Oecologia Australis
20(1): 1-17, 2016
10.4257/oeco.2016.2001.01

MONTAGEM DE COMUNIDADES: CONCEITOS, DOMÍNIO E ESTRUTURA TEÓRICA

Bruno Sousa Menezes[1,], Fernando Roberto Martins[2] & Francisca Soares Araújo[1]*

[1] Universidade Federal do Ceará (UFC), Centro de Ciências, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Laboratório de Fitogeografia. Av. Mister Hull, s/n, Campus do Pici, Bloco 906, Fortaleza, CE, Brasil. CEP: 60455-970
2 Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Vegetal, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Laboratório de Ecologia. Rua Monteiro Lobato, 255, Cidade Universitária "Zeferino Vaz", Barão Geraldo, Campinas, SP, Brasil. CEP: 13083-970
E-mails: brunobioce@gmail.com, fmartins@unicamp.br, tchesca@ufc.br

RESUMO
Montagem de comunidades refere-se a qualquer processo ecológico que seleciona espécies de um banco regional para formar comunidades locais. Inicialmente, Diamond (1975) propôs a montagem de comunidades baseada em regras que descreviam padrões espaciais mutuamente excludentes (checkerboard distributions) de espécies de aves coocorrentes no arquipélago de Nova Guiné. Essas regras propunham a competição interespecífica como única explicação plausível para os padrões encontrados. Contudo, a carência de previsões testáveis, análises estatísticas inadequadas e, principalmente, a ausência de hipóteses alternativas representaram um entrave para o desenvolvimento do tema. Após o advento do uso da informação filogenética/funcional nos estudos de comunidade, tem-se notado um aumento significativo no número de trabalhos publicados sobre montagem de comunidades. A maior parte desse aumento pode ser associada ao desenvolvimento de modelos que propiciaram maior poder preditivo aos processos de montagem. Assim, decidimos realizar uma revisão crítica sobre os principais avanços conceituais obtidos nessa área nos últimos anos com o intuito de fornecer um panorama da teoria de montagem de comunidades. Evidenciamos que: a) os trabalhos publicados têm evoluído em seu caráter preditivo, geralmente associados a uma base de testes bem consolidada; b) o teste de hipótese por meio de modelos nulos se fortaleceu como um método de análise de dados consistente, sendo empregado em vários estudos de organização de comunidades; e c) a teoria neutra tem sido utilizada como hipótese alternativa à hipótese de coexistência por meio de processos determinísticos baseados em nicho. A teoria de montagem de comunidades ainda não pode ser considerada madura, porém tem um grande potencial para desenvolver-se nos próximos anos, principalmente a partir da consolidação de sua base conceitual. Nossa revisão auxilia essa tarefa por meio do esclarecimento de alguns conceitos ainda duvidosos ou mal empregados e da sistematização dessa teoria.
Palavras-chave: ecologia teórica; exclusão competitiva; filtragem abiótica; regras de montagem; teoria neutra.

ABSTRACT - COMMUNITY ASSEMBLY: CONCEPTS, DOMAIN AND THEORETICAL STRUCTURE
Community assembly refers to any ecological process that operates to select species from a regional pool and put them together in local communities. Initially, Diamond (1975) proposed a community assembly model based on rules explaining the checkerboard distribution of co-occurring bird species in New Guinea archipelago. By that time, the assembly rules proposed interspecific competition as the only plausible explanation for the patterns observed. However, the lack of testable predictions, inappropriate statistical analyses and, mainly, the absence of alternative hypotheses have represented an obstacle for the theory development. With the introduction of phylogenetic/functional analyses in community studies, a meaningful increase of published papers on community assembly has been noticed, mainly due to the development of models providing more predictive power to assembly processes. Hence, we decided to elaborate a critical review about the conceptual progress in the community assembly theory. We point out that a) the community assembly theory has enhanced its predictive power when it became to be associated with solid statistics; b) the hypothesis test by null models has been reinforced as a consistent data analysis method applied in many studies; and c) the neutral theory has been used as a satisfactory alternative to the coexistence hypothesis by deterministic niche-based processes. However, the community assembly theory is not fully mature yet but has a high potential of near-future development, mainly through the consolidation of its conceptual base. We hope that our review can help in this development by systematizing the community assembly theory and clarifying some misunderstood and/or so-far poorly applied concepts.
Keywords: abiotic filter; assembly rules; competitive exclusion; ecological theory; neutral theory.

INTRODUÇÃO

A ecologia é definida como ciência a partir da introdução de métodos matemáticos e experimentais no estudo da relação entre organismo e ambiente (Kingsland 1991). A ênfase dada à experimentação e ao teste de hipóteses diferencia a ecologia da história natural. Contudo, muitos autores acreditam que a ecologia está voltada apenas à descrição de padrões específicos e tem desenvolvido poucas generalizações e leis com maior poder preditivo (Lawton 1999). Essa limitação se deve, muitas vezes, a deficiências no processo de construção do conhecimento científico. Carência de previsões testáveis, análises estatísticas inadequadas e hipóteses vagas ou sem alternativa são apontadas por Krebs (2006) como alguns dos problemas que dificultam o desenvolvimento científico da ecologia.

A teoria de montagem de comunidades (em inglês "*communities assembly theory*") pode ser utilizada para entender a mudança de paradigmas na ecologia em busca de uma ciência mais preditiva. Embora no início, com Diamond (1975), a montagem de comunidades tenha sido focada em regras que, conforme Keddy (1992), apenas descreviam padrões específicos de coexistência, nos últimos anos essa teoria tem aumentado seu poder preditivo, principalmente após a inserção da informação filogenética e funcional. Conhecendo-se a evolução dos caracteres ecológicos das espécies e os padrões filogenéticos e funcionais das comunidades é possível prever a atuação de diferentes processos na montagem das comunidades (Webb *et al.* 2002, Cavender-Bares *et al.* 2009, Vamosi *et al.* 2009). Embora a relação direta entre padrão e processo tenha recebido muitas críticas (ver seção *Teoria moderna de coexistência e críticas à relação entre padrão e processo*) é inegável que os trabalhos recentes de montagem de comunidades não estão resumidos apenas à descrição de padrões, mas apresentam valiosas inferências sobre a atuação dos processos na coexistência das espécies.

De acordo com Cavender-Bares *et al.* (2009), a maioria das inferências teóricas sobre a montagem de comunidades está baseada em duas teorias conflitantes: a teoria de nicho (competição e filtros abióticos) e a teoria neutra. Ressaltamos que a teoria de nicho é mais complexa do que a dualidade entre competição e filtros abióticos. Contudo, nesse estudo focamos somente nesses processos porque são os mais discutidos nos trabalhos recentes de montagem de comunidades. Epistemologicamente, a ecologia parece avançar a partir da dicotomia entre ideias conflitantes (Nuñez & Nuñez 2006). Em muitos casos, o potencial para debates é mais benéfico ao crescimento dessa ciência do que a obtenção de sínteses (Kingsolver & Paine 1991). Assim, é mais interessante saber quando, onde e por que alguns processos prevalecem frente a outros do que apontarmos um único processo como solução definitiva (Pickett *et al.* 2007).

Diferente de outras teorias que surgem com base teórica consolidada, a teoria de montagem de comunidades vem incorporando conceitos ao longo dos anos (ver Weiher *et al.* 2011). Em consequência disso, ainda existem muitas questões que necessitam serem revistas inclusive em relação ao próprio termo "regras de montagem" (Belyea & Lancaster 1999). De acordo com Pickett *et al.* (2007), uma teoria madura deve ser completa com os componentes individuais bem desenvolvidos e integrados. Esses componentes devem interagir entre si de forma a oferecer uma explicação causal para os fenômenos observados dentro de um domínio teórico especifico (Pickett *et al.* 2007). Assim, a precisão em reconhecer os componentes de uma teoria, além de importante para diagnosticar o estado de maturidade da teoria, desempenha um papel fundamental na compreensão do desenvolvimento da ciência (Pickett *et al.* 2007).

Nesse sentido, decidimos fazer uma revisão sobre a teoria de montagem de comunidades enfatizando o desenvolvimento de conceitos, modelos teóricos, métodos de análises de dados e estrutura dessa teoria. Como a literatura sobre os processos de coexistência é vasta focamos nossa revisão em trabalhos que debatem somente a montagem de comunidades e cujo impacto é reconhecido dentro da ecologia. Mensuramos esse impacto pelo número de vezes em que o trabalho foi citado. Nesse caso, enfatizamos artigos com mais de 100 citações. Trabalhos mais recentes foram incluídos para atualizar as informações que estão sendo publicadas. Embora existam revisões interessantes sobre o tema (p.ex: Gotzenberger *et al.* 2012, Weiher *et al.* 2011), pretendemos com

nosso trabalho compilar parte das informações ainda dispersas e integrá-las na tentativa de consolidar o arcabouço teórico da teoria de montagem de comunidades.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

No total encontramos 595 artigos publicados utilizando o termo "assembly rules", dos quais 43 apresentaram mais de 100 citações. Nessa revisão utilizamos 11 trabalhos que abordaram discussões teóricas sobre a montagem de comunidades: avanço de conceitos, modelos e ferramentas de análises de dados. Além desses, incluímos 16 trabalhos que utilizaram dados filogenéticos e funcionais para identificar processos de montagem de comunidades e 10 trabalhos sobre mecanismos de coexistência de espécies utilizados como informações complementares. Com base nessas referências conseguimos construir um arcabouço para a teoria de montagem de comunidades.

Evolução conceitual das regras de montagem de comunidades

Embora "regras de montagem" (em inglês: *assembly rules*) seja um conceito antigo em ecologia, ainda existe muita confusão e ambiguidade acerca da utilização do termo (Belyea & Lancaster 1999). Inicialmente, as regras de montagem foram sugeridas por Diamond (1975) e estavam relacionadas a um conjunto de normas que descreviam limitações no arranjo de comunidades de aves no arquipélago de Nova Guiné. Contudo, essas regras eram apenas descrições dos padrões observados de coexistência das espécies das quais não seria possível extrair previsões testáveis (Keddy 1992). Nesse sentido, o termo "regra" foi utilizado de forma errônea, pois segundo Belyea & Lancaster (1999), esse termo deve caracterizar um princípio fundamental que pode ser aplicado a diferentes situações.

Acreditamos que a maior parte da confusão conceitual sobre as regras de montagem seja devida a ausência de definição clara no trabalho de Diamond (1975). Como nesse trabalho todas as regras estavam ligadas à restrição por competição interespecífica aceitou-se inicialmente que as regras de montagem deveriam referir-se apenas a restrições bióticas (Weiher *et al.* 2011). Contudo, Keddy (1992) afirmou que a competição é somente um dos filtros pelo qual o banco regional de espécies deve passar para constituir as comunidades locais. Antes de a competição começar a agir, há outras restrições relacionadas a fatores abióticos que podem influenciar a montagem das comunidades. Portanto, segundo Keddy (1992), as regras de montagem deveriam incluir também os filtros abióticos e referir-se a qualquer restrição imposta a um conjunto de espécies de um banco regional. Esse debate sobre a abrangência dos processos que poderiam ser entendidos como regras de montagem enfraqueceu a consolidação desse conceito (Booth & Larson 1999).

As regras de montagem estão incluídas dentro de uma perspectiva clássica, na qual a montagem das comunidades é associada a processos determinísticos relacionados com o nicho e referem-se a restrições impostas por filtragem abiótica ou competição interespecífica (Cavender-Bares *et al.* 2009). Entretanto, a incorporação da estocasticidade como um dos processos atuantes na montagem de comunidades propiciou uma perspectiva alternativa (Cavender-Bares *et al.* 2009). Nesse caso, a montagem das comunidades não está baseada apenas na diferenciação ecológica das espécies, mas também em processos estocásticos de dispersão, extinção e especiação, frente aos quais todos os indivíduos são considerados ecologicamente equivalentes (Hubbell 2001). Assim, percebe-se mudança na utilização do termo "regras de montagem", onde a palavra "regra" raramente é mencionada e o termo tem sido substituído por "montagem de comunidades" (em inglês: *community assembly*; Weiher *et al.* 2011). Contudo, mais recentemente autores como Gotzenberger *et al.* (2012) utilizaram o conceito de regras de montagem de forma mais ampla ao referirem-se a qualquer restrição na coexistência de espécies mediada por limitações na dispersão, condições abióticas ou interação biótica.

Regras de montagem de Diamond: histórico, críticas e desenvolvimento de modelos nulos

O objetivo de Diamond (1975) era mostrar como espécies selecionadas a partir de um banco regional se ajustavam entre si, formando

comunidades resistentes à invasão. Assim, seria possível explicar a existência de diferenças na composição de espécies entre habitats adjacentes, mesmo não havendo barreiras físicas impedindo o deslocamento de espécies. Para Diamond (1975) na ausência de barreiras era esperado que as comunidades se tornassem mais semelhantes ao longo dos anos. O único fator que evitaria esse efeito seria a presença de processos que impossibilitassem a colonização por espécies vindas de outros locais. Portanto, as espécies de um mesmo habitat deveriam ter seus nichos ajustados entre si de forma a coexistir sem competir (combinações permissivas) e não disponibilizariam recursos suficientes para que outras espécies pudessem vir a invadir o local.

A análise de combinações de espécies em diferentes situações levou Diamond (1975) a definir as seguintes regras:

a. Considerando todas as combinações possíveis formadas por um grupo de espécies relacionadas, somente algumas dessas combinações ocorrem na natureza;
b. Combinações permissivas resistem a invasores que poderiam transformar essas combinações em proibitivas;
c. Combinações estáveis em uma ilha grande ou rica podem ser instáveis em ilhas pequenas e pobres;
d. Em uma ilha pequena e pobre, uma combinação pode resistir a invasores que poderiam ser incorporados em ilhas grandes ou mais ricas;
e. Alguns pares de espécies nunca coexistem, seja por eles mesmos ou como parte de uma combinação maior;
f. Alguns pares de espécies que formam combinações instáveis entre si podem fazer parte de uma combinação estável maior;
g. Inversamente, algumas combinações instáveis podem ser compostas de subcombinações estáveis.

As principais críticas às regras de montagem foram feitas por Connor & Simberloff (1979), segundo os quais seriam regras tautológicas, triviais ou produzidas pelo acaso. Das regras propostas por Diamond (1975), três (regras b, c e d) eram consequências tautológicas das definições usadas para ilhas ricas e pobres, sendo "d" uma regra composta por "b" e "c"; logo, além de tautológica, é trivial. A regra "f" não poderia ser testada porque tratava de pares de espécies e não existia nenhuma ilha com somente duas espécies. As três regras restantes (a, e, g) foram testadas por simulações que encontraram que os mesmos padrões poderiam ser obtidos aleatoriamente. Portanto, não deveriam ser atribuídas ao efeito da exclusão competitiva. A partir do artigo de Connor & Simberloff (1979), vários trabalhos foram publicados focados especificamente em críticas metodológicas (ver Nuñez & Nuñez 2006). Nessa discussão, os avanços teóricos foram limitados, principalmente, pela ausência de hipóteses biológicas capazes de explicar a ocorrência dos padrões aleatórios (Nuñez & Nuñez 2006).

Diante das críticas feitas às análises de Connor & Simberloff (1979) e da série de debates metodológicos que surgiu em torno da utilização dos modelos nulos, Gotelli (2000) fez uma revisão sobre a utilização dos modelos nulos na detecção dos padrões de coocorrência e sugeriu várias alternativas para a construção desses modelos. Mediante a manutenção do somatório dos totais marginais (fixos, ou equiprováveis, ou proporcionais) da presença das espécies em diferentes amostras, Gotelli (2000) apresentou nove algoritmos de construção de modelos nulos. Assim, dependendo do objetivo da pesquisa, seria possível escolher o algoritmo mais adequado (detalhes em Gotelli 2000). O algoritmo usado por Connor & Simberloff (1979), que mantinha constante tanto o número de espécies em cada ilha quanto o número de ilhas ocupadas por espécie (fixo-fixo), limitou as possibilidades de aleatorizações e tornou as matrizes aleatórias muito similares à matriz real dos dados (Gotelli 2000). Logo, a ausência de efeito estaria mais relacionada a um artefato do método do que a participação do acaso.

Esse debate sobre se os padrões de comunidades poderiam ou não ser associados à estocasticidade foi fundamental para consolidar estratégias metodológicas, sobretudo em relação à aplicabilidade dos modelos nulos, cuja construção deve ser isenta do fator a ser investigado. Assim, a escolha do modelo nulo não é meramente uma decisão técnica, mas deve determinar quais processos ecológicos são permitidos no modelo (Gotzenberger *et al.* 2012). Somente os processos

excluídos serão capazes de gerar diferenciação do padrão em relação à expectativa nula (Gotzenberger *et al.* 2012). Recentemente, os modelos nulos têm sido utilizados em ecologia de comunidades para detectar padrões funcionais, filogenéticos, de coocorrência de espécies e de evolução filogenética dos traços (Pausas & Verdú 2010).

Importância da informação filogenética e funcional para detecção dos processos de montagem de comunidades

Embora Diamond (1975) tenha baseado suas regras de montagem de comunidades em grupos de espécies próximas filogeneticamente, durante anos o parentesco filogenético foi pouco explorado nos estudos de coocorrência de espécies. Apesar de trabalhos anteriores terem discutido a influência da filogenia nos estudos de comunidades (ver Losos 1996), somente a partir de Webb *et al.* (2002) essa relação passou a ter maior importância. De acordo com Mouquet *et al.* (2012), o artigo de Webb *et al.* (2002) representou um ponto de inflexão, a partir do qual houve grande aumento no número trabalhos publicados sobre montagem de comunidades (Figura 1).

Além de apresentar métricas que relacionam a biologia evolutiva e a ecologia de comunidades, Webb *et al.* (2002) propuseram um modelo heurístico capaz de evidenciar o efeito de processos distintos (filtros abióticos e competição interespecífica) na montagem das comunidades (Tabela 1). Para distinguir entre filtro abiótica e competição interespecífica, o modelo propõe analisar o padrão filogenético e o padrão fenotípico (ou funcional) da comunidade. O padrão filogenético pode ser aleatório, agregado, ou disperso, se as distâncias filogenéticas entre as espécies da comunidade são respectivamente similares, menores, ou maiores que as esperadas pelo modelo nulo. Da mesma maneira, o padrão fenotípico pode ser aleatório, agregado ou disperso, se as distâncias morfológicas entre as espécies da comunidade são respectivamente similares, menores (atração fenotípica) ou maiores (repulsão fenotípica) que as esperadas pelo modelo nulo. A atração fenotípica indica semelhança funcional entre as espécies e pode decorrer de conservantismo de nicho

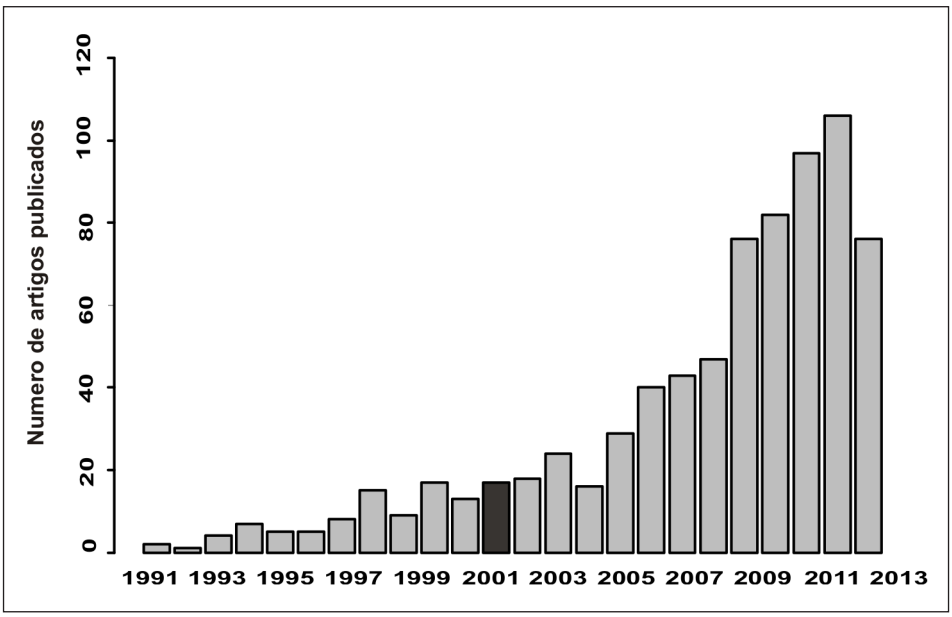

Figura 1. Número de trabalhos publicados por ano (1991 a set/2014) com base em pesquisa feita no Web of Science utilizando como palavras-chave "phylogenetics or phylogeny" e "community ecology". A barra escura representa o ano de publicação do trabalho de Webb *et al.* 2002 (baseado em Mouquet *et al.* 2012).
***Figure 1**. Number of published papers per year (1991 to Sep / 2014) based on research realized in the ISI Web of Science using the keywords 'phylogenetics or phylogeny' and 'community ecology'. The dark bar represents the publication year of the article from Webb et al. 2002 (based on Mouquet et al. 2012).*

ecológico (os caracteres têm sinal filogenético, isto é, espécies próximas filogeneticamente são mais semelhantes) ou de convergência de nicho (sinal filogenético ausente dos caracteres, espécies distantes filogeneticamente são mais semelhantes). Assim, a presença de conservantismo (ou convergência) é fundamental para determinar se a estrutura filogenética será agregada ou dispersa. Segundo Webb *et al*. (2002), quando os caracteres das espécies são filogeneticamente conservados (há conservantismo de nicho), as comunidades podem ser formadas por dois processos: (a) filtragem abiótica, na qual são selecionados táxons próximos filogeneticamente (o padrão filogenético é agregado em relação à expectativa nula – cenário 1; Tabela 1); ou (b) exclusão competitiva, na qual táxons próximos são eliminados competitivamente, pois sua coocorrência é limitada pela semelhança na ecologia das espécies (o padrão filogenético é disperso em relação à expectativa nula – cenário 2; Tabela 1). Por outro lado, quando não há conservantismo de nicho, os padrões se invertem: os filtros abióticos atuam na seleção de táxons mais distantes (padrão filogenético disperso – cenário 3; Tabela 1), e a exclusão competitiva pode ser evitada mediante várias combinações de espécies: pode haver tanto seleção de linhagens próximas (agregação filogenética) quanto combinação aleatória de linhagens próximas e/ou distantes (o padrão filogenético não difere da expectativa nula – cenário 4; Tabela 1). Padrões aleatórios também podem estar associados a outros fatores, tais como: interação neutra entre espécies (Hubbell 2001), atuação fraca ou equilibrada de forças opostas (filtros abióticos e competição) ou aleatoriedade na distribuição filogenética dos traços (Kembel & Hubbell 2006). Além disso, quando há hierarquia competitiva, a competição pode levar a padrões filogenéticos agregados mesmo com os traços sendo filogeneticamente conservados (ver Mayfield & Levine 2010). Assim, a relação entre padrão e processo, conforme sugerida por Webb *et al.* (2002), muitas vezes é difícil de ser definida (ver seção *Teoria moderna de coexistência e críticas à relação entre padrão e processo*). Contudo, embora o modelo desses autores seja uma abordagem simplista e apresente limitações (Swenson 2013), representa uma das tentativas pioneiras de propor trabalhos mais preditivos sobre montagem de comunidades. A partir desse modelo, outros vêm surgindo com abordagens mais complexas.

Pavoine & Bonsall (2011) apresentaram uma versão melhorada do modelo de Webb *et al*. (2002), no qual os traços foram divididos em dois grupos: α e β. Traços β são selecionados quando predominam filtros abióticos e traços α são selecionados quando a competição é a força predominante. A vantagem desse modelo em relação ao de Webb *et al.* (2002) é que, além de incluir uma possível atuação conjunta de filtros abióticos e competição, cada conjunto de traços pode apresentar evolução diferenciada (um conjunto pode ser conservado enquanto outro não) e ser selecionado em condições diferentes. Quando os conjuntos de traços são ambos conservados ou ambos não conservados, o modelo não difere do proposto por Webb *et al.* (2002), mas quando diferem em relação ao conservantismo filogenético, outras situações podem decorrer. Quando os traços α não são conservados e os β apresentam conservação, os filtros abióticos podem levar ao padrão filogenético e funcional agregado. Nesse caso, mesmo um conjunto de traços (traços α) não sendo filogeneticamente conservado, é possível haver agregação filogenética, pois o conjunto de traços a ser selecionado (traços β) apresenta conservação filogenética (Tabela 1). Por outro lado, quando a competição é mais atuante a seleção será sob os traços α. Logo, o padrão funcional será disperso, pois espécies funcionalmente semelhantes se excluem e o padrão filogenético será aleatório ou agregado, pois o conjunto de traços selecionado não é filogeneticamente conservado (Tabela 1). Quando ambos os processos atuam de forma equilibrada os padrões tanto funcional quanto filogenético serão aleatórios, pois haverá seleção conjunta entre traços α e β (Tabela 1). Assim, é possível a filtragem abiótica levar ao padrão funcional agregado, mesmo um conjunto de traços não apresentando conservação, e a competição levar a dispersão, mesmo um conjunto de traços sendo conservado, o que nos ajuda a entender como espécies próximas funcionalmente podem coexistir sem que uma exclua competitivamente a outra.

Destacamos também o modelo de Soliveres *et al.* (2012). Enquanto a maioria dos modelos tem focado na dicotomia clássica entre filtragem abiótica e interação competitiva (Webb *et al.* 2002, Cavender-Bares *et al.* 2009, Vamosi *et al.* 2009),

Tabela 1. Padrões filogenéticos/funcionais preditos por diferentes regras de montagem quando os traços funcionais são influenciados de forma distinta por competição e filtros abióticos. Traços β são selecionados quando os filtros abióticos atuam mais decisivamente e traços α são selecionados por competição interespecífica (adaptado de Pavoine & Bonsall 2011).

Table 1. *Phylogenetic/functional patterns predicted by different assembly rules when the functional traits are influenced in a different way through competition and abiotic filters. β traits are selected when the abiotic filters act more decisively and α traits are selected by interspecific competition (adapted from Pavoine & Bonsall 2011).*

Hipótese	**Previsões**					
Regras de montagem	**Traços α e β conservados**		**Traços α não conservados e β conservados**		**Traços α e β não conservados**	
	Padrão filogenético	**Padrão funcional**	**Padrão filogenético**	**Padrão funcional**	**Padrão filogenético**	**Padrão funcional**
Filtros abióticos	Agregado (Cenário 1 – Webb et al. 2002)	Agregado	Agregado	Agregado	Disperso (Cenário 3 – Webb et al. 2002)	Agregado
Exclusão competitiva	Disperso (Cenário 2 – Webb et al. 2002)	Disperso	Aleatório/agregado	Disperso	Aleatório/agregado (Cenário 4 – Webb et al. 2002)	Disperso
Balanço entre os filtros (abiótico + competição)	Aleatório	Aleatório	Aleatório/agregado	Aleatório	Aleatório	Aleatório

Soliveres *et al.* (2012) introduziram a interação positiva (facilitação) como um dos processos de montagem de comunidades (Figura 2). Os autores demonstraram como os processos de montagem podem ser modificados em função da severidade do ambiente. Segundo a hipótese do gradiente de estresse, as interações positivas predominam em condições ambientais mais severas, ao passo que a competição é mais intensa em locais com recursos mais abundantes (Brooker *et al*. 2008). Entretanto, se o nível de estresse é elevado, a facilitação não é suficiente para permitir que a espécie intolerante ao estresse sobreviva (Maestre *et al.* 2009). Assim, segundo o modelo de Soliveres *et al.* (2012), em ambientes extremamente severos predominam filtragem abióticos na seleção do conjunto de espécies próximas filogeneticamente (agregação filogenética) com traços funcionais conservados que lhes permitem sobreviver sob essas condições. Em condições intermediárias, a facilitação pode predominar nos processos de montagem da comunidade que passa a ter um padrão filogenético disperso, pois linhagens que antes não poderiam se estabelecer passam a consegui-lo devido à presença de outras linhagens que facilitam seu estabelecimento. Conforme Valiente-Banuet & Verdú (2007), as interações positivas em geral ocasionam aumento na diversidade filogenética, porque a facilitação ocorre entre espécies distantes filogeneticamente e com características ecológicas distintas. Contudo, quando o ambiente é menos restritivo o padrão filogenético também pode ser disperso em consequência da maior atuação da competição.

A principal restrição ao modelo de Soliveres *et al.* (2012) é que só pode ser aplicado em situações de conservantismo filogenético de nicho. Isso influencia a qualidade do modelo, pois, de acordo com Pausas & Verdú (2010), para poder testar os processos de montagem, além do padrão

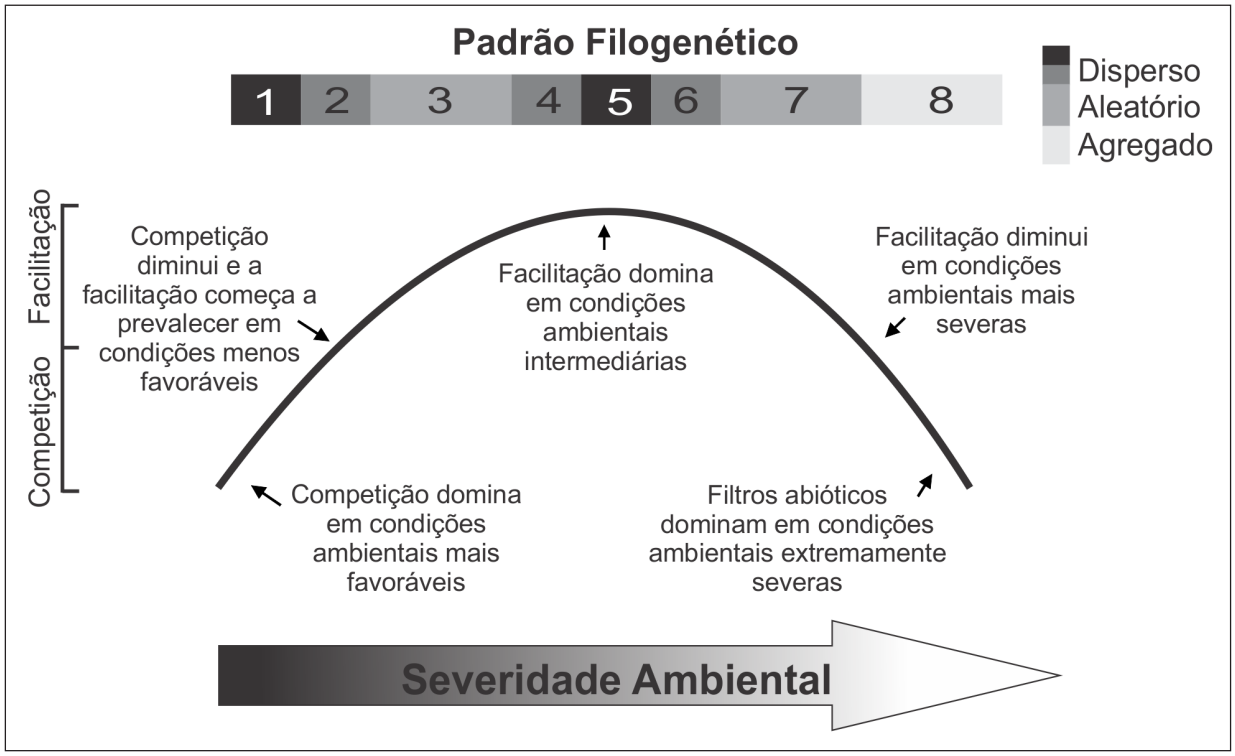

Figura 2. Modelo para inferência de regras de montagem com base em padrões filogenéticos, incluindo a influência das interações positivas (facilitação) e o grau de severidade do ambiente (adaptado de Soliveres *et al.* 2012, pág 21. Copyright © 2016 por John Wiley & Sons, Inc. Todos os direitos reservados. Adaptado com permissão).

Figure 2. *Model for inference of assembly rules based on phylogenetic patterns, including the influence of positive interactions (facilitation) and the degree of environmental severity (adapted from Soliveres et al. 2012, page 21. Copyright © 2016 by John Wiley & Sons, Inc. All rights reserved. Adapted with permission).*

filogenético, também deve ser avaliada a evolução dos traços. Esses modelos que apresentamos não são os únicos a incorporarem a informação filogenética nos estudos de montagem das comunidades. Contudo, consideramos que são bons exemplos para entender com maior clareza a relação entre a detecção de padrões e a inferência de processos de montagem, além de possibilitarem a construção de previsões estatisticamente testáveis.

Teoria moderna de coexistência e críticas à relação entre padrão e processo

Desde Watt (1947), os trabalhos em ecologia vegetal procuram estabelecer associação entre padrão e processos. Atualmente, o número de trabalhos que associam os padrões filogenéticos e funcionais aos processos atuantes na montagem de comunidades tem crescido, porém a relação entre padrão e processo nem sempre é clara (Gerhold *et al.* 2015). A associação sugerida por Webb *et al.* (2002) vem recebendo muitas críticas nos últimos anos (Mayfield & Levine 2010, HilleRisLambers *et al.* 2012). Considera-se que mesmo associações com grande número de evidências, tais como entre agregação filogenético-funcional e filtros abióticos, não devem ser tão determinísticas (ver Kraft *et al.* 2015). A simples detecção de padrões agregados pode ser insuficiente para garantir a atuação dos filtros abióticos na seleção de espécies da comunidade (Kraft *et al.* 2015). É necessária mais cautela na interpretação dos padrões filogenéticos e funcionais e maior número de evidências para que se possa inferir sobre a participação dos filtros abióticos na montagem de comunidades (Kraft *et al.* 2015).

Além disso, o efeito da competição na montagem de comunidades tem sido revisto sob a ótica da teoria moderna de coexistência (HilleRisLambers *et al.* 2012). Segundo Chesson (2000), os mecanismos de coexistência devem ser divididos em estabilizadores e equalizadores. Os mecanismos estabilizadores atuam no aumento da diferença de nicho entre as espécies (diminuem a sobreposição de nichos). Neste caso, cada espécie está associada a um conjunto de recursos específicos e a limitação ocasionada pela competição intraespecífica é maior do que a ocasionada pela competição interespecífica (cada espécie limita mais seu próprio crescimento do que o de outra espécie). Logo, os competidores inferiores conseguem permanecer na comunidade sem serem excluídos devido à baixa estabilidade resultante do autocontrole populacional dos competidores superiores (Chesson 2000, Mayfield & Levine 2010, HilleRisLambers *et al*. 2012). Por outro lado, os mecanismos equalizadores atuam diminuindo grandes desigualdades de habilidade competitiva entre as espécies. Diferenças de habilidade competitiva levam a uma hierarquia, na qual as espécies de menor competitividade são excluídas. Neste caso, a limitação interespecífica é maior do que a intraespecífica. Logo, para que os competidores inferiores se mantenham na comunidade é necessária a equalização dessa competição tornando-a menos assimétrica (Chesson 2000, Mayfield & Levine 2010, HilleRisLambers *et al*. 2012).

Com isso, a noção de que a exclusão competitiva é maior entre espécies filogeneticamente e/ou funcionalmente próximas tem sido considerada incompleta (Kraft & Ackerly 2014) e, por vezes, contestada (Mayfield & Levine 2010). Quando predominam diferenças de habilidade competitiva e há conservantismo filogenético nos traços, a competição pode excluir espécies que são funcionalmente e filogeneticamente distantes levando a uma agregação filogenética (Mayfield & Levine 2010). Neste caso, deve haver hierarquia competitiva e pouca diferença entre nichos para estabilizar a coexistência e as espécies dominantes tendem a excluir espécies funcionalmente mais dissimilares a elas (Mayfield & Levine 2010). Portanto, sob a ótica da teoria moderna de coexistência, é difícil distinguir entre efeitos da filtragem abiótica e da competição apenas com dados observacionais, pois ambos os processos podem promover padrões filogenéticos e funcionais semelhantes (Mayfield & Levine 2010). A competição pode resultar em dispersão filogenético-funcional somente quando as diferenças de nicho prevalecerem sobre diferenças de habilidade competitiva (Mayfield & Levine 2010). Neste caso, como as diferenças de habilidade competitiva são pequenas não há hierarquia competitiva e a exclusão deve ocorrer entre espécies com nichos mais semelhantes (Mayfield & Levine 2010). Assim, o resultado

da competição sobre a estrutura da comunidade depende da força relativa de cada um desses dois processos de interação competitiva (Mayfield & Levine 2010). Para que a coexistência entre espécies seja possível é necessário que o aumento da diferença de habilidade competitiva seja acompanhado de aumento da diferença de nicho (Mayfield & Levine 2010).

Outra crítica em relação a inferências feitas, principalmente, a partir da análise do padrão filogenético é a noção de que espécies filogeneticamente mais próximas são funcionalmente mais similares (Gerhold *et al*. 2015). Em alguns casos, é possível que, mesmo em comunidades com traços funcionais conservados, o padrão filogenético não seja agregado (Swenson 2013). Não é necessário que espécies aparentadas funcionem de modo semelhante numa comunidade local, mesmo que possam funcionar similarmente em escala regional (Gerhold *et al*. 2015). Dentro de uma linhagem podem existir grupos mais semelhantes e outros mais dissimilares e é possível que na formação das comunidades locais sejam selecionados táxons menos semelhantes (Gerhold *et al*. 2015). Assim, o sinal filogenético pode continuar sendo mantido, porém a estrutura funcional não necessariamente está relacionada com a filogenética. Além disso, dentro de uma linhagem existe grande quantidade de caracteres que não são fortemente preditos pelo parentesco filogenético (Swenson 2013).

De certa forma, as críticas feitas à utilização da informação filogenética tendem a limitar o uso desses dados para entender a montagem de comunidades locais (Gerhold *et al*. 2015). Contudo, informações sobre o padrão filogenético de comunidades não devem ser desprezadas, pois são importantes principalmente quando se pretende analisar comunidades com um grande número de espécies e se dispõe de um baixo número de traços funcionais (Swenson 2013). Além disso, nos casos em que há clara relação entre a severidade do ambiente e a ocorrência de padrões filogenético e funcionais agregados é razoável concluir que filtros abióticos são importantes para a montagem das comunidades (HilleRisLambers *et al*. 2012). A escolha de traços que possam refletir a ação de "filtragem" do ambiente tanto abiótico (traços do tipo β) quanto biótico (traços do tipo α) e a análise individual desses traços podem melhorar consideravelmente as inferências sobre a atuação dos processos de montagem de comunidades. Outro desafio é incorporar a teoria moderna de coexistência dentro dos estudos de comunidades e identificar quais traços podem estar envolvidos com os distintos processos de interação competitiva, principalmente a diferenciação de nicho (Mayfield & Levine 2010, HilleRisLambers *et al*. 2012; Kraft & Ackerly 2014).

Escala da montagem de comunidades: Ecologia × Biogeografia

As escalas do espaço e da filogenia afetam diretamente a percepção sobre as regras de montagem (Weiher *et al.* 2011). É inegável que, mesmo existindo conceitos comuns entre ecólogos e biogeógrafos (Jenkins & Ricklefs 2011), o foco desses dois grupos quanto à montagem de comunidades é distinto (Weiher *et al.* 2011). Enquanto ecólogos procuram explicar a montagem de comunidades locais com base nos traços funcionais das espécies e nas possíveis consequências das interações interespecíficas, os biogeógrafos estão interessados na formação do banco regional, que se origina por processos históricos e dispersão em larga escala (Weiher *et al.* 2011).

Contudo, há uma área de transição no estudo da organização de comunidades locais e regionais que possibilita a interação entre a ecologia e a biogeografia (ver Jenkins & Ricklefs 2011). A confluência entre essas duas áreas é uma tendência cada vez mais comum (Jenkins & Ricklefs 2011), mas deve ser analisada com cautela. Há quem defenda que processos regionais e históricos influenciam fortemente a montagem de comunidades locais (Ricklefs 1987), a ponto de sugerir a dissolução do conceito de comunidades nesse nível (Ricklefs 2008). Por outro lado, estudos têm demonstrado que a interação de espécies no nível local pode influenciar a disponibilidade dessas espécies no banco regional (Cavender-Bares *et al.* 2009). Esse debate sobre qual processo, se local ou se regional, tem maior importância é improdutivo e impede o progresso em direção a uma melhor compreensão da montagem de comunidades (Weiher *et al.* 2011).

Nosso interesse não é discutir qual seria a melhor escala para avaliar as regras de montagem, nem quais processos teriam maior influência. Simplesmente, destacamos que o entendimento dos processos que atuam na montagem das comunidades deve estar relacionado à escala em que se pretende avaliar os dados. Grande parte dos estudos de montagem de comunidades que discutimos nesse artigo foi baseada na definição de Keddy (1992), segundo a qual comunidades são subconjuntos de espécies selecionadas a partir de um conjunto maior que detém todas as espécies. Nesse sentido, a maioria dos métodos filogenéticos desenvolvidos para inferir sobre processos de montagem de comunidades está ligada a essa definição (ver Webb *et al.* 2002, Vamosi *et al.* 2009, Pausas & Verdú 2010). Isso não impede que trabalhos nessa área sejam desenvolvidos em escalas espaciais maiores (p.ex. González-Caro *et al.* 2014, Qian *et al.* 2014). Contudo, o foco desses trabalhos deve ser biogeográfico procurando identificar quais barreiras ambientais (pluviosidade, temperatura, etc.) atuariam mais decisivamente na distribuição espacial das espécies.

Estruturação teórica da montagem de comunidades

A análise da estrutura de teorias é uma das ferramentas importantes em ecologia, pois permite verificar a relação entre a base conceitual e a explicação dos fenômenos observáveis (Pickett *et al.* 2007). Por essa análise entendemos quais são os limites, domínios e aplicabilidade de uma teoria. A teoria é formada por bases conceituais (noções pré-teóricas, pressupostos, conceitos e definições), conteúdo empírico (fatos e generalizações confirmadas), conceitos derivados (leis, modelos, teoremas, modos de translação e hipóteses) e limites e estrutura (arcabouço e domínio; Pickett *et al.* 2007). A presença desses componentes e a forma como interagem definem o grau de maturidade da teoria (Pickett *et al.* 2007).

Sobre a teoria de montagem de comunidades identificamos os seguintes componentes:

Noções pré-teóricas: não constituem parte direta da teoria, são metáforas, analogias, figuras visuais ou intuições pessoais sobre a natureza e/ou seu funcionamento (Pickett *et al.* 2007). Em geral, as teorias surgem da necessidade de explicações para essas noções pré-teóricas. Considerando as noções pré-teóricas como conhecimentos prévios que ajudam a iniciar o desenvolvimento de uma teoria (Nascimento *et al.* 2012), identificamos para as regras de montagem de comunidades:

a. *Biogeografia de ilhas:* Diamond (1975) considerou que, após MacArthur & Wilson (1967) demonstrarem como comunidades (ilhas) podem se manter em equilíbrio ao longo dos anos, seria necessário entender como as espécies se ajustam umas às outras nessas comunidades (ilhas) a fim de preservar essa estabilidade.
b. *Padrões de pares excludentes:* antes de Diamond (1975) propor as combinações proibitivas, já havia evidências de distribuição espacial excludente entre pares de espécies similares (ver MacArthur *et al.* 1972). A questão era delimitar em quais situações esses pares excludentes eram formados.
c. *Espécies próximas taxonomicamente são mais similares:* desde Darwin (1859) tem-se a noção de que espécies próximas taxonomicamente deveriam ser ecologicamente similares e, consequentemente, a competição entre elas tenderia a ser maior (Webb *et al.* 2002). Embora Diamond (1975) não tenha explicitamente citado Darwin, essa ideia está presente em suas observações.

Pressupostos: são declarações explícitas sobre a natureza dos sistemas a serem estudados, referem-se a fatos que podem ser aceitos dentro das teorias e às condições iniciais para os sistemas existirem (Pickett *et al.* 2007).

a. *Natureza das comunidades:* para entendermos a montagem de comunidades é necessário definir qual conceito de comunidade está sendo utilizado. Para tanto se deve retornar a um debate antigo sobre a previsibilidade da relação entre espécies (Cavender-Bares *et al.* 2009). Nesse sentido, há duas visões antagônicas: (1) as comunidades são constituídas de modo orgânico por espécies intimamente ligadas que funcionam como um super-organismo (Clements 1916); e (2) as comunidades são associações fortuitas de indivíduos de espécies diferentes que se agrupam no mesmo ambiente por similaridades

fisiológicas (Gleason 1926). Acreditamos que, do ponto de vista das regras de montagem, a definição de comunidade está em uma posição intermediária entre essas duas visões: há uma relação de associação entre espécies que coexistem de forma a maximizarem a utilização dos recursos, porém não há necessidade de interdependência nessa associação.

b. *Primazia da competição e exclusão competitiva:* a competição era vista por Diamond (1975) como o principal fator de formação dos pares excludentes e, embora essa interação pudesse promover outros efeitos na comunidade, a exclusão era considerada o resultado mais provável.

Conceitos e definições: são representações (símbolos) utilizadas para caracterizar objetos dentro da teoria (Pickett *et al.* 2007). É importante destacar a relação entre os conceitos e o domínio da teoria. Na montagem de comunidades, muitas vezes encontramos o mesmo termo sendo utilizado por ecólogos e biogeógrafos (ver Jenkins & Ricklefs 2011). Contudo, é importante definir o que o termo representa em cada situação, pois são campos teóricos que abordam domínios distintos. Identificamos como principais conceitos aqueles ligados aos processos e padrões detectados nos estudos de organização das comunidades:

a. *Banco regional:* refere-se ao conjunto de espécies ocorrentes em uma região que são potencialmente capazes de colonizar qualquer comunidade local (Pärtel *et al.* 1996);

b. *Limite de similaridade:* mecanismo determinístico pelo qual há um limite máximo possível de similaridade entre os nichos de espécies coocorrentes de forma a evitar os efeitos deletérios (exclusão) da competição (MacArthur & Levins 1967). É um mecanismo que atua no sentido de diminuir a sobreposição de nichos (MacArthur & Levins 1967).

c. *Exclusão competitiva:* mecanismo ou princípio determinístico em que uma espécie com maior habilidade competitiva (no trabalho original espécie com maior crescimento populacional) exclui competitivamente outras espécies que desempenham precisamente a mesma função e ocorrem na mesma área geográfica (Hardin 1960);

d. *Filtros abióticos:* mecanismo determinístico de seleção de espécies com características ecológicas que permitem seu estabelecimento sob condições abióticas específicas (Keddy 1992). Por vezes, esse mecanismo é chamado de filtro ambiental ou filtro de habitat. Sem aprofundar o debate sobre a utilização desses termos adotamos a expressão filtros abióticos, pois entendermos que o componente biótico também faz parte do ambiente (detalhes em Kraft *et al.* 2015).

e. *Modelo neutro:* conjunto dos processos estocásticos baseados, principalmente, em restrições à dispersão dos indivíduos (Hubbell 2001). O modelo neutro fundamenta-se em dois pressupostos: (1) equivalência ecológica entre as espécies – todos os indivíduos são funcionalmente similares; e (2) modelo de soma zero – as comunidades locais são saturadas, de forma que a saída de um indivíduo deve ser substituída por outro pertencente a qualquer outra espécie funcionalmente semelhante (Maurer & McGill 2004). A equivalência funcional sugerida por Hubbell (2001) diz respeito à similaridade nas probabilidades de recrutamento, mortalidade e dispersão das espécies. Nesse modelo, as diferenças de nicho não são o fator primordial e a montagem da comunidade pode ser explicada por processos estocásticos de dispersão e demografia.

f. *Estrutura dispersa:* também chamada de segregada, uniforme, sobredispersa ou divergente (Pausas & Verdú 2010), refere-se ao padrão estatístico no qual os valores observados são superiores à média dos valores simulados. Pode representar repulsão espacial entre espécies (padrão de pares excludentes), padrão filogenético disperso ou repulsão fenotípica. Em geral, é associada ao mecanismo de competição interespecífica, porém pode também ser consequência de interações positivas (ver Valiente-Banuet & Verdú 2007);

g. *Estrutura agregada:* também chamada de aglomerada, subdispersa, contagiosa ou irregular (Pausas & Verdú 2010), refere-se ao padrão estatístico no qual os valores observados são inferiores à média dos valores simulados. Pode representar atração espacial entre espécies, padrão filogenético agregado ou atração

fenotípica. Geralmente, é associada à seleção por preferência de habitats ou, em alguns casos, pode também ser associada à influência de interações negativas (ver Mayfield & Levine 2010).

Fatos e generalizações confirmadas: são registros confirmados de fenômenos que constituem a base factual da teoria. Quando condensados, esses fatos passam a constituir generalizações (Pickett *et al.* 2007). Em conjunto com a base conceitual, contribuem para gerar os componentes derivados da teoria (leis e modelos). Nas regras de montagem de comunidades, as primeiras generalizações referiam-se à distribuição de pares excludente de aves do arquipélago de Nova Guiné (Diamond 1975). Contudo, outras generalizações mais recentes podem ser confirmadas a partir do estudo do padrão filogenético de comunidades.

a. *Prevalência de estrutura filogenética agregada:* de acordo com a revisão feita por Vamosi *et al*. (2009) a agregação é o resultado mais comumente encontrado em estudos de padrões filogenéticos.
b. *Predomínio de filtros abióticos em condições mais severas:* a restrição ambiental geralmente leva à agregação filogenética das espécies da comunidade e o padrão filogenético agregado tem sido observado independentemente do tipo do filtro de seleção: fogo (Verdú & Pausas 2007), temperatura (González-Caro *et al*. 2014) ou distúrbios antrópicos (Feng *et al*. 2014).
c. *Padrões filogenéticos variando com a escala espacial:* a agregação filogenética é esperada em escalas espacial maiores em decorrência da atuação de filtros abióticos na seleção de grupos de espécies em habitats específicos. Em escalas espaciais menores, a dispersão filogenética é esperada em consequência da maior competição que limita a ocorrência de espécies filogeneticamente próximas em habitats similares (Weiher & Keddy 1995).
d. *Padrões filogenéticos variando com a ontogenia:* é esperado que a dispersão filogenética aumente ao longo da ontogenia, pois a exclusão competitiva tende a ser maior nos estádios iniciais da ontogenia em que todos os indivíduos estão espacialmente muito próximos (Swenson *et al.* 2007).

Modelos, hipóteses e predições: fazem parte do conteúdo conceitual derivado de uma teoria. Os modelos são construções conceituais que representam e simplificam a realidade. Podem ser verbais, quantitativos, gráficos ou físicos (Pickett *et al.* 2007). Hipóteses têm a função de fazer a relação entre a parte conceitual e a observação real dos fatos sendo consideradas como explicações de um determinado fenômeno a partir de uma base conceitual explícita. São afirmações das quais podemos extrair predições testáveis (Nascimento *et al.* 2012). Identificamos esses componentes da teoria das regras de montagem de comunidades na seção *Importância da informação filogenética e funcional para a detecção dos processos de montagem de comunidades* (Tabela 1; Figura 2).

Domínio: delimita os limites espaciais e temporais e o nível de organização em que a teoria pode ser aplicada (Pickett *et al.* 2007). Nas regras de montagem, o domínio varia desde escalas muito restritas (no nível de indivíduos vizinhos) até escalas biogeográficas (ver seção *Escala da montagem de comunidades*).

Arcabouço: é o esqueleto da teoria, é o componente que define como as partes da teoria estão articuladas (Figura 3).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Embora a relação entre padrões e processos não seja evidente e direta em certas situações, conseguimos identificar que há avanço de qualidade nos estudos teóricos sobre regras de montagem de comunidades. Essas regras têm evoluído de simples descrições de padrões a modelos preditivos com uma base de teste bem consolidada. O teste de hipótese por meio de modelos nulos se fortaleceu como um método de análise de dados consistente sendo empregado em muitos estudos de montagem de comunidades. A Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia (Hubbell 2001) tem sido utilizada como hipótese alternativa plausível à coexistência por meio de processos determinísticos baseados em nicho. Contudo, tal quais os demais processos de coexistência, deve ter sua aplicabilidade avaliada com bastante critério. Nem sempre o padrão aleatório dos dados

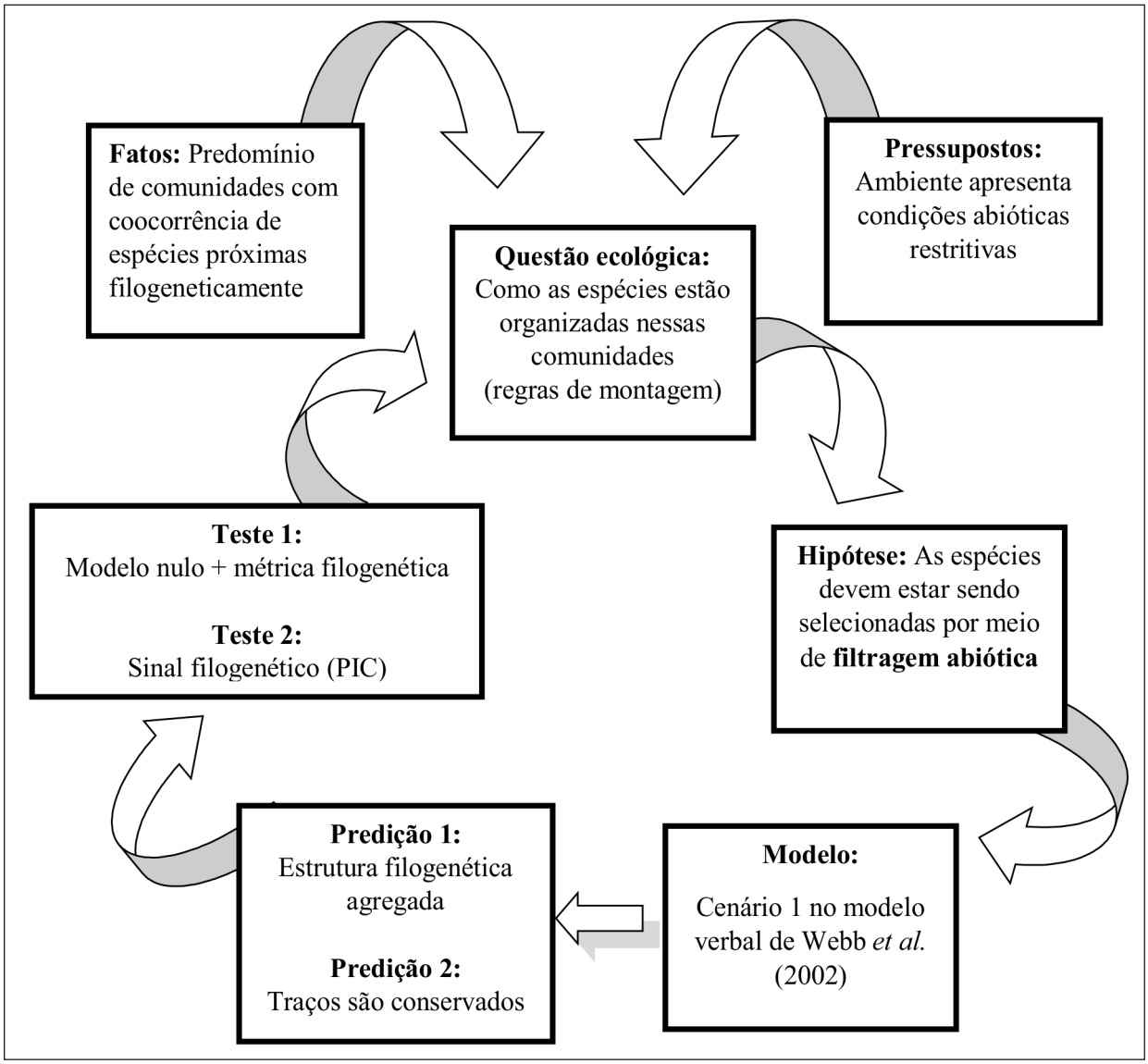

Figura 3. Arcabouço simplificado da teoria de montagem de comunidade de acordo com esquema sugerido por Krebs (2006) para o progresso do conhecimento ecológico.
Figure 3. *Simplified framework of the community assembly theory according to the scheme proposed by Krebs (2006) for the progress of ecological knowledge.*

pode ser atribuído a essa teoria e alguns de seus pressupostos devem ainda ser comprovados para que se possa generalizar sua aplicação. Nesse sentido, a equivalência funcional das espécies deve ser, na medida do possível, associada à semelhança das probabilidades de recrutamento, mortalidade e dispersão. Em síntese, concluímos que a teoria das regras de montagem de comunidades não pode ser considerada madura, porém tem grande potencial para evoluir nos próximos anos, principalmente, a partir da consolidação de sua base teórica. Esperamos que nossa revisão auxilie no esclarecimento de alguns conceitos ainda confusos ou mal empregados.

Acreditamos que no futuro devam surgir mais trabalhos voltados a testar empiricamente a participação dos processos de coexistência mediante simulações de montagem de comunidades. Além disso, estudos que visem a avaliar a atuação desses processos ao longo do tempo devem ser priorizados. A síntese de dados de coocorrência, padrão filogenético-funcional e dinâmica pode propiciar uma visão muito mais completa sobre os processos de montagem de comunidades ecológicas.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Prof. Rogério Parentoni Martins (UFC) pela ajuda na discussão e estruturação teórica desse manuscrito; aos revisores anônimos pelas sugestões e contribuições; à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida a B.S. Menezes e pelo suporte financeiro ao projeto PROCAD/CAPES para a realização do doutorado sanduíche na UNICAMP (processo no. 23038.014449/2008-99); ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de produtividade concedidas a F.S. Araujo e F.R. Martins e pelo suporte financeiro nos projetos: Casadinho/CNPq (processo no. 620045/2008-6) e Edital Universal (processo no. 474658/2012-0).

MATERIAL E MÉTODOS

Realizamos essa revisão com base em artigos e capítulos de livros publicados entre 1975 (ano de publicação do trabalho pioneiro de Diamond,1975) e 2014 sobre o tema: regras de montagem (em inglês: *assembly rules*). Para pesquisa dos artigos utilizamos o banco de dados do *ISI Web of Science* (http://www.webofknowledge.com). Diante do grande número de publicações, optamos por restringir nossa análise a artigos de revisão com mais de 100 citações. Trabalhos mais recentes também foram incluídos para atualizar as informações publicadas sobre o tema. Além disso, utilizamos trabalhos sobre mecanismos de coexistência como complemento a teoria de montagem de comunidades. Todas as informações foram compiladas e integradas para consolidar o arcabouço teórico da teoria de montagem de comunidades apresentado nessa revisão.

REFERÊNCIAS

Belyea, L. R., & Lancaster, J. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. Oikos, 86, 402-416. DOI: 10.2307/3546646

Booth, B. D. & Larson, D.W. 1999. Impact of language, history and choise of system on the study of assembly rules. In: E. Weiher & P. Keddy (editors), Ecological assembly rules: perspectives, advances and retreats. pp. 206-229. Cambridge: Cambridge University Press.

Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J. M. J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C. L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B., & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. Journal of Ecology, 96, 18-34. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x

Cavender-Bares, J., Kozac, K. H., Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. Ecology Letters, 12, 693-715. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 31, 343–366. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343

Clements, F. E. 1916. Plant Succession: an analysis of the development of vegetation. Washington, DC: Carnegie Institution of Washington Publ. No. 242: p. 512.

Connor, E. F., & Simberloff, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? Ecology 60: 1132-1140. DOI: 10.2307/1936961

Darwin, C. 1859. The origin of species by means of natural selection. London: John Murray: p. 502.

Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: M. L. Cody & J. Diamond (editors), Ecology and evolution of communities. pp. 342-444. Cambridge: Harvard University Press.

Feng, G., Svenning, J., Mi, X., Jia, Q., Rao, M., Ren, H., Bebber, D. P., & Ma, K. 2014. Anthropogenic disturbance shapes phylogenetic and functional tree community structure in a subtropical forest. Forest Ecology and Management, 313, 188-198. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.10.047

Gerhold, P., Cahill Jr., J. F., Winter, M., Bartish, I. V., & Prinzing, A. 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). Functional Ecology, 29, 600-614. DOI: 10.1111/1365-2435.12425

Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 53, 7-26. DOI: 10.2307/2479933

González-Caro, S., Umaña, M. N., Álvarez, E., Stevenson, P. R., & Swenson, N. G. 2014. Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional scale environmental gradients in northwest South America. Journal of Plant Ecology, 7, 145-153. DOI: doi: 10.1093/jpe/rtt076

Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. Ecology, 81, 2606-2621. DO 10.1890/0012-9658(2000)081[2606:NMAOSC]2.0.CO;2 I:

Gotzenberger, L., Bello, F., Brathen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Leps, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K., &Zobel, M. 2012. Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. Biological Reviews, 87, 111-127. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x

Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. Science, 131, 1292-1297. DOI: 10.1126/science.131.3409.1292

HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., & Mayfield, M. M. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 43, 227-248. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411

Hubbell, S. P. 2001. The unified Neutral Theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press: p. 389.

Jenkins, D. G., & Ricklefs R E. 2011 Biogeography and ecology: two views of one world. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 366, 2331-2335. DOI: 10.1098/rstb.2011.0064

Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science, 3, 157-164. DOI: 10.2307/3235676

Kembel, S. W., & Hubbell, S. P. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. Ecology, 87, S86-S99. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[86:TPSOAN]2.0.CO;2

Kingsland, S. E. 1991. Defining Ecology as a Science. In: L. A. Real & J. H. Brown (editors), Foundations of Ecology: classic papers with commentaries. pp. 1-13. Chicago: University of Chicago Press.

Kingsolver, J. G., & Paine, R. T. 1991. Conversational Biology and Ecology Debate. In: L. A. Real & J. H. Brown (editors), Foundations of Ecology: classic papers with commentaries. pp. 309-317. Chicago: University of Chicago Press.

Kraft, N., & Ackerly, D. D. 2014. The assembly of plant communities. In: R. Monson (editor). The Plant Sciences - ecology and the environment. pp. 67-88. Berlin: Springer-Verlag.

Kraft, N., Adler, P., Godoy, O., James, E., Fuller, S., & Levine, J. M. 2015. Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. Functional Ecology, 29, 592-599. DOI: 10.1111/1365-2435.12345

Krebs, C. J. 2006. Ecology after 100 years: progress and pseudoprogress. New Zealand Journal of Ecology, 30, 3-11.

Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? Oikos, 84, 177-192. DOI: 10.2307/3546712

Losos, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. Ecology, 77, 1344-1354. DOI: 10.2307/2265532

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press: p. 224.

MacArthur, R. H., Diamond, J. M. & Karr, J. R. 1972. Density compensation in island faunas. Ecology, 53, 300-342. DOI: 10.2307/1934090

MacArthur, R. H., & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. American Naturalist, 101, 377-385.

Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., & Lortie, C. J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. Journal of Ecology, 97, 199-205. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x

Maurer, B. A., & McGill, B. J. 2004. Neutral and non-neutral macroecology. Basic and Applied Ecology, 5, 413-422. DOI: doi:10.1016/j.baae.2004.08.006

Mayfield, M. M., & Levine, J. M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. Ecology Letters, 13, 1085-1093. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x

Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C. N., Munoz, F., Bersier, L. F., Chave, J., Couteron, P., Dalecky, A., Fontaine, C., Gravel, D., Hardy, O. J., Jabot, F., Lavergne, S., Leibold, M., Mouillot, D., Münkemüller, T., Pavoine, S., Prinzing, A., Rodrigues, A. S. L., Rohr, R. P., Thébault, E., &Thuiller, W. 2012. Ecophylogenetics: advances and perspectives. Biological Reviews, 87, 769-785. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2012.00224.x

Nascimento, A. T. A., Neves, A. C. O., Martins, R. P., & Coutinho, F. A. 2012. Conservação da biodiversidade e dinâmica ecológica espacial: evolução da teoria. Oecologia Australis, 16, 156-164.

Nuñez, P. G., & Nuñez, M. A. 2006. Controversias en ecología: La competencia interespecífica y la estructuración de comunidades. A Parte Rei: revista de filosofia, 47, 1-15.

Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K., & van der Maarel, E. 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. Oikos, 75, 111-117. DOI: 10.2307/3546327

Pausas, J. G., & Verdú, M. 2010. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. BioScience, 60, 614-625. DOI: 10.1525/bio.2010.60.8.7

Pavoine, S., & Bonsall, M. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. Biological Reviews, 86, 792-812. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x

Pickett, S. T. A., Kolasa, J., & Jones, C. G. 2007. Ecological understanding: the nature of the theory and the theory of nature. 2nd ed. San Diego: Academic Press: p. 206.

Qian, H., Hao, Z. & Zhang, J. 2014. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. Journal of Plant Ecology, 7, 1-12. DOI: 10.1093/jpe/rtt072

Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science, 235, 167-171. DOI: 10.1126/science.235.4785.167

Ricklefs, R. E. 2008. Disintegration of the ecological community. The American Naturalist, 172, 741-750. DOI: 10.1086/593002

Soliveres, S., Torices, R., & Maestre, F. T. 2012. Environmental conditions and biotic interactions acting together promote phylogenetic randomness in semiarid plant communities: new methods help to avoid misleading conclusions. Journal of Vegetation Science, 23, 822-836. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2012.01410.x

Swenson, N. G. 2013. Assembly of tropical tree communities – the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. Ecography ,36, 264-276. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2012.00121.x

Swenson, N. G., Enquist, B. J., Thompson, J. & Zimmerman, J. K. 2007. The influence of spatial and size scale on

phylogenetic relatedness in tropical forest communities. Ecology, 88, 1770-1780. DOI: 10.1890/06-1499.1

Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. Ecology Letters, 10, 1029-1036. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01100.x

Vamosi, S. M., Heard, S. B., Vamosi, J. C., & Webb, C. O. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. Molecular Ecology, 18, 572-592. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2008.04001.x

Verdú, M., & Pausas, J. G. 2007. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. Journal of Ecology, 95, 1316-1323. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01300.x

Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. Journal of Ecology, 35, 1-22. DOI: 10.2307/2256497

Webb, C. O., Ackerly, D. D., Mcpeek, M. A., & Donoghue, M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology and Systematics, 33, 475-505. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448

Weiher, E., & Keddy, P. A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. Oikos, 74, 159-164. DOI: 10.2307/3545686

Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., & Bentivenga, S. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 366, 2403-2413. DOI: 10.1098/rstb.2011.0056

Submetido em: 14/10/2014
Aceito em: 26/01/2016