



Informe final publicable de proyecto

Ambiente, energía y temperatura como determinantes de patrones latitudinales de diversidad en un contexto metacomunitario

Código de proyecto ANII: FCE_1_2021_1_167009

Fecha de cierre de proyecto: 01/11/2024

BORTHAGARAY PERADOTTO, Ana Ines (Responsable Técnico - Científico)

AGOSTO, Bruno (Investigador)

REICHMANN MARTINEZ, Florencia (Investigador)

DE LEÓN, Agustin (Investigador)

LOUREIRO BARRELLA, Marcelo (Investigador)

ARIM IHLENFELD, Matías (Investigador)

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

Resumen del proyecto

La variación latitudinal en diversidad es uno de los fenómenos más atendidos en Ecología y Biogeografía, pero con más de 40 hipótesis disponibles no existe consenso en los mecanismos involucrados. Según su énfasis, estas hipótesis se agrupan en “factores ambientales”: energía, área, densidad, favorabilidad ambiental, disturbios (frecuentemente mediadas por densidad de individuos), “históricas”: conservación de nicho y tiempo evolutivo, y “evolutivas”: diferencias en tasas de diversificación. La evaluación y ponderación de estos mecanismos está limitada por la falta de información a escala continental, la co-variación entre potenciales determinantes y la falta de modelos mecanicistas que combinen diferentes mecanismos. La reciente “Teoría de la Biodiversidad Global” (TBG), unifica estos mecanismos logrando así explicar variaciones geográficas en diversidad en base a gradientes de productividad, área y energía que afectan el tamaño de las comunidades, y gradientes térmicos que afectan la tasa de especiación y el tiempo generacional de las comunidades. Los ecosistemas lénticos constituyen comunidades discretas con diversidades fuertemente afectadas por la dispersión de organismos. Las hipótesis de disponibilidad ambiental y temperatura son consideradas claves en estos sistemas, con el potencial de explicar sus gradientes latitudinales en biodiversidad. Esta propuesta evaluará explícitamente la importancia de los principales mecanismos que afectan las variaciones geográficas en diversidad de cuerpos lénticos. Utilizando peces anuales de Sudamérica como modelo, se evaluó el potencial de la TBG, sus mecanismos subyacentes, y la estructura del paisaje como determinantes de las variaciones geográficas en los patrones de diversidad.

Ciencias Naturales y Exactas / Ciencias Biológicas / Ecología / Biodiversidad

Palabras clave: patrones latitudinales de diversidad / metacomunidades / teoría metabólica /

Antecedentes, problema de investigación, objetivos y justificación.

Uno de los patrones biogeográficos más reportados y ampliamente aceptado en ecología es el incremento de la biodiversidad hacia menores latitudes (Cao et al. 2021; Gaston 2000; Gaston and Blackburn 2000; Hernández et al. 2021; Rohde 1992; Schumm et al. 2019; Usinowicz et al. 2017; Worm and Tittensor 2018b). Más discutible han sido los potenciales mecanismos asociados a dicho patrón (Hillebrand 2004; Mittelbach et al. 2007; Tomašových 2019). Con más de 40 hipótesis disponibles, la formalización de mecanismos para explicar este patrón ha crecido más rápida que su evaluación empírica (Kinlock et al. 2018; Pontarp et al. 2019; Rohde 1992; Willig et al. 2003; Willig and Presley 2018). La diversidad de hipótesis se ha relacionado con tres grandes grupos de mecanismos (Pontarp et al. 2019; Storch 2012). Hipótesis basadas en factores ambientales frecuentemente mediadas por la densidad de individuos (Currie et al. 2004; Storch 2012; Storch et al. 2018). Esto es, factores como área, densidad, estabilidad ambiental y energía que ponen un límite máximo al número de individuos y de especies que una comunidad local puede soportar—i.e. capacidad de carga en diversidad (Brown 2014; Storch et al. 2018). Otro grupo corresponde a mecanismos asociados a factores históricos como conservación de nicho y tiempo evolutivo que favorecen la acumulación de especies en los trópicos (Wiens et al. 2010; Wiens and Donoghue 2004; Wiens and Graham 2005). El tercer grupo corresponde a hipótesis evolutivas asociadas a diferencias en tasas de diversificación por temperatura (Mittelbach et al. 2007; Rabosky et al. 2018), área (Kisel et al. 2011; Mittelbach et al. 2007) y/o restricciones en la dispersión (Pellissier 2015). En general, se trata de mecanismos no excluyentes y probablemente complementarios, lo que dificulta la evaluación de sus predicciones (Pontarp et al. 2019; Storch 2012).

La Teoría de Metacomunidades se ha posicionado como marco central en ecología, siendo clave para comprender los patrones de diversidad desde escalas locales a geográficas (Chase et al. 2020; Leibold and Chase 2018; Thompson et al. 2019; Vellend 2016). Esta teoría combina el efecto de los procesos de especiación, dispersión, selección y deriva en el ensamblaje de las comunidades (Vellend 2010, 2016). La especiación es la fuente regional de las especies disponibles para los ensambles locales. El flujo de individuos desde el pool y entre las comunidades interactúa con los filtros locales determinando los patrones de diversidad (Brown et al. 2017; Jabot et al. 2020; Leibold and Chase 2018). La naturaleza estocástica de estos procesos implica un papel importante de la deriva ecológica, la cual es contrarrestada por los procesos de selección (Vellend 2010, 2016). Conceptualmente esto implica un cambio notable en la teoría ecológica (Altermatt 2013; Brown et al. 2011; Leibold and Chase 2018; Tonkin et al. 2018; Vellend 2016), en donde prácticamente todos los mecanismos analizados han mostrado ser sensibles al contexto metacomunitario en que operen (Hubbell 2001; Loreau and Mouquet 1999; Mougi and Kondoh 2016; Mouquet and Loreau 2002, 2003; Pillai et al. 2012). Esto también es particularmente relevante con relación al análisis de los patrones latitudinales de diversidad (Pontarp et al. 2019). Muchas hipótesis en este marco suelen limitarse a mecanismos de ensamblaje basados en nicho operando en comunidades locales (MacArthur 1964; MacArthur and Levins 1967; Rohde 1992). La teoría de metacomunidades es así un marco lógico para avanzar en el análisis de los mecanismos que determinan los patrones geográficos de biodiversidad y su evaluación empírica.

La recientemente propuesta Teoría de Biodiversidad Global, (sensu Worm and Tittensor 2018b) ha implicado un avance concreto en este contexto. Esta teoría unifica las teorías de Metacomunidades, Metabólica y de Nicho permitiendo con esto una explicación mecanicista a las variaciones en riqueza de bivalvos, peces, anfibios, reptiles y mamíferos en sistemas terrestres, dulceacuícolas, costeros y marinos

a nivel planetario. Los modelos de coalescente y de lotería (Chesson 2000; Hubbell 2001; Munoz and Couteron 2011; Munoz et al. 2018; Sokol et al. 2017) basados en individuos son utilizados en la Teoría de Biodiversidad Global a escala global, representando el sistema de estudio como una grilla en donde el tamaño de la comunidad depende de la productividad y disponibilidad de hábitat, y la frecuencia de reemplazo y especiación de organismos depende de la temperatura en cada celda de 880 x 880 kilómetros. Incorporando así explícitamente los procesos de dispersión y estructuración espacial de la teoría de metacomunidades (ver Tittensor and Worm 2016). La Teoría Metabólica da cuenta aquí del efecto de la temperatura en la velocidad de especiación y reemplazo generacional. Las tasas de actividad biológica y reacciones bioquímicas aumentan exponencialmente con la temperatura interna de los organismos (Brown 2014; Gillooly et al. 2001). La temperatura aumenta las tasas de mutación, crecimiento poblacional, consumo de recursos y metabolismo, determinando menores tiempos generacionales y mayores tasas de divergencia, lo cual se ha conectado con los patrones geográficos de biodiversidad en ectotermos (Allen et al. 2002; Brown 2014; Canavero et al. 2018; Humphries and McCann 2014; Rohde 1992; Segura et al. 2015; Sibly et al. 2012; Storch 2012). La teoría de nicho, incorporada como gradientes en la similitud de especies que afecta la coexistencia, tuvo un desempeño comparativamente menor en la explicación de los patrones de biodiversidad a la escala explorada por Worm and Tittensor (2018b) Reconociendo el importante avance que ha significado esta teoría, una importante limitante es la escala a la cual los modelos y los datos ambientales son utilizados. Los modelos explorados consideran entre 8 y 256 individuos (o poblaciones) en celdas de miles de kilómetros cuadrados y la heterogeneidad interna de las celdas es resumida en valores promedios o agregados. Esto limita el rango de mecanismos considerados, excluyendo en particular el efecto de las dinámicas metacomunitarias en los paisajes locales.

Los cuerpos lénticos de agua dulce constituyen comunidades relativamente discretas, con patrones de diversidad fuertemente afectados por la dispersión de organismos en el paisaje—i.e. metacomunidad (Cunillera-Montcusí et al. 2021; Heino et al. 2017). Tempranamente, se reconoció que los tamaños y densidades de cuerpos de agua, así como su persistencia temporal, varía significativamente entre regiones y que esto explicaría diferencias en las diversidades que albergan (Batzer et al. 2015; Dantas et al. 2019; Keitt et al. 2001; Tonkin et al. 2017). Consecuentemente, las hipótesis relativas a la disponibilidad de hábitat serían particularmente importantes para explicar los gradientes geográficos en diversidad en estos sistemas (Firmiano et al. 2021; Stendera et al. 2012; Stenert et al. 2020; Wellborn et al. 1996). Por otro lado, la energía disponible, la productividad y la temperatura son reconocidos determinantes de los patrones de biodiversidad en sistemas límnicos (Carpenter et al. 1992; Scheffer et al. 2006; Takimoto et al. 2012) así como de su variación a nivel continental (Bailly et al. 2014; Kruk et al. 2016; Miller and Román-Palacios 2020). Sudamérica presenta una amplia cobertura de humedales con cuerpos de agua temporales y permanentes presentes en casi todas las regiones y albergando una alta diversidad (ver Dantas et al. 2019; Reis et al. 2016).

En el presente proyecto se avanzará en el desarrollo de la Teoría de Biodiversidad Global enfocado en cuerpos de agua dulce temporales y permanentes de Sudamérica, y la diversidad de peces anuales como modelos. De este modo, se trabajará a una escala de alta resolución espacial combinando la información satelital disponibles con modelos metacomunitarios que incorporarán de forma explícita el efecto de la temperatura y precipitaciones, así como la disponibilidad y distribución espacial de los cuerpos de agua dulce. Un logro destacable ha sido la generación de modelos corridos sobre sistemas espacialmente explícitos de hasta aprox. 5000 comunidades locales y 1000 individuos, en tiempos computacionales razonables (ver Cunillera-Montcusí et al. 2021). Esta escala espacial de análisis permitirá contar con información sobre sistemas con diferentes condiciones donde será posible el desacople de las variables ambientales. Por último, se realizará un ajuste por métodos de máxima verosimilitud de modelos con diferentes combinaciones de los mecanismos propuestos para explicar los gradientes latitudinales de biodiversidad y la diversidad efectivamente observada. Este enfoque proveerá una estimación general del efecto del paisaje de cuerpos lénticos a lo largo de Sudamérica en los patrones de diversidad.

Objetivos

Objetivo general. Esta propuesta buscó avanzar en los mecanismos potenciales para explicar los gradientes latitudinales de biodiversidad en sistemas lénticos, y de este modo contribuir al desarrollo de la Teoría de Biodiversidad Global.

Objetivos específicos.

- 1) Generar una mapa-grilla para Sudamérica con celdas de 10x10Kms donde en cada celda, a resolución de 30 metros, se determinará: i) la disponibilidad y distribución espacial de cuerpos de agua dulce—i.e. área total, persistencia temporal—y ii) variables ambientales—i.e. temperatura, precipitación y evapotranspiración potencial.
- 2) Generar un modelo basado en individuos que incorpore el efecto de la productividad y disponibilidad de hábitats en el tamaño de la comunidad, y el efecto de la temperatura en la frecuencia de reemplazo y especiación de organismos. Asimismo, el modelo incorporará explícitamente los procesos de dispersión y la estructura espacial de la metacomunidad de charcos.
- 3) Determinar la variación geográfica de la diversidad alfa, beta y gama esperada por el modelo teórico en gradientes de capacidad de dispersión y bajo la acción independiente y conjunta de los diferentes mecanismos propuestos (energía, disponibilidad de hábitat, temperatura, área, disturbio).
- 4) Determinar la variación geográfica de la diversidad alfa, beta y gama observada para peces anuales en Sudamérica. Evaluar mecanismos potenciales sobre la diversidad en base a los modelos basados en individuos ajustados a los patrones observados de

diversidad.

Metodología/Diseño del estudio

Se realizaron simulaciones basadas en modelos de lotería corridos sobre sistemas espacialmente explícitos definidos por imágenes satelitales de alta resolución (30 metros) y que incorporan variables ambientales claves—ejemplo temperatura, precipitaciones—para comprender patrones de diversidad a escala continental. Para todos los análisis planteados se utilizó el programa libre R (R Development Core Team 2016) y QGIS (QGIS.org 2018). A continuación, se presenta la metodología acorde para cada uno de los objetivos específicos.

1- Ambiente y variables climáticas. Se generó un mapa-grilla de los cuerpos de agua lénticos de América del Sur a partir de la base de datos generada por Pekel et al. (2016), de libre acceso <https://global-surface-water.appspot.com>. A partir de imágenes satelitales de alta resolución (Landsat) se generó una base de datos donde se registra cambios globales en agua dulce superficial para Sudamérica. Esto es, en una grilla que cubre Sudamérica con celdas de 10 x 10 kilómetros y a una resolución de píxel de 30 x 30 metros (dentro de la celda) se registró la ubicación (coordenadas Latitud-Longitud), área (porcentaje del píxel ocupado por agua) y persistencia temporal (cantidad de veces que el píxel está ocupado con agua en un año) de los cuerpos de agua dulce desde 1984 a 2015. Cada cuerpo de agua según la persistencia temporal se clasificó como efímero si presenta agua menos del 10% del tiempo, como temporal si presenta agua más de un 10% y menos de un 90% de veces, y como permanentes si presenta agua más de un 90% de veces. Para cada celda de la grilla se tomaron datos climáticos a partir de la base de datos de acceso libre WorldClim 2 (Fick and Hijmans 2017).

2- Modelo metacomunitario basado en individuos. Siguiendo la metodología presentada en Borthagaray et al. (2014) y Cunillera-Montcusí et al. (2021) se utilizó un modelo basado en individuos que incorpora el flujo de individuos (m) entre comunidades a través de la grilla para Sudamérica. Para ello, cada celda representa una comunidad, inicialmente compuesta por 100 especies con 20 individuos cada una. En cada iteración, un individuo es removido al azar de la comunidad local y es reemplazado por un individuo de una especie tomada al azar proporcionalmente a sus abundancias. Con probabilidad m el individuo reemplazado provendrá de las comunidades conectadas a la comunidad local y con probabilidad $1-m$ provendrá de la misma comunidad (Economou and Keitt 2008; Hubbell 2001). Asimismo, con probabilidad v el individuo inmigrante será de una nueva especie (Worm and Tittensor 2018a). La cantidad de individuos J_i en las comunidades locales es una función del área del cuerpo de agua A_i . El flujo de individuos entre comunidades es determinado por un kernel de dispersión, según el grupo biológico y tipo de cuerpo de agua (temporal o permanente). La migración entre comunidades se estimó como el flujo de individuos J_i multiplicado por el área A_i . También se consideró una inmigración de individuos desde un pool regional adicionalmente al flujo entre comunidades vecinas. Esto refleja los eventos de colonización a mayor distancia e independientes de la estructura espacial del paisaje. Siguiendo Tittensor and Worm (2016), el efecto de la temperatura se incluyó en las tasas de recambio de especies. Con este modelo se evaluó el desempeño cuantitativo de cada uno de los mecanismos y su efecto combinado, para explicar los patrones geográficos en diversidad local (alfa), la diferenciación entre comunidades (beta) y la diversidad a nivel de todo el paisaje (gama).

3- Importancia de los mecanismos en la variación geográfica de la diversidad. Para evaluar la importancia bajo la acción independiente y conjunta de los diferentes mecanismos propuestos (energía, disponibilidad de hábitat, temperatura, área, disturbio) se utilizó una aproximación basada en modelos nulos. Para cada caso o combinación, se genera una distribución aleatoria de la variable implicada, se corre el modelo basado en individuos y se hace una nueva estimación de la diversidad. Por ejemplo, para la variable área se aleatoriza el área del cuerpo de agua asignada, se corre modelo metacomunitario y se determina los patrones de diversidad. Esto permite evaluar el potencial relativo de cada uno de los mecanismos propuestos, así como su interacción en la generación de los patrones de diversidad alfa, beta y gama.

4- Contraste diversidad esperada y observada. Las riquezas esperadas por las simulaciones en los diferentes escenarios de mecanismos serán contrastadas con los datos de diversidad observados para anfibios y peces anuales. Para esto se construirá una función de verosimilitud. Se estimará la multiplicatoria de las probabilidades de obtener la riqueza observada en cada comunidad si la riqueza real fuera la predicha por el modelo. Para esto se considerará una distribución Poisson. La sumatoria del logaritmo de esta multiplicatoria será la función de log verosimilitud. En base al número de parámetros utilizados en cada escenario (migración, efecto temperatura, efecto productividad, etc.) se estimará un valor de AIC y un peso de evidencia (siguiendo a Burnham and Anderson 2002). Esto permitirá asignar un nivel de sustento empírico a los mecanismos propuestos para dar cuenta de la diversidad de anfibios y peces anuales en el sistema: efecto del paisaje, efecto del clima. Posteriormente, en base a las predicciones de riqueza del mejor modelo de lotería se utilizarán ecuaciones estructurales (SEM) para describir la conexión teórica entre variables ambientales, la estructura espacial y los patrones de diversidad. Por detalles de la aproximación ver Borthagaray et al. (2020).

Resultados, análisis y discusión

A continuación, se presentan los principales resultados y análisis asociados a cada objetivo específico propuesto.

OE-1) Se estimaron los mapas de conectividad para cuerpos de agua efímeros, temporales y permanentes para toda Sudamérica, en los que se identifican zonas claves de flujo. Para ello, primero se cuantificó la frecuencia de ocurrencia en el tiempo de los cuerpos de agua dulce, para luego clasificarlos según su persistencia temporal, y luego se estimó el área total ocupada en la celda por cada tipo de cuerpo de agua. Sobre estos mapas, se identificó áreas claves para la conectividad en base a tres métricas de centralidad: grado de llegada (in-degree), grado de salida (out-degree) e intermediación (betweenness). Estas métricas son asociadas con roles funcionales y mecanismos ecológicos que juega cada área (ver Figura 1). El grado de salida representa áreas fuente que producen gran cantidad de propágulos que potencialmente pueden re-colonizar otras áreas, generando efectos de masa. El grado de llegada representa áreas sumidero, es decir zonas que no pueden mantener poblaciones viables por si solas, que reciben individuo desde las zonas fuente. Las áreas identificadas como de intermediación representan áreas que conectan regiones distantes de Sudamérica, generando puentes (stepping-stones).

Figura 1. Se presentan dos ejemplos de mapa de distribución espacial de la conectividad para toda Sudamérica. a) Distribución espacial de las áreas potencialmente puentes que conectan áreas más distantes para cuerpos de agua efímeros. b) Distribución espacial de las áreas potencialmente fuentes para cuerpos de agua efímeros. El color rojo indica mayores valores de centralidad, mientras que colores más amarillos representan valores bajos de centralidad.

Estos resultados se presentan en un artículo denominado "Hotspot areas of mass effect and regional connectivity throughout the freshwater landscapes of South America" el cual será sometido a una revista del área en los próximos meses. Asimismo el abordaje también fue publicado en el artículo The European freshwater landscape and hotspot areas of mass effects and regional connectivity, publicado junto con otros investigadores en la revista Diversity and Distributions.

OE-2) Se generó un modelo basado en individuos que incorpora la disponibilidad de hábitats en el tamaño de la comunidad, y el efecto de la temperatura en la frecuencia de reemplazo. Asimismo, el modelo incorpora explícitamente los procesos de dispersión y la estructura espacial de las subcuencas. Estos modelos se corrieron para cada subcuenca. Estos abordajes de modelos de coalescente y lotería para estimación de diversidad en paisajes espacialmente explícitos se presentan en los siguientes artículos: i) Pondscape or waterscape? The effect on the diversity of dispersal along different freshwater ecosystems, publicado en la revista Hydrobiologia, ii) Heterogeneity in the isolation of patches may be essential for the action of metacommunity mechanisms publicado en la revista Frontiers in Ecology and Evolution.

Figura 2. Resultados del modelo de coalescente. Se presenta la distribución espacial de la riqueza en cada subcuenca a través de Sudamérica. El color rojo indica mayores valores de riqueza, mientras que colores más amarillos representan valores bajos de riqueza.

OE-3) Se desarrolló una aproximación basada en modelos nulos, que contempla los mecanismos propuestos como disponibilidad de hábitat o área. No obstante, por tiempos computacionales, aún estamos con estos análisis.

OE-4) Se estimó la variación geográfica de los patrones de diversidad de peces anuales en Sudamérica. Para ello, las bases de datos utilizadas fueron las siguientes: Amazonas: Jézéquel C, Tedesco PA et al. 2020. A database of freshwater fish species of the Amazon Basin. Scientific Data, 7, 96. La Plata: Jézéquel C, Bigorne R, Liotta J, Oberdorff T & Tedesco PA. 2020. Metadata description of the Ictioplata database: a fish distribution database for the La Plata drainage basin. Freshwater Metadata Journal, 46: 1-6. A partir de estas bases se estimó la diversidad de peces para cada subcuenca, y se contrastó con las riquezas esperadas por las simulaciones en los diferentes escenarios de mecanismos. Para esto se construyó un abordaje basado en una función de verosimilitud. Dicho abordaje está siendo validado para una subcuenca en particular (Río Negro-Uruguay), y se presenta en el artículo Inferring riverscape dispersal processes from fish biodiversity patterns enviado a segunda revisión al Journal of Animal Ecology.

Conclusiones y recomendaciones

Los patrones biogeográficos de diversidad han sido extensamente estudiados. La estructura del paisaje es un determinante central de la diversidad, y muy pocas veces considerado a escala continental. En este proyecto demostramos a gran escala, que la estructura espacial del paisaje de los cuerpos de agua dulce a través de Sudamérica es un importante determinante de la diversidad de peces. Además del aporte al marco teórico, los mapas de conectividad generados para todo el continente son de gran relevancia para generar herramientas de manejo y restauración de la biodiversidad.

Productos derivados del proyecto

Tipo de producto	Título	Autores	Identificadores	URI en repositorio de Silo	Estado
Artículo científico	The European freshwater landscape and hotspot areas of mass effects and regional connectivity.	Cunillera-Montcusí D, Bou J, Mehner T, Bruçet S, Arim M, Borthagaray AI	https://doi.org/10.1111/ddi.13711	https://hdl.handle.net/20.500.12008/46805	Finalizado
Artículo científico	Heterogeneity in the isolation of patches may be essential for the action of metacommunity mechanisms.	Borthagaray AI, Cunillera-Montcusí D, Bou J and Arim M.,	https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1125607	https://hdl.handle.net/20.500.12008/46752	Finalizado
Artículo científico	Scaling of biological rates with body size as a backbone in the assembly of metacommunity biodiversity.	Ortiz, E., Borthagaray, A.I., Ramos-Jiliberto, R. & Arim, M	https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0618	https://hdl.handle.net/20.500.12008/46834	Finalizado

Referencias bibliográficas

- Allen PA, Brown JH, Gillooly JF (2002) Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297:1545-1548
- Altermatt F (2013) Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. *Aquatic Ecology* 47:365-377
- Bailly D, Cassemiro FA, Agostinho CS, Marques EE, Agostinho AA (2014) The metabolic theory of ecology convincingly explains the latitudinal diversity gradient of neotropical freshwater fish. *Ecology* 95(2):553-62
- Batzer DP, Taylor BE, DeBiase AE, Brantley SE, Schultheis R (2015) Response of Aquatic Invertebrates to Ecological Rehabilitation of Southeastern USA Depressional Wetlands. *Wetlands* 35(4):803-813
- Borthagaray AI, Barreneche JM, Abades SR, Arim M (2014) Modularity along organism dispersal gradients challenges a prevailing view of abrupt transitions in animal landscape perception. *Ecography* 37:564-571
- Borthagaray AI, Teixeira-de Mello F, Tesitore G et al (2020) Community isolation drives lower fish biomass and species richness, but higher functional evenness, in a river metacommunity. *Freshwater Biology* accepted
- Brown BL, Sokol ER, Skelton J, Tornwall B (2017) Making sense of metacommunities: dispelling the mythology of a metacommunity typology. *Oecologia* 183(3):643-652
- Brown BL, Swan CM, Auerbach DA et al (2011) Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 30(1):310-327
- Brown JH (2014) Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography* 41(1):8-22
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer

Canavero A, Arim M, Pérez F, Jaksic FM, Marquet PA (2018) A metabolic view of amphibian local community structure: the role of activation energy. *Ecography* 41(2):388-400

Cao K, Condit R, Mi X et al (2021) Species packing and the latitudinal gradient in beta-diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288(1948):20203045

Carpenter SR, Fisher SG, Grimm NB, Kitchell JF (1992) Global Change and Freshwater Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23(1):119-139

Chase JM, Jeliázkov A, Ladouceur E, Viana DS (2020) Biodiversity conservation through the lens of metacommunity ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1469(1):86-104

Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343-366

Cunillera-Montcusí D, Borthagaray AI, Boix D et al (2021) Metacommunity network structure determines nonlinear transition in biodiversity resilience to wildfire. *Ecography* 44:1022–1034

Currie DJ, Mittelbach GG, Cornell HV et al (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7(12):1121-1134

Dantas DDF, Caliman A, Guariento RD et al (2019) Climate effects on fish body size–trophic position relationship depend on ecosystem type. *Ecography* 42(9):1579-1586

Economo EP, Keitt TH (2008) Species diversity in neutral metacommunities: a network approach. *Ecology Letters* 11:52-62

Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *INTERNATIONAL JOURNAL OF CLIMATOLOGY*

Firmiano KR, Cañedo-Argüelles M, Gutiérrez-Cánovas C et al (2021) Land use and local environment affect macroinvertebrate metacommunity organization in Neotropical stream networks. *Journal of Biogeography* 48(3):479-491

Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227

Gaston KJ, Blackburn TM (2000) Patterns and process in macroecology. Blackwell Science, Oxford

Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293:2248-2251

Heino J, Soininen J, Alahuhta J, Lappalainen J, Virtanen R (2017) Metacommunity ecology meets biogeography: effects of geographical region, spatial dynamics and environmental filtering on community structure in aquatic organisms. *Oecologia* 183(1):121-137

Hernández P, Fenberg PB, Rivadeneira MM (2021) Departing from an ideal: An asymmetric, bimodal and non-Equatorial latitudinal gradient of marine diversity in Western Atlantic burrowing shrimps (Decapoda: Axiidea and Gebiidea). *Journal of Biogeography* 48(3):650-661

Hillebrand H (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am Nat* 163(2):192-211

Hubbell SP (2001) A unified theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Humphries MM, McCann KS (2014) Metabolic constraints and currencies in animal ecology metabolic ecology. *Journal of Animal Ecology* 83:7-19

Jabot F, Laroche F, Massol F et al (2020) Assessing metacommunity processes through signatures in spatiotemporal turnover of community composition. *bioRxiv:480335*

Keitt TH, Lewis MA, Holt RD (2001) Allee effects, invasion pinning, and species' borders. *Am Nat* 157(2):203-16

Kinlock NL, Prowant L, Herstoff EM et al (2018) Explaining global variation in the latitudinal diversity gradient: Meta-analysis confirms known patterns and uncovers new ones. *Global Ecology and Biogeography* 27(1):125-141

Kisel Y, McInnes L, Toomey NH, Orme CDL (2011) How diversification rates and diversity limits combine to create large-scale species–area relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366(1577):2514-2525

Kruk C, Segura AM, Costa LS et al (2016) Functional redundancy increases towards the tropics in lake phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 39(3):518-530

Leibold MA, Chase JM (2018) Metacommunity Ecology. Princeton University Press

Loreau M, Mouquet N (1999) Immigration and the maintenance of local species diversity. *The American Naturalist* 154(4):427-440

MacArthur RH (1964) Environmental factors affecting bird species diversity. *American Naturalist* 98:387-397

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

Miller EC, Román-Palacios C (2020) Evolutionary time best explains the latitudinal diversity gradient of living freshwater fish diversity. *bioRxiv:668079*

Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV et al (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10(4):315-331

Mougi A, Kondoh M (2016) Food-web complexity, meta-community complexity and community stability. *Scientific reports* 6

Mouquet N, Loreau M (2002) Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist* 159(4):420-426

Mouquet N, Loreau M (2003) Community patterns in source–sink metacommunities. *The American Naturalist* 162(5):544-557

Munoz F, Couteron P (2011) Estimating immigration in neutral communities: theoretical and practical insights into the sampling properties. *Methods in Ecology and Evolution* 3(1):152-161

Munoz F, Grenié M, Denelle P et al (2018) ecolottery: Simulating and assessing community assembly with environmental filtering and neutral dynamics in R. *Methods in Ecology and Evolution* 9(3):693-703

Pekel J-F, Cottam A, Gorelick N, Belward AS (2016) High-resolution mapping of global surface water and its long-term changes. *Nature* 540(7633):418-422

- Pellissier L (2015) Stability and the competition-dispersal trade-off as drivers of speciation and biodiversity gradients. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3(52)
- Pillai P, Gonzalez A, Loreau M (2012) Metacommunity theory explains the emergence of food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 108(48):19293-19298
- Pontarp M, Bunnefeld L, Cabral JS et al (2019) The Latitudinal Diversity Gradient: Novel Understanding through Mechanistic Eco-evolutionary Models. *Trends in Ecology & Evolution* 34(3):211-223
- QGIS.org (2018) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>
- R Development Core Team (2016) A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, version 3.3.0. URL Available: <https://www.R-project.org/> (Accessed October 2017)
- Rabosky DL, Chang J, Title PO et al (2018) An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. *Nature* 559(7714):392-395
- Reis R, Albert J, Di Dario F, Mincarone M, Petry P, Rocha L (2016) Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of fish biology* 89(1):12-47
- Rohde K (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527
- Scheffer M, Van Geest GJ, Zimmer K et al (2006) Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos* 112(1):227-231
- Schumm M, Edie SM, Collins KS et al (2019) Common latitudinal gradients in functional richness and functional evenness across marine and terrestrial systems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286(1908):20190745
- Segura A, Calliari D, Kruk C et al (2015) Metabolic dependence of phytoplankton species richness. *Global Ecology & Biogeography* 24:472-482
- Sibly RM, Brown JH, Kodric-Brown A (2012) *Metabolic ecology: a scaling approach*. Wiley-Blackwell
- Sokol ER, Brown BL, Barrett JE (2017) A simulation-based approach to understand how metacommunity characteristics influence emergent biodiversity patterns. *Oikos* 126(5):723-737
- Stendera S, Adrian R, Bonada N et al (2012) Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review. *Hydrobiologia* 696(1):1-28
- Stenert C, Pires MM, Epele LB et al (2020) Climate- versus geographic-dependent patterns in the spatial distribution of macroinvertebrate assemblages in New World depressional wetlands. *Global Change Biology* 26(12):6895-6903
- Storch D (2012) Biodiversity and its energetic and thermal controls. In: Sibly R. M., Brown J. H., Kodric-Brown A. (eds), *Metabolic ecology: a scaling approach*. Wiley-Blackwell,
- Storch D, Bohdalková E, Okie J (2018) The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship. *Ecology Letters* 21(6):920-937
- Takimoto G, Post DM, Spiller DA, Holt RD (2012) Effects of productivity, disturbance, and ecosystem size on food-chain length: insights from a metacommunity model of intraguild predation. *Ecological Research* 27:481-493
- Thompson PL, Guzman LM, De Meester L et al (2019) A process-based framework for metacommunity ecology. *bioRxiv*:832170
- Tittensor DP, Worm B (2016) A neutral-metabolic theory of latitudinal biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 25(6):630-641
- Tomašových A (2019) Biodiversity gradients emerge. *Nature Ecology & Evolution* 3(10):1376-1377
- Tonkin JD, Bogan MT, Bonada N, Rios-Touma B, Lytle DA (2017) Seasonality and predictability shape temporal species diversity. *Ecology* 98(5):1201-1216
- Tonkin JD, Heino J, Altermatt F (2018) Metacommunities in river networks: The importance of network structure and connectivity on patterns and processes. *Freshwater Biology* 63:1-5
- Usinowicz J, Chang-Yang C-H, Chen Y-Y et al (2017) Temporal coexistence mechanisms contribute to the latitudinal gradient in forest diversity. *Nature* 550(7674):105-108
- Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85(2):183-206
- Vellend M (2016) *The theory of ecological communities*. Princeton University Press
- Wellborn GA, Skelly DK, Werner EE (1996) MECHANISMS CREATING COMMUNITY STRUCTURE ACROSS A FRESHWATER HABITAT GRADIENT. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27(1):337-363
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP et al (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13:1310-1324
- Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19(12):639-644
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36(1):519-539
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003) Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34(1):273-309
- Willig MR, Presley SJ (2018) Latitudinal Gradients of Biodiversity: Theory and Empirical Patterns. In: DellaSala D. A. and Goldstein M. I. (eds), *The Encyclopedia of the Anthropocene*. Oxford: Elsevier., pp. 13-19
- Worm B, Tittensor DP (2018a) *A Theory of Global Biodiversity (MPB-60)*. Princeton University Press
- Worm B, Tittensor DP (2018b) *A Theory of Global Biodiversity (MPB-60)*. Princeton University Press

