

## METACOMUNIDADES: UMA INTRODUÇÃO AOS TERMOS E CONCEITOS

Caryne Braga<sup>1,2\*</sup>, João Alves de Oliveira<sup>3</sup> & Rui Cerqueira<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Departamento de Ecologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Laboratório de Vertebrados. Avenida Carlos Chagas Filho, 373, Cidade Universitária, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 21941-599

<sup>2</sup>Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Campus Macaé, Núcleo em Ecologia e Desenvolvimento Socioambiental de Macaé (NUPEM). Av. São José do Barreto, 764, Bairro Barreto, Macaé, RJ, Brasil. CEP: 27965-045

<sup>3</sup>Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Museu Nacional, Departamento de Vertebrados, Setor de Mastozoologia. Quinta da Boa Vista, s/n, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 20940-040.

E-mails: carynebio@gmail.com, jaoliv@mn.ufrj.br, rui@biologia.ufrj.br

### RESUMO

A teoria de metacomunidades busca explicar como processos que atuam em distintas escalas espaciais interagem para determinar a distribuição e ocorrência das espécies localmente. Essa teoria tem se desenvolvido rapidamente nos últimos anos, sendo considerada uma das áreas mais promissoras para o estudo de respostas a mudanças ecológicas globais. No presente trabalho, apresentamos uma revisão dos conceitos que fundamentam a teoria, e propomos uma padronização da terminologia em português para os modelos e para os elementos de estrutura de metacomunidades. Duas abordagens principais são discutidas: a abordagem mecanística (e seus modelos de efeitos de massa, alocação de espécies, dinâmica de manchas e neutro), e a de elementos de estrutura de metacomunidades (coerência, substituição de espécies e sobreposição de limites).

**Palavras-chave:** alocação de espécies; coerência; coincidência de limites; elementos de estrutura de metacomunidades; substituição de espécies.

### ABSTRACT - METACOMMUNITY: AN INTRODUCTION TO TERMS AND CONCEPTS

Metacommunity theory aims to explain how processes that operate in distinct spatial scales interact to determine the distribution and local occurrence of species. This theory has developed rapidly in recent years, and is regarded as a promising approach to the study of global ecological changes. In the present study, we review the concepts related to the theory and propose a standardization of Portuguese terminology to refer to the models and the elements of metacommunity structure. Two major approaches are discussed: the mechanistic (and its models of mass effects, species sorting, patch dynamics and neutral), and the approach of elements of metacommunity structure (coherence, turnover, and boundary clumping).

**Keywords:** boundary clumping; coherence; elements of metacommunity structure; species sorting; turnover.

### INTRODUÇÃO

O estudo de metacomunidades tem se desenvolvido muito nos últimos anos, sendo considerada uma das teorias mais promissoras para entender os fatores que influenciam a diversidade e a estrutura de comunidades (Logue *et al.* 2011, Winegardner *et al.* 2012). No entanto, ainda é uma teoria relativamente nova da Ecologia, pois o termo e a ideia de metacomunidades foram propostos por Hanski & Gilpin (1991) e os estudos só começaram a se intensificar após o artigo de Leibold *et al.* (2004) que sintetizou o desenvolvimento da teoria até aquele momento. A teoria de metacomunidades levou ao desenvolvimento de uma terminologia própria, desde o início muito influenciada pelos estudos de metapopulações.

O desenvolvimento do estudo de metacomunidades levou a proposição de modelos e de estruturas idealizadas para o teste de hipóteses sob diferentes abordagens. Da mesma forma, favoreceu o desenvolvimento de análises estatísticas voltadas a detecção dessas estruturas (Leibold & Mikkelsen 2002, Leibold *et al.* 2004, Presley *et al.* 2010), o que também tem contribuído para a ampliação da terminologia própria da disciplina.

Como o estudo de metacomunidades nos países lusófonos ainda está em seu começo, nosso objetivo no presente trabalho foi revisar os conceitos básicos e as abordagens até agora propostas, apresentando o histórico do uso dos termos em conjunto com os conceitos e com o desenvolvimento atual da teoria de metacomunidades. Adicionalmente, propomos uma

uniformização dos termos em português para nomear as medidas, modelos e estruturas de metacomunidades, com o rigor necessário para a comunicação científica.

## CONCEITOS E DEFINIÇÕES

O termo metacomunidade (*Metacommunity*) foi proposto por Hanski & Gilpin (1991) em um estudo de revisão sobre metapopulações. Esses autores sugeriram que “se duas espécies ocorrem em um mesmo grupo de manchas, elas formam uma metacomunidade, uma comunidade de metapopulações” e argumentaram ainda que “mesmo se estas espécies não interagem, metacomunidade é um conceito interessante para descrever não somente o conjunto de manchas de habitat ocupado por cada espécie, mas também para produzir probabilidades de distribuição para sua ocupação conjunta”. A análise conjunta das distribuições das espécies permite identificar o quanto a presença de uma espécie irá influenciar a ocorrência das demais (*e.g.* agindo como facilitador, competidor ou predador), além do que é esperado apenas com base nas variáveis ambientais. Poucos estudos voltaram a usar o termo “metacomunidade” naquela década (Wilson 1992, Duelli 1997, Harrison 1999). Hubbel (2001) definiu metacomunidade como um conjunto de “todos os organismos e espécies troficamente similares em uma coleção regional de comunidades locais”, sendo que em seu conceito de comunidades locais está embutida a ideia de competição real ou potencial. Leibold & Mikkelsen (2002) definiram metacomunidade como “um conjunto de comunidades ecológicas em diferentes sítios (*sites*) potencialmente (mas não necessariamente) ligados por dispersão”, e a comunidade como “um grupo de espécies em um dado local”. A definição mais usada atualmente é a de Leibold *et al.* (2004), que define metacomunidade como “um conjunto de comunidades locais ligadas pela dispersão de múltiplas espécies potencialmente interativas”.

O conceito de metacomunidades é flexível o suficiente para permitir que seja aplicado a todos os tipos de organismos vivos, independente da escala espacial usada. No entanto, essa característica faz com que os estudiosos precisem de um cuidado extra ao

pensar na escala espacial que será usada para avaliar os mecanismos de interesse. Não existem regras explícitas para a delimitação de comunidades e metacomunidades em estudos empíricos. Essa característica do conceito se deve justamente ao fato de que as comunidades e metacomunidades naturalmente não são sistemas fechados. As espécies variam na capacidade de dispersão e assim, uma paisagem que funciona como metacomunidade para um grupo de indivíduos, pode ser uma comunidade local para outro. Essa variação pode afetar de forma diferente inclusive espécies de um mesmo grupo taxonômico que tenham capacidades de movimento entre manchas muito diferentes. Assim, a decisão sobre quais espécies considerar como membros da mesma metacomunidade e qual a extensão espacial da metacomunidade e de cada comunidade local deve levar em conta os mecanismos em análise e a história natural das espécies. Por isto, os estudos têm variado muito na delimitação das metacomunidades. Dependendo do trabalho, a metacomunidade pode ser composta por vários táxons diferentes (*e.g.* fungos, plantas, colêmbolos e ácaros em Shevtsov *et al.* 2013), por apenas um determinado táxon (*e.g.* morcegos em López-González *et al.* 2012) ou por apenas um determinado grupo funcional dentro de um táxon (*e.g.* morcegos insetívoros, nectarívoros ou frugívoros em Cisneros *et al.* 2015). Na escala espacial também há uma grande variação, mesmo usando como exemplo apenas estudos sobre morcegos. Estudos interessados em características da paisagem delimitaram as metacomunidades em escalas espaciais similares aos estudos de metapopulações, por exemplo, considerando um conjunto de fragmentos de mata como uma metacomunidade (Cisneros *et al.* 2015), enquanto outros, avaliando padrões de distribuição em bioma, utilizaram uma escala biogeográfica e consideraram pontos arbitrários dentro de um país como as comunidades que compõem a metacomunidade (Stevens *et al.* 2007, López-González *et al.* 2012).

O nível taxonômico e a escala espacial usada para delimitar a metacomunidade nos estudos varia em função da pergunta a ser respondida e das variáveis bióticas e/ou abióticas que serão usadas para explicar os fatores que determinam a distribuição das espécies (Presley *et al.* 2009). Assim, os parâmetros para

determinar os limites da metacomunidade estão mais relacionados com uma abstração por meio de uma organização hierárquica, usada para entender a realidade (Levins 2006). Dessa forma, a metacomunidade pode ser melhor definida como uma teoria que fornece o arcabouço para delimitar as escalas espaciais de estudo do que como uma entidade real que pode ser encaixada na hierarquia tradicional de organização dos sistemas biológicos: indivíduo < população < comunidades < ecossistema. A maior contribuição dessa teoria é facilitar a avaliação explícita de como os fatores de interesse influenciam a presença e/ou abundância das espécies nas comunidades em escalas espaciais hierárquicas e como os fatores que influenciam uma escala espacial podem interagir com aqueles que atuam em uma escala distinta para determinar a composição e abundância das espécies.

## ABORDAGENS PARA ESTUDOS DE METACOMUNIDADES

As definições de metacomunidades de Leibold & Mikkelsen (2002) e de Leibold *et al.* (2004) derivam de duas abordagens distintas para o estudo de metacomunidades. A primeira se baseia no padrão de distribuição das espécies ao longo de um gradiente ambiental, e é denominada de “Elementos de Estrutura de Metacomunidades” ou EEM (*Elements of Metacommunity Structure - EMS*). A segunda abordagem baseia-se nos mecanismos responsáveis pela estruturação da diversidade, e é denominada “Abordagem Mecanística” (Leibold *et al.* 2004, Cottenie 2005). Essas duas vias de investigação, embora potencialmente relacionadas, foram desenvolvidas de maneira quase inteiramente independente e poucos estudos tentaram integrá-las (Fernandes *et al.* 2013, Yeh *et al.* 2014). Ambas as abordagens serão exploradas ao longo desse texto.

### *A abordagem dos elementos de estrutura de metacomunidades*

O papel de gradientes ambientais como determinantes das estruturas das comunidades ecológicas e, por conseguinte, da diversidade, tem sido

frequentemente discutido em ecologia desde o início do século 20 (Gleason 1926, Gauch & Whittaker 1972a, 1972b, Leibold & Mikkelsen 2002, Presley *et al.* 2010). Gleason (1926) foi um dos primeiros a sugerir a importância de uma abordagem baseada em gradientes ao formular os conceitos de individualidade das espécies e continuidade das comunidades e, assim, motivou várias propostas de uso de técnicas de ordenação (como a Média Recíproca e a Análise de componentes principais) para identificar os gradientes que estruturam as comunidades (Gauch & Whittaker 1972a, 1972b, Gauch *et al.* 1977).

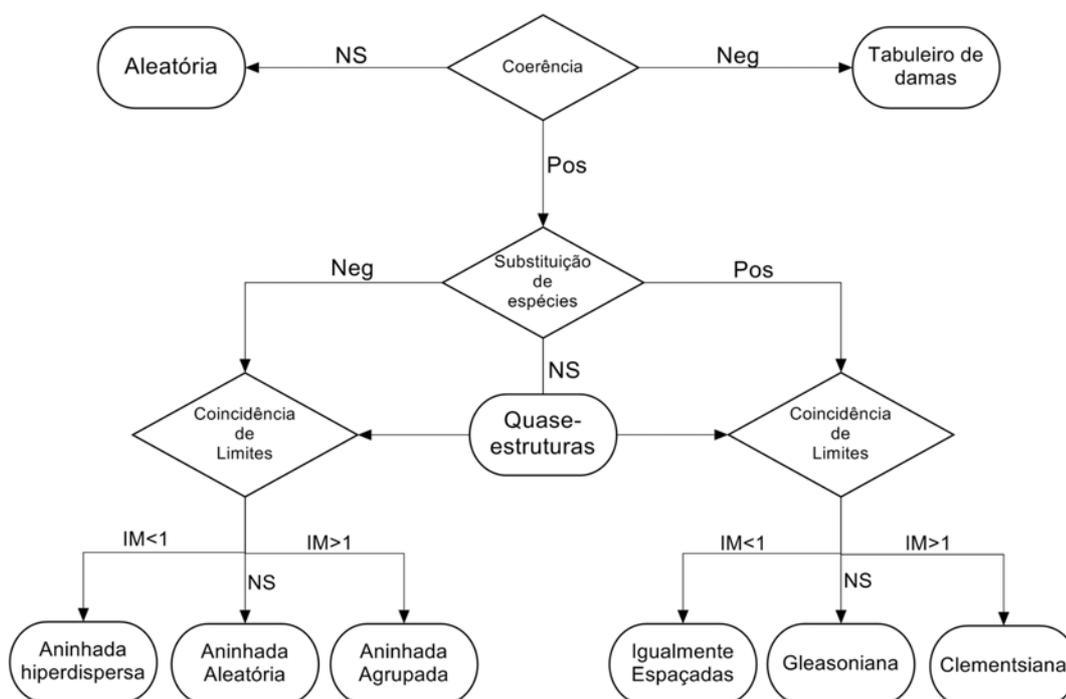
O uso de técnicas de ordenação para identificar o gradiente ambiental que determina a distribuição das espécies baseia-se no pressuposto de que as espécies estão distribuídas em ambientes em que os recursos de que necessitam estão presentes e as variáveis ambientais são adequadas para a sua sobrevivência. Tais variáveis podem ser, por exemplo, clima, altitude e tipo de vegetação, e a distribuição de cada espécie tem uma distribuição normal, gaussiana, com respeito a essas variáveis (Gauch & Whittaker 1972a). Então, a mudança na composição de espécies representaria uma mudança nas variáveis ambientais importantes para essas espécies nos sítios. Gauch & Whittaker (1972a, 1972b) propuseram o uso da ordenação por Média Recíproca (*Reciprocal Averaging*) para este fim. Este método ordena as espécies na matriz juntando aquelas com distribuição mais similar e juntando locais também em função da similaridade na composição. A ordenação dos sítios com base na composição de espécies, conseqüentemente os ordenaria também em função da sua similaridade quanto a àquelas variáveis ambientais importantes para as espécies. No entanto, para essa ordenação representar um gradiente ambiental, as espécies devem responder a uma mesma gama de recursos e variáveis ambientais, mesmo que a resposta a essas variáveis seja em direções diferentes. Por exemplo, uma espécie da comunidade pode responder positivamente à luz enquanto outra responde negativamente, mas ambas respondem à intensidade de luz. Nesse caso, os pontos onde apenas a espécie que é atraída pela luz está presente estarão ordenados na região oposta àqueles em que a espécie que responde negativamente está presente, e nos pontos onde ambas ocorrem, a intensidade de luz deve

ser intermediária e estes ficarão ordenados entre os dois extremos.

Leibold & Mikkelsen (2002) se basearam nas propostas da década de 1970 de avaliar a distribuição de espécies nas comunidades usando a ordenação de matrizes para detectar o gradiente ambiental e elaboraram um teste hierárquico denominado EEM (Figura 1), posteriormente modificado por Presley *et al.* (2010). Esse teste permite identificar os padrões de co-ocorrência de espécies que representam a distribuição das espécies ao longo de gradientes ambientais (Tabela 1 e Figura 1). O teste EEM é composto de três medidas derivadas de ordenações de uma matriz de incidência de espécies por sítio: a coerência (*coherence*), a substituição (*turnover*) e a coincidência de limites (*boundary clumping*).

O primeiro passo da análise de EEM é o cálculo do elemento coerência, que testa se as espécies que compõem a metacomunidade respondem a um mesmo gradiente ambiental. O primeiro passo do cálculo da coerência é quantificar o número de ausências

embutidas (*embeded absences*) numa matriz de incidência de espécies por sítio ordenada por Média Recíproca (*Reciprocal Averaging*). A ausência embutida é uma ausência localizada entre duas presenças na matriz ordenada (Figura 2). A ausência embutida é uma ausência entre os limites mínimos e máximos da faixa do gradiente ambiental em que se espera que a espécie esteja presente. Então esse tipo de ausência não está relacionado ao primeiro eixo de ordenação da comunidade e, portanto, não é em resposta ao gradiente ambiental. A significância da resposta ao gradiente ambiental é obtida por um teste de Monte Carlo, comparando o número de ausências embutidas na matriz ordenada por Média Recíproca com a média em matrizes ordenadas ao acaso. Se a diferença não for significativa, a ordem dos sítios não representa um gradiente ambiental de resposta conjunta das espécies. Se o número de ausências embutidas for maior do que o esperado ao acaso, é identificada a primeira estrutura de metacomunidades possível, denominada tabuleiro (*checkerboard*).



**Figura 1.** Teste hierárquico dos Elementos de Estrutura de Metacomunidade (*Elements of Metacommunity Structure - EMS*). Legenda: NS = Não Significativo; Neg = Negativo; Pos = Positivo; IM = Índice de Morisita. Os Elementos de Metacomunidade estão dentro dos losangos e as Estruturas de Metacomunidade dentro dos paralelogramos. Figura adaptada de Presley *et al.* (2010).

**Figure 1.** Hierarchical test of Elements of Metacommunity Structure (*EMS*). Legend: NS = not significant; Pos = positive; IM = Morisita Index. The elements of Metacommunity Structure are inside the paralelograms. Figure adapted from Presley *et al.* (2010a).

**Tabela 1.** Modelos de metacomunidade inferidos pelos elementos de estrutura de metacomunidades (Leibold & Mikkelsen 2002; Presley *et al.* 2010a). Valores esperados para os elementos para cada modelo e descrição dos modelos. NA: não se aplica; NS: Não significativo; - Negativo; + positivo; IM=Índice de Morisita.

**Table 1.** Metacommunity models inferred through elements of metacommunity structure (EMS, Leibold & Mikkelsen 2002; Presley *et al.* 2010a). Expected values of the elements for each model model and models descriptions. NA: do not apply; NS: Not significant; - Negative; + positive; IM= Morisita Index.

Modelo	Coerência	Substituição de Espécies	Coincidência de Limites	Descrição do Modelo
Tabuleiro de damas	-	NA	NA	Caracterizado por maior número de Substituição de Espécies entre localidades do que o esperado pelo acaso; sendo assim um indicativo de competição interespecífica (Diamond 1975).
Aleatório	NS	NA	NA	A ordenação das espécies nos sites não é diferente do acaso; indicando que o eixo de ordenação não representa um único gradiente ambiental; ou seja; as espécies da comunidade não respondem ao mesmo gradiente ambiental (Leibold & Mikkelsen 2002).
Aninhado	+	-	Distantes/ Aleatórios/ Sobrepostos	As comunidades menos ricas são subgrupos aninhados de comunidades mais ricas. O aninhamento pode ser ainda caracterizado pelo nível de agrupamento dos limites de distribuição das espécies para avaliar se a perda de espécies é ao acaso; contínua ou se grupos de espécies são perdidos juntos ao longo do gradiente (Patterson & Atmar 1986).
Igualmente espaçado	+	+	Distantes IM<1;0	A distribuição das espécies ao longo do gradiente ambiental é mais espaçada do que o esperado ao acaso; indicando que a competição é um mecanismo importante na estruturação das comunidades (Tilman 1981).
Gleasoniano	+	+	Aleatórios IM=NS	A distribuição das espécies ao longo do gradiente ambiental reflete as repostas intrínsecas das espécies e a coexistência é resultado de semelhanças casuais nos requisitos ou tolerâncias (Gleason 1926).
Clementsiano	+	+	Sobrepostos IM>1	A distribuição das espécies ao longo do gradiente é mais agrupada do que o esperado e os limites de distribuição são coincidentes; indicando que as espécies podem compartilhar uma história evolutiva comum; possuir relações ecológicas interdependentes e/ou barreiras a dispersão comuns (Clements 1916).

A estrutura em tabuleiro foi proposta por Diamond (1975), que descreveu as comunidades de aves nas ilhas do Arquipélago Bismark como uma estrutura "tabuleiro de damas" (*checkerboard*). Nessa estrutura certos pares de espécies nunca ou muito raramente ocorrem juntos na mesma ilha, o que é interpretado como resultado do processo de exclusão competitiva. O estudo de Diamond (1975)

sofreu duras críticas que sugeriam que não havia nenhuma evidência de que a estrutura fosse diferente de uma ordenação aleatória da distribuição das espécies, devido à ausência de um teste contra um modelo nulo (Connor & Simberloff 1979). Assim, a aplicação do teste de Monte Carlo no teste de Coerência do EEM fornece uma alternativa para esse problema.

	a	b	c	d	e
1		■	■	■	■
2	■			■	
3	■	■	■	■	
4	■	■		■	
5	■	■	■	■	

**Figura 2.** Metacomunidade ordenada por média recíproca com cinco espécies (a; b; c; d; e) e cinco comunidades locais (1; 2; 3; 4; 5); preenchimento da célula com cor preta indica presença da espécie e a célula branca indica ausência. A espécie "b" apresenta uma ausência embutida na comunidade 2 e a espécie "c" apresenta duas ausências embutidas nas comunidades 2 e 4.

**Figure 2.** Metacommunity ordinated through reciprocal averaging with five species (a; b; c; d; e) and five local communities (1; 2; 3; 4; 5), black filled cell indicate species presence and white cell indicates absence. The species "b" presents an embedded absence in community 2 and species "c" presents two embedded absences in communities 2 and 4.

O segundo elemento a ser avaliado no EEM é a substituição, que é calculado apenas para as metacomunidades coerentes. Esse elemento determina se os processos que estruturam a diversidade levam à substituição ou a perda de espécies ao longo do gradiente e é calculado pela contagem do número de substituições de espécies para cada par de sítios e para cada par de espécies. Como as ausências embutidas não estão relacionadas às variáveis que compõem o gradiente ambiental representado pelo eixo de ordenação, elas são preenchidas antes do cálculo da substituição. Quando o número de substituições é significativamente maior do que a média das matrizes aleatorizadas a estrutura apresenta substituição positiva (Figura 3A), resultado compatível com três estruturas de metacomunidades possíveis (Figura 1). Quando o número de substituições é significativamente menor do que a média das matrizes aleatorizadas, ocorre perda de espécies em vez de substituição, compatível com estruturas aninhadas (Figura 3B). A proposta foi modificada para incluir as quase-estruturas e solucionar o problema da falta de identificação de uma estrutura quando a substituição não era significativa (Presley *et al.* 2010; Figura 1). Assim, quando a substituição negativa ou positiva não é significativa o resultado é uma quase-estrutura.

A		a	b	c	d	e
	1		■	■	■	■
	2	■	■	■	■	

B		a	b	c	d	e
	1	■	■	■	■	■
	2	■	■	■	■	

**Figura 3.** Exemplo de uma matriz ordenada com duas comunidades locais (1 e 2) e cinco espécies (a; b; c; d; e); a cor preta indica presença e a cor branca ausência. Na matriz A ocorre Substituição de Espécies positiva (a espécie "e" da comunidade 1 é trocada pela espécie "a" na comunidade 2); na matriz B ocorre Substituição de Espécies negativa (a comunidade 2 perde a espécie "e" que está presente na comunidade 1).

**Figure 3.** Example of a matrix ordinated with two local communities (1 and 2) and five species (a; b; c; d; e); black filled cell indicate species presence and white cell indicates absence. In matrix A, turnover is positive (species "e" from community 1 is substituted for species "a" in community 2); in matrix B, turnover is negative (community 2 loses species "e", which is present in community 1).

A coincidência de limites, terceiro elemento de estrutura de metacomunidades, quantifica a sobreposição dos limites de distribuição das espécies no gradiente ambiental. O cálculo é feito pelo teste de  $X^2$  de adequabilidade ( $X^2$  *goodness-of-fit test*) que compara a distribuição observada a uma distribuição esperada (equiprovável) das localizações dos limites de distribuição (Hoagland & Collins 1997, Leibold & Mikkelsen 2002). Quando o resultado do teste de  $X^2$  mostra que a distribuição das espécies não é significativamente diferente da distribuição equiprovável, indica que os limites de distribuição das espécies estão aleatoriamente distribuídos e as espécies respondem de maneira independente ao gradiente. Quando esse teste é significativo, é calculado o índice de Morisita (IM) para determinar se os resultados representam limites agrupados (*clumped*) ou hiperdispersos (*hyperdispersed*). O índice acima de 1 mostra que as espécies têm limites de distribuição sobrepostos e ocupam a mesma porção do gradiente ambiental, ou seja, a distribuição é agrupada como a proposta por Clements (1916). O índice abaixo de 1 indica que os limites de distribuição estão mais distantes do que o esperado, indicando que a distribuição das espécies é mais separada do que o esperado no gradiente (Tilman 1981). Esse elemento irá distinguir entre três estruturas possíveis com substituição positiva e entre três com substituição negativa.

O pacote *metacom* (Dallas 2014) para o ambiente de programação R permite calcular os três elementos de estrutura de metacomunidades e a construção de gráficos que representam as matrizes ordenadas. A disponibilização desse pacote tem facilitado o desenvolvimento de estudos usando essa abordagem (Dallas & Drake 2014, Heino *et al.* 2015, Sebastien & Balent 2015).

A grande contribuição do EEM no estudo de metacomunidades é permitir o teste empírico de forma clara e objetiva de hipóteses teóricas de estrutura de comunidades descritas na literatura desde o início do século 20, permitindo resultados comparáveis entre estudos. A proposta dessas estruturas no passado gerou grande discussão entre pesquisadores porque a explicação biológica fornecida era compreendida e reconhecida, mas até então, havia grande dificuldade

de se demonstrar os resultados empiricamente. Estudos que usam essa abordagem vêm aumentando nos últimos anos (Presley *et al.* 2011, Bried *et al.* 2015, Cisneros *et al.* 2015, Heino & Alahuhta 2015, Heino *et al.* 2015), mas ainda são escassos na América do Sul (Fernandes *et al.* 2013, Provete *et al.* 2014).

#### *A abordagem mecanística*

A abordagem mecanística de metacomunidades complementa os estudos clássicos de comunidades ao considerar explicitamente os mecanismos que estruturam a diversidade nas escalas espaciais local e regional. A biodiversidade é estruturada por processos que operam em muitas escalas hierárquicas; desde populações de uma mesma espécie; populações interativas de diferentes espécies (predadores e presas; competidores; etc.); comunidades completas até ecossistemas. Essa hierarquia de escalas de diversidade é inerentemente espacial. Assim, os padrões de biodiversidade são escalonados desde ecossistemas locais até paisagens e regiões biogeográficas (Ricklefs 2008). Os estudos de metapopulações contribuíram para demonstrar a importância relativa da escala espacial no efeito de fatores como a qualidade do habitat, as interações entre as espécies e a migração sobre a diversidade local. Esse entendimento foi possível devido à mudança de foco, das dinâmicas populacionais em escala local (dentro da mancha) para os mecanismos responsáveis pela persistência da população em uma rede de manchas de habitat conectadas por dispersão. O avanço nos estudos de metapopulações levou a criação de modelos metapopulacionais com mais de uma espécie e foi o catalisador dos modelos mecanísticos de metacomunidades (Hanski & Gilpin 1991, Leibold *et al.* 2004).

Antes de abordar os modelos mecanísticos de metacomunidades, é importante esclarecer que o conceito de mancha nos estudos de metacomunidades não é totalmente equivalente ao conceito de mancha dos estudos de ecologia de paisagens, frequentemente tratando de fragmentos com limites bem definidos. A mancha neste contexto tem limites menos claros que podem variar em função do conjunto de espécies em estudo. Uma mancha para uma espécie generalista

tende a ser maior e englobar maior heterogeneidade ambiental do que a mancha de hábitat ocupada por uma espécie especialista. Assim, como a comunidade local é composta por espécies que ocupam manchas de tamanhos distintos, os limites da mancha que abriga a comunidade local, em geral, são arbitrários. Em teoria, a mancha que abriga a comunidade local abrange uma área dentro da qual todos os indivíduos têm a mesma probabilidade de interagir sem que haja heterogeneidade espacial na distribuição de abundância (Holyoak *et al.* 2005). Holyoak *et al.* (2005) sugerem outras três formas práticas de delimitar a comunidade local baseado nas formas de determinar as manchas nos estudos de metapopulação:

1. *Discretas*: selecionam-se sistemas com limites discretos como lagos e poças, como se faz com manchas em estudos metapopulacionais. A dificuldade desta abordagem é que frequentemente as espécies variam em suas escalas de movimento e o que seria uma única mancha para uma espécie da comunidade pode representar duas manchas independentes para outra espécie.

2. *Habitat*: baseia-se em organismos dominantes estruturalmente (usualmente plantas) para definir os limites da comunidade. A utilidade dessa abordagem depende da influência relativa de condições físicas, dispersão, eventos estocásticos, interações entre as espécies e sucessão. Essa definição é útil para tipos de habitats e conjuntos de espécies que se repetem em ocorrência e são suficientemente permanentes em relação ao tempo de duração do estudo ecológico.

3. *Pontos arbitrários*: a comunidade é definida como o conjunto de espécies ocorrentes em uma localidade pré-selecionada. Esta abordagem é a mais comum e compartilha alguns problemas com a abordagem baseada em habitat, como identificar a relevância da escala espacial na qual descrever a comunidade e o critério apropriado para a inclusão de “espécies turistas”, isto é, espécies que só estão presente por uma parte do tempo.

Sugerimos que os fatores mais importantes ao definir o tamanho e a distância entre as manchas de uma metacomunidade sejam: (1) permitir que os indivíduos dentro de uma mesma mancha tenham maior probabilidade de interagir entre si do que com

indivíduos de manchas distintas, mas (2) as manchas não sejam tão distantes a ponto de a dispersão entre elas ser impossível na escala temporal dos processos ecológicos que estão sendo estudados.

Leibold *et al.* (2004) estruturaram a abordagem mecanística de metacomunidades e elegeram quatro modelos como descritores dos processos que atuam nas metacomunidades. Esses modelos, que já haviam sido propostos individualmente em estudos anteriores, descrevem como os mecanismos de especiação, extinção, dispersão e competição geram e estruturam a diversidade no espaço:

1. *Dinâmica de manchas (patch dynamics)* (Levins & Culver 1971): descreve uma metacomunidade na qual as manchas que abrigam as comunidades locais são similares quanto às variáveis ambientais que podem influenciar na abundância das espécies da comunidade. As manchas podem estar ocupadas ou desocupadas ao longo do tempo devido as dinâmicas de colonização e extinção. A diversidade de espécies local é limitada pela dispersão e pelas interações que podem ser, por exemplo, interações competitivas, predador-presa ou parasita-hospedeiro. As dinâmicas espaciais são resultado de um *trade-off* entre a capacidade de ocupar a mancha e a capacidade de dispersão.

2. *Alocação de espécies (species sorting)*: descreve uma metacomunidade na qual as manchas que abrigam as comunidades locais são diferentes e o filtro ambiental determina as espécies que ocorrem em cada mancha. Neste modelo o papel da dispersão na estruturação da diversidade é suficiente apenas para permitir que as espécies colonizem os ambientes para os quais estão melhor adaptadas (fisiologicamente e morfolologicamente) e não é grande o suficiente para manter populações em ambientes sub-ótimos.

3. *Efeito de massa (mass effect)* (Shmida & Wilson 1985): descreve uma metacomunidade em que as manchas que abrigam as comunidades locais são diferentes e as espécies também apresentam habilidades competitivas diferentes, mas as espécies se mantêm nos habitats sub-ótimos (ou até em locais desfavoráveis) pela imigração a partir dos habitats ótimos. A diferença em relação ao modelo de alocação de espécies é a escala temporal na qual ocorre a dispersão e a competição. Enquanto na alocação de

espécies, dispersão e competição ocorrem em escalas temporais diferentes, no efeito de massa a dispersão ocorre na mesma escala temporal da competição, sendo assim, suficiente para manter populações nos ambientes sub-ótimos.

4. *Neutro (neutral)* (Hubbell 2001): descreve uma metacomunidade na qual as espécies apresentam habilidades competitivas e capacidade de dispersão similares, e a variação na frequência relativa das espécies é aleatória. A dinâmica da diversidade de espécies é resultado do balanço entre a probabilidade de perda (extinção, emigração) e de ganho (imigração, especiação) de espécies. Essa dinâmica, por deriva, levaria ao estabelecimento de apenas uma espécie na metacomunidade inteira, mas as dinâmicas transientes são tão longas que há tempo suficiente para novas espécies entrarem no sistema vindas de outras metacomunidades como em uma dinâmica fonte-sumidouro (*source-sink*) ou por especiação.

Apesar do avanço na teoria de metacomunidades baseada na abordagem mecanística, ainda há uma grande dificuldade em realizar estudos empíricos experimentais e, principalmente, observacionais usando essa abordagem (Logue *et al.* 2011). Identificar os modelos que melhor descrevem os mecanismos que estruturam uma metacomunidade de interesse ainda é um desafio e existem discussões se os modelos propostos de fato representam mecanismos distintos determinando a estrutura da metacomunidade. Winegardner *et al.* (2012) sugerem que apenas os modelos de alocação de espécies e neutro são mutuamente exclusivos, enquanto os modelos de efeito de massa e dinâmica de manchas seriam casos particulares do modelo de alocação de espécies. A quantidade de dispersão é a única característica que, sozinha, distingue esses três modelos, sendo limitante para algumas espécies na dinâmica de manchas, eficiente para a maioria no modelo de alocação de espécies e alto para a maioria das espécies no modelo de efeitos de massa. A heterogeneidade do habitat distingue o modelo de dinâmica de manchas dos outros dois. Na alocação de espécies e no efeito de massa, há manchas de habitat com diferentes qualidades, enquanto na dinâmica de manchas, as manchas são homogêneas, por definição.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesse estudo, destacamos que a metacomunidade deve ser entendida como uma teoria mais do que como uma entidade real que pode ser encaixada na hierarquia tradicional de organização dos sistemas biológicos. Esta teoria fornece um arcabouço para avaliar a relação entre mecanismos em diferentes escalas espaciais na determinação da diversidade. Dessa forma, ela é uma abstração e como já esclarecido por Levins (2006) “*As abstrações podem ser inúteis se elas podem responder perguntas apenas sobre si mesmas.*”. Então, embora seja claro que uma teoria tão nova como a de metacomunidades necessite de estudos teóricos para se consolidar, é necessário também um investimento na realização de estudos que apliquem a teoria para responder perguntas práticas sobre conservação e diversidade e até mesmo para detectar falhas ou imprecisões na teoria.

Esperamos contribuir para esse objetivo fornecendo um apanhado teórico que facilite entrada de estudantes e profissionais nessa linha de pesquisa, principalmente nos países lusófonos. Sugerimos termos em português com o objetivo de colaborar na padronização dos conceitos em português e permitir a comunicação clara e precisa. A base para o avanço científico é a clareza na comunicação.

## AGRADECIMENTOS

Nós gostaríamos de agradecer à Steven J. Presley e à Michael R. Willig pelas discussões que despertaram a vontade de escrever esse artigo, à Vítor Borges e à Marcos Figueiredo pela leitura e discussão do conteúdo. Aos revisores da *Oecologia Australis* que contribuíram para tornar a leitura mais fluida e o texto mais claro e à CAPES e CNPq pelas bolsas fornecidas a C. Braga.

## REFERÊNCIAS

- Bried, J. T., McIntyre, N. E., Dzialowski, A. R., & Davis, C. a. 2015. Resident-immigrant dichotomy matters for classifying wetland site groups and metacommunities. *Freshwater Biology*, 60(11), 2248-2260. DOI: 10.1111/fwb.12651
- Cisneros, L. M., Fagan, M. E., & Willig, M. R. 2015. Season-specific and guild-specific effects of anthropogenic landscape modification on metacommunity structure of tropical bats. *Journal of Animal Ecology*, 84(2), 373-385. DOI: 10.1111/1365-2656.12299

- Clements, F. E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington, DC, DC: Carnegie Institution of Washington: p. 1-512.
- Connor, E. F., & Simberloff, D. 1979. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? *Ecology*, 60(6), 1132-1140. DOI: 10.2307/1936961
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8(11), 1175-82. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x
- Dallas, T. 2014. Metacom: An R package for the analysis of metacommunity structure. *Ecography*, 37(4), 402-405. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.00695.x
- Dallas, T., & Drake, J. M. 2014. Relative importance of environmental, geographic, and spatial variables on zooplankton metacommunities. *Ecosphere*, 5(9), 1-13.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: M. L. Cody & J. M. Diamond (Eds.), *Ecology and evolution of communities*. pp. 342-444. Cambridge, England: Harvard University Press.
- Duelli, P. 1997. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 62(2-3), 81-91. DOI: 10.1016/S0167-8809(96)01143-7
- Fernandes, I. M., Henriques-Silva, R., Penha, J., Zuanon, J., & Peres-Neto, P. R. 2014. Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: The case of floodplain-fish communities. *Ecography*, 37(October 2013), 464-475. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2013.00527.x
- Gauch, H. G., & Whittaker, R. H. 1972a. Coenocline Simulation. *Ecology*, 53(3), 446-451. DOI: 10.2307/1934231
- Gauch, H. G., & Whittaker, R. H. 1972b. Comparison of ordination techniques. *Ecology*, 53(5), 868-875. DOI: 10.2307/1934302
- Gauch, H. G., Whittaker, R. H., & Wentworth, T. R. 1977. A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *Journal of Ecology*, 65(1), 157-174. DOI: 10.2307/2259071
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53, 7-26.
- Hanski, I., & Gilpin, M. E. 1991. Metapopulation Dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 3-16.
- Harrison, S. 1999. Local and regional diversity in a patchy landscape: Native, alien, and endemic herbs on serpentine. *Ecology*, 80(1), 70-80. DOI: 10.1890/0012-9658(1999)080[0070:LARDIA]2.0.CO;2
- Heino, J., & Alahuhta, J. 2015. Elements of regional beetle faunas: faunal variation and compositional breakpoints along climate, land cover and geographical gradients. *Journal of Animal Ecology*, 84(2), 427-441. DOI: 10.1111/1365-2656.12287
- Heino, J., Soininen, J., Alahuhta, J., Lappalainen, J., & Virtanen, R. 2015. A comparative analysis of metacommunity types in the freshwater realm. *Ecology and Evolution*, 5(7), 1525-1537. DOI: 10.1002/ece3.1460
- Holyoak, M., Leibold, M. A., Mouquet, N., Holt, R. D., & Hoopes, M. F. 2005. Metacommunities: A framework for large-scale community ecology. In: *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. 1st ed. Princeton: Princeton University Press: p.375. Retrieved from [http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=EIQpFBu84NoC&oi=fnd&pg=PR3&dq=The+Unified+Neutral+Theory+of+Biodiversity+and+Biogeography&ots=cPMOH\\_PEN5&sig=SsDzjnDZzO3bAjWUU4wdygJ7CGE](http://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=EIQpFBu84NoC&oi=fnd&pg=PR3&dq=The+Unified+Neutral+Theory+of+Biodiversity+and+Biogeography&ots=cPMOH_PEN5&sig=SsDzjnDZzO3bAjWUU4wdygJ7CGE)
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D. & Loreau, M. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601-613. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
- Leibold, M. A., & Mikkelsen, G. G. M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta community structure. *Oikos*, 2(October 2001), 237-250. Retrieved from <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1034/j.1600-0706.2002.970210.x/full>
- Levins, R. 2006. Strategies of abstraction. *Biology and Philosophy*, 21(5), 741-755. DOI: 10.1007/s10539-006-9052-8
- Levins, R., & Culver, D. 1971. Regional Coexistence of Species and Competition between Rare Species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 68(6), 1246-1248. DOI: 10.1073/pnas.68.6.1246
- Logue, J. B., Mouquet, N., Peter, H., & Hillebrand, H. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(9), 482-91. DOI: 10.1016/j.tree.2011.04.009
- López-González, C., Prentice, I. C., Lozano, A., Stevens, R. D., & Higgins, C. L. 2012. Metacommunity analysis of Mexican bats: environmentally mediated structure in an area of high geographic and environmental complexity. *Journal of Biogeography*, 39(1), 177-192. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02590.x
- Patterson, B. D., & Atmar, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28(1-2), 65-82. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x
- Presley, S. J., Higgins, C. L., López-González, C., & Stevens, R. D. 2009. Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple ordination axes. *Oecologia*, 160(4), 781-93. DOI: 10.1007/s00442-009-1341-x
- Presley, S. J., Higgins, C. L., & Willig, M. R. 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos*, 119(6), 908-917. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18544.x
- Presley, S. J., Willig, M. R., Bloch, C. P., Castro-Arellano, I., Higgins, C. L., & Klingbeil, B. T. 2011. A complex metacommunity structure for gastropods along an elevational gradient. *Biotropica*, 43(4), 480-488. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2010.00727.x
- Provete, D. B., Gonçalves-Souza, T., Garey, M. V., Martins, I. A., & Rossa-Feres, D. de C. 2014. Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. *Hydrobiologia*, 734(1), 69-79. DOI: 10.1007/s10750-014-1870-0

- Ricklefs, R. E. 2008. Disintegration of the ecological community. *The American Naturalist*, 172(6), 741-50. DOI: 10.1086/593002
- Sebastien, B., & Balent, G. 2015. Bird metacommunity processes remain constant after 25 years of landscape changes. *Ecological Complexity*, 21, 39-43. DOI: 10.1016/j.ecocom.2014.12.002
- Shevtsov, J., Wickings, K., & Patten, B. C. 2013. Evaluating the role of biotic interactions in structuring communities using a gradient analysis of multiple interacting guilds. *Oikos*, 122(11), 1594-1605. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2013.00267.x
- Shmida, A., & Wilson, M. V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, (12), 1-20. DOI: 10.2307/2845026
- Stevens, R. D., López-González, C., & Presley, S. J. 2007. Geographical ecology of Paraguayan bats: spatial integration and metacommunity structure of interacting assemblages. *The Journal of Animal Ecology*, 76(6), 1086-93. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2007.01288.x
- Tilman, D. 1981. Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology*, 17, 1-296. DOI: 10.7861/clinmedicine.14-3-000
- Wilson, D. S. 1992. Complex Interactions in Metacommunities, with Implications for Biodiversity and Higher Levels of Selection. *Ecology*, 73(6), 1984-2000. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/1941449>
- Winegardner, A. K., Jones, B. K., Ng, I. S. Y., Siqueira, T., & Cottenie, K. 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(5), 253-254. DOI: 10.1016/j.tree.2012.01.007
- Yeh, Y. C., Peres-Neto, P. R., Hunag, S. W., Lai, Y. C., Tu, C. Y., Shiah, F. K., ... Hsieh, C. H. 2014. Determinism of bacterial metacommunity dynamics in the southern East China Sea varies depending on hydrography. *Ecography*, 38(May 2014), 198-212. DOI: 10.1111/ecog.00986

Submetido em: 11/08/2016

Aceito em: 14/11/2016