ejemplo, el área foliar específica (AFE, la relación entre el área de la hoja y su biomasa seca) está correlacionada positivamente con la tasa fotosintética^{36,38,39}. Además, otras características de las plantas determinan su respuesta al ambiente³⁶, y varios rasgos están en ambas situaciones. Así, el contexto ambiental afecta la diversidad funcional comunitaria y, mediante los mecanismos antes expuestos, a los ecosistemas, pero también directamente al funcionamiento ecosistémico local -ej. productividad local, modulando las tasas de ciclado de nutrientes y el flujo de energía ^{7,11}.

Por otro lado, las comunidades ya no son consideradas como entidades aisladas donde únicamente los procesos locales dan cuenta de su estructura y funcionamiento^{40–42}. De hecho, la evidencia teórica y empírica indica que procesos a mayores escalas, típicamente metacomunidades, pueden ser tanto o más importantes que los largamente estudiados mecanismos locales^{42–48}. El concepto de metacomunidades implica que un conjunto de comunidades locales espacialmente separadas y diferenciadas están vinculadas mediante el flujo de individuos formando una red de intercambio de especies⁴⁸. Así, integrar el concepto de metacomunidades a las principales teorías contemporáneas en ecología, para dar cuenta de los procesos de ensamblaje, ha sido un reciente y notable logro. Excelentes revisiones^{48–52} han logrado resumir los principales mecanismos y documentarlos extensamente. Actualmente, la ecología de comunidades cuenta con un cuerpo teórico que engloba los procesos comunitarios en cuatro grandes mecanismos^{53,54}: i) especiación, mediante el cual surgen nuevas especies, ii) selección, cambios en las abundancias de las especies basados en sus atributos funcionales (filtros ambientales, interacciones), iii) dispersión, y iv) deriva ecológica, i.e. cambios en las abundancias relativas por procesos neutrales. El balance entre estos mecanismos determina los procesos de ensamblaje en las comunidades, conectando distintas escalas espaciales y temporales. Por ejemplo, una tasa alta de dispersión favorece el efecto de masa^{55,56}, bajo el cual la inmigración de individuos desde poblaciones con ambientes favorables y mejor desempeño (poblaciones fuente) permite la viabilidad de especies en ambientes menos favorables (poblaciones sumidero). Esto determina un “efecto rescate” que evita las extinciones locales debidas a procesos selectivos^{48,57}. En general, en un gradiente creciente de dispersión las comunidades deberían pasar desde dinámicas determinadas por nicho, donde los rasgos funcionales son determinantes del éxito de las especies, porque dominan los procesos selectivos, hacia dinámicas neutrales independientes de los rasgos de las especies ^{44,58}.

A pesar del avance logrado en la teoría de metacomunidades, no ha habido un desarrollo espejo en metaecosistemas⁴². La investigación incipiente en metaecosistemas se ha centrado en describir el flujo de materiales y energía entre ecosistemas y su efecto en distintos niveles tróficos⁵⁹, o la conexión productividad-riqueza en gradientes de conectividad⁶⁰. Sin embargo, la exploración del efecto del flujo de individuos entre comunidades en las funciones ecosistémicas locales, mediante su incidencia en los procesos de ensamblaje, es reciente, constituyendo un tema de frontera en ecología^{61–65}. Es decir, los avances en metacomunidades han sido escasamente conectados con el funcionamiento ecosistémico. Consecuentemente, este proyecto tuvo como objetivo analizar el rol de la estructura del paisaje en el funcionamiento ecosistémico, mediado por su efecto en los procesos de ensamblaje comunitario y la diversidad funcional y distribución de rasgos funcionales resultantes.

Nos enfocamos en un conjunto de charcos temporales como sistema de estudio. Este sistema ha sido largamente estudiado por nuestro grupo de investigación (ver descripción en la metodología). A la base de datos histórica sumamos los datos obtenidos durante la ejecución del proyecto (2019 a 2021). Así, para el análisis contamos con una serie de datos que abarca desde el año 2005 hasta 2021, de diversidad de las comunidades vegetales de 61 charcos temporales. Esta

base de datos también incluye una caracterización ambiental de los sitios a través del área, volumen, forma, heterogeneidad e hidroperíodo de los charcos. En base a la localización geográfica de cada charco modelamos la red de flujo de individuos (red metacomunitaria). Esto ha sido uno de los temas centrales de investigación en nuestro equipo, habiendo desarrollado varios métodos alternativos que han sido ampliamente validados^{44,66,67}. Sobre la red metacomunitaria estimamos el grado de aislamiento de cada comunidad utilizando cuatro métricas complementarias (ver metodología).

Contábamos con una base de datos de atributos funcionales de las plantas tomados de literatura. Este proyecto nos permitió agregar atributos medidos en nuestro sistema, superando una de las limitantes que habíamos identificado para la comprensión de la diversidad funcional. Asimismo, cuantificamos la carga de nutrientes del suelo y agua, factores clave en los ciclos de los nutrientes. En cuanto a los procesos ecosistémicos, nos centramos en tres funciones clave y complementarias: estabilidad en la biomasa vegetal, productividad (medida como stock de biomasa) y descomposición del material vegetal.

Por último, calculamos un coeficiente de selección para cada comunidad asociado al éxito de las especies en la comunidad y la consiguiente representatividad de sus rasgos funcionales. Utilizamos la metodología de ensamblaje de comunidades por selección de atributos (CATS) ^{68–70}, mediante la cual es posible estimar los coeficientes de selección asociados a cada rasgo. Para ello se consideraron regresiones lineales generalizadas utilizando los rasgos como variables independientes, la abundancia de cada especie como variable de respuesta y las abundancias metacomunitarias como variable "offset" ^{71,72} estas métricas agregamos la estimación de las distribuciones observadas de los atributos mediante el cálculo de los momentos de la distribución normal (media, varianza, sesgos y curtosis). Esto permitió cuantificar la distribución de valores que tomaban los atributos en las comunidades en función de la composición y abundancia relativa de las especies.

Nuestra hipótesis es que el arreglo espacial de las comunidades que forman la metacomunidad determina el flujo de individuos que experimenta cada comunidad local, su ensamblaje comunitario y el funcionamiento ecosistémico. Así, las comunidades centrales están sometidas a un alto flujo de individuos, mientras que las periféricas están aisladas y un menor número de individuos puede acceder a ellas. El flujo de individuos determina la importancia relativa de los procesos de ensamblaje comunitario. Las comunidades aisladas estarán ensambladas por mecanismos basados en nicho, donde el ambiente local ejercerá una presión selectiva tendiente a favorecer los rasgos funcionales más exitosos, generando una fuerte conexión entre los rasgos de las especies y el ambiente. Las tasas de producción y descomposición estarán determinadas por los rasgos dominantes en dichas comunidades, con valores idiosincráticos, dependientes de las condiciones bióticas y abióticas locales. Asimismo, las funciones ecosistémicas de estas comunidades serán más variables en el tiempo porque la complementariedad en rasgos funcionales será baja y frente a fluctuaciones en el ambiente los rasgos óptimos que mejor se adapten a las nuevas condiciones no estarán representados en la comunidad. Contrariamente, las comunidades centrales podrían sustentar una diversidad funcional mayor por efecto de masa. En estas comunidades el ajuste entre los rasgos funcionales y el ambiente será menor, pero las tasas ecosistémicas podrían mantenerse altas debido a una mayor complementariedad y efecto de muestreo. A la vez, estas comunidades serían más estables debido a procesos de asincronía, producto del continuo flujo de individuos de especies distintas, con distintos rasgos y el alto recambio poblacional.

Bajo esta hipótesis, esperamos encontrar las siguientes relaciones cuantitativas en las comunidades vegetales de la red de charcos temporales.

- Las comunidades centrales serán funcionalmente más diversas (mayor diversidad funcional) que las aisladas.
- Las comunidades centrales presentarán distribuciones de atributos más similares entre sí, particularmente en la media comunitaria, que las aisladas.
- Las distribuciones de atributos de las comunidades centrales tendrán una varianza mayor que las de las periféricas.
- Un cambio en las condiciones ambientales estará más asociado a un desplazamiento en la media de la distribución de los rasgos funcionales en comunidades aisladas que en comunidades centrales.
- Las comunidades centrales presentarán menores valores de coeficiente de selección de rasgos funcionales.
- La biomasa vegetal en las comunidades centrales se mantendrá en valores más estables (baja variabilidad) que en las aisladas.

Metodología/diseño del estudio

Área de estudio

El área de estudio se encuentra en la cuenca de la Laguna de Castillos, Rocha. El sistema está compuesto por 61 charcos temporales inmersos en una matriz de pastizal, localizado en dos establecimientos privados donde se practica ganadería extensiva y ecoturismo^{7,72–74}. Estos charcos típicamente están activos en otoño e invierno y se secan en verano, cuando

la pérdida de agua por evaporación excede a las precipitaciones. Al siguiente año vuelven a formarse en el mismo sitio. En conjunto abarcan un amplio rango de áreas (5 órdenes de magnitud) y gradientes de condiciones abióticas (forma, profundidad, heterogeneidad ambiental, materia orgánica⁷²). Eventualmente, cuando las lluvias son abundantes, se generan corrientes de agua que comunican los charcos entre sí, lo que permite la migración de individuos entre éstos. Además, las distancias entre los charcos podrían facilitar la dispersión de propágulos por otros medios, como el viento o los animales, dependiendo de la especie. Existe una alta riqueza de peces, anfibios, invertebrados y plantas en la región, generando un gradiente de diversidad en el sistema^{67,74}. Las especies que habitan estos ambientes presentan importantes adaptaciones a su régimen hídrico particular. La mayoría de las especies vegetales son herbáceas de pequeño porte y conforman un grupo heterogéneo que abarca desde plantas típicas de pastizal hasta plantas netamente acuáticas (*Ludwigia_peploides*, *Myriophyllum_aquaticum*, *Azolla_filiculoides*, algas filamentosas). El sistema ha sido relevado desde 2005 hasta el presente de forma ininterrumpida, constituyéndose de una importante y representativa base de datos (25 campañas de muestreo).

Muestreo y procesamiento

Hemos desarrollado un protocolo de muestreo estandarizado que repetimos en todas las campañas. La cantidad de charcos activos cada año varía en función del clima (precipitaciones y temperatura). Los charcos son identificados por su localización (georreferenciación). En cada charco se establecen transectas a lo largo de los diámetros mayor (DM) y menor (dm, asumiendo una forma elipsoide). En el DM se ubican cinco puntos de muestreo equidistantes, excepto si es menor a 10 metros (uno cada 2 metros), o mayor a 50 metros (un punto cada 10 metros). En cada punto se toma una muestra de vegetación con un cuadrante de 20cm de lado (400cm²), cortando la porción aérea de toda la biomasa vegetal dentro del mismo a ras del suelo. El área cubierta por cada unidad muestral es representativa y adecuada en relación al tamaño y densidad de las plantas y a la diversidad de estas comunidades⁷. El procesamiento de las muestras se realiza en laboratorio en los días inmediatos al muestreo. Se identifican las especies vegetales con el mayor grado de precisión taxonómica posible, en la mayoría de los casos llegando a nivel de especie, con claves de identificación y bibliografía de referencia. Luego de la identificación, la vegetación se seca en estufa a 80°C durante 72 horas y se pesa, obteniendo el stock de biomasa aérea. Así, para cada unidad muestral dentro de cada charco, contamos con el listado de especies y la biomasa vegetal total. En promedio, procesamos entre 300 y 400 muestras de este tipo en cada campaña. Este proyecto nos permitió mejorar la precisión en la identificación de las especies vegetales mediante una consultoría. Se realizaron campañas de colecta adicionales al muestreo cuantitativo en varios momentos, intentando abarcar las floraciones de otoño y primavera. Se fotografiaron las especies y se elaboró un herbario de referencia. Se ingresó el herbario al Museo Jardín Botánico de Montevideo (MVJB). En base a este trabajo, se sinonimizaron especies y se curó la base de datos histórica. Además, se midieron los siguientes atributos funcionales de las especies: el área foliar, el contenido en biomasa seca de las hojas, el área foliar específica (AFE), la altura de las plantas, el contenido hídrico y de carbono, fósforo y nitrógeno. Estos rasgos están estrechamente relacionados con las tasas de ganancia y pérdida de carbono a través de las hojas (fotosíntesis y respiración), con la ganancia total de carbono y con la tasa de crecimiento, determinando así fuertemente la productividad primaria neta y el stock de biomasa^{38,75,76}. Para esto, seleccionamos entre 10 y 50 individuos de cada especie de planta, buscando que estuvieran bien representados los sitios, los momentos fenológicos y el espectro fenotípico asociado a la plasticidad. Se midió la altura de las plantas en campo y se colectaron hojas. Éstas se escanearon para medir su área y se pesaron frescas. Luego se secaron en estufa. Una vez secas, se pesaron individualmente para obtener su masa seca. Se calculó el área foliar específica (AFE) como la razón entre área y masa seca de la hoja. Para cuantificar el contenido de carbono, fósforo y nitrógeno (en INIA) se utilizaron muestras compuestas de cada especie.

Estimación de variables bióticas, ambientales y de funcionamiento ecosistémico

Como variables físicas se registraron los largos del DM y el dm, y la profundidad del charco, medida en los puntos de las estaciones de muestreo y en la distancia media entre estos puntos. Adicionalmente, como medida de heterogeneidad ambiental, se contó la cantidad de montículos de tierra ("islas") que sobresalían sobre el espejo de agua a lo largo del DM y dm. El mismo procedimiento se repitió en todas las campañas de muestreo, variando la ubicación de los DM y dm de acuerdo al tamaño y forma que del charco. Las muestras se toman en lugares distintos cada año. Se calculó el área de los charcos ($dm/2+DM/2*\pi$), su profundidad promedio, volumen, CV en la profundidad y la densidad lineal de islas ($cortes/dm+DM$) como variables ambientales locales. Este proyecto permitió agregar a estos datos históricos, el análisis de fertilidad y variables fisicoquímicas del suelo (períodos seco y activo) y el agua (período activo). Estos análisis se realizaron para cada charco en otoño y primavera de 2020 y 2021. La red metacomunitaria se modeló en base a la distancia euclidiana entre los charcos. Para esto se utilizó la distancia umbral de percolación, definida como la mínima

necesaria para mantener a todos los charcos unidos en la misma red. Así, todos los charcos que estuvieran a una distancia igual o menor al umbral, se conectaron en la red. Se consideraron otras redes alternativas, como el árbol mínimo expandible y otras distancias, como biológicas, flujo de agua o viento^{67,77}, pero la de percolación fue la de mejor performance en este análisis. Sobre la red de percolación se estimó el grado de aislamiento de cada comunidad dentro del sistema. La centralidad-aislamiento se cuantificó con cuatro índices^{44,67}: i) grado, número de conexiones directas de una comunidad con otras, ii) "vector propio", considera el grado y el número de conexiones que sus "vecinos" presentan, iii) "cercanía", inverso de la distancia mínima en conexiones entre una comunidad y todas las otras de la red e iv) "intermediación", frecuencia en que una comunidad intermedia la vía más corta entre otras dos comunidades. El vector propio estuvo altamente correlacionado con las demás métricas, por lo que no fue considerado en los análisis siguientes.

Para cada comunidad obtuvimos el listado de especies y las abundancias relativas, calculadas como la frecuencia de aparición en el total de las unidades muestrales. Por otro lado, para cada especie obtuvimos los valores de los atributos. Combinando estos datos, generamos la distribución de los valores de los atributos funcionales de cada comunidad, y calculamos la media (CWM), varianza (CWV), sesgo (CWS) y curtosis (CWK), ponderadas por las abundancias relativas. Además, estimamos la diversidad funcional de cada comunidad mediante métricas complementarias basadas en los rasgos funcionales medidos y los de literatura: largo de rama, Diversidad de RaoQ, equitatividad, riqueza, dispersión y redundancia funcional^{27,78}.

Para cada año obtuvimos una estimación de la biomasa vegetal de cada comunidad promediando las unidades muestrales, así como el listado de especies, acumulando las unidades muestrales. Cuantificamos la estabilidad en biomasa de las comunidades como en coeficiente de variación en biomasa (CVbiom). Mediante este proyecto, incorporamos un tercer aspecto del funcionamiento ecosistémico: la descomposición del material vegetal en el suelo. El grado de descomposición se estimó por medio de la descomposición de té. Este método consiste en enterrar paralelamente bolsitas de dos variedades de té: verde y rooibos, de la marca Lipton⁷⁹. Las bolsas permanecen enterradas hasta que la descomposición se estabiliza (tres meses en promedio). Se calcula la diferencia de peso antes y después de ser enterradas. La comparación entre la descomposición de ambos tipos de té permite calcular el índice de descomposición del té⁷⁹, que es comparado con las curvas de calibración ya reportadas y obtener el nivel de descomposición. En nuestro sistema distinguimos dos estados de los charcos con procesos de descomposición contrastantes. Cuando los charcos están activos, imperan condiciones de anaerobiosis y baja temperatura. Cuando los charcos se secan, la vegetación en pie muere y se descompone en el lugar, el oxígeno del suelo aumenta, así como la temperatura, y la humedad del suelo disminuye drásticamente. Así, los rasgos funcionales predominantes de la vegetación determinarían el proceso de descomposición mientras el charco está activo y al secarse. Consecuentemente, se realizaron dos experimentos de descomposición, en los charcos activos y secos. Al índice de descomposición del té agregamos la descomposición de la vegetación nativa de los charcos. Para esto, confeccionamos bolsitas de vegetación seca y molida de iguales características que las de té (mismo tamaño y peso, 2 g). Utilizamos sacos de té vacíos que rellenamos con las plantas secas y molidas pertenecientes a cada charco. Así se logró representar la diversidad funcional característica de las comunidades (68 especies en proporción a sus abundancias). Así, junto con las bolsas de té verde y rooibos se enterraron, en cada charco, bolsas de material nativo de ese charco, totalizando tres bolsas (variedades verde, rooibos y nativo), por cada unidad experimental. En cada charco se colocó un número de unidades experimentales proporcional al tamaño del mismo (entre 2 y 8 por charco por momento). Se colocaron en total 1344 bolsas de material vegetal (448 unidades muestrales), que se dejaron enterradas por tres meses en cada fase (febrero a mayo de 2020, seco y setiembre a diciembre de 2020 activo). Por otro lado, se comparó la descomposición del mismo material entre 10 charcos y el pastizal circundante durante la fase seca, con el mismo procedimiento. Esto nos permitió corroborar si, al secarse, los charcos funcionaban ecosistémicamente como un pastizal. Adicionalmente se midió en mesocosmos la descomposición a través del tiempo de los té verde y rooibos, de tres especies con caracteres funcionales contrastantes (*Myriophyllum_aquaticum*, *Luziola_peruviana* y *Eryngium_eburneum*, y de una mezcla representativa de la metacomunidad. Así, se elaboraron las curvas de descomposición en condiciones controladas. En todos los casos se calculó la fracción de descomposición como 1-(peso seco después/peso seco antes).

Posteriormente, se estimaron los coeficientes de selección asociados al éxito de cada especie en las comunidades, utilizando la metodología de ensamblaje de comunidades por selección de atributos (CATS, 68–70). Esta metodología permite estimar los coeficientes de selección asociados a cada rasgo y también el de todos los rasgos a la vez en base a regresiones lineales generalizadas utilizando los rasgos como variables independientes, la abundancia de cada especie como variable de respuesta y las abundancias metacomunitarias como variable "offset" (ver⁷¹). De este cálculo tuvimos un coeficiente de selección por cada comunidad. El procedimiento en extenso de la estimación de las métricas de diversidad funcional, y CATS aquí presentadas excede la extensión permitida en el informe. Por mayor detalle, por favor consultar las citas.

Análisis estadístico

Se analizó la relación funcional entre las variables ecosistémicas, productividad, estabilidad y descomposición local, el proceso de ensamblaje, la diversidad funcional, las distribuciones de los rasgos funcionales y el gradiente centralidad-aislamiento de las comunidades. Se utilizaron modelos lineales generalizados. Las variables de respuesta fueron las de funcionamiento ecosistémico. Las variables ambientales no metacomunitarias fueron consideradas como co-variables en los modelos. Las variables explicativas fueron la centralidad, las de diversidad funcional y el coeficiente de selección. Por otro lado, estas últimas variables, exceptuando la centralidad, fueron explicativas y de respuesta a la vez en modelos de ecuaciones estructurales 80 que fueron implementados.

Resultados, análisis y discusión

Desde 2005 a la fecha se registraron 116 especies vegetales (113 plantas vasculares, 2 algas y un musgo) mediante el muestreo cuantitativo estandarizado, con un total de 26795 ocurrencias. Las especies más frecuentes fueron *Eleocharis viridans*, *Luziola peruviana*, *Hydrocotyle cryptocarpa*, *Leersia hexandra*, *Eleocharis bonariensis* y *Myriophyllum aquaticum*. Mediante colectas complementarias se completó el listado, registrándose en total 152 especies de plantas vasculares. Se elaboró una colección de fotos de libre acceso de las más representativas (<https://www.flickr.com/people/185043401@N04/>). Las colectas (150 ejemplares) están siendo depositadas en herbarios nacionales (MVJB, CURE-Udelar). Muchas de estas especies presentan adaptaciones al hidroperiodo de ciclo anual. En relación a un pastizal mesófilo, la proporción de plantas anuales es mayor⁸¹. Lo mismo ocurre si comparamos con la flora de humedales permanentes, donde predominan especies de mayor porte y ciclos más largos. La composición florística y distribución de abundancias de los charcos coinciden con las de los gramales y pastizales uliginosos, formaciones vegetales herbáceas hidrófilas identificadas en el sitio Ramsar Bañados del Este y Franja Costera⁸². Estos resultados serán publicados en revista especializada, junto con la base de datos con acceso libre.

A escala de cuadrante, la mediana de la riqueza fue de 4 (0-14) especies, y la biomasa promedio fue 4,2 (0-76) gramos. A escala comunitaria, la mediana de la riqueza fue 11 (2-34) especies, y la biomasa promedio fue 4,3 (2,0-9,5) gramos por 400 cm² (superficie del cuadrante).

Se obtuvieron medidas de los atributos funcionales para la mayoría de las especies, con una representatividad de entre el 62 y 88%. Las especies no representadas fueron en su mayoría raras. Se encontraron amplios gradientes de atributos en la metacomunidad, dentro de lo esperado para especies herbáceas. Los atributos medidos estuvieron débilmente correlacionados ($r_{promedio} = 0,25$). La correlación más fuerte ($r = 0,57$), entre N y P foliar, se explica por su relación estequiométrica⁸³. Las métricas de diversidad funcional presentaron distinto grado de correlación entre ellas, y una alta correlación con la riqueza específica, sugiriendo una baja redundancia funcional. Las métricas de diversidad funcional estuvieron basadas en atributos medidos y tomados de literatura. Esta literatura fundamentalmente consiste en descripciones de las especies; esto podría explicar la correlación con la riqueza taxonómica²⁴. Como variables explicativas para los análisis siguientes, retuvimos la riqueza funcional, equitatividad funcional, y diversidad de RaoQ, representando aspectos complementarios de la diversidad funcional^{84,85}.

Obtuvimos mediciones de descomposición del material nativo y los téis rooibos y verde (materiales exógenos), para los períodos seco y activo de los charcos. La fracción de descomposición media fue de 0,41 (mínimo 0,01, de té rooibos y máximo 0,94, de material nativo, en fase activa). Para todos los materiales la descomposición fue mayor (0,47 vs 0,39) y más variable en la fase activa que en la seca. Por otro lado, el té verde se descompuso más (promedio de 0,6 entre períodos), el material nativo tuvo valores intermedios (0,38) y el té rooibos se descompuso menos (0,27). Tanto la fase del charco como el tipo de material, así como la interacción entre estos factores tuvieron efecto significativo en la fracción de descomposición ($R^2 = 0,69$). El efecto del material fue 16 veces mayor que el de la fase del charco y 82 veces mayor que la interacción. La descomposición en la fase seca fue significativamente distinta entre los charcos y el pastizal que los rodea (experimento basado en la comparación pareada entre 10 charcos y su pastizal adyacente). Si bien no lo medimos explícitamente, asumimos que esto también sucede en la fase activa. Este resultado resalta la identidad de los charcos temporales, no solo a escala comunitaria, como surgió del relevamiento florístico, sino también a nivel ecosistémico. Los charcos, incluso al secarse, mantienen una dinámica ecosistémica propia y distinta a la del pastizal circundante. En cuanto a las curvas de descomposición en condiciones controladas, en 131 días, la fracción de descomposición promedio fue de 0,79 para el té verde, 0,77 para *Myriophyllum aquaticum*, 0,7 para *Luziola peruviana*, 0,62 para la mezcla metacomunitaria, 0,3 para *Eryngium eburneum* y 0,29 para el té rooibos. Las curvas de descomposición fueron significativamente distintas para todas las variedades, excepto para *Eryngium* y té rooibos. Esto indica que la descomposición del material vegetal es altamente dependiente de su calidad estructural y bioquímica, en concordancia con otros trabajos^{79,86–89}. Nuestros resultados además validan el método del té (tea-bag index), ya que tanto las mezclas

comunitarias, la metacomunitaria, como las tres especies consideradas tuvieron valores de descomposición entre los del té verde (material extremadamente lábil) y el té rooibos (extremadamente recalcitrante)⁷⁹. La mezcla metacomunitaria estuvo compuesta por las especies dominantes del sistema, en proporción relativa a sus abundancias. Su descomposición intermedia entre la de especies lábiles (*Myriophyllum_aquaticum* y *Luziola_peruviana*) y una recalcitrante (*Eryngium_eburneum*) sugiere que el efecto de razón de biomasa⁹⁰ estaría caracterizando el proceso de descomposición a escala comunitaria.

En cuanto a los determinantes de la descomposición de la vegetación nativa, tanto la riqueza funcional como la diversidad de RaoQ tuvieron un efecto significativo, aunque variable entre las fases de los charcos. En general, diversidad funcional promovió la descomposición, en concordancia con los principales mecanismos BEF. Tanto la complementariedad entre especies como el efecto de selección podrían explicar esta relación positiva. El área foliar (la media ponderada comunitaria, CWM) estuvo asociada positivamente con la descomposición en ambas fases. En la fase activa, el contenido de materia seca tuvo un efecto negativo, mientras que en la fase seca el contenido de nitrógeno favoreció la descomposición. Una elevada área foliar y contenido de nitrógeno y una baja materia seca en los tejidos en relación con altas tasas de descomposición concuerda con la hipótesis del espectro económico de las plantas^{91–94}. Las características físicas de los charcos fueron importantes predictores únicamente en la fase seca. Los charcos circulares y conectados tuvieron mayores tasas de descomposición que los lineales y aislados. Respecto a esto último, las centralidades de proximidad e intermediación fueron predictores de la descomposición de vegetación nativa en la fase seca. La centralidad de proximidad refleja hasta qué punto un charco está conectado con todos los demás (conexión con toda la red), mientras que la de intermediación está relacionada con el papel de un charco en conectar a otros dos, representando las escalas global y regional respectivamente. Su importancia para un proceso ecosistémico en la fase seca y no en la activa es llamativo, porque las características físicas de los charcos corresponden a (y se midieron en) la fase húmeda. En cualquier caso, la forma y el tamaño de los charcos, así como su centralidad (posición en el paisaje) no cambian entre fases. Posiblemente, exista un efecto indirecto de las características abióticas de los charcos sobre la descomposición, a través de la selección de rasgos en las comunidades vegetales. Por último, la varianza explicada fue hasta 3 veces mayor en la fase seca que en la húmeda. En conjunto, nuestros resultados sugieren que el clima, las condiciones del suelo y la composición funcional, que determinan la calidad y diversidad de la vegetación nativa, fueron importantes impulsores de su descomposición, en concordancia con las estrategias económicas de las plantas y el marco BEF. Por otro lado, la centralidad fue determinante de la descomposición, lo que sugiere un proceso que opera a escala de metaecosistema.

Tanto el stock de biomasa (indicador de productividad) como su variabilidad temporal (inverso a la estabilidad) estuvieron correlacionadas con distintos momentos de la distribución de atributos, así como con factores ambientales locales y regionales de los charcos. Los modelos seleccionados explicaron un alto porcentaje de la varianza, con valores de R² de 0,70 y 0,56 respectivamente. La biomasa promedio en todo el período disminuyó con la riqueza vegetal. Este resultado es contrario a lo esperado por los mecanismos BEF. Sin embargo, varios estudios han reportado relaciones no significativas y negativas^{95,96}. Un aumento en el contenido medio de nitrógeno foliar promovió la productividad, mientras que el sesgo positivo (CWS) en biomasa seca foliar la disminuyó. Estos resultados se alinean con la teoría del espectro económico en hojas: contenidos altos en nutrientes y agua, están correlacionados entre sí y con tasas de crecimiento altas, configurando una estrategia "adquisitiva"⁹¹. Por otro lado, la varianza en la altura de las plantas (CWV) estuvo correlacionada positivamente con la biomasa. Esta relación es coherente con el mecanismo de complementariedad; una comunidad formada por plantas de distintas alturas haría un mejor aprovechamiento total de la luz que incide sobre los charcos^{97,98}. Además, en los charcos la altura de las plantas está relacionada con su forma de vida (emergente, sumergida, flotante), significando también un aprovechamiento más completo de los microambientes y de la columna de agua. Los charcos más heterogéneos (mayor número de "islas") fueron más productivos, en concordancia con el resultado anterior. La heterogeneidad espacial ha sido históricamente señalada como un mecanismo para la partición de nicho⁹⁹, base de la complementariedad. En la misma línea, los charcos con hidroperíodo más largo, por lo tanto, más estables, fueron menos productivos, señalando a la heterogeneidad temporal como otro mecanismo posible de complementariedad entre especies, posiblemente a través del recambio florístico direccional o cíclico. Finalmente, dos métricas de centralidad de los charcos fueron predictoras de la biomasa. Por un lado, los charcos más centrales en el paisaje a escala global, fueron más productivos. Este resultado es coherente con nuestra hipótesis. Tanto a través del flujo de individuos, y todos los mecanismos de ensamblaje asociados, como del flujo de agua y nutrientes, una posición central en el paisaje favorecería la productividad. Por otro lado, a escala de vecindario, local, el aislamiento promovió la productividad. Este resultado sugiere que en los charcos periféricos y con pocos vecinos la selección favorecería plantas más productivas. Esto está en línea con el efecto de selección¹⁰⁰, posiblemente producto de una alta competencia local.

En cuanto a los determinantes del coeficiente de variación en la biomasa, las comunidades en promedio más ricas fueron

más estables, en concordancia con el marco teórico de BEF. Además, las comunidades con un sesgo hacia áreas foliares grandes y hacia un contenido hídrico alto, fueron más estables. Esto sugiere que la estrategia adquisitiva, asociada a plantas competidoras, podría promover la estabilidad, además de la producción, apuntando al efecto de selección como mecanismo que determina el funcionamiento ecosistémico. En cuanto a las variables ambientales, la homogeneidad espacial promovió la estabilidad, contrario al hidoperíodo. Posiblemente el hidoperíodo corto promueva un mayor recambio de especies, mecanismo asociado al mantenimiento de la estabilidad a nivel ecosistémico^{101,102}.

Las comunidades presentaron un gradiente de coeficientes de selección, representando escenarios que van desde un ensamblaje basado en nicho hasta uno neutral, independiente de rasgos (103 resultados en prensa, financiados con fondos CSIC y ANII previos a este proyecto). La variación en el tamaño de los charcos, el hidoperíodo, el aislamiento y la heterogeneidad determinaron un gradiente de selección en rasgos relacionados con la resistencia a la sequía, la historia vital y las estrategias de dispersión (atributos funcionales tomados de literatura). El gradiente selección-estocasticidad presentó una relación en forma joroba con el aislamiento de los charcos, mientras que el área aumentó la riqueza taxonómica pero disminuyó la diversidad funcional, determinando efectos indirectos negativos y positivos sobre la estocasticidad. Estos resultados indican que la configuración del paisaje y las condiciones locales tienen efectos directos e indirectos en los procesos de ensamblaje. En este trabajo constatamos una correlación entre el coeficiente de selección y el funcionamiento ecosistémico (biomasa, variación en biomasa y descomposición), pero los determinantes antes mencionados fueron más relevantes (el coeficiente de selección no fue retenido en la selección de modelos). Nuestros resultados enfatizan la relevancia de atributos particulares como determinantes del funcionamiento ecosistémico, evidenciando los procesos de selección en la estructura funcional comunitaria, medida a través de variaciones en la forma de la distribución de atributos.

Estos resultados se verán reflejados en la publicación de artículos (manuscrito en elaboración). Las bases de datos asociadas (listado de especies, atributos funcionales, medidas de descomposición, variables físico-químicas de suelo y agua, variables ambientales de los charcos) serán depositadas en repositorios abiertos una vez que los artículos sean aceptados. Asimismo, se presentaron resultados parciales en congresos (regional e internacional, ver adjuntos del informe).

Conclusiones y recomendaciones

Mediante este proyecto, pudimos hacer aportes que separamos en dos aspectos principales.

1) Aportes a la consolidación de la ecología de metaecosistemas

El tema central de este proyecto fue la relación entre la biodiversidad de las comunidades y su función ecosistémica. Estas están estrechamente vinculadas con el bienestar de la humanidad, a través de los servicios ecosistémicos¹⁰⁴. Actualmente, este es un tema prioritario de investigación en ecología, tomando especial relevancia en las últimas décadas, debido a la creciente pérdida de biodiversidad y por lo tanto de las funciones ecosistémicas asociadas^{105,106}. En este sentido, comprender a fondo los mecanismos que subyacen a la relación entre la diversidad y el funcionamiento ecosistémico es crucial. En las décadas pasadas se ha avanzado notablemente en la síntesis de los mecanismos principales mediante los cuales ocurre el ensamblaje de las comunidades locales en el contexto metacomunitario^{48–51,107}. Sin embargo, no ha ocurrido un desarrollo espejo en ecología de ecosistemas⁴², y el respaldo empírico es aún menor que el desarrollo teórico. Mediante este proyecto logramos avanzar en desentrañar el rol de la estructura del paisaje en el funcionamiento ecosistémico, mediado por su efecto en los procesos de ensamblaje comunitario y los patrones de diversidad funcional.

Identificar los escenarios que promueven un ensamblaje comunitario más neutral o determinado por los rasgos funcionales (nicho), es un objetivo en sí mismo, central en ecología y esto se vuelve un desafío cuando se consideran los datos de campo. En este trabajo nos basamos en el marco CATS y la cuantificación de los momentos de las distribuciones de atributos para dar cuenta de los procesos de selección en el sistema modelo de charcos temporales. Directamente o a través de la diversidad funcional, los procesos selectivos determinaron el funcionamiento ecosistémico. En este sistema, esto ocurrió para la producción de biomasa, su variabilidad temporal y la descomposición, tres de las principales funciones de los ecosistemas en la base de la trama trófica. La configuración del paisaje, que determinó el grado de aislamiento de cada comunidad, fue determinante de los procesos ecosistémicos directamente, e indirectamente a través del ensamblaje y la diversidad funcional. Sin embargo, esta relación fue variable entre procesos y métricas de centralidad. En líneas generales, en las comunidades centrales, el ensamblaje fue más estocástico y la diversidad funcional mayor, sugiriendo que la complementariedad sería el mecanismo BEF predominante, pero también que podría haber un mayor efecto de masa incidiendo en el ensamblaje comunitario. Por otro, en los charcos más aislados y chicos, el ensamblaje basado en nicho sugiere el efecto de selección como mecanismo BEF. En particular, observamos una

tendencia hacia plantas más adquisitivas en el espectro económico de las plantas, con una mayor producción de biomasa en estos charcos.

Logramos cuantificar la descomposición de plantas autóctonas a escala comunitaria y la relacionamos con variables bióticas y abióticas. Además validamos el método de "tea bags" por primera vez en este tipo de ecosistemas. Este enfoque metodológico podría ser importante para comprender la relación entre las propiedades de las comunidades y del ecosistema sin perder información ni realizar experimentos complejos, especialmente en ecosistemas diversos como los charcos temporales. Nuestros resultados sugieren que el clima, las condiciones del suelo y la diversidad funcional, que determinan la composición y los rasgos de la vegetación, son importantes impulsores de la descomposición vegetal, en concordancia con el marco de estrategias económicas de las plantas y los mecanismos BEF. Esta conexión es crucial para comprender la dinámica vegetación-suelo y clima en los humedales. Las métricas de conectividad fueron determinantes de la descomposición, y esta fue diferente entre los charcos y el pastizal circundantes. Esto sugiere un proceso que opera a escala de metaecosistema. En el actual escenario de fragmentación de los ecosistemas, estas tendencias empíricas contribuyen a la comprensión mecanicista de la conexión entre la estructura del paisaje y el ensamblaje de la biodiversidad.

Recientemente se ha consolidado la teoría de la ecología de metacomunidades. Nuestro equipo de investigación está abocado al análisis de la relación entre la diversidad y el gradiente centralidad-aislamiento entre las comunidades, donde distintos procesos determinan el ensamblaje comunitario con distinta importancia relativa. El aporte de este proyecto en este contexto, fue evaluar las implicancias de este nuevo abordaje en el funcionamiento ecosistémico. El respaldo empírico al marco teórico en desarrollo es imprescindible para validar la pertinencia de los mecanismos propuestos. La ecología de metaecosistemas tiene un desarrollo marcadamente menor que el de metacomunidades, a pesar de que la primera disciplina es la extensión natural de la última. Los avances en esta área se han centrado en describir cómo el flujo de materiales y energía entre ecosistemas determina la diversidad de distintos niveles tróficos dentro de las comunidades, o afecta la dinámica de fuente-sumidero entre parches. Estos avances han sido predominantemente teóricos. Mediante este proyecto pudimos abordar la otra cara del problema, evaluando empíricamente cómo el flujo de individuos entre parches afecta la función ecosistémica, aportando al desarrollo del área metaecosistemas.

2) Profundización en el conocimiento de las áreas de estudio y aportes a la gestión

Los charcos temporales son un tipo particular de humedales, que sostienen una alta diversidad en relación a su reducida extensión. Estos ecosistemas proveen importantes servicios ecosistémicos, ya sea en ambientes rurales como urbanos^{7,108}. Están amenazados debido a su disposición fragmentada y área pequeña, siendo su principal amenaza el cambio en el uso del suelo. En particular, las comunidades vegetales de charcos temporales están poco representadas en estudios florísticos a escala global. La amplia mayoría de los reportes son de Europa¹⁰⁹. Exceptuando el presente trabajo, casi no hay reportes para nuestra región, y los antecedentes son parciales. En ese sentido, y como paso natural que sigue al reporte de un listado de especies confiable, creemos que sería un buen aporte el análisis fitosociológico para caracterizar las comunidades vegetales dominantes en el sitio de estudio.

En cuanto a la estimación de funcionamiento ecosistémico, además de la productividad y estabilidad, se obtuvieron mediciones de descomposición del material nativo y los tés roibos y verde (materiales exógenos), para el período seco y activo de los charcos. Hasta donde conocemos, este es el primer reporte de descomposición con este método en charcos temporales, y que abarca las dos fases de estos ecosistemas¹¹⁰. Dada la importancia de los mismos, creemos que es un avance significativo para la comprensión de su funcionamiento ecosistémico. El estudio de estos ecosistemas está subrepresentado en la región, respecto a sistemas de charcos en el norte global. Esto genera sesgos en su conocimiento, dado que las regiones biogeográficas, el clima, el suelo y la geología, e incluso factores antrópicos, como el uso del suelo y las políticas de conservación, generan importantes variaciones en los patrones de diversidad a lo largo del planeta. En ese sentido, mediante este proyecto, aportamos elementos innovadores para un entendimiento más profundo de la ecología de los charcos temporales.

El área de estudio forma parte Los Humedales del Este, en Rocha. Esta región fue declarada Reserva de la Biósfera por el programa MAB de la UNESCO, y presenta una gran diversidad de ecosistemas naturales. Desde distintos ámbitos, incluido el estatal, se dedican recursos para la conservación de la diversidad en esta zona de interés. Nuestro equipo de trabajo ha estudiado este sistema de forma continua desde el año 2005, generando una importante base de datos. Se ha encontrado que la diversidad supera a la esperada. Nuestro trabajo consiste en describir y explicar los patrones de distribución de esa abundante diversidad. Este proyecto nos permitió conocer con mayor claridad y confianza la diversidad de plantas vasculares, generando un listado de referencia para los habitantes de la zona, personas, asociaciones, instituciones interesadas en su uso y conservación, y el público general. Además, esclarecimos los mecanismos ecológicos que conectan esa diversidad con el funcionamiento ecosistémico de los charcos. Cabe aclarar que parte de este funcionamiento es relevante para los propios productores de la zona. Por ejemplo, la productividad primaria de los

charcos influye directamente en la producción de carne y leche, ya que el ganado pastorea en los charcos. Además, son utilizados como fuente de agua potable, por lo que el correcto ciclado de los nutrientes es esencial para mantener el agua potable (evitar la eutrofización). Por último, la estabilidad en la producción de biomasa vegetal permite sostener la producción agropecuaria en el tiempo. A mayor escala espacial y temporal, la diversidad y funcionamiento de los charcos está conectada con la de otros cuerpos de agua y sistemas de humedales de la región, vía dispersión y mediante el efecto Moran. Los charcos podrían actuar como refugios de diversidad, funcionando como fuentes y sumideros para otros ecosistemas, tanto terrestres como acuáticos, dada su naturaleza "anfibia". Tanto los factores ambientales locales, como la conectividad fueron determinantes de la biomasa, estabilidad y descomposición. El grado de conectividad (flujo de individuos) ente los charcos depende de las capacidades de dispersión de las especies, pero también de la configuración de los charcos en el paisaje. Así, este paisaje se vería afectado tanto por la adición o la desaparición (más probable) de charcos, como por la modificación de la matriz de pastizal en que están situados. La matriz podría actuar como un corredor o una barrera a la dispersión, dependiendo de qué tan habitable y transitable sea. Por ejemplo, el uso de herbicidas o la aparición de patógenos en el pastizal podrían afectar la dispersión de plantas entre charcos, afectando a las diásporas mientras lo atraviesan. La sustitución del pastizal por un cultivo o una forestación podría cambiar las condiciones microclimáticas afectando también la dispersión. Nuestra recomendación en esa línea es que, en aras de la conservación de la diversidad de los humedales y la producción de estos predios en particular, se eviten las modificaciones profundas, como el cambio en la cobertura vegetal o el secado de los charcos. El conocimiento profundo de los sistemas naturales contribuye significativamente al éxito de las políticas de manejo. Generar una línea de base sólida es imprescindible para la conservación de la biodiversidad; este proyecto contribuyó en ese sentido.

Referencias bibliográficas

1. Loreau, M. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 365, 49–60 (2010).
2. Naeem, S. Ecosystem Consequences of Biodiversity Loss?: *Ecology* 83, 1537–1552 (2002).
3. Midgley, G. F. Biodiversity and ecosystem function. *Science* (1979) 335, 174–175 (2012).
4. Chapin, F. S. et al. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–242 (2000).
5. McCann, K. S. The diversity–stability debate. *Nature* 405, (2000).
6. Rooney, N. & McCann, K. S. Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends Ecol Evol* 27, 40–45 (2012).
7. Piñeiro-Guerra, J. M., Fagúndez-Pachón, C., Oesterheld, M. & Arim, M. Biodiversity-productivity relationship in ponds: Community and metacommunity patterns along time and environmental gradients. *Austral Ecol* n/a-n/a (2014) doi:10.1111/aec.12149.
8. Tilman, Johannes;?, Wedin, David;?, Reich, Peter;?, Ritchie, Mark;?, Siemann, Evan, D.?, K. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. Source: *Science, New Series* 277, 1300–1302 (1997).
9. Loreau, M. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. *Oikos* 91, 3–17 (2000).
10. Loreau, M. et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294, 804–8 (2001).
11. Hooper, D. U., Chapin III, F. S. & Ewel, J. J. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol Monogr* 75, 3–35 (2005).
12. Duffy, J. E. et al. The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. *Ecol Lett* 10, 522–538 (2007).
13. Doak, D. F. et al. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *Am Nat* 151, 264–276 (1998).
14. Loreau, M. & de Mazancourt, C. Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms. *Ecol Lett* 16, 106–115 (2013).
15. Naeem, S. & Li, S. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390, 507–509 (1997).
16. Naeem, S. et al. Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. *Issues in Ecology* 1–13 (1999) doi:10.1890/0012-9623(2005)86[249b:IIE]2.0.CO;2.
17. Lawton, J. H. What Do Species Do in Ecosystems. *Oikos* 71, 367–374 (1994).
18. Yachi, S. & Loreau, M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, 1463–1468 (1999).
19. Tilman, D. The Ecological Consequences of Changes in Biodiversity: A Search for General Principles. *Ecology* 80, 1455–1474 (1999).
20. Tilman, D., Isbell, F. & Cowles, J. M. Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 45, 471–493 (2014).
21. Wang, S. et al. How complementarity and selection affect the relationship between ecosystem functioning and stability. *Ecology* 102, 1–12 (2021).
22. Steudel, B. et al. Contrasting biodiversity – ecosystem functioning relationships in phylogenetic and functional diversity. *New Phytologist* (2016) doi:10.1111/nph.14054.
23. Loreau, M. From population to ecosystems: theoretical foundations for a new ecological synthesis. (Princeton University Press, Oxford and Princeton, 2010).
24. Garnier, E., Navas, M. L. & Grigulis, K. Plant Functional Diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties. (2016).
25. Griffin, J. N., Méndez, V., Johnson, A. F., Jenkins, S. R. & Foggo, A. Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos* 118, 37–44 (2009).
26. Petchey, O. L. & Gaston, K. J. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecol Lett* 9, 741–758 (2006).
27. Petchey, O. L. & Gaston, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecol Lett* 5, 402–411 (2002).
28. Cornelissen, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335–380. *Aust J Bot* 51, 335–380 (2003).
29. Pérez-Harguindeguy, N. et al. New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 61, 167–234 (2013).
30. Diaz, S. et al. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15,

295–304 (2004).

31. Asner, G. P. et al. Scale dependence of canopy trait distributions along a tropical forest elevation gradient. *New Phytologist* 214, 973–988 (2017).
32. McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. & Westoby, M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol Evol* 21, 178–185 (2006).
33. Enquist, B. J. et al. Scaling from Traits to Ecosystems: Developing a General Trait Driver Theory via Integrating Trait-Based and Metabolic Scaling Theories. *Advances in Ecological Research* vol. 52 (Elsevier Ltd., 2015).
34. Messier, J., McGill, B. J., Enquist, B. J. & Lechowicz, M. J. Trait variation and integration across scales: is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography* 40, 685–697 (2017).
35. Grime, J. P. & Pierce, S. The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems. *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems* (2012). doi:10.1002/9781118223246.
36. Lavorel, S. & Garnier, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits?: *Funct Ecol* 545–556 (2002).
37. Diaz, S. & Cabido, M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol Evol* 16, 646–655 (2001).
38. Ray, P. et al. funcionales de plantas Díaz Lavorel Poorter Jaureguiberry Gurvich Urcelay Veneklaas Funes Quétier , M. G. A. van der Heijden , L. Sack , B. Blonder , P. Poschlod , M. V. Vaieretti , G. Steege. 167–234 (2016).
39. Shipley, B., Lechowicz, M. J., Wright, I. & Reich, P. B. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87, 535–541 (2006).
40. Baiser, B., Buckley, H. L., Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. Predicting food-web structure with metacommunity models. *Oikos* 122, 492–506 (2013).
41. Carrara, F., Altermatt, F., Rodriguez-Iturbe, I. & Rinaldo, A. Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 5761–5766 (2012).
42. Loreau, M., Mouquet, N. & Holt, R. D. Meta-ecosystems: A theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecol Lett* 6, 673–679 (2003).
43. Borthagaray, A. I., Arim, M. & Marquet, P. a. Connecting landscape structure and patterns in body size distributions. *Oikos* 121, 697–710 (2012).
44. Borthagaray, A. I., Pinelli, V., Berazategui, M., Rodríguez-Tricot, L. & Arim, M. Effects of Metacommunity Networks on Local Community Structures: From Theoretical Predictions to Empirical Evaluations. *Aquatic Functional Biodiversity* (2015). doi:10.1016/B978-0-12-417015-5.00004-9.
45. Borthagaray, A. I., Berazategui, M. & Arim, M. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos* 124, 1383–1390 (2015).
46. Borthagaray, A. I., Arim, M. & Marquet, P. a. Inferring species roles in metacommunity structure from species co-occurrence networks. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 281, 20141425- (2014).
47. Economo, E. P. & Keitt, T. H. Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. *Oikos* 119, 1355–1363 (2010).
48. Leibold, M. A. et al. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7, 601–613 (2004).
49. Chase, J. & Bengtsson, J. Increasing spatio-temporal scales: Metacommunity ecology. in *Community Ecology* 57–68 (2009).
50. Urban, M. C. et al. The evolutionary ecology of metacommunities. *Trends Ecol Evol* 23, 311–317 (2008).
51. Holyoak, M., Leibold, M. A. & Holt, R. D. Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities. (2005).
52. Logue, J. B., Mouquet, N., Peter, H. & Hillebrand, H. Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory. *Trends Ecol Evol* 26, 482–491 (2011).
53. Vellend, M. *The Theory of Ecological Communities*. (Princeton University Press, 2016).
54. Vellend, M. 2010 *Community Ecology*. 85, 183–206 (2010).
55. Hanski, I. *Metapopulation Ecology*. (Oxford, 1999).
56. Shmida, A. & Wilson, M. V. Biological Determinants of Species Diversity. *J Biogeogr* 12, 1 (1985).
57. Eriksson, A., Elias-Wolff, F., Mehlig, B. & Manica, A. The emergence of the rescue effect from explicit within- and between-patch dynamics in a metapopulation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20133127–20133127 (2014).
58. Ai, D., Gravel, D., Chu, C. & Wang, G. Spatial Structures of the Environment and of Dispersal Impact Species Distribution in Competitive Metacommunities. *PLoS One* 8, (2013).
59. Gravel, D., Guichard, F., Loreau, M. & Mouquet, N. Source and sink dynamics in meta-ecosystems. *Ecology* 91, 2172–2184

(2010).

60. Chase, J. M. & Ryberg, W. A. Connectivity, scale-dependence, and the productivity-diversity relationship. *Ecol Lett* 7, 676–683 (2004).
61. Schiesari, L., Leibold, M. A. & Burton, G. A. Metacommunities, metaecosystems and the environmental fate of chemical contaminants. *Journal of Applied Ecology* 55, 1553–1563 (2018).
62. Gravel, D., Massol, F. & Leibold, M. A. Stability and complexity in model meta-ecosystems. *Nat Commun* 7, 12457 (2016).
63. Wang, S. & Loreau, M. Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities. *Ecol Lett* 19, 510–518 (2016).
64. Leibold, M. A., Chase, J. M. & Ernest, S. K. M. Community assembly and the functioning of ecosystems: how metacommunity processes alter ecosystems attributes. *Ecology* (2016) doi:<https://doi.org/10.1002/ecy.1697>.
65. Guichard, F. Recent advances in metacommunities and meta-ecosystem theories. *F1000Res* 6, 610 (2017).
66. Borthagaray, A. I., Arim, M. & Marquet, P. a. Inferring species roles in metacommunity structure from species co-occurrence networks. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 281, 20141425- (2014).
67. Borthagaray, A. I., Berazategui, M. & Arim, M. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos* 124, 1383–1390 (2015).
68. Shipley, B. Community assembly, natural selection and maximum entropy models. *Oikos* 119, 604–609 (2010).
69. Shipley, B. From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities. (Cambridge University Press, Cambridge., 2010).
70. Shipley, B. Measuring and interpreting trait-based selection versus meta-community effects during local community assembly. *Journal of Vegetation Science* 25, 55–65 (2014).
71. Warton, D. I. et al. So Many Variables: Joint Modeling in Community Ecology. *Trends Ecol Evol* 30, 766–779 (2015).
72. Laufer, G. et al. Diet of four annual killifishes?: an intra and interspecific comparison. 7, 77–86 (2009).
73. Arim, M., Abades, S. R., Laufer, G., Loureiro, M. & Marquet, P. a. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos* 119, 147–153 (2010).
74. Arim, A. S., Berazategui, M., Barreneche, J. M. & Ziegler, L. Determinants of Density – Body Size Scaling Within Food Webs and Tools for Their Detection. vol. 45 (2011).
75. Cornelissen, J. H. C. et al. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide . *Aust J Bot A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Aust J Bot* 51, 335–380 (2003).
76. Pérez-Harguindeguy, N. et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 61, 167–234 (2013).
78. Petchey, O. L. & Gaston, K. J. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecol Lett* 9, 741–758 (2006).
79. Keuskamp, J. A., Dingemans, B. J. J., Lehtinen, T., Sarneel, J. M. & Hefting, M. M. Tea Bag Index: A novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems. *Methods Ecol Evol* 4, 1070–1075 (2013).
80. Zuur. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R.* (2009).
81. Andrade, B. O. et al. Vascular plant species richness and distribution in the Río de la Plata grasslands. *Botanical Journal of the Linnean Society* 188, 250–256 (2018).
82. Probides - Publicaciones. <https://www.probides.org.uy/publicaciones.php?id=2779>.
83. Lambers, H., Chapin, F. S. & Pons, T. L. Plant Physiological Ecology. *Journal of Chemical Information and Modeling* vol. 53 (2008).
84. Violle, C. et al. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892 (2007).
85. Violle, C. et al. Plant functional traits capture species richness variations along a flooding gradient. *Oikos* 120, 389–398 (2011).
86. Cornwell, W. K. et al. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol Lett* 11, 1065–1071 (2008).
87. Strickland, M. S., Osburn, E., Lauber, C., Fierer, N. & Bradford, M. A. Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Funct Ecol* 23, 627–636 (2009).
88. Mueller, P. et al. Global change effects on decomposition processes in tidal wetlands?: implications from a global survey using standardized litter. *Biogeosciences Discussions* 1–30 (2017) doi:10.5194/bg-15-3189-2018.
89. Martínez-García, L. B., Korthals, G. W., Brussaard, L., Mainardi, G. & de Deyn, G. B. Litter quality drives nitrogen release, and agricultural management (organic vs. conventional) drives carbon loss during litter decomposition in agro-ecosystems. *Soil Biol Biochem* 153, (2021).
90. Grime, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902–910 (1998).

91. Wright, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827 (2004).
92. Díaz, S. et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, 167–171 (2016).
93. Pan, Y. et al. Global patterns of the leaf economics spectrum in wetlands. *Nature Communications* 2020 11:1 11, 1–9 (2020).
94. Onoda, Y. et al. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *N. Phytol.* 214, 1447–1463 (2017).
95. Fridley, J. D. The influence of species diversity on ecosystem productivity: How, where, and why? *Oikos* 93, 514–526 (2001).
96. Huston, M. A. et al. No consistent effect of plant diversity on productivity: Response. *Science* (1979) 289, 1255 (2000).
97. Hector, A. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos* 82, 597–599 (1998).
98. Loreau, M. & Hector, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 2001 412:6842 412, 72–76 (2001).
99. Yang, Z. et al. The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Sci Rep* 5, 1–7 (2015).
100. Jing, J., Martijn Bezemer, T. & van der Putten, W. H. Complementarity and selection effects in early and mid-successional plant communities are differentially affected by plant-soil feedback. (2015) doi:10.1111/1365-2745.12388.
101. Pinelli, V. El ambiente y la estructura comunitaria como determinantes de la estabilidad en comunidades vegetales de charcos temporales. (Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas. Universidad de la República. Uruguay, 2016).
102. Pinelli, V. & Arim, M. The complexity-stability relationship: a multi-dimensional approach for the study of vegetal communities of temporary ponds. in prep.
103. Matías Arim et al. Chance and necessity in the assembly of plant communities: stochasticity increases with size, isolation, and diversity of temporary ponds. in press.
104. Naeem, S., Bunker, D. E., Hector, A., Loreau, M. & Perrings, C. Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing. An ecological and economic perspective. (Oxford University Press Inc., New York, 2009).
105. Millennium Ecosystem Assessment. (2005).
106. Cardinale, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67 (2012).
107. Logan, M. Biostatistical Design and Analysis Using R: A Practical Guide. *Biostatistical Design and Analysis Using R: A Practical Guide* (2010). doi:10.1002/9781444319620.
108. de Meester, L. et al. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquat Conserv* 15, 715–725 (2005).
109. García-Girón, J., Wilkes, M., Fernández-Aláez, M. & Fernández-Aláez, C. Processes structuring macrophyte metacommunities in Mediterranean ponds: Combining novel methods to disentangle the role of dispersal limitation, species sorting and spatial scales. *J Biogeogr* 46, 646–656 (2019).
110. Seelen, L. M. S. et al. An affordable and reliable assessment of aquatic decomposition: Tailoring the Tea Bag Index to surface waters. *Water Res* 151, 31–43 (2019).

Licenciamiento

Reconocimiento-NoComercial 4.0 Internacional. (CC BY-NC)