



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA



Tese de Doutorado

**UMA CAIXA DE FERRAMENTAS DE REDES PARA CIENTISTAS DA
VEGETAÇÃO**

Rômulo Silveira Vitória

Porto Alegre, fevereiro de 2024

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**UMA CAIXA DE FERRAMENTAS DE REDES PARA CIENTISTAS DA
VEGETAÇÃO**

Rômulo Silveira Vitória

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de
Biotecnologia da Universidade Federal do Rio Grande
do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do
título de Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Valério De Patta Pillar

Porto Alegre, fevereiro de 2024

UMA CAIXA DE FERRAMENTAS DE REDES PARA CIENTISTAS DA VEGETAÇÃO

RESUMO

Esta tese de doutorado aborda os desafios de descrever comunidades ecológicas, e propõe o uso de estimativas sobre a topologia de redes baseadas em padrões de coocorrência entre espécies. Embora métodos de redes já venham sendo empregados na investigação de padrões de coocorrência, eles permanecem subaproveitados, e uma das razões é que a maioria dos trabalhos assume que esses padrões individualmente refletem algum mecanismo ecológico específico, como a competição, o que tem sido duramente criticado. Este trabalho pretende demonstrar que investigar a forma com que os padrões de coocorrência estão arranjos entre as espécies a partir de estimativas sobre a topologia de redes pode ser muito mais informativo sobre a organização de metacomunidades. Usando dados obtidos de simulações e levantamentos florísticos em comunidades do Pampa, cada capítulo desta tese relaciona diferentes aspectos da topologia de redes a diversas questões de interesse na Ecologia, e discute como as ferramentas propostas complementam os métodos tradicionalmente usados para investigar essas questões. O capítulo 1 explora a integração ecológica a partir de estimativas de conectividade, o capítulo 2 explora a formação e definição de grupos de espécies com estimativas sobre o agrupamento, e o capítulo 3 explora como dados sobre os atributos das espécies e seus padrões de coocorrência podem revelar mecanismos ocultos atuando sobre metacomunidades. De modo geral, esta tese chama a atenção de ecólogos, especialmente de cientistas da vegetação, para o uso de ferramentas de redes como descritores de metacomunidades.

Palavras chave: Redes de associações, estrutura de metacomunidades, padrões de coocorrência, distribuição tabuleiro de xadrez.

Tese de Doutorado - Programa de Pós-Graduação em Ecologia - Instituto de Biociências,
Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS. Agosto de 2023.

A NETWORK TOOLBOX FOR VEGETATION SCIENTISTS

ABSTRACT

This doctoral thesis addresses the challenging task of describing ecological communities and proposes the use of estimates of network topology based on species co-occurrence patterns. While network methods have already been employed to investigate such co-occurrence patterns, they remain underused, partly because most studies assume individual patterns as evidence of specific ecological mechanisms, such as competition, which has been heavily criticized. This work demonstrates that investigating how co-occurrence patterns are arranged among species through estimates of network topology can provide more informative insights into metacommunity organization. Using data from simulations and floristic surveys, each chapter of this thesis relates different aspects of network topology to various questions of interest in Ecology and discusses how the proposed tools complement the traditionally used methods to investigate these questions. Chapter 1 explores ecological integration through estimates of connectivity, Chapter 2 explores the formation and definition of species groups using estimates of network clustering, and Chapter 3 examines how data on species attributes and their co-occurrence patterns can unveil unknown mechanisms acting on metacommunities. Overall, this thesis highlights the use of network tools as descriptors of metacommunities and emphasizes their relevance to ecologists, particularly vegetation scientists.

Keywords: Association networks, metacommunity structure, co-occurrence patterns, Checkerboard score.

Ph.D. Thesis - Graduate Program in Ecology - Institute of Biosciences, Federal University of Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS. August 2023.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	11
O que mostram os padrões de coocorrência?	14
Descrevendo a estrutura de metacomunidades como redes	16
Referências	18
CAPÍTULO 1. MÉTODOS DE REDES PARA INVESTIGAR PADRÕES EM METACOMUNIDADES: A INTEGRAÇÃO ECOLÓGICA E ESTIMATIVAS DE CONECTIVIDADE*	23
Resumo	24
Abstract	25
Introdução	26
Métodos	28
Simulação de metacomunidades	28
Conectividade de redes de associações	30
Dimensionalidade de metacomunidades e medidas de centralização	33
Comunidades reais	35
Representação gráfica das redes	36
Resultados	36
Conectância dos cenários simulados	36
Centralização dos cenários simulados	38
Conectância e centralização em comunidades reais	40
Discussão	45
Referências	47
CAPÍTULO 2. MÉTODOS DE REDES PARA O AGRUPAMENTO DE ESPÉCIES EM METACOMUNIDADES	51
Resumo	52
Abstract	53
Introdução	53
Métodos	56
Agregação de nós e transitividade	56
Modularidade	58
Simulação de metacomunidades	61
Dados de metacomunidades reais	65
Resultados	65
Transitividade em cenários de especialização	65
Modularidade em metacomunidades clementsianas e gleasonianas	66
Aplicação em dados reais	66
Discussão	71
Referências	72
CAPÍTULO 3. UMA FERRAMENTA DE REDES PARA RELACIONAR ATRIBUTOS E PADRÕES DE COOCORRÊNCIA ENTRE ESPÉCIES	72

EM METACOMUNIDADES	76
Resumo	77
Abstract	78
Introdução	79
Métodos	84
Padrões de coocorrência entre pares de espécies	84
Padrões de mixagem e assortatividade	84
Simulações de metacomunidades	86
Resultados	87
Discussão	89
Referências	91
CONSIDERAÇÕES FINAIS	93
REFERÊNCIAS	95
MATERIAL SUPLEMENTAR	96

LISTA DE TABELAS

INTRODUÇÃO

- Tabela 1.** Métodos para investigar padrões topológicos em redes de associações abordados neste trabalho e as perguntas ecológicas que eles podem ajudar a responder. 17

CAPÍTULO 1

- Tabela 1.** Média (e desvio padrão) dos valores brutos normalizados e tamanhos de efeito (SES) das estimativas de C-score (segregação) e T-score (agregação), e de perfis de conectância (C- e C+, segregação e agregação, respectivamente) das redes de associações, em 30 repetições de cada cenário simulado. 38
- Tabela 2.** Média (e desvio padrão) dos valores brutos e tamanhos de efeito (SES) das estimativas de centralização de grau e centralização de proximidade em 30 repetições de cada cenário simulado. 39
- Tabela 3.** Resultados obtidos nas metacomunidades do bioma Pampa para a estimativa de conectância sobre as sub-redes positiva (C+) e negativas (C-), da estimativa de centralização de grau (Ck), centralização de proximidade (Cp) e tamanhos de efeito (SES). 41
- Tabela 4.** Lista com os nomes e abreviações das espécies vegetais das metacomunidades de Jaguarão e S. Margarida. 44

CAPÍTULO 2

- Tabela 1.** Resultado das estimativas de transitividade das sub-redes positivas (T+) e negativas (T-) e seus tamanhos de efeito (T+ SES, T- SES) sobre as metacomunidades simuladas com diferentes valores para o parâmetro de amplitude de nicho (an). 66
- Tabela 2.** Média (e desvio padrão) da modularidade (QS) sobre partições das redes de metacomunidades dos cenários simulados, obtidas com o método de Spinglass, tamanhos de efeito padronizados para esta estimativa (QS SES), e número de módulos detectados. 66
- Tabela 3.** Resultados para as metacomunidades do bioma Pampa para a estimativa de transitividade sobre as sub-redes positiva (T+) e negativas (T-), da estimativa de modularidade considerando o coeficiente de Spinglass (Q(S)), o número de módulos e tamanhos de efeito (SES). 68
- Tabela 4.** Epíteto genérico e específico das espécies de vegetação campestre presentes nas metacomunidades de Santa Margarida do Sul e Santa Vitória do Palmar.

CAPÍTULO 3

- Tabela 1.** Média (e desvio padrão) dos tamanhos de efeito da estimativa de assortatividade das sub-redes positivas (+), e negativas (-), obtidas em três cenários de simulações com diferentes importâncias relativas de dois atributos (t1 e t2) e a combinação deles (t1/t2). No primeiro cenário t1 e t2 definem a resposta das espécies a fatores ambientais igualmente limitantes, no segundo caso, t2 define a resposta a um fator menos limitante, e no terceiro caso, t2 é neutro. 88
- Tabela 2.** Média (e desvio padrão) dos tamanhos de efeito da estimativa de assortatividade das sub-redes positivas (+), e negativas (-) em três cenários de simulações em que foi manipulada a amplitude de nicho (A) das espécies. No primeiro cenário as espécies são altamente especializadas (A = 0,1), no segundo elas são moderadamente especializadas (A = 0,3), e no terceiro elas são mais generalistas (A = 0,5). 89

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1. Diagrama de arcos representando associações esperadas entre espécies em uma metacomunidade hipotética sob filtro em um único espectro ambiental (linha horizontal). As espécies (nós) estão posicionadas ao longo do espectro de acordo com seus valores para o atributo (na escala entre 0 e 1) que definem as respostas ao ambiente. Os arcos, ou ligações, representam associações positivas (verde) e negativas (magenta) esperadas entre as espécies. Considerando certa amplitude de nicho, são esperadas menos associações (arcos com tons mais claros) entre as espécies posicionadas mais ao centro do espectro, enquanto são esperadas mais associações (arcos com tons mais escuros) entre as espécies em posições marginais no espectro. 28

Figura 2. Representação gráfica da rede de associações combinada com análise de coordenadas principais (PCoA) de metacomunidades simuladas sob um único (A) e múltiplos (B) espectros ambientais. Ligações em verde e em magenta entre os nós representam associações positivas e negativas, respectivamente, entre as espécies simuladas. O tamanho dos nós é definido pelo valor do índice de centralidade de proximidade das espécies. É possível observar que a rede em A, cujas espécies apresentam uma maior integração ecológica na metacomunidade, mostra um conjunto de nós com centralidade mais alta do que B. 40

Figura 3. Representação gráfica da rede de associações combinada com análise de coordenadas principais (PCoA) baseada na distância de Jaccard entre as ocorrências das espécies da metacomunidades S. Margarida. Ligações em verde e em magenta entre os nós representam associações positivas e negativas, respectivamente. O tamanho dos é definido pelo valor do índice de centralidade de proximidade das espécies. Os nós mais centrais são destacados em cinza escuro. Os nomes das espécies podem ser encontrados na Tabela 3. 43

CAPÍTULO 2

Figura 1. (A) Representação típica de matrizes de incidências de espécies em uma metacomunidade sob a perspectiva clementsiana e outra sob a perspectiva gleasoniana ordenadas manualmente. (B) Representação dos três cenários de simulação, em que os atributos das espécies (círculos) definem seu nicho (linha contínua) em resposta a um gradiente ambiental (barra vertical magenta). As linhas pontilhadas representam de forma hipotética o intervalo de uma distribuição nula dos valores dos atributos das espécies simuladas de acordo com cada cenário. No cenário da porção inferior, os valores dos atributos de todas as espécies são distribuídos uniformemente (na escala 0 – 1), produzindo um contínuo nas associações entre espécies conforme a perspectiva gleasoniana. No cenário superior, há uma forte convergência entre os atributos de três subconjuntos de espécies, definidos como três atratores fortes para a distribuição aleatória, o que resulta em uma maior compartimentalização das associações assim como na perspectiva clementsiana clássica. No cenário do meio, os atratores são mais fracos, resultando em uma maior sobreposição de nicho entre as espécies de conjuntos diferentes, o que produz uma combinação da perspectiva clementsiana e gleasoniana. (C) Exemplos de redes de associações geradas com os três cenários de simulação. São apresentadas apenas associações positivas para facilitar a visualização. 63

Figura 2. Ilustração de grafos com as características topológicas de redes investigadas neste trabalho, representando as espécies (nós) e suas associações em metacomunidades (ligações). No grafo a, todos os trios de nós possíveis (e.g., A, B e C) estão completamente ligados, formando uma rede completamente transitiva. Os grafos b e c apresentam estruturas altamente modulares de acordo com o coeficiente de Louvain (b) e Spinglass (c). O grafo

d não apresenta triângulos fechados, nem uma separação clara em módulos. Nós de cores diferentes representam espécies classificadas em grupos diferentes. Ligações em verde representam associações positivas, ligações em magenta representam associações negativas, e ligações cinza escuro podem representar ambas. 64

Figura 3. Diagramas de arcos representando associações esperadas entre espécies em duas metacomunidades hipotéticas sob filtros em um único espectro ambiental (linha horizontal). As espécies (nós) estão posicionadas ao longo do espectro de acordo com seus valores para o atributo (na escala entre 0 e 1) que definem as respostas ao ambiente. Os arcos, ou ligações, representam associações positivas (verde) e negativas (magenta) esperadas entre as espécies. Considerando uma maior amplitudes de nicho, são esperadas poucas associações entre as espécies posicionadas mais ao centro do espectro, e mais associações entre as espécies em posições marginais no espectro. 64

Figura 4. Redes de associações de Santa Margarida do Sul (A) e Santa Vitória do Palmar (B). Essas redes, entre as metacomunidades campestres estudadas, apresentaram os maiores tamanhos de efeito para a estimativa de modularidade, considerando partições detectadas pelo método de Spinglass (QS). Ligações em magenta representam associações negativas, e em verde, positivas. Os nós representam as espécies, com nomes abreviados, e cada cor representa um módulo diferente. A disposição dos nós foi definida usando as coordenadas dos primeiros eixos de uma Análise de Coordenadas Principais definidas a partir de distâncias de Jaccard entre espécies. Os epítetos genéricos e específicos das espécies estão na Tabela 4. 70

CAPÍTULO 3

Figura 1. Associações positivas (em verde) e negativas (em magenta) de uma espécie alvo (nó cinza escuro) em uma metacomunidade hipotética, em relação a distância (linha horizontal) em um dado atributo. Na metacomunidade A, as espécies apresentam uma alta amplitude de nicho, de modo que a espécie alvo está associada positivamente mesmo às espécies com valores mais distantes do atributo, e associada negativamente apenas às espécies mais diferentes. Na metacomunidade B, as espécies apresentam uma menor amplitude de nicho, de modo que a espécie alvo está associada positivamente apenas às espécies mais similares, e associada negativamente mesmo às espécies com pouca diferença nos valores do atributo. 83

INTRODUÇÃO

Estudar comunidades na natureza é uma tarefa desafiadora. Comunidades são chamadas de complexas por serem compostas por populações de muitas espécies e suas relações ecológicas (Jansen & Kokkoris 2003), ou ainda, “uma bagunça” traduzindo as palavras de Lawton (1999), pois sistemas ecológicos estão sujeitos a contingências. Ainda assim, a ecologia de comunidades floresceu com os esforços de muitos ecólogos, notavelmente de ecólogos de vegetação, em encontrar generalidades na natureza e investigar os processos que as determinam (Goodall 1954, Whittaker 1972). A teoria de nicho foi um passo fundamental nesse processo, por reconhecer que os organismos prosperam sob certa margem de condições ambientais e disponibilidade de recursos, de acordo com suas características fenotípicas (Hutchinson 1957, Whittaker 1972). Esse passo influenciou o estudo de processos e mecanismos determinantes sobre a organização de comunidades, dando origem à teoria de regras de montagem (MacArthur & Levins 1967, Diamond 1975, Kraft & Ackerly 2014). Esses avanços foram possíveis com o desenvolvimento de métodos capazes de sumarizar aspectos da estrutura de comunidades (i.e., descritores de comunidades). Porém, eles também acenderam discussões que perduram, como o quanto as espécies podem ser divididas em conjuntos bem definidos (Gleason 1939, Pavão *et al.* 2019) e até que ponto o conceito de nicho pode explicar os padrões encontrados em comunidades, ou se esses padrões resultam de idiosincrasias (Hubbell 2005). Isso evidencia as dificuldades em compreender padrões em comunidades e os processos que os determinam, fazendo necessária a adoção de novas ferramentas analíticas capazes de sumarizar a complexidade de sistemas ecológicos.

Comunidades são frequentemente definidas como um conjunto de organismos de diferentes espécies coexistindo em uma dada área, *e.g.*, parcela, quadro ou unidade amostral (Palmer & White 1994). Uma grande porção dos dados da ciência da vegetação está documentada na forma de matrizes de incidências de espécies em conjuntos de comunidades (ou uma metacomunidade, por simplicidade). Um dos assuntos de grande interesse na Ecologia é compreender como as espécies se distribuem em comunidades em resposta a um ou mais gradientes ambientais (Whittaker 1972, Duarte *et al.* 2018). Nesse assunto, a metáfora de filtros é frequentemente utilizada, em que o ambiente seleciona organismos a partir de certas características fenotípicas (Kraft *et al.* 2015). Técnicas de ordenação são amplamente utilizadas na ecologia para analisar e visualizar padrões na composição de espécies, em que as principais tendências de variações observadas através das comunidades são resumidas em um espaço com menos dimensões (Legendre & Legendre 2012). Alguns dos exemplos consistem em identificar

os eixos mais importantes para a variação nos dados, através da análise de componentes principais, PCA (Camiz & Pillar 2018), em relacionar as ocorrências das espécies a gradientes ambientais, através da análise de correspondência, CA (teer Braak 1985), e análise de redundância, RDA (Duarte et al. 2012). Outros exemplos são as análises de agrupamento (ou *cluster analysis*) que consistem na classificação das espécies ou comunidades em grupos a partir das suas similaridades em algum aspecto, como as suas incidências ou atributos (Pillar & Orlóci 1993, Camiz et al. 2006, Andrade et al. 2019). Diversas abordagens foram propostas para descrever elementos da estrutura de metacomunidades, e verificar até que ponto padrões observados se adequam às predições teóricas (Leibold e Mikkelson 2002). Alguns desses padrões são baseados na variação da composição de comunidades, como a substituição de espécies (*turnover*), a equitabilidade (*evenness*), aninhamento (*nestedness*) (Baselga 2010, Almeida-Neto et al. 2007, Almeida-Gomes et al. 2019), e baseados em padrões de coocorrências de espécies, como tabuleiro de xadrez (*checkerboard*) e a coerência (Leibold e Mikkelson 2002). Esses padrões foram investigados a partir de diferentes abordagens, incluindo a análise da matriz de incidência sozinha (Stone & Roberts 1990), sua derivação em similaridades entre espécies ou comunidades (e.g. distância Euclidiana ou de Hellinger) (Legendre, 2005), modelos nulos (Gotelli e McCabe 2002), e o rearranjo da matriz de incidências (e.g., por média recíproca; Leibold & Mikkelson 2002).

Uma classe de métodos, conhecidos como análises do modo R, é usada para evidenciar relações entre pares de espécies a partir das suas ocorrências conjuntas em comunidades (Legendre & Legendre 2012). Esses métodos têm grande apelo na ciência da vegetação, pois as próprias espécies podem ser consideradas os melhores indicadores disponíveis sobre as condições predominantes, enquanto dados ambientais podem ser indisponíveis ou imprecisos (De Cáceres & Legendre 2008). O interesse nessa linha foi muito influenciado pelo trabalho de Diamond (1975) que investigou o papel da competição entre espécies similares sobre padrões de coocorrência e apontou uma série de regras de montagem (*assembly rules*), como as combinações proibidas e o tabuleiro de xadrez. Por décadas, a investigação de padrões de coocorrência foi extensamente debatida e aprimorada pela comparação dos padrões observados com expectativas obtidas através de uma série de modelos nulos (Connor & Simberloff 1979, Gotelli 2000, Ulrich & Gotelli 2013). A identificação desses padrões de coocorrências entre pares de espécies é amplamente usada como evidência direta de algum mecanismo ecológico específico, como competição e facilitação (Diamond 1975, Matchado et al. 2021, Guo et al. 2022). Porém, a teoria moderna sobre as regras de montagem

de comunidades reconheça a importância de múltiplos mecanismos como a resposta das espécies ao ambiente físico (filtros abióticos), dispersão e estocasticidade, por exemplo (Kraft & Ackerly 2014), e a investigação de padrões de coocorrência ainda gera controvérsias devido a dificuldade em relacionar esses padrões a mecanismos ecológicos (Blanchet et al. 2020, Peterson et al. 2020, Goberna & Verdú 2022). Ao invés de inferir os mecanismos diretamente dos padrões de coocorrência, uma alternativa interessante é investigar como esses padrões estão distribuídos entre as espécies, ou quem está associado a quem, utilizando métodos de rede (Carstensen et al. 2012, Losapio et al. 2018, Simons et al. 2019).

Métodos analíticos de redes complexas, podem oferecer ferramentas para revelar aspectos verdadeiramente estruturais de comunidades, descrevendo como seus componentes se inter-relacionam. Na abordagem de redes, conjuntos de componentes (e.g. cientistas, organizações, espécies), e algum tipo de relação entre eles (e.g. colaborações, trocas de serviços, relações ecológicas) são representados como conjuntos de nós e de ligações em um grafo, respectivamente (Barabási 2013). Muito além do apelo visual, esta abordagem busca descrever sistemas de interesse como redes para: (i) mensurar seus aspectos topológicos, como a conectividade das ligações, a formação de agregados de nós, e o quanto as ligações se distribuem entre nós com determinadas características; (ii) comparar a topologia de múltiplas redes observadas; (iii) verificar se as estimativas topológicas obtidas poderiam ser encontradas em redes formadas ao acaso (Dormann *et al.* 2009, Vizentin-Bugoni et al. 2014). Redes vêm sendo amplamente usadas na Ecologia para descrever o fluxo de energia e matéria entre níveis tróficos (ecossistemas) e interações entre espécies em comunidades (Jordano, 1987, Verdú et al. 2010, Vizentin-Bugoni *et al.* 2014). Outros usos notáveis, são na investigação da conectividade de habitats (Rayfield et al. 2011, Edge & Fortin 2020) e em estudos de biogeografia (Windsor *et al.* 2023). Essa abordagem também abre novas oportunidades para investigar a montagem de comunidades não tróficas, como a vegetação campestre ou a microbiota do solo (Losapio et al. 2018, Simons *et al.* 2019). Contudo, acreditamos que seu uso permaneça subaproveitado por cientistas da vegetação, possivelmente porque ainda existe pouca compreensão do seu potencial em revelar aspectos ecológicos relevantes sobre metacomunidades.

Assim, o objetivo desta tese é guiar cientistas da vegetação no uso de métricas de redes na descrição de metacomunidades, apresentando uma revisão compreensiva de algumas das principais estimativas da topologia de redes, e discutindo como elas podem revelar alguns dos padrões de interesse na teoria ecológica. Primeiramente, revisamos os mecanismos de

montagem e seu papel sobre padrões de coocorrência entre pares de espécies, com ênfase no papel de filtros ambientais, e como esses padrões podem ser estudados como uma rede de associações em metacomunidades. Em seguida, em cada capítulo, são revisadas algumas das principais ferramentas estatísticas para estimar aspectos topológicos de redes, e como elas podem auxiliar a responder questões de interesse na ecologia. O uso destas ferramentas é ilustrado com dados de metacomunidades artificiais geradas sob diferentes contextos ecológicos, explorando a metáfora de filtros ambientais, bem como metacomunidades reais de levantamentos florísticos no bioma Pampa.

O que mostram os padrões de coocorrência?

A investigação de padrões de coocorrência tem uma longa história na biogeografia e na ecologia de comunidades (De Vries et al. 1954, Diamond, 1975, Gotelli & McCabe 2002). De modo geral, essa investigação consiste em identificar déficits ou excessos no número de coocorrências par-a-par observadas entre as espécies em relação à expectativa nula de que as espécies estejam aleatoriamente distribuídas (Gotelli 2000). Uma revisão e comparação das propriedades estatísticas de diferentes métodos é apresentada em Ulrich e Gotelli (2013). Um método proeminente desenvolvido por Gotelli e Ulrich (2010) usa a abordagem empírica de Bayes para comparar as ocorrências observadas com modelos nulos obtidos através de aleatorizações da matriz de incidências. Posteriormente, Veech (2013, 2014) propôs análises combinatórias para comparar o número de coocorrências observadas entre cada par de espécies com o número de coocorrências esperadas dadas as suas ocorrências totais. Assim, cada par de espécies pode apresentar um número de coocorrências observadas maior, menor, ou que não difere do esperado no caso das espécies estarem distribuídas aleatoriamente (Veech 2014). Enquanto é uma prática comum atribuir padrões de coocorrência sozinhos a mecanismos ecológicos, como interações competitivas (Diamond 1975, Blanchet et al 2020), pesquisadores frequentemente não encontram suporte à relação entre esses padrões e interações competitivas, ou outros mecanismos conhecidos (Freilich et al. 2018, Brazeau & Schamp 2019). Tais mecanismos não necessariamente produzem variações demográficas (e.g., em recrutamento e mortalidade) sobre as espécies, o que pode estar relacionado à homogeneidade ambiental ou à escala espacial e temporal observada, por exemplo (Peterson et al. 2020).

Todavia, a teoria contemporânea de montagem de comunidades reconhece o papel de múltiplos mecanismos atuando em diferentes escalas sobre padrões de distribuição das espécies em metacomunidades (Bell 2005, HilleRisLambers et al. 2012, Kraft et al. 2015). As comunidades recebem indivíduos oriundos de um pool regional diverso, e fatores como a

disponibilidade local e regional de indivíduos e a capacidade de dispersão, influenciam a probabilidade de coocorrência entre os pares (Bell 2005, Götzenberger et al. 2012). Barreiras entre conjuntos de comunidades (e.g., ilhas ou áreas montanhosas), podem isolar espacialmente grupos de espécies, produzindo associações positivas dentro dos grupos e negativas entre espécies isoladas (Bell 2005, Hubbel 2005). Padrões de coocorrência também podem ser produzidos por fatores estocásticos, como acidentes na dispersão de indivíduos, flutuações ao acaso nas abundâncias das espécies (i.e., deriva ecológica) e eventos aleatórios. Além disso, são esperados padrões de coocorrência mesmo em um caso hipotético em que as espécies se distribuem aleatoriamente nas metacomunidades, conforme uma pequena porção dos pares deve coocorrer com maior ou menor frequência que o esperado ao acaso. Não obstante, padrões de coocorrência são mais comumente atribuídos a filtros abióticos e bióticos e a heterogeneidade ambiental (Whittaker 1967, Diamond 1975, Kraft et al. 2015). Variações em fatores abióticos, como temperatura, umidade e pH, tendem a produzir gradientes ambientais que definem quais espécies podem prosperar em comunidades. Pesquisadores comumente encontram uma relação unimodal entre os atributos funcionais das espécies e os gradientes ambientais em metacomunidades (Faith 2015), de forma que espécies funcionalmente similares tendem a ser encontradas juntas, enquanto espécies funcionalmente distintas tendem a estar segregadas (Kraft et al. 2015).

Embora haja interesse em avaliar separadamente os efeitos do ambiente físico e das interações interespecíficas, é conhecido que gradientes ambientais têm papel importante sobre a competição e vice-versa (Brooker 2006, Crowther 2015, Germain et al. 2018). Foram hipotetizados diferentes resultados da competição sobre padrões de coocorrência entre espécies. O princípio da exclusão competitiva (Gause 1934) prediz competição mais intensa entre organismos que utilizam os mesmos recursos. Como resultado, são esperadas associações negativas entre espécies similares e positivas entre espécies distintas. No entanto, certas espécies podem compartilhar atributos que as conferem vantagem competitiva em relação às que não possuem (e.g., plantas com folhas grandes são mais tolerantes a ambientes sombreados), com isso, são esperadas associações positivas entre competidoras superiores, e negativas entre estas e as competidoras inferiores (Kraft et al. 2015). Plantas também podem se beneficiar de mecanismos de facilitação proporcionados por espécies berçário, como sombreamento e retenção de umidade em ambientes áridos, produzindo associações positivas entre espécies facilitadoras e facilitadas (Soliveres & Maestre 2014).

Em resumo, múltiplos mecanismos influenciam padrões na codistribuição das espécies, tornando difícil a dedução dos mesmos apenas pela avaliação individual dos padrões de coocorrência. Contudo, esses padrões podem ser vistos como relações de dependência das espécies quanto a fatores potencialmente desconhecidos estruturando metacomunidades, ou associações por simplicidade. A forma como essas relações estão distribuídas na metacomunidade pode ser representada como um grafo, em que os nós representam as espécies e as ligações representam as suas associações, que podem ser classificadas em positivas e negativas (desassociações). Como é mais provável que esses fatores atuem sobre conjuntos de espécies, ao invés de uma única ou poucas espécies, eles devem deixar marcas na rede de associações, ao produzirem agregações de nós. Assim, a investigação dessas agregações de nós por meio de estimativas sobre a topologia de redes pode revelar aspectos interessantes sobre a organização de metacomunidades.

Descrevendo a estrutura de metacomunidades como redes

Uma rede de associações pode ser construída a partir de uma matriz de incidência de espécies, da qual é obtida uma lista dos pares que apresentam padrões significativos de coocorrência, detectados a partir de algum dos métodos disponíveis, como o de Veech (2013, 2014), disponível no pacote “cooccurr” (Griffith et al. 2016) no programa R (R Core Team 2023). Essa rede pode ser representada na forma de um grafo, tal qual $G = (N, L)$, em que N é uma lista de nós e L é uma lista de ligações. Existem algumas vantagens em definir as redes a partir de padrões significativos de coocorrência, que tornam essa abordagem uma alternativa interessante e complementar a alguns métodos tradicionalmente usados. As associações entre espécies podem refletir melhor os mecanismos que estruturam as comunidades do que as incidências das espécies sozinhas, pois estão menos sujeitas a erros amostrais (Legendre 2005). Muitos dos métodos utilizados por ecólogos investigam padrões na distribuição das espécies como uma propriedade da matriz de incidência total (e.g., C score, coerência e aninhamento), enquanto diferentes conjuntos de espécies em uma metacomunidade podem apresentar padrões distintos, como aleatório, agregado ou segregado, por exemplo (Ulrich & Gotelli 2013, Presley et al. 2019). Por outro lado, a estrutura das redes de associações sumariza as incidências totais em padrões significativos de coocorrência entre os pares de espécies, e assim deve ser menos afetada pela presença de espécies aleatoriamente distribuídas (Veech 2014). Adicionalmente, padrões agregados e segregados são ambos representados na rede de associações, na forma de ligações positivas e negativas respectivamente, e podem ser estudados isoladamente ou

integralmente, pois ambos revelam relações de dependência das espécies quanto aos fatores estruturadores da metacomunidade.

Como veremos nos próximos capítulos, certos padrões topológicos nas redes de associações podem ser relacionados a teorias ecológicas, facilitando a formulação de questões específicas sobre a estrutura de metacomunidades (Tabela 1; Capítulo 1 e 2). Também é possível investigar o papel do ambiente sobre a estrutura de metacomunidades de forma indireta, relacionando padrões na distribuição das ligações da rede com atributos das espécies (Capítulo 3). Códigos para a construção das redes a partir de matrizes de incidência, e para a análise e visualização dos padrões topológicos estão disponíveis como material suplementar (Apêndice S1).

Tabela 1. Métodos para investigar padrões topológicos em redes de associações abordados neste trabalho e as perguntas ecológicas que eles podem ajudar a responder.

Método	Aspecto topológico	Perguntas ecológicas	Referências
<i>Conectância</i>	Conectividade	O quanto as associações estão difundidas entre as espécies?	Capítulo 1, May 1972
<i>Centralização</i>	Conectividade	Até que ponto a estrutura de associações está concentrada em poucas espécies?	Capítulo 1, Freeman 1979
<i>Transitividade</i>	Agregamento	O quanto as associações agregam conjuntos de espécies?	Capítulo 2, Watts & Strogatz 1998
<i>Modularidade</i>	Definição de conjuntos	O quanto uma repartição da metacomunidade forma conjuntos bem definidos de espécies em associações?	Capítulo 2, Clauset et al. 2004
<i>Assortatividade</i>	Padrões de mixagem	Como as associações estão distribuídas em relação aos atributos das espécies?	Capítulo 3, Newman 2003

Referências

Andrade, B. O., Bonilha, C. L., Overbeck, G. E., Vélez-Martin, E., Rolim, R. G., Bordignon, S. A. L., ... & Boldrini, I. I. (2019). Classification of South Brazilian grasslands: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science*, 22(1), 168-184.

- Almeida-Gomes, M., Vieira, M. V., Rocha, C. F., & Melo, A. S. (2019). Habitat amount drives the functional diversity and nestedness of anuran communities in an Atlantic Forest fragmented landscape. *Biotropica*, 51(6), 874-884.
- Almeida-Neto, M., R. Guimarães Jr, P., & M. Lewinsohn, T. (2007). On nestedness analyses: Rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos*, 116(4), 716-722.
- Barabási, A. L. (2013). Network science. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 371(1987), 20120375.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global ecology and biogeography*, 19(1), 134-143.
- Bell, G. (2005). The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. *Ecology*, 86(7), 1757-1770.
- Blanchet, F. G., Cazelles, K., & Gravel, D. (2020). Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters*, 23(7), 1050-1063.
- Brazeau, H. A., & Schamp, B. S. (2019). Examining the link between competition and negative co-occurrence patterns. *Oikos*, 128(9), 1358-1366.
- Brooker, R. W. (2006). Plant–plant interactions and environmental change. *New Phytologist*, 171(2), 271-284.
- Camiz, S., Denimal, J. J., & Pillar, V. D. (2006). Hierarchical factor classification of variables in ecology. *Community Ecology*, 7, 165-179.
- Carstensen, D. W., Dalsgaard, B., Svenning, J. C., Rahbek, C., Fjeldså, J., Sutherland, W. J., & Olesen, J. M. (2012). Biogeographical modules and island roles: a comparison of Wallacea and the West Indies. *Journal of biogeography*, 39(4), 739-749.
- Clauset, A., Newman, M. E., & Moore, C. (2004). Finding community structure in very large networks. *Physical review E*, 70(6), 066111.
- Connor, E. F., & Simberloff, D. (1979). The assembly of species communities: chance or competition?. *Ecology*, 60(6), 1132-1140.
- Crowther, T. W., Thomas, S. M., Maynard, D. S., Baldrian, P., Covey, K., Frey, S. D., ... & Bradford, M. A. (2015). Biotic interactions mediate soil microbial feedbacks to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(22), 7033-7038.
- De Cáceres, M., & Legendre, P. (2008). Beals smoothing revisited. *Oecologia*, 156, 657-669.
- De Vries, D. M., Baretta, J. P., & Hamming, G. (1954). Constellation of frequent herbage plants, based on their correlation in occurrence. *Vegetatio*, 105-111.
- Diamond, J. M. (1975). Assembly of species communities. In *Ecology and Evolution of Communities* (pp. 342-444). Belknap Press of Harvard University Press.
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1).
- Duarte, L. D., Debastiani, V. J., Carlucci, M. B., & Diniz-Filho, J. A. F. (2018). Analyzing community-weighted trait means across environmental gradients: should phylogeny stay or should it go? *Ecology*, 99(2), 385-398.

- Duarte, L. D., Prieto, P. V., & Pillar, V. D. (2012). Assessing spatial and environmental drivers of phylogenetic structure in Brazilian Araucaria forests. *Ecography*, 35(10), 952-960.
- Edge, C. B., & Fortin, M. J. (2020). Habitat network topology influences the importance of ecological traps in metapopulations. *Ecosphere*, 11(5), e03146.
- Eklöf, A., Jacob, U., Kopp, J., Bosch, J., Castro-Urgal, R., Chacoff, N. P., ... & Allesina, S. (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology letters*, 16(5), 577-583.
- Faith, D. P. (2015). The unimodal relationship between species' functional traits and habitat gradients provides a family of indices supporting the conservation of functional trait diversity. *Plant Ecology*, 216, 725-740.
- Freeman, L. C. (1979). Centrality in social networks: Conceptual clarification. *Social network: critical concepts in sociology*. Londres: Routledge, 1, 238-263.
- Freilich, M. A., Wieters, E., Broitman, B. R., Marquet, P. A., & Navarrete, S. A. (2018). Species co-occurrence networks: Can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities?. *Ecology*, 99(3), 690-699.
- Gause, G. F. (1934). Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science*, 79(2036), 16-17.
- Germain, R. M., Mayfield, M. M., & Gilbert, B. (2018). The 'filtering' metaphor revisited: competition and environment jointly structure invasibility and coexistence. *Biology letters*, 14(8), 20180460.
- Gleason, H. A. (1939). The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist*, 21, 92-110.
- Goberna, M., & Verdú, M. (2022). Cautionary notes on the use of co-occurrence networks in soil ecology. *Soil Biology and Biochemistry*, 166, 108534.
- Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81(9), 2606-2621.
- Gotelli, N. J., & McCabe, D. J. (2002). Species co-occurrence: a meta-analysis of JM Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83(8), 2091-2096.
- Gotelli, N. J., & Ulrich, W. (2010). The empirical Bayes approach as a tool to identify non-random species associations. *Oecologia*, 162, 463-477.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., ... & Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological reviews*, 87(1), 111-127.
- Griffith, D. M., Veech, J. A., & Marsh, C. J. (2016). Cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R. *Journal of Statistical Software*, 69, 1-17.
- Guo, B., Zhang, L., Sun, H., Gao, M., Yu, N., Zhang, Q., ... & Liu, Y. (2022). Microbial co-occurrence network topological properties link with reactor parameters and reveal importance of low-abundance genera. *npj Biofilms and Microbiomes*, 8(1), 3.
- 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.

- Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional ecology*, 19(1), 166-172.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. In: *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*.
- Jansen, V. A., & Kokkoris, G. D. (2003). Complexity and stability revisited. *Ecology letters*, 6(6), 498-502.
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129(5), 657-677.
- Kraft, N. J., & Ackerly, D. D. (2014). Assembly of plant communities. *Ecology and the Environment*, 8, 67-88.
- Kraft, N. J., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 29(5), 592-599.
- Lawton, J. H. (1999). Are there general laws in ecology?. *Oikos*, 177-192.
- Legendre, P. (2005). Species associations: the Kendall coefficient of concordance revisited. *Journal of agricultural, biological, and environmental statistics*, 10, 226-245.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- Leibold, M. A., & Mikkelsen, G. M. (2002). Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 97(2), 237-250.
- Levins, R. (1968). *Evolution in changing environments: some theoretical explorations* (No. 2). Princeton University Press.
- Losapio, G., de la Cruz, M., Escudero, A., Schmid, B., & Schöb, C. (2018). The assembly of a plant network in alpine vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 29(6), 999-1006.
- MacArthur, R. H., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101(921), 377-385.
- Matchado, M. S., Lauber, M., Reitmeier, S., Kacprowski, T., Baumbach, J., Haller, D., & List, M. (2021). Network analysis methods for studying microbial communities: A mini review. *Computational and structural biotechnology journal*, 19, 2687-2698.
- May, R. M. (1972). Will a large complex system be stable?. *Nature*, 238, 413-414.
- Newman, M. E. (2003). Mixing patterns in networks. *Physical review E*, 67(2), 026126.
- Palmer, M. W., & White, P. S. (1994). On the existence of ecological communities. *Journal of Vegetation Science*, 279-282.
- Pavão, D. C., Elias, R. B., & Silva, L. (2019). Comparison of discrete and continuum community models: Insights from numerical ecology and Bayesian methods applied to Azorean plant communities. *Ecological Modelling*, 402, 93-106.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Ramsey, J., & Osorio-Olvera, L. (2020). Co-occurrence networks do not support identification of biotic interactions. *Biodiversity Informatics*, 15(1), 1-10.
- Pillar, V., & Orlóci, L. (1993). Taxonomy and perception in vegetation analysis. *Coenoses*, 53-66.

- Presley, S. J., Mello, J. H. F., & Willig, M. R. (2019). Checkerboard metacommunity structure: an incoherent concept. *Oecologia*, 190, 323-331.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rayfield, B., Fortin, M. J., & Fall, A. (2011). Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology*, 92(4), 847-858.
- Simons, A. L., Mazor, R., & Theroux, S. (2019). Using co-occurrence network topology in assessing ecological stress in benthic macroinvertebrate communities. *Ecology and Evolution*, 9(22), 12789-12801.
- Soliveres, S., & Maestre, F. T. (2014). Plant–plant interactions, environmental gradients and plant diversity: a global synthesis of community-level studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(4), 154-163.
- Stone, L., & Roberts, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 85, 74-79.
- ter Braak, C. J. (1985). Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrics*, 859-873.
- Ulrich, W., & Gotelli, N. J. (2013). Pattern detection in null model analysis. *Oikos*, 122(1), 2-18.
- Veech, J. A. (2013). A probabilistic model for analyzing species co-occurrence. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 252-260.
- Veech, J. A. (2014). The pairwise approach to analyzing species co-occurrence. *Journal of Biogeography*, 41(6), 1029-1035.
- Verdu, M., Jordano, P., & Valiente-Banuet, A. (2010). The phylogenetic structure of plant facilitation networks changes with competition. *Journal of Ecology*, 98(6), 1454-1461.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., & Sazima, M. (2014). Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1780), 20132397.
- Watts, D. J., & Strogatz, S. H. (1998). Collective dynamics of ‘small-world’ networks. *nature*, 393(6684), 440-442.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213-251.
- Windsor, F. M., van den Hoogen, J., Crowther, T. W., & Evans, D. M. (2023). Using ecological networks to answer questions in global biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 50(1), 57-69.

CAPÍTULO 1

MÉTODOS DE REDES COMPLEXAS PARA INVESTIGAR PADRÕES EM METACOMUNIDADES: A INTEGRAÇÃO ECOLÓGICA E ESTIMATIVAS DE CONECTIVIDADE*

^{1,2}Rômulo Silveira Vitória, ¹Valério De Patta Pillar

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS 91501-970, Brazil.

² E-mail: romulovitoria@gmail.com

* Manuscrito será traduzido para o inglês para ser submetido em periódico internacional

MÉTODOS DE REDES PARA INVESTIGAR PADRÕES EM METACOMUNIDADES: A INTEGRAÇÃO ECOLÓGICA E ESTIMATIVAS DE CONECTIVIDADE

Resumo

Este trabalho demonstra como duas estatísticas sobre a conectividade de redes podem revelar a forma em que estão arranjadas as associações entre espécies em resposta ao ambiente no nível de metacomunidades. Discutimos como espectros ecológicos em uma ou mais dimensões produzem alguns padrões recorrentes sobre a estrutura de uma rede formada por associações entre conjuntos de espécies. Esses padrões foram reproduzidos em diferentes cenários de simulações, os quais foram usados para demonstrar propriedades das ferramentas de conectividade de redes. Uma das ferramentas, a conectância, estima o quanto as associações estão distribuídas entre as espécies de forma mais adensada ou esparsa. Como a ecologia já conta com ferramentas similares, usadas para estudar um sinal significativo de agregação e segregação espacial entre espécies, foi comparado se outros dois métodos populares (C-score e T-score) seriam capazes de descrever os mesmos padrões esperados nos cenários simulados. A segunda ferramenta sobre a conectividade, a centralização, é usada para avaliar o quanto a estrutura de associações está organizada ao redor de algumas espécies, o que pode ser usado para acessar as dimensões ecológicas da metacomunidade. Por fim, utilizamos essas ferramentas para descrever alguns padrões gerais na estrutura de associações observada em comunidades de levantamentos florísticos em diferentes paisagens campestres do sul do Brasil.

Palavras-chave: Redes de associações, padrões de coocorrência, distribuição tabuleiro de xadrez, C-score, T-score, conectância, centralização.

NETWORK METHODS TO INVESTIGATE PATTERNS IN METACOMMUNITIES: THE ECOLOGICAL INTEGRATION AND CONNECTIVITY ESTIMATES

Abstract

This work demonstrates how two statistics on network connectivity can reveal interesting aspects about the arrangement of species associations in response to the environment at the metacommunity level. We discuss how ecological spectra in one or more dimensions produce recurrent patterns in the structure of a network formed by associations between sets of species. These patterns were replicated in different simulation scenarios, which were used to demonstrate properties of network connectivity tools. One of the tools, connectance, estimates how associations are distributed among species in a denser or sparser manner. Since ecology already has similar tools used to study significant spatial aggregation and segregation among species, we compared whether two other popular methods (C-score and T-score) could describe the same expected patterns in simulated scenarios. The second connectivity tool, centrality, is used to assess how the association structure is organized around certain species, which can be related to the ecological dimensions of metacommunities. Finally, we used these tools to describe some general patterns in the association structure observed in floristic survey communities in different grassland landscapes in southern Brazil.

Keywords: Association networks, co-occurrence patterns, checkerboard score, C-score, T-score, connectance, centralization.

Introdução

Uma das questões centrais na ecologia é até que ponto as espécies compartilham certas características, como seus atributos, uso de habitat, ou funções, o que pode ser definido como integração ecológica (Lortie et al. 2004, Kolasa 2006, Wright 2008). Um dos exemplos mais conhecidos na ciência da vegetação é o quanto as espécies tendem a ocorrer juntas em um conjunto de comunidades, apresentando um padrão agregado (ou associação positiva), que é comumente relacionado a similaridades no nicho das espécies ou ao resultado de interações de facilitação (Leibold & Mikkelsen 2002, Kraft & Ackerly 2014). Um padrão oposto a este, é o quanto as espécies tendem a ocorrer em comunidades diferentes, demonstrando segregação (ou desassociação), que historicamente é atribuída a exclusão competitiva (Diamond 1975), mas também pode refletir a preferência das espécies por tipos diferentes de habitats (Kraft & Ackerly 2014). Diversas abordagens permitem avaliar tais padrões nas ocorrências das espécies em conjuntos de comunidades, como a coerência (Leibold & Mikkelsen 2002), índices de similaridade de nicho (Winemiller & Pianka 1990), índice de união (“togetherness score” ou T-score) (Stone & Roberts 1992), tabuleiro de xadrez (“checkerboard score”, C-score) (Stone & Roberts 1990), e o número de combinações únicas de espécies (Pielou & Pielou 1968). Porém, devido à forma complexa em que metacomunidades se organizam em resposta a fatores ambientais, diferentes conjuntos de espécies se codistribuem de forma agregada, segregada, ou aleatória, o que desafia nossa capacidade de descrever um padrão específico a partir dessas abordagens (Stone & Roberts 1992, Gotelli & Ulrich 2010, Presley et al. 2019). Por outro lado, estimativas sobre a topologia de redes podem oferecer uma forma mais flexível de investigar como esses padrões estão organizados entre espécies em metacomunidades, mas até agora o potencial dessa abordagem foi pouco aproveitado para este fim.

Ecólogos comumente investigam padrões de coocorrência entre plantas descrevendo a incidência de espécies em uma lista de comunidades, ou uma metacomunidade por simplicidade. A metáfora de filtros é uma das principais explicações para esses padrões, em que fatores abióticos (e.g., temperatura, umidade, pH) e bióticos (e.g., competição, facilitação, presença de mutualistas) selecionam indivíduos capazes de sobreviver no ambiente a partir de seus atributos funcionais (Kraft & Ackerly 2014). É conhecido que essas condições tendem a estar distribuídas em metacomunidades em forma de gradientes, de modo que espécies funcionalmente similares apresentam associações positivas, e espécies funcionalmente distintas apresentam associações negativas (Pillar et al. 2009, Kraft & Ackerly 2014). Por outro lado, espécies capazes de tolerar a variação das condições ao longo desses gradientes (i.e., espécies

generalistas), tendem a se distribuir de forma aleatória. Um padrão aleatório na codistribuição das espécies é também esperado quando gradientes ambientais independentes filtram conjuntos de espécies diferentes. Por exemplo, um certo conjunto de espécies se distribui em resposta ao pastejo, enquanto outros conjuntos se distribuem em resposta a fatores como umidade do solo e interações com mutualistas. A questão sobre o quanto as espécies estão distribuídas em resposta a um ou múltiplos fatores ambientais está relacionada a uma discussão fundamental recentemente reativada sobre a dimensionalidade da biodiversidade (Díaz et al. 2016, Bruelheide et al. 2018). Na visão de Hubbel (2005), o fato das espécies se distribuírem em uma única dimensão em resposta a um espectro ambiental, como a disponibilidade de clareiras em Barro Colorado, desafia o paradigma de nicho, que consiste em atribuir a estrutura de comunidades a múltiplos fatores independentes. Porém, também é comumente reportado por pesquisadores que uma única dimensão é insuficiente para explicar padrões encontrados em comunidades (Eklöf et al. 2013, Mouillot et al. 2021). Dessa forma, embora a integração ecológica seja mais comumente definida em termos de associações positivas, em um sentido mais amplo, o grau em que as espécies respondem aos mesmos fatores ambientais, incluindo suas associações negativas, também pode ser considerado como um aspecto de integração.

Na última década, alguns ecólogos propuseram métodos para investigar associações significativas para cada par de espécies individualmente (Gotelli & Ulrich 2010, Veech 2013). Desse modo, as associações entre pares de espécies em metacomunidade podem ser representadas na forma de ligações entre nós em um grafo, ou uma rede de associações. Essas redes de associações representam novas oportunidades de investigar o nível de integração ecológica em metacomunidades a partir da descrição de seus aspectos topológicos, como a conectividade. A conectividade é um dos aspectos sobre redes mais estudados do ponto de vista teórico e metodológico e, de modo geral, está relacionada ao quanto uma rede apresenta uma estrutura mais densamente conectada ou esparsa (Newman et al. 2011). Alguns dos métodos usados para estudar a conectividade são baseados na densidade de ligações (Jordano 1987, Blüthgen et al. 2008), distância entre os nós em número de ligações (Fronczak et al. 2004), ou no quanto a rede apresenta um centro bem definido (Bonacich 1987), por exemplo. A conectividade de redes é amplamente investigada na ecologia para o estudo de interações ecológicas (Jordano, 1987), cadeias tróficas (Dunne 2006) e na dispersão de organismos entre habitats (Edge & Fortin 2020). Todavia, esse e outros aspectos topológicos de redes são ainda subaproveitados em estudos sobre as relações entre espécies em um mesmo nível trófico, (também conhecidos como biocenoses).

Assim, o objetivo deste trabalho é demonstrar como estimativas sobre a conectividade de redes podem ser usadas para descrever padrões de integração ecológica em metacomunidades, considerando o papel de filtros ambientais sobre a estrutura das redes de associações. Avaliamos empiricamente como a conectividade de redes, descrita por medidas de conectância e centralização, podem ser usadas para revelar aspectos interessantes sobre a integração ecológica de metacomunidades. Para este fim, nós utilizamos metacomunidades artificiais construídas a partir de mecanismos de filtro em um único e em múltiplos espectros ambientais. Usando essa base de dados simulada sob mecanismos conhecidos, é demonstrada a aplicação da estimativa de conectância, e as interpretações dos resultados são comparadas com métodos populares na ecologia de comunidades, como o C-score (Stone & Roberts 1990), e seu análogo T-score (Stone & Roberts 1992). É também demonstrado como a estimativa de centralização pode ser aplicada na investigação da dimensionalidade de metacomunidades sob a influência de filtros ambientais. Por fim, essas medidas de conectividade são usadas para estudar metacomunidades em uma base de dados de levantamentos florísticos em paisagens campestres do bioma Pampa no sul do Brasil.

Métodos

Simulação de metacomunidades

O algoritmo de simulações de metacomunidades (Pillar *et al.* 2021), disponível no programa livre SYNCOSA (Pillar 2002), busca reproduzir o processo de montagem por meio de modelos estocásticos espacialmente e temporalmente explícitos. Cada metacomunidade foi simulada em um espaço geográfico bidimensional com um número definido de pontos ($n = 500$) arranjados em uma grade, caracterizados por valores aleatórios de um ou mais fatores ambientais, obtidos de uma distribuição uniforme com limites entre 0 e 1. Em cada metacomunidade também foi simulado um pool de espécies, as quais recebem valores aleatórios para um ou mais atributos, obtidos de uma distribuição uniforme com limites entre 0 e 1. A simulação seguiu um número estabelecido de passos ($n = 12500$), em que indivíduos são sorteados para eventos de chegada, estabelecimento, e sobrevivência em cada comunidade, definidos a partir de funções de probabilidade com parâmetros especificados. Em todas as simulações, os parâmetros de dispersão foram mantidos fixos e iguais para todas as espécies, com valores escolhidos após muitas rodadas de simulações, correspondendo a um cenário em que as espécies se distribuem com facilidade entre as comunidades.

O algoritmo requer a especificação dos parâmetros de uma função linear de resposta do atributo das espécies em relação aos fatores ambientais, os quais definem o valor esperado do atributo para cada comunidade. Adicionalmente, são especificados parâmetros de tolerância das espécies a desvios do valor esperado (inflexão e inclinação negativa de uma função logística), de forma análoga à amplitude de nicho. Quanto maior a distância entre o valor do atributo do indivíduo e o valor esperado para a comunidade (na escala entre 0 e 1), e quanto menores forem o ponto de inflexão e a inclinação negativa (amplitude de nicho), menores são as probabilidades do indivíduo se estabelecer e sobreviver. Se o último indivíduo de uma espécie for eliminado da metacomunidade, a espécie pode se estabelecer novamente a partir do pool regional. De forma análoga à capacidade de suporte, as comunidades foram simuladas com no máximo 100 indivíduos. Embora uma comunidade possa abrigar todas as espécies, isso deve ocorrer muito raramente devido à estocasticidade. A probabilidade de sobrevivência densidade-dependente de indivíduos tomados ao acaso diminui à medida que a densidade aumenta, e a probabilidade de sobrevivência relacionada à idade diminui à medida que se aproxima da idade máxima. A amplitude dos parâmetros de dependência da densidade e a idade máxima dos indivíduos foram fixados em valores escolhidos após muitas rodadas de simulações. Uma relação completa dos parâmetros usados nas simulações está disponível como material suplementar (Apêndice S2). Foram definidos três cenários distintos sobre o número de dimensões, ou espectros ambientais atuando sobre metacomunidades, um unidimensional, um tridimensional, e um em que as espécies se distribuem aleatoriamente. Para cada cenário foram realizadas 30 rodadas de simulação, e em cada rodada foi obtida uma matriz de incidência da metacomunidade (espécies por sítios). Assim, avaliamos propriedades topológicas de redes em cada uma das 90 metacomunidades simuladas.

Nas metacomunidades unidimensionais, as funções de resposta ao ambiente foram definidas a partir de um único atributo e um único fator ambiental. Os parâmetros da amplitude de nicho foram estabelecidos para todas as espécies em 0,3 para o ponto de inflexão, e -4 para a inclinação, o que corresponde a um cenário em que todas as espécies apresentam níveis moderadamente altos de especialização ao longo de um único espectro ambiental. Nas metacomunidades multidimensionais foram definidos três atributos não correlacionados entre si, e três fatores ambientais igualmente não correlacionados entre si, sendo que cada fator define uma função resposta a um atributo diferente. Para cada fator, foi selecionado um conjunto independente de 20 espécies especialistas, que receberam amplitude de nicho definida em 0,3 para o ponto de inflexão e -4 para a inclinação, e para as demais (40 espécies), esses valores

foram fixados em 1 e -20, correspondendo a uma alta generalização. Com isso, espécies especialistas para um dado fator se distribuem de forma independente em relação às espécies especialistas para os demais fatores. Ou seja, para cada fator ambiental, teremos nos dados simulados um padrão de agregação e segregação, como mostrado na Figura 1, e independente dos demais fatores.

Nas metacomunidades aleatórias, as espécies se distribuem entre as comunidades a partir de processos puramente estocásticos, e os atributos das espécies são neutros em relação ao ambiente. As simulações dessas metacomunidades serviram como um ponto de referência para as análises da topologia de redes, pois não são esperados padrões topológicos marcantes em redes com pouca estrutura ecológica.

Conectividade de redes de associações

Uma das estimativas mais simples sobre a conectividade de redes é a densidade de ligações, que mede quanto estas estão difundidas entre todos os pares de nós (May 1972). Uma ligação, neste caso, é definida por um par de espécies apresentando um padrão de coocorrências não aleatório (Ulrich & Gotelli 2010). A densidade de ligações pode ser medida por meio da conectância (C), que é a proporção das ligações observadas (l) em relação ao número total de ligações possíveis entre os pares de nós (n) (May 1972, De Angelis 1975), de forma que:

$$C = \frac{2l}{n(n-1)} \quad (1)$$

A conectância é medida na escala 0-1, sendo que o valor máximo pode ser encontrado em uma rede em que todos os nós estão completamente ligados entre si. Em uma rede de associações, isso equivale a um cenário em que todas as espécies apresentam associações com todas, o que sugere a existência de fatores determinantes sobre a distribuição de todas as espécies. No outro extremo, valores de conectância próximos de 0 podem ser encontrados em metacomunidades em que todas as espécies se distribuem aleatoriamente, produzindo poucos padrões significativos de coocorrência (Gotelli & Ulrich 2010). Dessa forma, a conectância da rede de associações pode descrever a integração ecológica como a probabilidade de que um par de espécies escolhido ao acaso apresente algum tipo de associação, positiva ou negativa, em resposta a algum fator comum. A conectância também pode ser

estimada separadamente para a porção positiva e negativa das associações (ou sub-redes positiva e negativa).

Vários métodos são usados na ecologia para avaliar a tendência de que espécies em metacomunidades apresentem padrões de coocorrência (Pielou 1968, Stone & Roberts 1992, Leibold & Mikkelsen 2002). Revisões compreensivas sobre esses métodos estão disponíveis em outros trabalhos (Gotelli & Ulrich 2010, Ulrich & Gotelli 2013, Keil et al. 2021). Em geral tais métodos se baseiam em uma estatística calculada para a matriz de incidências de espécies em comunidades, que pode ser comparada com os resultados obtidos em matrizes aleatorizadas, de acordo com diversos modelos nulos disponíveis, para verificar se um padrão observado poderia ser encontrado ao acaso (Ulrich & Gotelli 2013). Uma das medidas mais conhecidas na literatura ecológica é o C-score, que mede segregação (Stone & Roberts 1990). Para cada par de espécies, calcula-se $K_{ij} = (S_{ii} - S_{ij})(S_{jj} - S_{ij})$, em que S_{ij} é o número de comunidades onde as espécies i e j coocorrem, e S_{ii} e S_{jj} é o número de ocorrências das espécies i e j . O C-score é o valor médio dos K_{ij} para um total de $n_s(n_s-1)/2$ pares entre n_s espécies. O C-score varia entre 0 e 1, sendo valores mais altos indicadores de alta segregação média entre pares de espécies. De forma análoga, o T-score indica agregação (Stone & Roberts 1992), sendo definido para cada par de espécies como $T_{ij} = S_{ij} (n_c + S_{ij} - S_{ii} - S_{jj})$, em que n_c é o número total de comunidades. O T-score é o valor médio dos T_{ij} para um total de $n_s(n_s-1)/2$ pares entre n_s espécies. O T-score também varia entre 0 e 1, sendo valores mais altos indicadores de alta agregação média entre pares de espécies.

Na natureza, no entanto, diferentes porções dos pares de espécies podem apresentar um padrão de distribuição agregado, segregado ou aleatório, de modo que esses padrões podem ser mascarados em estimativas sobre a matriz de incidências total, o que requer uma investigação par-a-par (Ulrich & Gotelli 2010). O trabalho de Ulrich e Gotelli (2010) propõe uma abordagem bayesiana para detectar padrões significativos de coocorrência par a par que controla a taxa de descobertas falsas baseado na distribuição de aleatorizações por *bootstrap*. Usando essa abordagem, os autores encontraram que comunidades de diferentes grupos de animais apresentaram associações entre 0,1 e 4% dos pares de espécies (Ulrich & Gotelli 2010). Essa porcentagem é equivalente à conectância da rede de associações, embora os autores não tenham mencionado explicitamente uma abordagem de redes. Na mesma linha, Veech (2013, 2014) propôs análises combinatórias para comparar o número de coocorrências observadas entre cada par de espécies com o número de coocorrências esperadas dadas as suas ocorrências totais. Assim, cada par de espécies pode apresentar um número de coocorrências observadas

maior, menor ou que não difere do esperado no caso das espécies estarem distribuídas aleatoriamente (Veech 2014).

Fizemos uso do exercício de simulação descrito anteriormente para demonstrar o uso da estimativa de conectância como um descritor do nível de integração entre as espécies em metacomunidades, e comparamos os resultados com medidas de C-score e T-score obtidas usando os mesmos dados. Limitamos as comparações aos cenários unidimensional e aleatório, pois o cenário multidimensional. Em cada metacomunidade simulada, foi obtida uma matriz de incidência de espécies, da qual foi gerada uma lista dos pares em que foi detectado um padrão significativo de coocorrência utilizando o método de Veech (2013), disponível no pacote “cooccurr” (Griffith et al. 2016) no programa R (R Core Team 2023). A partir dessa lista, foi construída uma rede de associações em que os nós representam as espécies e as ligações representam um tipo de associação (positiva ou negativa). Limitamos as comparações ao C-score e T-score porque (i) são amplamente usados em estudos ecológicos, (ii) apresentam boas propriedades estatísticas em aplicações sobre dados artificiais em comparação com outros métodos disponíveis (Ulrich & Gotelli 2013), (iii) métodos alternativos apresentam forte correlação com estes (Ulrich & Gotelli 2013), (iv) e há uma maior afinidade conceitual entre esses métodos com a conectância da rede de associações.

O T-score, que indica agregação, e o C-score, que indica segregação, foram calculados utilizando o pacote “bipartite” (Dormann et al. 2009), e serão reportados como valores normalizados pela média entre todos os pares de espécies. Também estimamos tamanhos de efeito para estas medidas comparando os valores observados nas metacomunidades simuladas com os valores obtidos após a aleatorização das matrizes. Para isso, o modelo nulo adotado assume que as probabilidades de incidência das espécies são definidas pelos totais marginais da matriz observada, e as comunidades apresentam probabilidades iguais de incidência (modelo equiprovável-fixo) que está disponível no pacote “EcoSimR” (Gotelli et al. 2015). Esse modelo foi selecionado por apresentar baixas taxas de erro tipo I e tipo II para diversos métodos de detecção de padrões de coocorrência em estudos prévios (Ulrich & Gotelli 2013). Não adotamos o modelo nulo mais restritivo, que mantém os totais marginais fixos (modelo fixo-fixo), porque dependendo da matriz de dados o modelo pode não ter solução. Os tamanhos de efeito de T-score, C-score e conectância (C+ e C-) foram calculados como:

$$SES = \frac{X - \bar{X}}{DP} \quad (2)$$

em que X é o valor observado de uma estatística, \bar{X} é a média da distribuição nula dos valores da mesma, e DP é o desvio padrão da distribuição nula. Dessa forma, o SES representa quantos desvios padrões a estimativa observada é superior ou inferior ao esperado ao acaso, na escala da distribuição nula. Definimos como fortes os valores de SES que superam dois desvios padrões positivos ou negativos, o que deve corresponder a 95% dos valores considerando uma distribuição normal.

Dimensionalidade de metacomunidades e medidas de centralização

Os atributos das espécies definem as estratégias utilizadas pelos indivíduos para lidar com demandas frequentemente conflitantes relacionadas ao crescimento, reprodução e sobrevivência. Nas últimas décadas, avanços na ecologia de comunidades têm mostrado que diversos atributos ligados a diferentes funções ecológicas tendem a ser fortemente correlacionados (Kneitel & Chase 2004, Diaz et al. 2016). Isso aponta para um importante papel de trade-offs no desempenho das espécies, em que investimentos em uma função ecológica podem comprometer outras. Um dos exemplos mais conhecidos na ciência de vegetação é o espectro econômico foliar, no qual a velocidade com que as plantas alocam recursos para as folhas está diretamente relacionada à disponibilidade de recursos e inversamente relacionada à duração das folhas (Wright et al. 2004). Tais trade-offs podem envolver múltiplos fatores, como a capacidade de dispersão, a resposta das espécies ao ambiente físico e interações interespecíficas (Kneitel & Chase 2004, Pellissier 2015). Assim, tanto a diversidade global de plantas (Diaz et al. 2016), quanto a variação dos atributos em comunidades (Bruehlheide et al. 2018) parecem estar dispostas em um número pequeno de dimensões, ou espectros ambientais.

Se essa baixa dimensionalidade for comum de fato, são esperados padrões recorrentes nas redes de associações em metacomunidades. Por exemplo, sob um único espectro ambiental, a rede de associações deve apresentar muitas ligações negativas incidindo nos nós de espécies posicionadas nos extremos do espectro (Figura 1). Para demonstrar isso, usando o coeficiente de correlação de Pearson, em todas as metacomunidades unidimensionais simuladas foi encontrada uma correlação positiva significativa ($p < 0,05$) entre o grau dos nós (o número de espécies com as quais uma espécie está associada) e os Z-scores dos valores do atributo das espécies, com um valor médio de $r = 0,68$ ($DP = 0,13$). Enquanto a conectância é uma estimativa

da integração ecológica no nível da rede, o grau dos nós é uma estimativa bruta da integração no nível das espécies, de modo que as espécies com maior grau devem ser aquelas que melhor representam as respostas da comunidade aos fatores ambientais. A integração de espécies também pode ser estimada quantificando a média do número de ligações no caminho mais curto entre o nó da espécie em relação aos demais nós da rede de associações. Considerando um espectro ambiental (Figura 1), os nós de um par de espécies com uma distribuição muito similar tendem a estar diretamente ligados entre si e aos mesmos nós vizinhos. Já as espécies com pouca sobreposição de nicho, podem ocorrer nem mais nem menos que o esperado, e assim serem classificadas como aleatoriamente codistribuídas. Neste caso, o nó de uma terceira espécie com nicho mais sobreposto às primeiras deve conectar os nós das duas em um caminho com duas ligações. Assim, além do grau, o comprimento médio do caminho mais curto de ligações entre os nós ($cmc(i)$) também pode ser usado para descrever a integração de espécies na metacomunidade. Como no exemplo anterior, em todas as metacomunidades unidimensionais, o cmc das espécies e o escore Z dos seus atributos apresentaram uma correlação positiva significativa ($p < 0,05$) com valor médio de $r = 0,72$ ($DP = 0,09$).

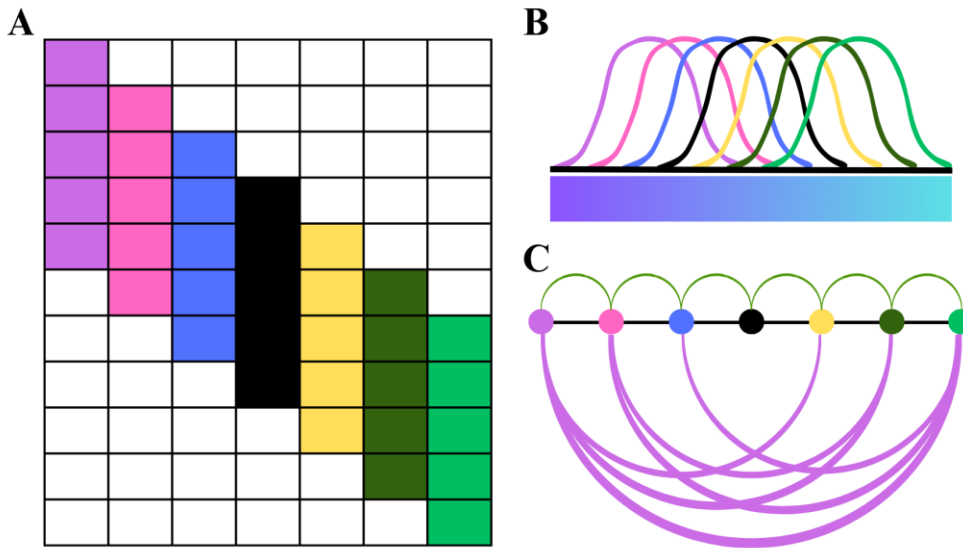


Figura 1. A) Matriz de incidências de espécies (colunas de cores diferentes) sobre um conjunto de comunidades compondo uma metacomunidade hipotética (sob species sorting). B) Representação do nicho das espécies, como o desempenho de cada uma (eixo vertical) em relação a um gradiente ecológico (faixa horizontal). C) Diagrama de arcos representando associações esperadas entre espécies na metacomunidade. As espécies foram posicionadas ao longo de um espectro de acordo com seu nicho no gradiente ecológico. Associações positivas e negativas entre as espécies são representadas por ligações em verde e em magenta, respectivamente. A espécie de cor preta, que está posicionada ao centro do espectro, não possui associações negativas, pois não apresenta um número de coocorrências menor que o esperado ao acaso com nenhuma das demais espécies.

Se por um lado as metacomunidades sob um único espectro ambiental devem apresentar redes de associações com centros bem definidos, em metacomunidades multidimensionais, as associações devem estar distribuídas entre as espécies nas margens de cada espectro, e com poucas ligações diretas entre espécies que respondem a diferentes fatores, produzindo redes mais descentralizadas. Portanto, uma forma alternativa de descrever esses cenários contrastantes sobre a integração ecológica em metacomunidades, consiste em estimar o quanto a rede de associações está organizada em torno de nós altamente centrais em relação aos demais. Esse aspecto topológico pode ser acessado pela estimativa de centralização, que envolve dois passos principais: quantificar a centralidade (c) para todos os nós da rede, e estimar a diferença entre o valor do nó mais central em relação aos demais (Freeman 1979, Estrada & Bodin 2008). Diversas abordagens foram propostas para caracterizar a centralidade de nós, como a centralidade de grau, a centralidade de proximidade, e a centralidade de intermediação (Freeman 1979, Landherr 2010). A mais simples é a centralidade de grau (ck), que avalia a

diferença no grau dos nós, de forma que o nó mais central corresponde à espécie que apresenta o maior número de associações com as demais. A centralidade de grau é definida como:

$$ck(i) = \frac{k_i}{(n-1)}$$

(3)

em que o grau do nó i (k_i) é normalizado pelo grau máximo possível na rede. Já a centralidade de proximidade (cp), avalia a diferença no cmc entre os nós, de forma que o nó da espécie mais central é o que está mais próximo dos demais nós em números de ligações. Esta estimativa é definida como:

$$cp(i) = \frac{n-1}{\sum_j d(i,j)}$$

(4)

em que $d(i,j)$ é a distância no caminho mais curto entre os nós i e j . Assim, a centralidade de proximidade é expressa como o inverso normalizado das somas das distâncias. No entanto, é importante considerar que a centralidade de proximidade não pode ser definida em redes com partes desconectadas, pois as distâncias entre nós sem um caminho não são facilmente interpretáveis. Em redes em que um número pequeno de nós está desconectado dos demais, é possível remover esses nós sem uma grande perda de informação, mas se esse número for grande, é preferível adotar a centralidade de grau. A partir dessas estimativas de centralidade, a *centralização* da rede, baseada no grau (Ck) ou na proximidade (Cp), pode ser definida como:

$$Ck, Cp = \frac{\sum_i [c(v_*) - c(v_i)]}{\max \sum_i [c(v_*) - c(v_i)]}$$

(5) em que $c(v_*)$ é o valor de centralidade do nó mais central, que é comparado aos valores dos demais nós, e normalizado pelo valor máximo possível. O valor máximo possível corresponde a uma rede estrela com o mesmo número de nós, em que um único nó está ligado a todos os demais, os quais se ligam apenas ao nó mais central. Também calculamos tamanhos de efeito para a estimativa de centralização utilizando a Equação 2. Porém, a distribuição nula foi obtida em 1000 aleatorizações da rede seguindo o modelo de Erdős e Rényi (1959) que redistribui as ligações entre todos os nós com a mesma probabilidade.

Comunidades reais

Utilizamos as estimativas sobre a conectividade de redes de associações para investigar a integração ecológica em uma base de dados de comunidades obtidas em levantamentos florísticos (Andrade et al. 2019). Os dados foram coletados entre 2011 e 2013 (projeto SISBIOTA) em 31 unidades amostrais de paisagens distribuídas em diferentes tipologias campestres do bioma Pampa e Mata Atlântica, no sul do Brasil. Em cada unidade foram estabelecidas três parcelas de 2km x 2km com 9 quadrículas de 1m² em cada, totalizando 27 quadrículas por unidade de paisagem. Obtivemos uma matriz de incidências para cada unidade de paisagem, baseada na presença e ausência das espécies, da qual foi construída uma rede de associações. A partir desses dados, nós investigamos padrões gerais de conectividade nas metacomunidades.

Representação gráfica das redes

A visualização da rede de associações entre espécies em metacomunidades simuladas e reais foi realizada por meio de diagramas de ordenação das espécies. O uso de técnicas de ordenação permite investigar a dimensionalidade de metacomunidades, fornecendo informações sobre a porcentagem de variação na composição ou atributos das espécies que é explicada pelos primeiros eixos (Legendre & Legendre 2012). Para isso, cada metacomunidade foi submetida a uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA), utilizando distâncias de Jaccard entre as espécies. A fim de visualizar a rede, no diagrama de ordenação obtido com os escores das espécies, foram representadas linhas que conectam, por um lado, as espécies com associações significativas positivas e, por outro lado, as espécies com associações negativas. Além disso, no mesmo diagrama de ordenação, a centralidade de cada espécie na rede foi representada pelo tamanho do nó.

Resultados

Conectância dos cenários simulados

As metacomunidades unidimensionais simuladas apresentaram redes com densidades de ligações mais altas, com média de $C = 0,39$ (DP = 0,11) indicando que as associações estão altamente difundidas entre as espécies. É argumentável que seriam esperados valores mais próximos da conectância máxima, visto que neste cenário todas as espécies estão

integradas pelo mesmo gradiente ambiental. No entanto, é importante considerar que pares de espécies com alguma sobreposição de nicho podem apresentar um número de coocorrência próximo ao esperado ao acaso, sendo classificados como aleatoriamente distribuídos. Em comparação com os cenários sob filtro, as metacomunidades aleatórias simuladas apresentaram menor densidade de ligações, com valor médio de $C = 0,08$ ($DP = 0,03$). Embora neste cenário a distribuição das espécies tenha sido gerada estocasticamente e sem considerar características espécie-específicas, uma pequena porção dos pares de espécies tende a apresentar um padrão de coocorrência significativo.

Na Tabela 1, comparamos a conectância com os valores de T-score e C-score. São reportados o valor de conectância C da sub-rede positiva ($C+$), indicando agregação entre pares de espécies, e o valor de conectância C da sub-rede negativa ($C-$), indicando segregação. Em geral, as análises dos valores brutos e tamanho de efeito de C-score e T-score apresentaram um desempenho fraco como descritores dos padrões de agregação e segregação. Os valores brutos do C-score foram similares entre os dois cenários aqui considerados (metacomunidades aleatórias e unidimensionais), com médias variando de 0,64 a 0,67. Os valores de T-score também foram similares entre os cenários, com médias variando de 0,08 a 0,09.

A média do tamanho de efeito do T-score foi alta em metacomunidades unidimensionais, porém, aproximadamente metade das rodadas de simulação ($n = 15$) apresentaram efeitos fracos. Curiosamente, as metacomunidades do cenário aleatório apresentaram valores de T-score mais baixos que as matrizes nulas. Em comparação, a conectância das sub-redes positivas desse cenário, em geral não foi muito diferente das matrizes nulas, com exceção de três rodadas (10%) que apresentaram efeitos fortes negativos. A média do tamanho de efeito do C-score no cenário unidimensional foi baixa, e uma porção das rodadas apresentou efeitos fortes negativos ($n = 7$; 23%) e fortes positivos ($n = 9$; 30%). Em comparação, a média dos tamanhos de efeito da conectância da sub-rede negativa foi baixa, e nenhuma rodada de simulação resultou em efeitos fortes. Conforme esperado, o cenário unidimensional apresentou média de CSES- muito alta, com efeitos fortes em todas as rodadas de simulação. Desta forma, é argumentável que em comparação com o T-score e C-score, o perfil da estimativa de conectância apresenta resultados que melhor correspondem à nossa expectativa em relação à agregação e segregação entre as espécies sob os cenários simulados.

Notamos que as simulações de filtros ambientais produziram um padrão interessante sobre a estrutura de metacomunidades, em que os filtros produzem simultaneamente uma maior agregação e segregação entre as espécies. Nessas

metacomunidades, o coeficiente de correlação de Pearson entre os valores de C+ e C- indicou uma relação positiva significativa ($r = 0,83$, $p < 0,01$). Curiosamente, os valores do C-score apresentaram correlação negativa significativa com os valores de C- ($r = -0,81$ e $p < 0,01$ em metacomunidades unidimensionais). Isso sugere que uma estrutura mais evidente de associações positivas e negativas pode reduzir a capacidade do C-score de detectar segregação espacial entre espécies. Contudo, os valores de T-score apresentaram correlação positiva significativa com os valores de C+ ($r = 0,58$ e $p = 0,01$) no cenário unidimensional. Como metacomunidades sob a influência de filtros devem apresentar uma mistura de padrões entre pares de espécies mesmo sob um único espectro, os resultados deste exercício de simulação apontam que uma avaliação de perfis de conectância da rede de associações pode ser uma alternativa interessante aos métodos de T-score e C-score.

Tabela 1. Média (e desvio padrão) dos valores brutos normalizados e tamanhos de efeito (SES) das estimativas de C-score (segregação) e T-score (agregação), e de perfis de conectância (C- e C+, segregação e agregação, respectivamente) das redes de associações, em 30 repetições de cada cenário simulado.

	Filtro unidimensional	Aleatório
<i>Valores brutos</i>		
Cscore	0,64 (0,03)	0,67 (0,01)
C-	0,16 (0,04)	0,05 (>0,01)
Tscore	0,08 (0,01)	0,09 (>0,01)
C+	0,18 (0,06)	0,03 (>0,01)
<i>Tamanhos de efeito</i>		
Cscore SES	0,49 (3,31)	2,76 (0,62)
C- SES	16,47 (9,33)	-0,98 (0,98)
Tscore SES	3,28 (3,72)	-2,88 (0,56)
C+ SES	14,27 (9,22)	0,71 (1,01)

Centralização dos cenários simulados

Como esperado, redes de metacomunidades unidimensionais apresentaram centros mais bem definidos, com maiores médias de C_k , e tamanhos de efeito fortes (Tabela 2). Já as redes de metacomunidades multidimensionais apresentaram valores intermediários de centralização, devido à formação de diferentes centros, correspondentes a grupos de espécies especializadas em fatores ambientais independentes. As redes de metacomunidades aleatórias exibiram valores de centralização próximos de zero, e tamanho de efeito muito fraco. Na Figura 2, redes de uma metacomunidade unidimensional e uma multidimensional simuladas podem ser visualmente comparadas por meio de diagramas de ordenação. É possível observar que na rede da metacomunidade unidimensional há um conjunto de nós que concentra a maior parte das ligações, enquanto na metacomunidade multidimensional a rede apresenta ligações distribuídas de uma forma mais descentralizada.

Tabela 2. Média (e desvio padrão) dos valores brutos e tamanhos de efeito (SES) das estimativas de centralização de grau e centralização de proximidade em 30 repetições de cada cenário simulado.

Cenários	Centralização de grau		Centralização de proximidade	
	média (DP)	SES (DP)	média (DP)	SES (DP)
Unidimensional	0,31 (0,03)	4,9 (0,95)	0,34 (0,03)	6,5 (1,92)
Multidimensional	0,16 (0,02)	1,73 (0,81)	0,22 (0,03)	1,86 (0,88)
Aleatório	0,08 (0,02)	-0,11 (1,11)	0,17 (0,02)	-0,13 (0,83)

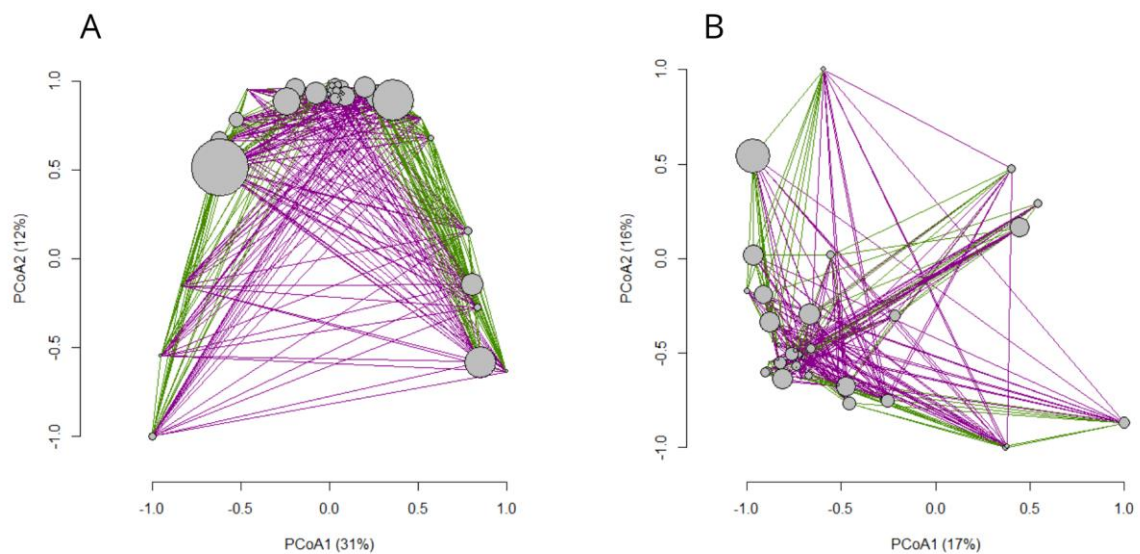


Figura 2: Representação gráfica da rede de associações combinada com análise de coordenadas principais (PCoA) de metacomunidades simuladas sob um único (A) e múltiplos (B) espectros ambientais. Ligações em verde e em magenta entre os nós representam associações positivas e negativas, respectivamente, entre as espécies simuladas. O tamanho dos nós é definido pelo valor do índice de centralidade de proximidade das espécies. É possível observar que a rede em A, cujas espécies apresentam uma maior integração ecológica na metacomunidade, mostra um conjunto de nós com centralidade mais alta do que B.

Conectância e centralização em comunidades reais

Foi observada uma grande variação nos valores de conectância das redes. Considerando tanto segregação como agregação foi encontrado valor médio de $C = 0,15$ (DP = 0,11), variando de 0,04 a 0,48 (Tabela 3). Sete das metacomunidades demonstraram valores

expressivos de conectância, em que mais de 20% dos pares de espécies apresentaram algum tipo de associação, sugerindo um alto nível de integração ecológica em resposta a fatores ambientais. Assim como nas simulações, foi observada uma correlação positiva significativa entre os valores de C+ e C- das redes ($r = 0,84$ e $p < 0,01$). Esses resultados sugerem que em metacomunidades sob a influência de gradientes, a agregação e segregação de espécies podem não representar forças opostas, mas dois lados da mesma moeda.

Os resultados revelaram níveis consideráveis de centralização em uma grande parte das metacomunidades do bioma Pampa e Mata Atlântica. As duas estimativas de centralização avaliadas apresentaram resultados similares, com médias de $C_k = 0,25$ (DP = 0,08) e médias de $C_p = 0,35$ (DP = 0,1). De fato, foram observadas correlações significativas entre C_k e C_p ($r = ,66$ e $p < 0,01$) e C_k SES e C_m SES ($r = 0,81$ e $p < 0,01$). Foi também observada uma grande variação nos tamanhos de efeito, entre fracos negativos e muito fortes e positivos. O valor médio de C_k SES foi 2,31 (DP = 1,84), o mínimo foi -1,92 e o máximo foi 6,23. O valor médio de C_p SES foi 2,26 (DP = 1,92), o mínimo foi -1,37 e o máximo foi 7,01. Foram encontrados tamanhos de efeitos fortes de centralização em 17 metacomunidades (55%) utilizando C_k SES, e em 15 metacomunidades (48%) utilizando C_p SES.

Tabela 3. Resultados obtidos nas metacomunidades do bioma Pampa para a estimativa de conectância sobre as sub-redes positiva (C+) e negativas (C-), da estimativa de centralização de grau (C_k), centralização de proximidade (C_p) e tamanhos de efeito (SES).

	C+	-	C-	SES	Cp	SES
Aceguá1	06	12	13	.81	8	.79
Aceguá2	09	15	15	.68	5	.70
Alegrete1	04	13	12	.87	5	.35
Alegrete2	09	16	15	.55	5	.01
Alegrete3	15	7	15	.17	0	.18
Arroio Grande	16	3	12	.85	7	.05
Caçapava do Sul	07	16	13	.09	0	.06
Cachoeira do Sul	03	11	15	.12	7	.92
Candiota	03	13	13	.67	3	.90
Capivari do Sul	12	11	19	.23	4	.46
Cruz Alta	22	10	17	.62	0	.96

Dom Pedrito	05	14	16	0.06	9	0.61
Encruzilhada do Sul	02	12	9	0.55	1	0.41
Herval	11	18	9	0.17	9	0.19
Itaqui	09	16	17	0.95	6	0.32
Jaguarão	27	11	14	0.38	7	0.22
Júlio de Castilhos	04	12	16	0.92	6	0.24
Palmares do Sul	17	14	10	0.60	8	0.60
Pinheiro Machado1	05	15	10	0.56	9	0.60
Pinheiro Machado2	06	17	19	0.90	9	0.27
Rio Grande	03	11	10	0.62	1	0.62
Rio Pardo	06	15	15	0.29	6	0.98
Santa Margarida do Sul	03	13	11	0.53	6	0.37
Santa Vitória do Palmar	18	11	16	0.39	3	0.33
Santana da Boa Vista	05	12	13	0.05	8	0.23
Santana do Livramento	05	17	19	0.89	2	0.22
São Antônio das Missões	04	13	18	0.74	6	0.75
São Borja	03	12	17	0.19	2	0.66
São Francisco de Assis	13	10	15	0.92	1	0.81
São Gabriel	12	18	19	0.75	3	0.41
Tupanciretã	04	12	11	0.87	7	0.18
Média	09	17	15	0.31	5	0.26
DP	06	16	18	0.84	10	0.92

Avaliamos em mais detalhes duas metacomunidades que apresentaram valores altos de conectância e tamanhos de efeito contrastantes para as estimativas de centralização. A primeira metacomunidade é localizada no município de Santa Margarida do Sul (S. Margarida), e está disposta sobre solos arenosos com horizonte B textural, com uma predominância de vegetação de ambientes méxicos (Andrade et al. 2019). A rede de associações da metacomunidade S. Margarida (Figura 3) apresentou $C = 0,39$ e uma proporção um pouco maior de associações negativas, de modo que o valor de $C+$ foi 0,18 e o de $C-$ foi 0,21. Essa rede apresentou um dos maiores valores de centralização, com $C_k = 4.39$ e $C_p = 5.33$. Os nós mais centrais da rede correspondem a espécies arbustivas e herbáceas, cespitosas ou rizomatosas,

que são características de ambientes com diferentes pressões de pastejo. Algumas dessas espécies são características de vegetação rasteiras e tolerantes ao pastejo, encontradas em campos úmidos e secos, incluindo *Paspalum notatum* e *Cyperus obtusatus*, que são rizomatosas, e *Lobelia hederacea* que apresenta hábito rastejante. Outras espécies cujos nós foram mais centrais na rede incluem *Lantana ramboi* que é uma espécie arbustiva, e *Paspalum dilatatum*, que é uma gramínea de hábito cespitoso que se adapta melhor a níveis menos intensos de pastejo.

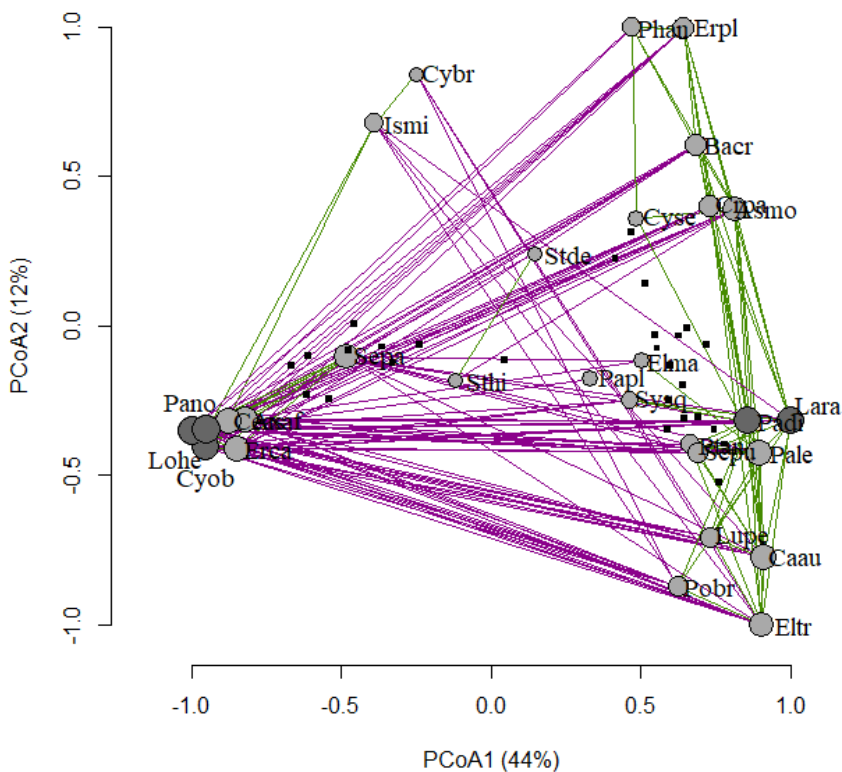


Figura 3. Representação gráfica da rede de associações combinada com análise de coordenadas principais (PCoA) baseada na distância de Jaccard entre as ocorrências das espécies da metacomunidades S. Margarida. Ligações em verde e em magenta entre os nós representam associações positivas e negativas, respectivamente. O tamanho dos nós é definido pelo valor do índice de centralidade de proximidade das espécies. Os nós mais centrais são destacados em cinza escuro. Os nomes das espécies podem ser encontrados na Tabela 3.

A segunda metacomunidade aqui analisada em detalhe está localizada no município de Jaguarão, disposta sobre solos rasos, arenosos e com horizonte B textural (Andrade et al. 2019). A rede associações da metacomunidade de Jaguarão (Figura 4) apresentou $C = 0,48$, e uma proporção maior de associações positivas, de modo que o valor de $C+$ foi 0,21 e o de $C-$

foi 0,27. Essa rede apresentou tamanhos de efeitos fracos para a centralização (Ck SES = 1,38 e Cp = 1,22). Algumas das espécies mais centrais são características de um gradiente de pastejo, como a espécie de hábito prostrado *Paspalum notatum*, e as espécies de hábito cespitoso, *Eragrostis bahiensis* e *Piptochaetium montevidensis*. Outras espécies altamente centrais na rede são características de solos mal drenados, como campos úmidos, locais próximos a corpos d'água e turfeiras, incluindo *Hydrocotyle exigua* e duas espécies do gênero *Eleocharis* (*E. sellowiana* e *E. viridans*). Dessa forma, a baixa centralização nessa rede parece refletir o fato de as espécies estarem distribuídas em diferentes gradientes ambientais.

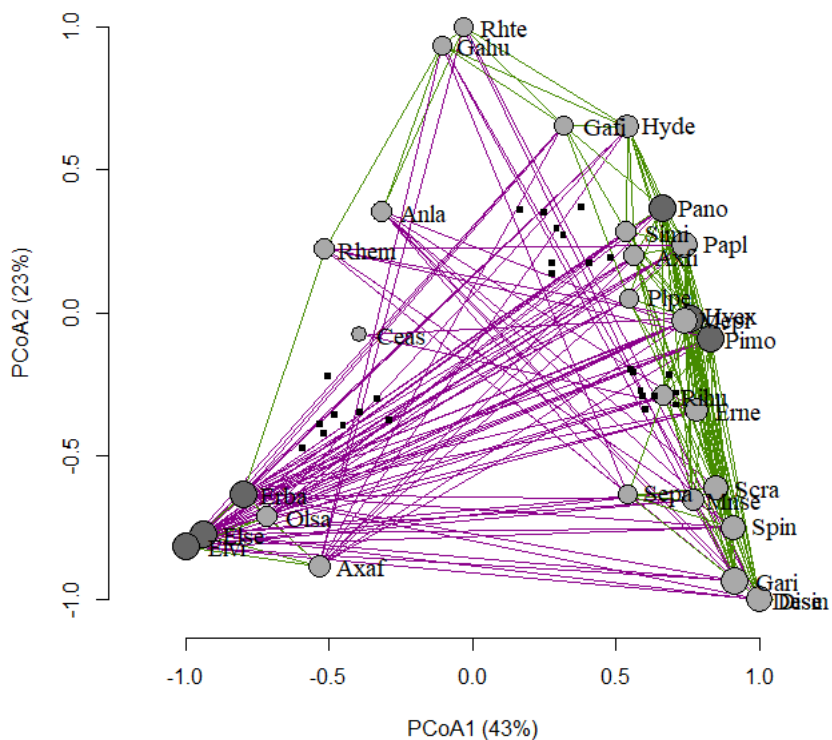


Figura 4. Representação gráfica da rede de associações combinada com análise de coordenadas principais (PCoA) baseada na distância de Jaccard entre as ocorrências das espécies da metacomunidades Jaguarão. Ligações em verde e em magenta entre os nós representam associações positivas e negativas, respectivamente. O tamanho dos é definido pelo valor do índice de centralidade de proximidade das espécies. Os nós mais centrais são destacados em cinza escuro. Os nomes das espécies podem ser encontrados na tabela 4.

Tabela 4. Lista com os nomes e abreviações das espécies vegetais das metacomunidades de Jaguarão e S. Margarida.

Abreviação e nomes das espécies		
<i>Andropogon lateralis</i>	<i>Eragrostis plana</i>	<i>Paspalum plicatulum</i>
<i>Aspilia montevidensis</i>	<i>Eragrostis bahiensis</i>	<i>Phalaris angusta</i>
<i>Axonopus affinis</i>	<i>Eragrostis neesii</i>	<i>Piptochaetium montevidense</i>
<i>Axonopus fissifolius</i>	<i>Galium humile</i>	<i>Plantago penantha</i>
<i>Baccharis crispa</i>	<i>Galium richardianum</i>	<i>Polygala brasiliensis</i>
<i>Campomanesia aurea</i>	<i>Gamochaeta filaginea</i>	<i>Pterocaulon angustifolium</i>
<i>Centella asiatica</i>	<i>Hydrocotyle exigua</i>	<i>Rhynchospora emaciata</i>
<i>Croton parvifolius</i>	<i>Hypoxis decumbens</i>	<i>Rhynchospora tenuis</i>
<i>Cyperus brevifolius</i>	<i>Ischaemum minus</i>	<i>Richardia humistrata</i>
<i>Cyperus obtusatus</i>	<i>Lantana ramboi</i>	<i>Scutellaria racemosa</i>
<i>Cyperus sesquiflorus</i>	<i>Lobelia hederacea</i>	<i>Sesbania punicea</i>
<i>Desmodium incanum</i>	<i>Ludwigia peploides</i>	<i>Setaria parviflora</i>
<i>Dichondra sericea</i>	<i>Mecardonia procumbens</i>	<i>Sisyrinchium micranthum</i>
<i>Eleocharis maculosa</i>	<i>Mnesithea selleana</i>	<i>Sporobolus indicus</i>
<i>Eleocharis sellowiana</i>	<i>Oldenlandia salzmännii</i>	<i>Steinchisma decipiens</i>
<i>Eleocharis viridans</i>	<i>Paspalum dilatatum</i>	<i>Steinchisma hians</i>
<i>Eleusine tristachya</i>	<i>Paspalum leptum</i>	<i>Symphotrichum squamatum</i>

Discussão

Este trabalho demonstrou como estimativas sobre a conectividade de redes podem ser usadas para descrever a integração ecológica em metacomunidades. Para conciliar a teoria moderna de comunidades com a abordagem de redes, discutimos o papel de filtros ambientais e a dimensionalidade de metacomunidades sobre alguns padrões recorrentes nas redes de associações. Demonstramos que estimativas sobre a densidade de ligações em metacomunidades podem ser mais esclarecedoras sobre a estrutura de metacomunidades em gradientes ambientais do que outros métodos populares usados para investigar padrões de agregação e segregação entre espécies. Também demonstramos uma ferramenta para descrever o quanto as associações estão mais ou menos concentradas em poucas espécies, o que pode contribuir para esclarecer a dimensionalidade de metacomunidades.

Um dos paradigmas da ecologia de comunidades é a inferência de interações bióticas como a competição e facilitação a partir da detecção de padrões de coocorrência entre espécies (Harris 2015, Brazeau & Schamp 2019, Blanchet et al 2020). Este trabalho dá um passo em outra direção, usando a topologia de rede para descrever a forma em que esses padrões de coocorrência estão arranjados entre as espécies em metacomunidades. Utilizando perfis de conectância foi possível descrever melhor os padrões de agregação e segregação na estrutura das metacomunidades artificiais, em relação aos métodos C-score, e seu análogo T-score (Stone & Roberts 1992). Mostramos que metacomunidades dispostas em espectros ambientais, definidos pela resposta das espécies a fatores bióticos e abióticos devem produzir padrões recorrentes sobre a estrutura da rede de associações em que algumas espécies posicionadas nos extremos dos espectros concentram a maior parte das associações. Enquanto as metacomunidades simuladas sob um único espectro ambiental apresentaram alta centralização, as metacomunidades sob múltiplos espectros foram descentralizadas. Assim, demonstramos como a estimativa de centralização (Freeman 1979) pode ajudar a revelar a dimensionalidade de metacomunidades sob gradientes ambientais.

Utilizando essas estimativas sobre a conectividade de redes foram revelados alguns padrões interessantes em comunidades de paisagens campestres no sul do Brasil. Um número considerável das metacomunidades estudadas apresentou uma grande proporção de pares de espécies com padrões significativos de coocorrência, o que sugere um papel importante do

ambiente na estrutura dessas metacomunidades. De fato, estudos anteriores com base nesses dados destacam a importância de fatores como umidade do solo e intensidade de pastejo (Andrade et al. 2019). A seletividade de pastejadores produz mosaicos na vegetação campestre com predominância de espécies rizomatosas e de hábito prostrado em áreas mais pastejadas, e de espécies que formam touceiras em áreas menos pastejadas. Os resultados da conectância nas comunidades estudadas contrastam com os achados de estudos anteriores, que identificaram uma baixa proporção de pares de espécies com associações em diferentes grupos de organismos (Gotelli & Ulrich 2010, Pitta et al. 2012). É importante destacar que as comunidades que analisamos foram descritas usando unidades relativamente pequenas (1 m x 1 m), as quais, em geral, são homogêneas em relação aos principais fatores ambientais que selecionam as espécies nas metacomunidades estudadas, ou seja, umidade do solo e intensidade de pastejo. Também foi observada uma forte tendência de centralização em algumas das metacomunidades, onde espécies características de posições opostas em gradientes de pastejo concentram a maioria das associações. Esses resultados sugerem que níveis elevados de centralização não são incomuns em comunidades vegetais do Pampa, o que pode estar relacionado à resposta das espécies a um número reduzido de dimensões ambientais (Pillar et al. 1992).

Embora os métodos discutidos não revelem os fatores ambientais responsáveis pela estrutura de associações, a caracterização da topologia de redes serve como um ponto de partida, revelando aspectos estruturais que merecem atenção. Isso pode contribuir para a formulação de perguntas mais específicas, e guiar esforços para a obtenção de dados adicionais e realização de experimentos, por exemplo. Contudo, alguns casos específicos chamam a atenção para limitações da interpretação da estimativa de centralização em termos da integração ecológica. Os padrões de centralização em resposta à dimensionalidade de metacomunidades são consistentes com a distribuição das espécies em gradientes, mas não necessariamente com outros tipos de estrutura. Por exemplo, suponha uma metacomunidade em que, ao invés de um gradiente (Figura 1), há uma mudança abrupta em uma dada condição, como esperado em ecótonos, por exemplo, separando completamente dois grupos de espécies. Neste caso, todas as espécies do mesmo grupo devem estar positivamente associadas entre si, e negativamente associadas com as espécies do outro grupo, resultando em uma rede com centralização muito baixa. Ainda assim, a centralização pode ser uma ferramenta útil para uma variedade de casos, pois estruturas em forma de gradientes parecem ser comuns em dados ecológicos. Por fim, este estudo chama a atenção de ecólogos para o potencial de ferramentas sobre a topologia de redes de associações como descritores da estrutura de metacomunidades. Acreditamos que as

ferramentas apresentadas podem complementar os métodos existentes, contribuindo com a investigação da integração ecológica em metacomunidades.

Referências

- Andrade, B. O., Bonilha, C. L., Overbeck, G. E., Vélez-Martin, E., Rolim, R. G., Bordignon, S. A. L., ... & Boldrini, I. I. (2019). Classification of South Brazilian grasslands: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science*, 22(1), 168-184.
- Brazeau, H. A., & Schamp, B. S. (2019). Examining the link between competition and negative co-occurrence patterns. *Oikos*, 128(9), 1358-1366.
- Blanchet, F. G., Cazelles, K., & Gravel, D. (2020). Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters*, 23(7), 1050-1063.
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P., & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology*, 89(12), 3387-3399.
- Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S. M., ... & Jandt, U. (2018). Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature ecology & evolution*, 2(12), 1906-1917.
- Bonacich, P. (1987). Power and centrality: A family of measures. *American journal of sociology*, 92(5), 1170-1182.
- De Angelis, D. L. (1975). Stability and connectance in food web models. *Ecology*, 56(1), 238-243.
- Diamond, J. M. (1975). Assembly of species communities. In *Ecology and Evolution of Communities* (pp. 342-444). Belknap Press of Harvard University Press.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... & Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171.
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1).
- Dunne, J. A. (2006). The network structure of food webs. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*, 27-86.
- Edge, C. B., & Fortin, M. J. (2020). Habitat network topology influences the importance of ecological traps in metapopulations. *Ecosphere*, 11(5), e03146.
- Eklöf, A., Jacob, U., Kopp, J., Bosch, J., Castro-Urgal, R., Chacoff, N. P., ... & Allesina, S. (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology letters*, 16(5), 577-583.
- Erdős, P. and Rényi, A. (1959). On Random Graphs. I. *Publicationes Mathematicae*, 6:290-297.
- Estrada, E., & Bodin, Ö. (2008). Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological Applications*, 18(7), 1810-1825.
- Freeman, L. C. (1979). Centrality in social networks: Conceptual clarification. *Social network: critical concepts in sociology*. Londres: Routledge, 1, 238-263.
- Fronczak, A., Fronczak, P., & Hołyst, J. A. (2004). Average path length in random networks. *Physical Review E*, 70(5), 056110.

- Gotelli, N. J., & Ulrich, W. (2010). The empirical Bayes approach as a tool to identify non-random species associations. *Oecologia*, 162, 463-477.
- Gotelli, N. J., Hart, E. M., & Ellison, A. M. (2015). *EcoSimR: Null model analysis for ecological data*. R package version 0.1. 0.
- Griffith, D. M., Veech, J. A., & Marsh, C. J. (2016). *Cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R*. *Journal of Statistical Software*, 69, 1-17.
- Harris, D. J. (2015). Inferring species interactions from co-occurrence data with Markov networks.
- Hubbell, S. P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional ecology*, 19(1), 166-172.
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129(5), 657-677.
- Kolasa, J. (2006). A community ecology perspective on variability in complex systems: the effects of hierarchy and integration. *ecological complexity*, 3(1), 71-79.
- Keil, P., Wiegand, T., Tóth, A. B., McGlenn, D. J., & Chase, J. M. (2021). Measurement and analysis of interspecific spatial associations as a facet of biodiversity. *Ecological Monographs*, 91(3), e01452.
- Kneitel, J. M., & Chase, J. M. (2004). Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology letters*, 7(1), 69-80.
- Kraft, N. J., & Ackerly, D. D. (2014). Assembly of plant communities. *Ecology and the Environment*, 8, 67-88.
- Landherr, A., Friedl, B., & Heidemann, J. (2010). A critical review of centrality measures in social networks. *Wirtschaftsinformatik*, 52, 367-382.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. Elsevier.
- Leibold, M. A., & Mikkelsen, G. M. (2002). Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, 97(2), 237-250.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., & Callaway, R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107(2), 433-438.
- May, R. M. (1972). Will a large complex system be stable?. *Nature*, 238, 413-414.
- Mouillot, D., Loiseau, N., Grenié, M., Algar, A. C., Allegra, M., Cadotte, M. W., ... & Auber, A. (2021). The dimensionality and structure of species trait spaces. *Ecology Letters*, 24(9), 1988-2009.
- Newman, M., Barabási, A. L., & Watts, D. J. (2011). *The structure and dynamics of networks*. Princeton university press.
- Pellissier, L. (2015). Stability and the competition-dispersal trade-off as drivers of speciation and biodiversity gradients. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3, 52.
- Pielou, D. P., & Pielou, E. C. (1968). Association among species of infrequent occurrence: the insect and spider fauna of *Polyporus betulinus* (Bulliard) Fries. *Journal of theoretical biology*, 21(2), 202-216.

- Pillar, V. D., Jacques, A. V. A., & Boldrini, I. I. (1992). Fatores de ambiente relacionados à variação da vegetação de um campo natural. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 27, 1089–1101.
- Pillar, V. D. (2002). SYNCSA: software for character-based community analysis. Porto Alegre: UFRGS.
- Pillar, V. D., Duarte, L. D. S., Sosinski, E. E., & Joner, F. (2009). Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, 20(2), 334-348.
- Pillar, V. D., Sabatini, F. M., Jandt, U., Camiz, S., & Bruelheide, H. (2021). Revealing the functional traits linked to hidden environmental factors in community assembly. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12976.
- Pitta, E., Giokas, S., & Sfenthourakis, S. (2012). Significant pairwise co-occurrence patterns are not the rule in the majority of biotic communities. *Diversity*, 4(2), 179-193.
- Presley, S. J., Mello, J. H. F., & Willig, M. R. (2019). Checkerboard metacommunity structure: an incoherent concept. *Oecologia*, 190, 323-331.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Stone, L., & Roberts, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 85, 74-79.
- Stone, L., & Roberts, A. (1992). Competitive exclusion, or species aggregation? An aid in deciding. *Oecologia*, 91, 419-424.
- Ulrich, W., & Gotelli, N. J. (2013). Pattern detection in null model analysis. *Oikos*, 122(1), 2-18.
- Veech, J. A. (2013). A probabilistic model for analysing species co-occurrence. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 252-260.
- Veech, J. A. (2014). The pairwise approach to analysing species co-occurrence. *Journal of Biogeography*, 41(6), 1029-1035.
- Winemiller, K. O., & Pianka, E. R. (1990). Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, 60(1), 27-55.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827.
- Wright, C. K. (2008). Ecological community integration increases with added trophic complexity. *Ecological Complexity*, 5(2), 140-145.

CAPÍTULO 2

MÉTODOS DE REDES PARA O AGRUPAMENTO DE ESPÉCIES EM METACOMUNIDADES

^{1,2}Rômulo Silveira Vitória, ¹Valério De Patta Pillar

1 Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS 91501-970, Brazil.

2 E-mail: romulovitoria@gmail.com

* Manuscrito será traduzido para o inglês para ser submetido em periódico internacional

MÉTODOS DE REDES E O AGRUPAMENTO DE ESPÉCIES EM METACOMUNIDADES

Resumo

Este trabalho explora o uso de ferramentas que avaliam diferentes aspectos do agrupamento de elementos em grafos, para investigar a forma como se distribuem as associações entre espécies em metacomunidades sob diferentes contextos ecológicos. Um desses aspectos se refere à tendência à formação de grupos de espécies associadas de forma positiva ou negativa, o que é discutido em relação ao nível de especialização das espécies em metacomunidades sob gradientes ambientais. O outro aspecto se refere ao quanto as associações se distribuem entre as espécies produzindo grupos mais bem definidos ou grupos mais difusos. Para explorar essas ferramentas foram construídos cenários de simulação de metacomunidades sob diferentes níveis de especialização, e com uma estrutura de grupos menos ou mais evidente, para avaliar se os métodos estudados apresentam resultados consistentes com nossas expectativas. Estes métodos foram utilizados para descrever padrões gerais na distribuição de associações entre pares de espécies em metacomunidades reais, obtidas em levantamentos florísticos no bioma Pampa no sul do Brasil. Os resultados deste estudo chamam a atenção de cientistas da vegetação para o potencial de ferramentas de redes como descritores da estrutura de metacomunidades.

Palavras-chave: Redes de associações, padrões de coocorrência, coeficiente de agrupamento, transitividade, modularidade.

NETWORK METHODS AND SPECIES GROUPING IN METACOMMUNITIES

Abstract

This study explores the use of tools that assess different aspects of the clustering of elements in graphs to investigate the distribution of species associations in metacommunities under various ecological contexts. One aspect is the tendency for the formation of groups of species associated positively or negatively, which is discussed in relation to the level of specialization in metacommunities along environmental gradients. The other aspect concerns how associations are distributed among species, producing more well-defined or more diffuse groups. To explore these tools, simulation scenarios of metacommunities were constructed with different levels of specialization and different degrees of group structure clarity, aiming to evaluate if the studied methods yield results consistent with our expectations. These methods were used to describe general patterns in species-pair associations distribution in metacommunities obtained from floristic surveys in the Pampa biome in southern Brazil. The findings of this study highlight the potential of network tools as descriptors of metacommunity structure, drawing the attention of vegetation scientists to their utility."

Keywords: Association networks, co-occurrence patterns, clustering coefficient, transitivity, modularity.

Introdução

Um tópico que sempre atraiu a atenção de cientistas da vegetação e ecólogos em geral é o agrupamento e a classificação de organismos a partir de suas similaridades em algum aspecto, como seus atributos (Pillar & Sosinski 2003), uso de recursos (Vizentin-Bugoni et al. 2021), ou uso de habitat (Goodall 1953). A classificação das espécies em grupos é uma forma conveniente de simplificar a complexidade da biodiversidade, facilitando sua compreensão e comunicação entre cientistas e o público. Alguns dos exemplos clássicos na ecologia vegetal são as formas de vida (Ellenberg & Mueller-Dombois 1967), a identificação de grupos homogêneos em comunidades (Goodall 1953) e grupos funcionais (Pillar & Orloci 1993). Uma abordagem de interesse particular entre cientistas da vegetação consiste em identificar algum tipo de associação entre as espécies a partir das suas distribuições em um conjunto de comunidades em uma paisagem (uma metacomunidade) (Goodall 1953, Legendre 2005), pois estas são frequentemente consideradas os melhores indicadores disponíveis das condições predominantes (De Cáceres & Legendre 2008). É amplamente aceito na Ecologia que a variação em fatores ambientais sobre uma paisagem, incluindo condições abióticas e interações bióticas têm um papel fundamental em selecionar indivíduos adaptados dadas as suas características fenotípicas (filtros ambientais) (HilleRisLambers et al. 2012, Kraft et al. 2015). A variação nesses fatores frequentemente ocorre na forma de um ou mais gradientes ambientais (Faith 2015). Assim, a estrutura de grupos é comumente relacionada à forma como as espécies compartilham o habitat ao longo desses gradientes. Apesar de todos os avanços em caracterizar agrupamentos de espécies, existem alguns aspectos relacionados a este assunto que todavia receberam menos atenção na literatura ecológica.

Um desses aspectos é o grau em que as associações se distribuem mais densamente em um ou mais grupos grandes de espécies, ou mais espaçadamente, de modo par-a-par (Losapio et al. 2018). Em um exemplo hipotético, um conjunto de espécies distribuídas sobre uma margem muito pequena de condições (alta especialização) deve apresentar um grau menor de agrupamento em relação a um conjunto de espécies distribuídas sobre uma margem maior de condições (baixa especialização). Embora a tendência ao agrupamento possa ser inferida indiretamente, pela inspeção da quantidade e tamanho dos grupos de espécies em uma análise de agrupamento, por exemplo, a possibilidade de quantificar diretamente essa tendência e comparar com resultados de diferentes sistemas podem ter sido pouco exploradas na Ecologia. Outro aspecto interessante sobre o agrupamento diz respeito ao quanto as associações entre espécies estão distribuídas em grupos com limites evidentes (Pillar 1999). Esta questão está

ligada a uma discussão fundamental na ecologia sob as perspectivas contrastantes de dois proeminentes cientistas da vegetação. Clements (1916, 1936), propôs que comunidades funcionam como um sistema integrado devido a relações de interdependência entre as espécies, que assim se distribuem em grupos coesos e com limites claros (o conceito holístico de comunidades). Já na perspectiva de Gleason (1939), cada espécie se distribui individualisticamente sob certa amplitude de condições, e assim, ocorrem associações entre espécies cujas distribuições coincidem, produzindo grupos com limites menos definidos (o conceito individualista de comunidades). Esses conceitos são comumente retratados na forma de matrizes de incidência de espécies com estruturas típicas (Figura 1A) (Sämuel & Ramírez 2002, Alves-Martins et al. 2019). Ambas as perspectivas foram criticadas em trabalhos posteriores que apontaram a necessidade de uma nova visão, mais integrativa (Lortie 2004, Pausas & Bond 2021). Não obstante, é evidente que há interesse em descrever e comparar metacomunidades quanto a haver uma separação clara entre grupos de espécies.

Sob uma abordagem de redes, as associações observadas entre espécies em uma metacomunidades podem ser descritas como as ligações entre conjuntos de nós em um grafo. Essa abordagem possibilita a descrição de características topológicas, como a conectividade e o agrupamento, da forma em que as associações estão arranjadas entre as espécies. Em especial, a tendência à formação de grupos pode ser avaliada por coeficientes de agrupamento de nós, como a transitividade (Losapio et al. 2018). Além disso, o quanto as associações entre espécies produzem grupos bem definidos e identificáveis pode ser avaliado como uma função de qualidade sobre partições de conjuntos de nós, conhecida como modularidade (Clauset et al. 2004, Carstensen et al. 2012). Embora a modularidade tenha sido investigada sob diferentes contextos ecológicos, como interações entre dois níveis tróficos (Olesen et al. 2007, Vizentin-Bugoni et al. 2016), ecossistemas (Macfadyen et al. 2012, Montoya et al. 2015) e biogeografia (Carstensen et al. 2012, Thébault 2013), o potencial dessa estimativa é ainda pouco explorado na investigação da organização de metacomunidades. Sendo assim, para guiar o uso destas ferramentas entre cientistas da vegetação, se faz necessária uma discussão sobre suas propriedades, e como elas podem ser relacionadas com a estrutura de metacomunidades sob diferentes contextos ecológicos.

Este trabalho tem como objetivo demonstrar como estimativas de agrupamento em redes de associação podem ser usadas para revelar diferentes aspectos da estrutura de metacomunidades sob filtros ambientais. Esta demonstração foi realizada com um exercício de simulação de metacomunidades estruturadas por mecanismos conhecidos. Na primeira parte do

trabalho foram geradas metacomunidades sob diferentes níveis de especialização para avaliar a tendência à formação de agregados de nós. Na segunda parte foram geradas metacomunidades com estruturas de grupos similares a perspectiva clementsiana e gleasoniana, bem como metacomunidades com uma estrutura intermediária entre ambas para demonstrar como a estimativa de modularidade identifica padrões contrastantes nesses cenários. Por fim, essas ferramentas foram utilizadas para descrever padrões gerais em metacomunidades reais obtidas em levantamentos florísticos no bioma Pampa no sul do Brasil.

Métodos

Para obter as estimativas de associação entre espécies, foi usada a abordagem baseada em modelos probabilísticos desenvolvida por Veech (2013). Este método deu sequência à longa tradição da Ecologia de investigar padrões de codistribuição das espécies em conjuntos de comunidades (Diamond 1975, Gotelli & Ulrich 2010) e tem como vantagens ser computacionalmente simples, depender de poucos pressupostos e apresentar baixas taxas de erro tipo I e tipo II (Veech 2013). No entanto, redes de associação também podem ser derivadas de outros métodos, como C-score (Stone and Roberts 1990, Gotelli & Ulrich 2010). O método usado define a probabilidade de que duas espécies coocorram com frequência menor ou maior do que seria esperado se elas se distribuíssem independentemente uma da outra, com base nas suas ocorrências observadas (Veech 2013). Assim, os pares de espécies simuladas foram classificados como associados positivamente, negativamente, ou aleatórios usando um nível de significância de 0,05. As análises foram realizadas utilizando o pacote *coocurr* (Griffith et al. 2016) usando o ambiente R (R Core Team 2022).

Agregação de nós e transitividade

A tendência à formação de grupos de espécies densamente associadas em metacomunidades pode ser investigada a partir de estimativas conhecidas na ciência de redes como coeficientes de agrupamento (*clustering coefficient*), como a transitividade (Watts & Strogatz 1998). A transitividade global é definida como a probabilidade no nível da rede de que pares de nós adjacentes a um nó também apresentem uma ligação entre eles (Watts & Strogatz 1998). Em um exemplo hipotético, se uma espécie A apresenta associações com as espécies B e C em uma metacomunidade, as ligações entre seus respectivos nós na rede formam um trio conectado (ou *triplet*). Se B e C também apresentam associações, os nós de A, B e C formam um triângulo fechado (Figura 2). Assim, a transitividade é calculada como:

$$T = \frac{3 \lambda(G)}{\tau(G)} \quad (1)$$

em que $\lambda(G)$ é o número de triângulos fechados na rede, e $\tau(G)$ é o número de trios conectados. É também possível obter tamanhos de efeitos padronizados para transitividade (T SES), utilizando a Equação 2 do Capítulo 1, que compara os valores observados com a distribuição de valores de redes nulas, para obter uma estimativa do quanto a rede observada é mais ou menos agregada do que seria esperado se as associações estivessem distribuídas aleatoriamente. Embora possam ocorrer associações mesmo quando as espécies se distribuem aleatoriamente, é pouco provável que o acaso sozinho produza um padrão expressivo de agregamentos de nós na rede. Simulações de metacomunidades em que as espécies se distribuem aleatoriamente resultaram em redes de associações com valor médio de $T = 0,08$ ($n=30$, $DP = 0,19$), e valor médio de $T \text{ SES} = 0,07$ ($DP = 1,14$). Por outro lado, com o acúmulo de associações entre espécies em resposta a gradientes ambientais, é esperado que as redes apresentem agregamentos de nós interligados mais coesos e maiores.

Avaliar a transitividade das subdivisões negativas e positivas das redes pode ser ainda mais esclarecedor sobre a estrutura de metacomunidades, ao revelar a forma como as espécies compartilham o habitat. Como discutido anteriormente no Capítulo 1, a rede de uma metacomunidade hipotética em que as espécies se distribuem em resposta a um único gradiente ambiental deve apresentar alguns padrões evidentes (Figura 3). Sob um certo nível de especialização, são esperados muitos triângulos fechados de nós na sub-rede positiva, devido a ocorrência de muitos trios de espécies que compartilham preferências ambientais. Neste caso, associações negativas devem ocorrer principalmente entre espécies posicionadas em extremos opostos do espectro, de modo que as redes negativas tendem a apresentar muitos triângulos abertos, porém poucos triângulos fechados. Em outras palavras, é pouco provável que dois nós adjacentes a um determinado nó na rede negativa estejam conectados entre si, pois as espécies correspondentes a esses nós devem estar em posições mais próximas no espectro ambiental. Por outro lado, sob níveis maiores de especialização é esperada uma proporção menor de triângulos fechados na sub-rede positiva, pois as preferências ambientais são compartilhadas por grupos menores de espécies. Já a sub-rede negativa deve apresentar mais triângulos fechados devido à ocorrência de associações negativas envolvendo as espécies em posições mais intermediárias no espectro. Para demonstrar como variações no perfil de transitividade das sub-redes podem indicar a amplitude de nicho, foram avaliadas as estimativas brutas e tamanhos de efeito da transitividade em redes de metacomunidades simuladas sob diferentes níveis de especialização.

A transitividade das redes foi estimada usando o pacote “*igraph*” (Csardi & Nepusz 2006) disponível na linguagem R.

Modularidade

A classificação das espécies em grupos é popularmente realizada com a abordagem de análises de agrupamentos (*cluster analysis*), a partir de algoritmos como média aritmética não ponderada (UPGMA), sua versão com média ponderada (WPGMA) e k-means (Legendre & Legendre 2012, Hill 2013, Machado et al. 2017). Porém, métodos como esses descrevem grupos de espécies mesmo em comunidades em que não há uma estrutura clara de grupos, e assim, algumas estratégias foram propostas para avaliar a significância desses grupos. Um dos exemplos é o método de Pillar et al. (1999) que consiste em avaliar a estabilidade de uma dada classificação de unidades amostrais usando reamostragem por *bootstrap*. No entanto, avaliar o quanto uma dada classificação das espécies em grupos apresenta uma boa definição, e comparar essa qualidade entre diferentes sistemas, é um assunto que recebeu menos atenção na literatura.

Em redes de associações, os nós referentes a espécies que tendem a se agregar ou segregar espacialmente podem ser classificadas em grupos (ou módulos) a partir de diferentes coeficientes de agrupamento, como Leiden (Traag et al. 2019), Louvain (Blondel et al. 2008) e Spinglass (Traag & Bruggeman 2009). Esses algoritmos são usados para encontrar classificações que otimizem uma função de qualidade, conhecida como modularidade, que estima o quanto os nós dentro dos módulos tendem a se ligar mais fortemente em relação a nós de módulos diferentes (Clauset et al. 2004). A equação clássica da modularidade pode ser definida como:

$$Q = \frac{1}{2m} \sum_{ij} [A_{ij} - \frac{k_i k_j}{2m}] \delta(c_i, c_j) \quad (2)$$

em que A_{ij} é o elemento da matriz de adjacência, que indica se há uma ligação ($A_{ij} = 1$) ou não ($A_{ij} = 0$) entre os nós i e j , k é o número de ligações incidentes a um nó (grau do nó), m é o número total de ligações, c_i e c_j se referem aos módulos aos quais os nós pertencem, e $\delta(c_i, c_j)$ é a função delta de Kronecker, que recebe valor 1 caso os nós pertençam ao mesmo módulo e 0 caso contrário. Essencialmente, este método compara a fração das ligações da rede que estão dentro e fora dos conjuntos, subtraída do valor esperado dado o número total de ligações da

rede (Clauset et al. 2004). Assim, a modularidade varia entre -1 e 1, com valores negativos indicando antimodularidade, que é a tendência dos nós se ligarem a nós de conjuntos diferentes, valores iguais a 0 indicam um padrão aleatório, e próximos de 1 evidenciam a existência de conjuntos bem definidos. É comumente adotado um limiar de 0,3 (positivo ou negativo) para definir uma boa partição (e.g., Fortunato & Barthelemy 2007). Adicionalmente, utilizando a Equação 2 do Capítulo 1, e modelos nulos como Erdos-Renyi, que aleatoriza as ligações com probabilidades iguais entre os nós (Erdos & Renyi 1959), é possível obter tamanhos de efeitos padronizados para a estimativa de modularidade (Q SES), que indicam o quanto uma rede apresenta uma partição, obtida por algum coeficiente de agrupamento, com limites mais bem definidos em relação ao esperado em redes aleatorizadas e particionadas usando o mesmo coeficiente.

De modo geral, os coeficientes de agrupamento buscam heurísticamente uma partição que otimize a modularidade, agrupando e separando nós iterativamente. O coeficiente de Louvain, por exemplo, utiliza um algoritmo de otimização ganancioso, isto é, que combina nós iterativamente para maximizar a modularidade em cada iteração (Blondel et al. 2008). O processo parte de um grafo em que cada nó representa um módulo, e a cada iteração avalia o ganho na função de qualidade em agrupar os nós em módulos vizinhos, até que melhorias adicionais não sejam possíveis (Blondel et al. 2008). O coeficiente de *spinglass* (Traag and Bruggeman 2009), generaliza o modelo de Potts de Reichardt e Bornholdt (2004), e é inspirado no comportamento de materiais magnéticos, de modo que as ligações da rede são tratadas como interações ferromagnéticas e antiferromagnéticas que definem estados de spin para cada nó, os quais correspondem aos módulos. Em cada iteração, o algoritmo altera o estado de spin de nós selecionados aleatoriamente em busca de uma configuração que minimize a hamiltoniana, que representa a energia ou custo total da configuração de um sistema ($\{\sigma\}$) (Traag and Bruggeman 2009). A energia é reduzida por ligações positivas entre nós do mesmo módulo e aumentada pela ausência das mesmas. De maneira oposta, a energia é aumentada por ligações negativas entre nós do mesmo módulo, e reduzida pela ausência das mesmas. A fórmula da hamiltoniana é definida como:

$$H(\{\sigma\}) = -\sum_{ij} [A_{ij} - (p^+_{ij} - p^-_{ij})] \delta(\sigma_i, \sigma_j) \quad (2.1)$$

em que p^+_{ij} e p^-_{ij} são as probabilidades de que os nós i e j apresentem uma ligação positiva e negativa, respectivamente, dadas as proporções das mesmas em toda a rede, e $\delta(\sigma_i, \sigma_j) = 1$ se $\sigma_i = \sigma_j$.

= σ , e zero do contrário. Neste sentido, minimizar a hamiltoniana equivale a maximizar a modularidade na Equação 2 (Traag and Bruggeman 2009), de modo que:

$$Q(\{\sigma\}) = -\frac{1}{2m}H(\{\sigma\}) \quad (2.2)$$

Dessa forma, ambos os coeficientes podem ser usados para classificar as espécies em grupos em metacomunidades e avaliar o quanto esses grupos apresentam limites bem definidos a partir da função modularidade. O coeficiente de Spinglass, no entanto, oferece a vantagem de discriminar o sinal das associações em redes construídas com ligações positivas e negativas (Traag and Bruggeman 2009), permitindo o agrupamento de espécies que apresentam associações positivas e a separação de grupos que apresentam associações negativas. Porém, o uso deste coeficiente é limitado a redes sem partes desconectadas, pois as ligações entre conjuntos de nós definem as interações entre estados de spin usadas para estimar a energia do sistema. No caso de redes desconectadas, o agrupamento de espécies pode ser avaliado com o coeficiente de Louvain considerando apenas a sub-rede positiva, o que resulta na perda de informação sobre as espécies espacialmente segregadas, ou considerando a rede integralmente sem discriminar o sinal das ligações. Todavia, é conhecido que estes métodos, assim como os mencionados anteriormente, são capazes de particionar as espécies em grupos mesmo quando não há fatores intrínsecos produzindo afiliações das espécies. Por exemplo, com o método de Louvain, redes integrais de 30 metacomunidades em que as espécies se distribuem aleatoriamente apresentaram valores médios de $Q_L = 0,3$ (DP = 0,03) enquanto as sub-redes positivas apresentam valores médios de $Q_{L+} = 0,56$ (DP= 0,06). O mesmo é observado com método Spinglass, com valores médios de $Q_S = 0,38$ (DP = 0,02). Porém, a comparação dos valores observados com a distribuição nula das redes aponta tamanhos de efeito fracos para ambos os métodos (Q_L SES = 0,01, DP=0,98; Q_{L+} SES = 0,32, DP=0,92; e Q_S SES = 0,73, DP = 1,14). Isso demonstra a importância de utilizar tamanhos de efeito padronizados na comparação de metacomunidades de diferentes sistemas (Dalsgaard et al. 2017). No entanto, é importante considerar que os valores obtidos com os dois métodos não são diretamente comparáveis entre si devido a diferenças nas abordagens e no critério de otimização da modularidade.

Outra consideração importante sobre essa estimativa é um problema teórico conhecido como limite de resolução (Blondel et al. 2008), devido ao fato de que em redes muito grandes a otimização da modularidade favorece a detecção de módulos maiores. Para superar essa limitação, é possível ajustar um parâmetro de resolução (γ) na otimização da modularidade. Este parâmetro é tipicamente definido por um valor escalar positivo, que é utilizado para ajustar

o tamanho e o número dos módulos detectados baseado em um balanço entre duas forças opostas, a formação e a separação dos módulos. Valores maiores deste parâmetro favorecem a detecção de muitos módulos pequenos mais densamente conectados, enquanto valores menores favorecem a detecção de poucos módulos grandes mais frouxamente conectados. Com um valor de $\gamma = 0$, por exemplo, é possível que a otimização da modularidade resulte em uma solução trivial em que todos os nós pertencem ao mesmo módulo. O algoritmo de Spinglass define um segundo parâmetro de resolução (γ -) que possibilita ajustar o peso das ligações negativas em relação às positivas na definição dos módulos. Por simplicidade, seguimos a definição original da modularidade, em que o valor desse parâmetro é igual a 1 e atribuímos um peso igual para ligações positivas e negativas. Não obstante, em algumas aplicações práticas, pode ser interessante comparar os resultados sob diferentes valores para estes parâmetros, ou estabelecê-los baseado em conhecimentos prévios sobre o sistema estudado. Para mais detalhes, ver Reichardt e Bornholdt (2006) e Smith *et al.* (2020).

Para demonstrar a aplicação desse método sobre dados de metacomunidades, foram realizadas simulações de cenários em que as associações produzem grupos mais evidentes ou estão distribuídas de uma forma mais difusa entre pares de espécies (Figura 1). Uma separação menos evidente dos grupos é esperada em metacomunidades em que as espécies se distribuem individualisticamente ao longo de um gradiente ambiental, produzindo associações entre espécies cujas distribuições coincidem, o que se aproxima da perspectiva gleasoniana. Uma separação mais evidente é esperada em metacomunidades em que subconjuntos de espécies se distribuem de uma forma muito similar, como resultado de convergências funcionais ou interações, por exemplo, o que se aproxima da perspectiva clementsiana. É razoável considerar um caso menos restritivo em que espécies de subconjuntos diferentes podem apresentar sobreposições em suas distribuições. Em raros casos foram encontradas partes desconectadas nas redes dos cenários simulados e nas metacomunidades reais, e em tais casos, esses componentes foram compostos por não mais que três espécies. Por essa razão, partes desconectadas foram removidas das análises de modularidade utilizando o coeficiente Spinglass. Devido a vantagem desse método em discriminar o sinal das ligações, nas metacomunidades reais são apresentados os resultados apenas para o coeficiente de Spinglass. Os coeficientes de agrupamento e a modularidade foram computados usando o pacote “igraph” (Csardi & Nepusz 2006) disponível na linguagem R.

Simulação de metacomunidades

Foram simuladas metacomunidades seguindo o algoritmo descrito por Pillar e colaboradores (2021) disponível no programa livre SYNCOSA (Pillar 2002). Este método foi usado para reproduzir o papel de mecanismos de filtros ambientais em conjuntos de comunidades com diferentes valores para um dado fator ambiental, e conjuntos de espécies com diferentes valores para um dado atributo funcional. A simulação seguiu o mesmo procedimento descrito no capítulo I, com 12500 passos de colonização e extinção de indivíduos, 500 comunidades e 60 espécies, e parâmetros iguais de dispersão, dependência de densidade, e idade máxima dos indivíduos. Uma lista completa dos parâmetros utilizados está disponível no material suplementar. De modo geral, é especificada uma função de resposta do atributo em relação ao fator ambiental, que determina os valores esperados do atributo nas comunidades. A probabilidade de sobrevivência em relação ao filtro é calculada a partir da distância (na escala de 0 a 1) entre o valor do atributo funcional do indivíduo alvo e o valor esperado para este atributo na comunidade. Ademais, para cada espécie é especificada uma tolerância a desvios desse valor esperado, indicando amplitude de nicho. A probabilidade de sobrevivência e a tolerância são definidas pela combinação dos dois parâmetros (centro e inclinação negativa) de uma função logística especificados para cada espécie. Quanto mais distante do valor esperado do atributo, e quanto menor for o ponto de inflexão (menor amplitude de nicho) e maior a inclinação negativa da função logística, menor será a probabilidade de sobrevivência de um indivíduo.

A transitividade foi avaliada em três cenários de simulação, com 30 repetições cada, em que as espécies apresentaram diferentes níveis de especialização (Figura 3), definidos como amplitude de nicho muito baixa ($a_n = 0,05$), baixa ($a_n = 0,1$), e moderada ($a_n = 0,3$) e pela inclinação negativa, estabelecida em -5 . Os valores dos atributos das espécies e do fator ambiental foram definidos aleatoriamente segundo uma distribuição uniforme com limites entre 0 e 1. A modularidade foi avaliada em cenários de simulações que buscaram reproduzir a estrutura característica de metacomunidades clementsianas e gleasonianas, resultando em agrupamentos mais bem definidos ou mais difusos. Em todos os casos os parâmetros de especialização de centro e inclinação negativa foram fixados em 0,1 e -5 , respectivamente. O cenário clementsiano foi gerado com três grupos de espécies com tamanhos iguais ($n = 20$) cujos valores dos atributos foram definidos aleatoriamente segundo uma distribuição normal com centro definido em relação a três atratores ($a_1 = 0,25$, $a_2 = 0,5$, $a_3 = 0,75$), e com um pequeno desvio padrão ($DP = 0,03$). De fato, este cenário pode não reproduzir uma matriz tão

compartimentalizada como na Figura 1A, devido a pequenas variações nos atributos das espécies de cada grupo e a estocasticidade das simulações. Porém em todas as rodadas de simulação ocorreu uma densidade muito alta de associações positivas entre as espécies dentro dos grupos e associações negativas entre espécies de grupos diferentes. Um segundo cenário foi definido de forma similar, utilizando os mesmos valores para o centro dos atratores, porém, com um desvio padrão maior ($DP = 0,15$), gerando sobreposições nos valores dos atributos das espécies afiliadas a grupos diferentes. No cenário gleasoniano não foram definidos grupos, cada espécie recebeu um valor entre 0 e 1 para um atributo gerado aleatoriamente segundo uma distribuição normal com média 0,5 e desvio padrão 0,2.

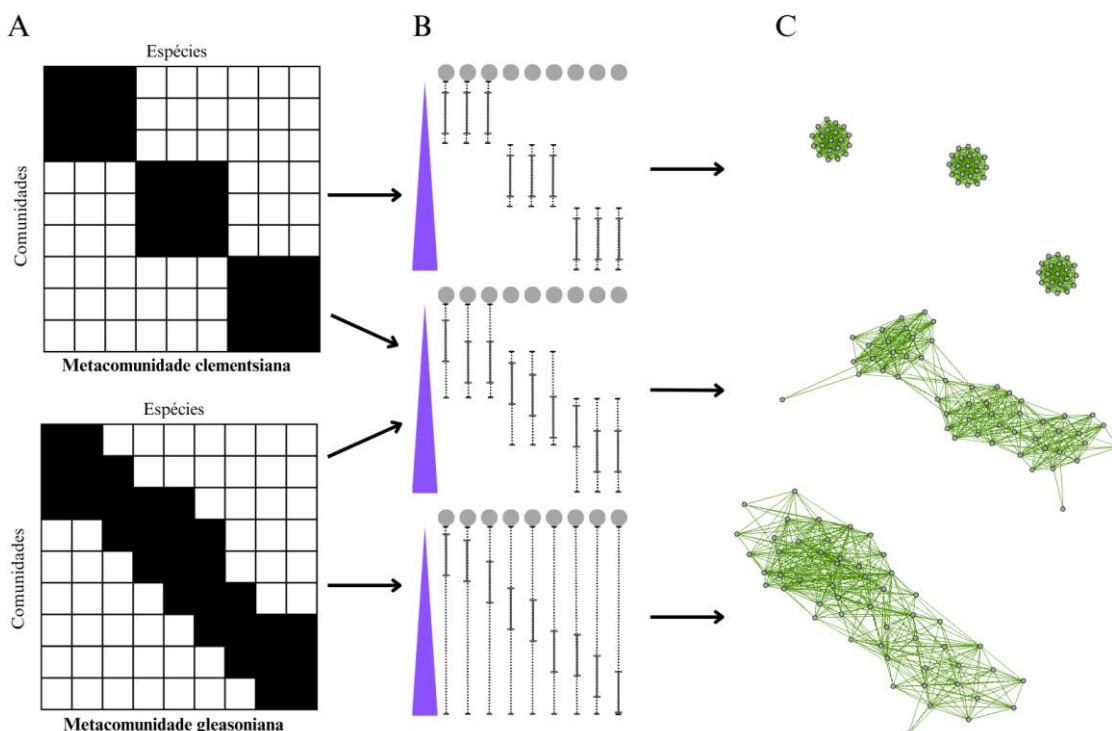


Figura 1.

(A) Representação típica de matrizes de incidências de espécies em uma metacomunidade sob a perspectiva clementsiana e outra sob a perspectiva gleasoniana ordenadas manualmente. (B) Representação dos três cenários de simulação em que os atributos das espécies (círculos) definem seu nicho (linha contínua) em resposta a um gradiente ambiental (barra vertical magenta). As linhas pontilhadas representam de forma hipotética o intervalo de uma distribuição possível dos valores dos atributos das espécies simuladas de acordo com cada cenário. No cenário da porção inferior, os valores dos atributos de todas as espécies são distribuídos uniformemente (na escala 0 – 1), produzindo um contínuo nas associações entre espécies conforme a perspectiva gleasoniana. No cenário superior, há uma forte convergência entre os atributos de três subconjuntos de espécies, definidos como três atratores fortes para a distribuição aleatória, o que resulta em uma maior compartimentalização das associações assim como na perspectiva clementsiana clássica. No cenário do meio, os atratores são mais fracos,

resultando em uma maior sobreposição de nicho entre as espécies de conjuntos diferentes, o que produz uma combinação da perspectiva clementsiana e gleasoniana. (C) Exemplos de redes de associações geradas com os três cenários de simulação. São apresentadas apenas associações positivas para facilitar a visualização.

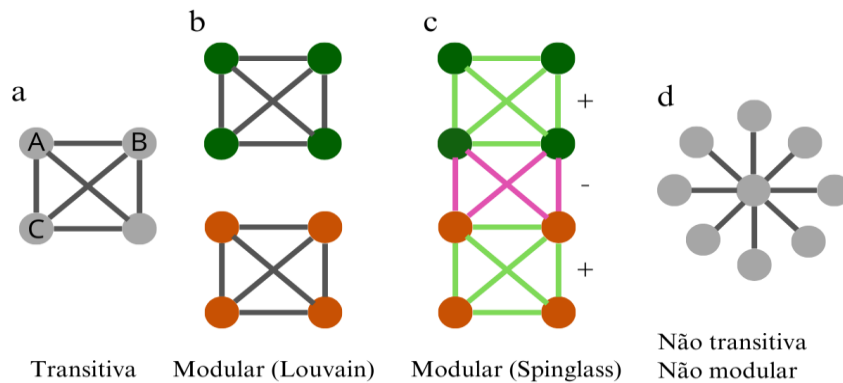


Figura 2. Ilustração de grafos com as características topológicas de redes investigadas neste trabalho, representando as espécies (nós) e suas associações em metacomunidades (ligações). No grafo a, todos os trios de nós possíveis (e.g., A, B e C) estão completamente ligados, formando uma rede completamente transitiva. Os grafos b e c apresentam estruturas altamente modulares de acordo com o coeficiente de Louvain (b) e Spinglass (c). O grafo d não apresenta triângulos fechados, nem uma separação clara em módulos. Nós de cores diferentes representam espécies classificadas em grupos diferentes. Ligações em verde representam associações positivas, ligações em magenta representam associações negativas, e ligações cinza escuro podem representar ambas.

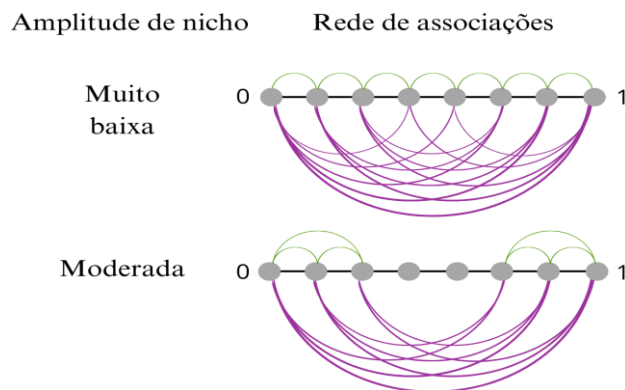


Figura 3. Diagramas de arcos representando associações esperadas entre espécies em duas metacomunidades hipotéticas sob filtros em um único espectro ambiental (linha horizontal). As espécies (nós) estão posicionadas ao longo do espectro de acordo com seus valores para o atributo (na escala entre 0 e 1) que definem as respostas ao ambiente. Os arcos, ou ligações, representam associações positivas (verde) e negativas (magenta) esperadas entre as espécies. Considerando uma maior amplitude de nicho são esperadas poucas associações entre as espécies posicionadas mais ao centro do espectro, e mais associações entre as espécies em posições marginais no espectro.

Dados de metacomunidades reais

Os dados foram coletados entre 2011 e 2013 (projeto SISBIOTA) em 31 unidades de paisagem distribuídas em diferentes tipologias campestres do bioma Pampa e Mata Atlântica, no sul do Brasil. Em cada unidade foram estabelecidas três parcelas de 2 km x 2 km com 9 quadrículas de 1 m² em cada, totalizando 27 quadrículas por unidade de paisagem. Foi obtida uma matriz de incidências para cada unidade de paisagem, baseada na presença e ausência das espécies, da qual foi construída uma rede de associações. A partir desses dados, foram investigados padrões gerais de agrupamento de espécies em cada metacomunidade (unidade de paisagem). Como todas as redes obtidas apresentaram um pequeno número de nós desconectados, a classificação dos módulos foi realizada apenas com o coeficiente de Spinglass.

Resultados

Transitividade em cenários de especialização

Considerando os valores brutos da estimativa de transitividade, houve uma diferença grande apenas na transitividade das sub-redes negativas entre os valores observados nos três cenários de especialização. Porém considerando os tamanhos de efeito, houve uma tendência clara a maiores valores de transitividade nas sub-redes positivas, bem como valores menores nas sub-redes negativas nos cenários em que as espécies apresentaram menor amplitude de nicho (Tabela 1). Esses resultados demonstram que com uma menor especialização, ocorreram associações negativas entre espécies dispostas em posições opostas no espectro ambiental, produzindo poucos triângulos fechados na sub-rede negativa. Por outro lado, em cenários com maior especialização as espécies dispostas em posições intermediárias no espectro também apresentam associações negativas (Figura 3), produzindo um número maior de triângulos fechados na sub-rede negativa.

Tabela 1. Resultado das estimativas de transitividade das sub-redes positivas (T+) e negativas (T-) e seus tamanhos de efeito (T+ SES, T- SES) sobre as metacomunidades simuladas com diferentes valores para o parâmetro de amplitude de nicho (an).

	an = 0,05	an = 0,1	an = 0,3
T+	0,77 (0,04)	0,78 (0,02)	0,85 (0,04)
T-	0,49 (0,04)	0,28 (0,05)	0 (>0,01)
T+ SES	41,97 (5,15)	59,76 (5,73)	78,74 (9,75)
T- SES	20,11 (2,9)	-14,76 (13,72)	-82,3 (14,03)

Modularidade em metacomunidades clementsianas e gleasonianas

Em todos os cenários foram encontradas redes com alta modularidade e tamanhos de efeito fortes (Tabela 2) indicando que as redes foram mais modulares que o esperado pelas redes nulas. Porém, como esperado, foram encontrados efeitos consideravelmente mais fortes no cenário de metacomunidades com estruturas tipicamente clementsianas, seguido pelo cenário com maior sobreposição na distribuição de espécies de conjuntos diferentes (misto), e pelo cenário de metacomunidades gleasoniano. Em geral não houve uma diferença grande na quantidade de módulos encontrados nos cenários simulados, com aproximadamente três módulos.

Tabela 2. Média (e desvio padrão) da modularidade (Q_s) sobre partições das redes de metacomunidades dos cenários simulados, obtidas com o método de Spinglass, tamanhos de efeito padronizados para esta estimativa (Q_s SES), e número de módulos detectados.

	Clementsiano	Misto	Gleasoniano
Q_s	0,46 (0,01)	0,37 (0,03)	0,35 (0,02)
Q_s SES	108,52 (4,7)	73,1 (9,87)	66,55 (8,23)
nódulos	3 (0)	2,8 (0,38)	2,76 (0,43)

Aplicação em dados reais

Em geral, as sub-redes positivas das metacomunidades estudadas apresentaram alta transitividade, com média de $T+ = 0,44$ (DP = 0,22) e tamanhos de efeito fortes e positivos, com valor médio de $T+ \text{ SES} = 6,93$ (DP = 5,03) em 84% dos casos (n=25) (Tabela 3). Isso demonstra uma tendência marcante na formação de agrupamentos de espécies positivamente

associadas. Por outro lado, nenhuma das sub-redes negativas apresentou triângulos fechados ($T = 0$). Em geral, os tamanhos de efeito foram fortes e negativos, com exceção de 23% dos casos ($n = 7$), indicando que as sub-redes negativas apresentaram muito menos triângulos fechados do que o esperado em redes nulas. A média do tamanho de efeito foi sensível a um valor extremo ($T\text{-SES} = -117,83$). Removendo esse valor, a média do tamanho de efeito foi $-5,55$ ($DP = 4,92$). A variação nos tamanhos de efeito da sub-rede negativa está relacionada a diferenças no tamanho das redes (número de nós e de ligações), o que produziu diferenças marcantes no valor médio de T - nas redes nulas. Por exemplo, no caso mais extremo, o valor médio de T - das redes nulas foi $0,83$ ($DP = 0,01$).

De modo geral, o perfil de transitividade dessas metacomunidades se assemelha aos cenários simulados com espécies com amplitude moderada de nicho, resultando em uma estrutura mais polarizada, composta por conjuntos de espécies agrupados por associações positivas e separados entre si por associações negativas. De fato, estudos prévios apontam a importância de fatores como o pastejo e umidade, por exemplo, que tendem a produzir gradientes ambientais (Andrade et al. 2019). Também foi observado na mesma base de dados que algumas espécies concentram a maior parte das associações (alta centralização da rede), o que é esperado em metacomunidades sob a influência de um gradiente ambiental unidimensional. Porém, esse padrão no perfil de transitividade não é exclusivo de gradientes, e pode ser gerado por outros tipos de estruturas, como uma mudança abrupta nas condições isolando dois grupos de espécies (e.g., ecótonos entre condições de solo contrastantes).

Em relação à definição dos grupos, foi observada uma tendência à modularidade na maioria das metacomunidades. O valor médio de Q_s foi $0,42$ e o tamanho de efeito foi forte em 70% dos casos ($n = 21$), com média de $Q_s\text{SES} = 4,97$ ($5,57$). Esse resultado evidencia limites consideravelmente bem definidos entre grupos de espécies positivamente associadas, separados entre si por associações negativas entre espécies de grupos diferentes. O número de módulos encontrados foi em média $3,73$ ($DP = 1,48$). Metacomunidades particionadas em um número maior de módulos apresentaram uma definição menos clara dos grupos, de modo que o coeficiente de Pearson apontou uma correlação negativa significativa entre o número de módulos e a modularidade ($r = -0,42$ e $p = 0,02$). Também foi observada uma correlação positiva significativa entre os tamanhos de efeito de $T+$ e Q ($r = 0,51$ e $p < 0,01$), o que aponta que as redes com módulos mais bem definidos também apresentaram uma tendência mais forte ao agrupamento de nós com associações positivas. As metacomunidades com níveis mais altos de modularidade foram estudadas mais detalhadamente (Figura 4).

Tabela 3. Resultados para as metacomunidades do bioma Pampa para a estimativa de transitividade sobre as sub-redes positiva (T+) e negativas (T-), da estimativa de modularidade considerando o coeficiente de Spinglass (Q(S)), o número de módulos e tamanhos de efeito (SES). Um valor atípico removido da estimativa da média é indicado por *.

	T+	T+SES	SES	Q	QSES	Módulos
Aceguá1	0,00	-0,63	94	0,8	1,99	3
Aceguá2	0,53	9,06	13	0,2	0,46	5
Alegrete1	0,37	7,77	10	0,3	1,74	5
Alegrete2	0,47	3,96	44	0,0	2,16	3
Alegrete3	0,24	4,66	18	0,6	1,56	8
Arroio Grande	0,55	7,77	13	0,3	1,94	3
Caçapava do Sul	0,23	1,40	04	0,4	1,33	2
Cachoeira do Sul	0,48	8,39	75	0,0	1,53	3
Candiota	0,45	15,16	0,33*	0,1	1,97	6
Capivari do Sul	0,59	9,01	37	0,8	4,20	3
Cruz Alta	0,00	-0,97	49	0,7	1,50	4
Dom Pedrito	0,51	8,97	0,27	0,5	1,28	4
Encruzilhada do Sul	0,75	9,34	92	0,9	1,36	4
Herval	0,12	1,31	55	0,1	0,99	7
Itaqui	0,74	20,05	0,09	0,2	2,54	2
Jaguarão	0,43	5,19	20	0,1	1,80	3
Júlio de Castilhos	0,14	0,62	77	0,1	1,38	5
Palmares do Sul	0,50	2,82	90	0,2	1,29	3
Pinheiro Machado1	0,30	5,25	34	0,1	1,03	5
Pinheiro Machado2	0,23	2,66	0,01	0,3	1,19	4
Rio Grande	0,65	14,55	31	0,7	1,79	3
Rio Pardo	0,76	7,32	01	0,9	2,86	2
Santa Margarida do Sul	0,40	4,34	74	0,8	1,85	4
Santa Vitória do Palmar	0,57	7,51	08	0,0	5,46	2
Santana da Boa Vista	0,38	3,49	66	0,8	1,30	4
Santana do Livramento	0,32	4,54	69	0,2	1,86	4
São Antônio das Missões	0,41	6,64	20	0,4	1,39	4

	T+	T+SES	SES	S)	S)SES	Módulos
São Borja	0,68	13,36	,70	8	,39	3
São Francisco de Assis	0,78	15,06	,34	1	,95	2
São Gabriel	0,68	8,95	63	1	,27	2
Tupanciretã	0,27	2,27	87	7	,71	5
Média	0,44	6,92	55	2	,97	,73
DP	0,22	5,03	92	9	,57	,48

Curiosamente, a metacomunidade com rede mais modular foi encontrada em Santa Margarida do Sul, que também apresentou a rede mais centralizada. Esta metacomunidade apresenta uma predominância de espécies características de vegetação de ambientes méxicos, e está disposta sobre solos arenosos com horizonte B textural (Andrade et al. 2019). Nesta metacomunidade, foram observados dois módulos grandes, com nove e 17 espécies, além de um módulo com duas espécies de gramíneas do gênero *Steinchisma* e um com uma única espécie de gramínea, *Paspalum plicatulum* (Figura 4A). O maior módulo é representado por espécies de maior porte, características de ambientes com níveis menores de pastejo, como a espécie arbustiva *Campomanesia aurea*, e gramíneas eretas e cespitosas como *Paspalum dilatatum*, e espécies pouco palatáveis, como *Phalaris angusta* e *Eragrostis plana*. O segundo maior módulo apresenta espécies características de vegetação rasteira e que toleram níveis maiores de pastejo, incluindo gramíneas rizomatosas como *Cyperus obtusatus*, *Paspalum notatum* e *Ischaemum minus*.

A segunda metacomunidade com maior modularidade é constituída por vegetação de campos litorâneos em Santa Vitória do Palmar, e também está disposta sobre solos arenosos com horizonte B textural (Andrade et al. 2019). As associações negativas produziram uma separação altamente modular de espécies adaptadas a locais úmidos e espécies mais adaptadas a solos drenados. O maior módulo foi composto por 10 espécies características de vegetação rasteira de áreas úmidas, como *Paspalum pumilum*, *Nymphoides humboldtiana*, *Luziola peruviana* e *Oldenlandia salzmannii*. Em uma inspeção mais detalhada do segundo módulo, foi observado que as espécies de dois subconjuntos não apresentaram nenhum tipo de associação, o que sugere que elas estão distribuídas de forma aleatória em relação umas às outras. Reduzindo a importância das ligações negativas, com um parâmetro $\gamma = 0,7$, o segundo módulo foi separado em outros dois módulos com 5 e 7 espécies (Figura 4B). Um desses módulos foi

composto por espécies adaptadas a uma ampla variedade de habitats, que toleram tanto solos mais drenados quanto úmidos, como *Sporobolus indicus*, *Cynodon dactylon*, *Cyperus obtusatus*, *Eryngium nudicaule* e *Panicum gouinii*. O terceiro módulo inclui espécies que preferem solos mais drenados como *Andropogon lateralis*, e características de vegetação mais rasteira, com hábito rizomatoso como *Axonopus affinis*, ou estolonífero como *Stylosantes leiocarpa* e *Dichondra sericea*, também adaptadas a solos arenosos e pouco férteis.

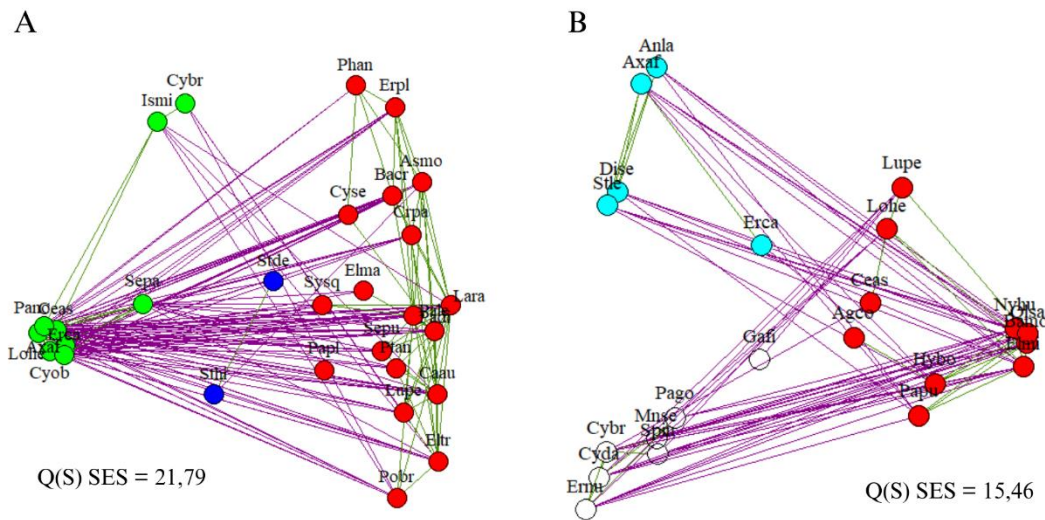


Figura 4. Redes de associações de Santa Margarida do Sul (A) e Santa Vitória do Palmar (B). Essas redes, entre as metacomunidades campestres estudadas, apresentaram os maiores tamanhos de efeito para a estimativa de modularidade, considerando partições detectadas pelo método de Spinglass (Q_s). Ligações em magenta representam associações negativas, e em verde, positivas. Os nós representam as espécies, com nomes abreviados, e cada cor representa um módulo diferente. A disposição dos nós foi definida usando as coordenadas dos primeiros eixos de uma Análise de Coordenadas Principais definidas a partir de distâncias de Jaccard entre espécies. Os epítetos genéricos e específicos das espécies estão na Tabela 4.

Tabela 4. Acrônimos e espécies de vegetação campestre presentes nas metacomunidades de Santa Margarida do Sul e Santa Vitória do Palmar.

Abreviação e nomes das espécies		
Agco = <i>Agalinis communis</i>	Eltr = <i>Eleusine tristachya</i>	Pale = <i>Paspalum leptum</i>
Anla = <i>Andropogon lateralis</i>	Erca = <i>Eragrostis cataclasta</i>	Pano = <i>Paspalum notatum</i>
Asmo = <i>Aspilia montevidensis</i>	Erpl = <i>Eragrostis plana</i>	Papl = <i>Paspalum plicatulum</i>
Axaf = <i>Axonopus affinis</i>	Ernu = <i>Eryngium nudicaule</i>	Papu = <i>Paspalum pumilum</i>
Bacr = <i>Baccharis crispa</i>	Gafi = <i>Gamochoaeta filaginea</i>	Phan = <i>Phalaris angusta</i>

Bamo = <i>Bacopa monnieri</i>	Hybo = <i>Hydrocotyle bonariensis</i>	Pobr = <i>Polygala brasiliensis</i>
Caau = <i>Campomanesia aurea</i>	Ismi = <i>Ischaemum minus</i>	Ptan = <i>Pterocaulon angustifolium</i>
Ceas = <i>Centella asiatica</i>	Lara = <i>Lantana ramboi</i>	Sepu = <i>Sesbania punicea</i>
Crpa = <i>Croton parvifolius</i>	Lohe = <i>Lobelia hederacea</i>	Sepa = <i>Setaria parviflora</i>
Cyda = <i>Cynodon dactylon</i>	Lupe = <i>Ludwigia peploides</i>	Spin = <i>Sporobolus indicus</i>
Cybr = <i>Cyperus brevifolius</i>	Lupr = <i>Luziola peruviana</i>	Stde = <i>Steinchisma decipiens</i>
Cyob = <i>Cyperus obtusatus</i>	Mnse = <i>Mnesithea selloana</i>	Sthi = <i>Steinchisma hians</i>
Cyse = <i>Cyperus sesquiflorus</i>	Nyhu = <i>Nymphoides humboldtiana</i>	Stle = <i>Stylosanthes leiocarpa</i>
Dise = <i>Dichondra sericea</i>	Olsa = <i>Oldenlandia salzmannii</i>	Sysq = <i>Symphyotrichum squamatum</i>
Elma = <i>Eleocharis maculosa</i>	Pago = <i>Panicum gouinii</i>	
Elmi = <i>Eleocharis minima</i>	Padi = <i>Paspalum dilatatum</i>	

Discussão

Este trabalho explora o uso de estimativas sobre dois aspectos do agrupamento de espécies em redes de associações no estudo de metacomunidades sob diferentes contextos ecológicos. Foi demonstrado de forma inédita como a avaliação de perfis de transitividade das subdivisões positivas e negativas de redes de associações de espécies compartilham o habitat. Também, foi demonstrado como a estimativa de modularidade pode diferenciar metacomunidades, em que existem subconjuntos menos ou mais bem definidos de espécies associadas. Cenários de simulação de metacomunidades gleasonianas apresentaram tamanhos de efeito muito menores para a estimativa de modularidade em comparação com cenários de metacomunidades clementsianas. Além disso, a aplicação dessas estimativas em metacomunidades reais do bioma Pampa e Mata Atlântica no sul do Brasil revelou alguns aspectos interessantes sobre esses sistemas.

Existem diversos métodos disponíveis na literatura ecológica para avaliar padrões de agregação e segregação na distribuição das espécies, como o C-score, T-score (Stone & Roberts 1992) ou a conectividade da rede de associações (Capítulo 1). A transitividade complementa esses métodos por lidar mais especificamente com a tendência à formação de agrupamentos, um aspecto que havia recebido menos atenção até então. Usando essa métrica foram obtidos padrões recorrentes no perfil de transitividade de metacomunidades sob a

influência de gradientes ambientais. De modo geral, é esperada uma alta transitividade da sub-rede positiva e baixa transitividade na sub-rede negativa devido a formação de dois polos de associações entre espécies nos lados opostos de um espectro ambiental. Estes padrões foram verificados nas metacomunidades reais de vegetação campestre. Por outro lado, a transitividade da sub-rede negativa deve ser alta apenas em casos em que as espécies se distribuem sob margens menores desse espectro. Em relação à definição da separação de grupos, embora a modularidade seja bastante conhecida entre ecólogos (Olesen et al. 2007, Carstensen et al. 2012), ainda há poucos estudos considerando seu uso na investigação de metacomunidades sob a influência de filtros ambientais. Usando um método que distingue associações positivas e negativas foi demonstrado que metacomunidades tipicamente clementsianas produzem grupos com limites muito mais evidentes em comparação com metacomunidades gleasonianas. As metacomunidades reais investigadas apresentaram redes altamente modulares, as quais parecem estar relacionadas a fatores ambientais como a intensidade do pastejo e umidade.

Porém, reforçamos que a detecção desses módulos sozinha não fornece evidência suficiente sobre o papel de mecanismos ecológicos atuando sobre a estrutura de metacomunidades, embora seja uma prática comum esse tipo de inferência (Losapio 2018, Ma et al. 2020, Ritter et al. 2021). Ao invés disso, um padrão modular ou a tendência ao agrupamento podem ser considerados bons pontos de partida para a investigação de hipóteses mais específicas, combinadas com dados sobre fatores ambientais e atributos das espécies. Por exemplo, parece promissor avaliar se existe uma relação entre os atributos das espécies e a composição dos módulos. Além disso, permanecem diversas questões sobre o uso dessas estimativas na descrição de metacomunidades. Neste sentido, seria interessante verificar a sensibilidade desses métodos a características dos dados como o tamanho da matriz de incidência (número de comunidades e de espécies) e seu preenchimento. Por fim, este trabalho representa um esforço adicional em integrar métodos de redes a investigação de metacomunidades, e chama a atenção de cientistas da vegetação e outros ecólogos para o uso de métodos de agrupamento de espécies a partir da definição de redes de associações.

Referências

- Alves-Martins, F., Brasil, L. S., Juen, L., De Marco Jr, P., Stropp, J., & Hortal, J. (2019). Metacommunity patterns of Amazonian Odonata: the role of environmental gradients and major rivers. *PeerJ*, 7, e6472.
- Andrade, B. O., Bonilha, C. L., Overbeck, G. E., Vélez-Martin, E., Rolim, R. G., Bordignon, S. A. L., ... & Boldrini, I. I. (2019). Classification of South Brazilian

- grasslands: Implications for conservation. *Applied Vegetation Science*, 22(1), 168-184.
- Blondel, V. D., Guillaume, J. L., Lambiotte, R., & Lefebvre, E. (2008). Fast unfolding of communities in large networks. *Journal of statistical mechanics: theory and experiment*, 2008(10), P10008.
- Carstensen, D. W., Dalsgaard, B., Svenning, J. C., Rahbek, C., Fjeldså, J., Sutherland, W. J., & Olesen, J. M. (2012). Biogeographical modules and island roles: a comparison of Wallacea and the West Indies. *Journal of biogeography*, 39(4), 739-749.
- Clauset, A., Newman, M. E., & Moore, C. (2004). Finding community structure in very large networks. *Physical review E*, 70(6), 066111.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* (No. 242). Carnegie institution of Washington.
- Clements, F. E. (1936). Nature and structure of the climax. *Journal of ecology*, 24(1), 252-284.
- Csardi, G., & Nepusz, T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal, complex systems*, 1695(5), 1-9.
- Dalsgaard, B., Schleuning, M., Maruyama, P. K., Dehling, D. M., Sonne, J., Vizentin-Bugoni, J., ... & Rahbek, C. (2017). Opposed latitudinal patterns of network-derived and dietary specialization in avian plant–frugivore interaction systems. *Ecography*, 40(12), 1395-1401.
- De Cáceres, M., & Legendre, P. (2008). Beals smoothing revisited. *Oecologia*, 156, 657-669.
- Diamond, J. M. (1975). Assembly of species communities. In *Ecology and Evolution of Communities* (pp. 342-444). Belknap Press of Harvard University Press.
- Ellenberg, H & Mueller-Dombois, D. (1967). *A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivision*. Berlin Geobotanical Institute ETH, Stiftung, 37, 56-73.
- Erdos, P., & Renyi, A. (1959). On random graphs I. *Publ. math. debrecen*, 6(290-297), 18.
- Fortunato, S., & Barthelemy, M. (2007). Resolution limit in community detection. *Proceedings of the national academy of sciences*, 104(1), 36-41.
- Gleason, H. A. (1939). The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist*, 21, 92-110.
- Goodall, D. W. (1953). Objective methods for the classification of vegetation. I. The use of positive interspecific correlation. *Australian Journal of Botany*, 1(1), 39-63.
- Gotelli, N. J., & Ulrich, W. (2010). The empirical Bayes approach as a tool to identify non-random species associations. *Oecologia*, 162, 463-477.
- Griffith, D. M., Veech, J. A., & Marsh, C. J. (2016). Cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R. *Journal of Statistical Software*, 69, 1-17.
- Hill, M. O., Harrower, C. A., & Preston, C. D. (2013). Spherical k-means clustering is good for interpreting multivariate species occurrence data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(6), 542-551.

- Kraft, N. J., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 29(5), 592-599.
- Legendre, P. (2005). Species associations: the Kendall coefficient of concordance revisited. *Journal of agricultural, biological, and environmental statistics*, 10, 226-245.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., & Callaway, R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107(2), 433-438.
- Losapio, G., de la Cruz, M., Escudero, A., Schmid, B., & Schöb, C. (2018). The assembly of a plant network in alpine vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 29(6), 999-1006.
- Ma, B., Wang, Y., Ye, S., Liu, S., Stirling, E., Gilbert, J. A., ... & Xu, J. (2020). Earth microbial co-occurrence network reveals interconnection pattern across microbiomes. *Microbiome*, 8, 1-12.
- Macfadyen, S., Gibson, R. H., Symondson, W. O., & Memmott, J. (2011). Landscape structure influences modularity patterns in farm food webs: consequences for pest control. *Ecological Applications*, 21(2), 516-524.
- Montoya, D., Yallop, M. L., & Memmott, J. (2015). Functional group diversity increases with modularity in complex food webs. *Nature communications*, 6(1), 7379.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19891-19896.
- Pausas, J. G., & Bond, W. J. (2021). Alternative biome states challenge the modelling of species' niche shifts under climate change. *Journal of Ecology*, 109(12), 3962-3971.
- Pillar, V., & Orlóci, L. (1993). Taxonomy and perception in vegetation analysis. *Coenoses*, 53-66.
- Pillar, V. D. (1999). How sharp are classifications? *Ecology*, 80(8), 2508-2516.
- Pillar, V. D., & Sosinski Jr, E. E. (2003). An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science*, 14(3), 323-332.
- Pillar, V. D., Sabatini, F. M., Jandt, U., Camiz, S., & Bruelheide, H. (2021). Revealing the functional traits linked to hidden environmental factors in community assembly. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12976.
- R Core Team (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reichardt, J., & Bornholdt, S. (2004). Detecting fuzzy community structures in complex networks with a Potts model. *Physical review letters*, 93(21), 218701.
- Reichardt, J., & Bornholdt, S. (2006). Statistical mechanics of community detection. *Physical review E*, 74(1), 016110.
- Ritter, C. D., Forster, D., Azevedo, J. A., Antonelli, A., Nilsson, R. H., Trujillo, M. E., & Dunthorn, M. (2021). Assessing biotic and abiotic interactions of microorganisms in Amazonia through co-occurrence networks and DNA metabarcoding. *Microbial ecology*, 1-15.

- Säumel, I., & Ramírez, L. R. (2022). Novel land uses shape meta-community structures in neighbouring native forests: Dataset across Uruguay. *Data in Brief*, 42, 108267.
- Smith, N. R., Zivich, P. N., Frerichs, L. M., Moody, J., & Aiello, A. E. (2020). A guide for choosing community detection algorithms in social network studies: The question alignment approach. *American journal of preventive medicine*, 59(4), 597-605.
- Stone, L., & Roberts, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 85, 74-79.
- Stone, L., & Roberts, A. (1992). Competitive exclusion, or species aggregation? An aid in deciding. *Oecologia*, 91, 419-424.
- Thébault, E. (2013). Identifying compartments in presence–absence matrices and bipartite networks: insights into modularity measures. *Journal of Biogeography*, 40(4), 759-768.
- Traag, V. A., & Bruggeman, J. (2009). Community detection in networks with positive and negative links. *Physical Review E*, 80(3), 036115.
- Traag, V. A., Waltman, L., & Van Eck, N. J. (2019). From Louvain to Leiden: guaranteeing well-connected communities. *Scientific reports*, 9(1), 5233.
- Veech, J. A. (2013). A probabilistic model for analyzing species co-occurrence. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 252-260.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., Debastiani, V. J., Duarte, L. D. S., Dalsgaard, B., & Sazima, M. (2016). Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant–hummingbird network. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 262-272.
- Vizentin-Bugoni, J., Sperry, J. H., Kelley, J. P., Gleditsch, J. M., Foster, J. T., Drake, D. R., ... & Tarwater, C. E. (2021). Ecological correlates of species' roles in highly invaded seed dispersal networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(4), e2009532118.
- Watts, D. J., & Strogatz, S. H. (1998). Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 393(6684), 440-442.

CAPÍTULO 3

UMA FERRAMENTA DE REDES PARA RELACIONAR ATRIBUTOS E PADRÕES DE COOCORRÊNCIA ENTRE ESPÉCIES EM METACOMUNIDADES

^{1,2}Rômulo Silveira Vitória, ¹Valério De Patta Pillar

1 Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS 91501-970, Brazil.

2 E-mail: romulovitoria@gmail.com

* Manuscrito será traduzido para o inglês para ser submetido em periódico internacional

UMA FERRAMENTA DE REDES PARA RELACIONAR ATRIBUTOS E PADRÕES DE COCORRÊNCIA ENTRE ESPÉCIES EM METACOMUNIDADES

Resumo

Neste trabalho é demonstrado como dados sobre os atributos das espécies e suas incidências podem ser examinados a partir da investigação de padrões de mixagem, revelando de uma forma mais detalhada o papel de fatores desconhecidos atuando sobre uma metacomunidade. Descrevendo padrões de agregação e segregação espacial entre espécies como uma rede de associações, é possível relacioná-los com padrões funcionais e filogenéticos como agrupamento e dispersão, a partir de um método que estima a assortatividade de grafos. Neste sentido, a assortatividade mede a tendência de um conjunto de nós (e.g., espécies), apresentarem conexões (e.g., padrões significativos de agregação ou segregação espacial), baseados nas suas similaridades (ou dissimilaridades). O método consiste em estimar a média das distâncias nos atributos dos nós terminais de cada ligação da rede, e comparar com as médias de uma distribuição nula, resultando em tamanhos de efeitos usados para comparar a contribuição de diferentes atributos. Uma das principais diferenças dessa abordagem em relação aos demais métodos disponíveis é que ela descreve o quão forte é o agrupamento ou dispersão funcional considerando tanto as porções dos pares de espécies que estão espacialmente agregados quanto os segregados. O uso desta abordagem foi colocado à prova em metacomunidades artificiais estruturadas por mecanismos conhecidos, em que a contribuição dos atributos para a distribuição das espécies foi manipulada. De um modo geral, o método conseguiu identificar os atributos ou a combinação de atributos mais importantes, e apresentou uma descrição mais detalhada da contribuição destes para os padrões de coocorrência entre espécies. Isso chama a atenção de cientistas da vegetação e outros ecólogos para o uso de ferramentas de redes na investigação da estrutura de metacomunidades.

Palavras-chave: Redes de associações, ecologia funcional, agrupamento funcional, dispersão funcional, padrões de mixagem, assortatividade.

UMA FERRAMENTA DE REDES PARA RELACIONAR ATRIBUTOS E PADRÕES DE COCORRÊNCIA ENTRE ESPÉCIES EM METACOMUNIDADES

Abstract

This study demonstrates how data on species attributes and their incidences can be examined through the investigation of mixing patterns, revealing in more details the role of hidden factors influencing metacommunities. By describing patterns of spatial aggregation and segregation among species as a network of associations, it becomes possible to relate them to functional and phylogenetic patterns such as clustering and dispersion, using a method that estimates assortativity in graphs. In this sense, assortativity quantifies the tendency of a set of nodes, representing species, to show connections among them, representing significant co-occurrence patterns based on their similarities (or dissimilarities). The method estimates the average distance in trait values of the terminal nodes of each link of a network, and compares them to the averages of a null distribution, yielding effect sizes of the contribution of different attributes. One of the main differences of this approach in relation to other available methods is that it describes the strength of functional clustering or dispersion, considering both the portions of species pairs that are spatially aggregated and those that are segregated. This approach was tested on artificial metacommunities structured by known mechanisms, where the contribution of attributes to the species distribution was manipulated. Overall, the method successfully identified the most important traits or trait combinations, providing a more detailed description of their contribution to species co-occurrence patterns. This highlights the potential of network tools for investigating metacommunity structure, drawing the attention of vegetation scientists and other ecologists to their use.

Keywords: Association networks, functional ecology, functional clustering, functional dispersion, mixing patterns, assortativity.

Introdução

Um tema de grande interesse entre cientistas da vegetação é como características morfológicas, fisiológicas e comportamentais observáveis e mensuráveis definem a forma em que as espécies se distribuem em um conjunto de comunidades sobre uma paisagem, ou uma metacomunidade por simplicidade (Goodall 1953, Pillar et al. 2009, Jing et al. 2019). A detecção de padrões na distribuição das espécies, e nos seus atributos, facilita a compreensão dos fatores determinantes sobre a estrutura de comunidades, mesmo quando esses fatores são desconhecidos (Pillar et al. 2021). Isso pode ocorrer devido a dificuldades em obter dados precisos sobre os fatores determinantes, tanto por motivos logísticos, quanto por esses fatores atuarem em uma escala diferente da escala em que as comunidades são amostradas (de Bello et al. 2013). Apesar de importantes avanços teóricos e metodológicos neste sentido, ainda é desafiador mensurar o papel dos atributos na organização de comunidades, devido à complexidade inerente a sistemas ecológicos (Lawton 1999, Cadotte & Tucker 2017). Ferramentas da ciência de redes podem oferecer uma alternativa interessante, mas são ainda pouco exploradas nesse tipo de investigação.

Acredita-se que o ambiente tenha um papel fundamental sobre a estrutura de metacomunidades, atuando como um filtro que seleciona indivíduos com base nas suas características fenotípicas (Götzenberger et al. 2012, Kraft et al. 2015). O ambiente pode ser representado por um conjunto de fatores abióticos (e.g., pH, umidade, pedregosidade) e bióticos (e.g., competição, herbivoria), cuja variação através das comunidades produz um ou mais gradientes ambientais. Em resposta a esses fatores, podem ocorrer diferentes conjuntos de espécies especializadas em diferentes amplitudes de condições, produzindo um gradiente ecológico na composição das espécies e em seus atributos funcionais. Assim, é esperado que comunidades sob efeito de filtros ambientais apresentem espécies com valores similares de um ou mais atributos funcionais (i.e., um padrão de agrupamento funcional nos atributos), e que

espécies funcionalmente similares ocorram de forma espacialmente agregada (i.e., um padrão de coocorrência entre espécies) (Pillar et al. 2009, Götzenberger et al. 2012, Kraft et al. 2015).

Alternativamente, comunidades podem apresentar dispersão funcional, sendo compostas por espécies funcionalmente mais dissimilares, o que é comumente relacionado à exclusão competitiva entre espécies com nichos mais sobrepostos, mas também pode indicar uma alta heterogeneidade ambiental nas comunidades (de Bello et al. 2013). Algumas abordagens foram propostas para investigar se existe uma relação entre padrões nos atributos das espécies e nas suas coocorrências em metacomunidades. Uma delas consiste em correlacionar matrizes de distâncias entre as espécies, baseadas nos valores de um ou mais atributos, e nas suas ocorrências sobre um conjunto de comunidades, com o teste de mantel, por exemplo, (Legendre & Legendre 2012, de Bello et al. 2013). Outra abordagem recentemente proposta por Pillar e colaboradores (2021) consiste em relacionar duas formas de prever a composição potencial de comunidades: uma deriva probabilidades de ocorrência das espécies utilizando informações quanto a suas similaridades funcionais, pelo método de ponderação difusa (Duarte et al. 2018), e a outra deriva essas probabilidades a partir das coocorrências observadas entre as espécies, pelo método de suavização de Beals (De Cáceres & Legendre 2008). Como alguns fatores podem ser mais limitantes que outros, devido a efeitos mais severos sobre a mortalidade ou recrutamento das espécies, uma propriedade interessante desse método é a possibilidade de comparar a importância de diferentes atributos na organização de espécies em comunidades (Pillar et al. 2021). Outras formas de investigar padrões funcionais em comunidades incluem métodos baseados em diversidade funcional, como o índice FD e derivados (e.g., FRic, FDis) que geralmente comparam a distância média dos atributos funcionais das espécies em comunidades com valores esperados por algum modelo nulo (Laliberté & Legendre 2010, Cadotte & Tucker 2017), o que não é diretamente relacionável aos padrões de coocorrências.

Embora não seja algo explicitamente considerado nesses métodos, há uma expectativa de que filtros produzam não apenas padrões de agregação entre conjuntos de espécies (associações positivas) mas também de segregação (associações negativas). Contudo, como diferentes fatores podem atuar sobre a estrutura de metacomunidades (de Bello et al. 2013), é possível que as associações positivas e negativas não estejam relacionadas aos mesmos fatores. Considere o exemplo hipotético de uma metacomunidade sob a influência de um gradiente de umidade entre ambientes úmidos e alagados em que um conjunto das espécies é adaptado a solos mais drenados, e tende a se agregar nesses ambientes, enquanto as demais espécies se adaptam bem a ambos os ambientes e se distribuem aleatoriamente. Considere outro exemplo, de uma metacomunidade sob a influência de um fator ecológico relacionado a uma baixa especialização, em que mesmo espécies com atributos pouco similares podem ocorrer de forma espacialmente agregada, produzindo um padrão de baixa convergência funcional nas associações positivas (Figura 1A). No mesmo contexto, apenas espécies com maior diferença funcional devem se segregar espacialmente, produzindo uma alta dispersão funcional nas associações negativas. De modo oposto, em uma metacomunidade sob a influência de um fator relacionado a uma alta especialização, é esperado uma maior convergência funcional nas associações positivas, e menor divergência funcional nas associações negativas (Figura 1B). Assim, devido a diferentes formas em que os fatores ambientais podem influenciar a organização de metacomunidades, uma melhor compreensão do papel do ambiente requer uma descrição mais detalhada sobre a relação entre padrões de coocorrência e padrões funcionais.

As associações entre espécies em uma metacomunidade podem ser representadas como um conjunto de ligações conectando um conjunto de nós em uma rede (ou rede de associações). Essa rede resume a matriz de incidências totais a uma lista de pares de espécies que ocorrem juntas significativamente mais (associação positiva) ou menos (associação negativa) que o esperado segundo alguma expectativa nula (Gotelli & Ulrich 2010, Veech 2013,

2014). Na ciência de redes, padrões de dispersão e convergência funcional são análogos a padrões de mixagem. Uma rede exibe um padrão de mixagem assortativa quando apresenta mais ligações entre os nós mais similares quanto a uma dada característica, e mixagem desassortativa quando apresenta mais ligações entre nós diferentes (Newman 2003, Jonhson et al. 2013, Farine 2014). O método para avaliar padrões de mixagem desenvolvido por Newman (2003), é baseado na correlação de Pearson (r), e avalia a razão entre as covariâncias dos atributos dos nós unidos por cada ligação, e o produto dos seus desvios padrões. Esse mesmo conceito pode ser generalizado a múltiplos atributos, com uma abordagem baseada em distâncias (Pelechrinis & Wei 2016). A ideia geral dessa abordagem é estimar o quanto os atributos das espécies interligadas por associações são mais similares (convergência) ou mais dissimilares (dispersão) do que o esperado se as ligações estivessem distribuídas aleatoriamente entre as espécies. Para isso, a média das distâncias entre os valores dos atributos dos nós terminais em cada ligação da rede de associações observada é comparada com uma distribuição nula das médias das distâncias em um grande número de aleatorizações da rede. O resultado é uma estimativa do tamanho do efeito da assortatividade, que reflete o quão forte é a convergência ou dispersão em relação a um ou mais atributos, tanto para a porção positiva das associações quanto para a negativa. Como essa é uma estimativa baseada em distância, também pode ser usada para avaliar padrões de agrupamento e dispersão filogenética (e.g., Duarte 2011, Debastiani et al. 2015).

Nos capítulos anteriores desta tese, foi demonstrado como estimativas sobre topologia de redes de associações, como a tendência à formação e a definição de agrupamentos, e a centralização, podem ajudar a descrever aspectos ecológicos de metacomunidades sob influência de fatores ambientais. Porém, até então não havia sido demonstrada uma forma de relacionar a topologia de redes de associações aos fatores ambientais determinantes. Assim, este trabalho tem o objetivo de demonstrar como a investigação de padrões de mixagem em

redes de associações pode revelar detalhes sobre como os atributos mediam as respostas das espécies a estes fatores. Para este fim, foram utilizadas simulações de metacomunidades sob diferentes cenários, manipulando a importância relativa de dois atributos que definem as respostas das espécies a fatores ambientais independentes. A capacidade da assortatividade baseada em distâncias de identificar corretamente esses cenários foi verificada a partir dos tamanhos de efeito da estimativa para cada atributo, sendo esperados tamanhos de efeitos maiores para os atributos mais importantes, tamanhos de efeito similares para atributos igualmente importantes, e valores próximos de 0 para atributos que não contribuem para a distribuição das espécies (neutros). Também foi avaliado se esse método é capaz de descrever corretamente cenários em que os atributos produzem padrões mais fortes de convergência ou dispersão funcional nas associações positivas e negativas, manipulando o nível de especialização das espécies.

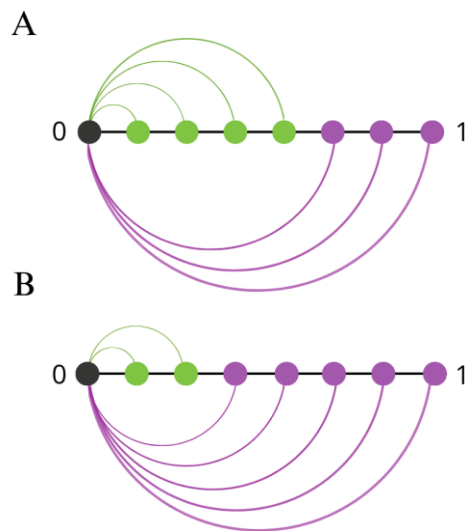


Figura 1. Associações positivas (em verde) e negativas (em magenta) de uma espécie alvo (nó cinza escuro) em uma metacomunidade hipotética, em relação a distância (linha horizontal) em um dado atributo. Na metacomunidade A, as espécies apresentam uma alta amplitude de nicho, de modo que a espécie alvo está associada positivamente mesmo às espécies com valores mais distantes do atributo, e associada negativamente apenas às espécies mais diferentes. Na metacomunidade B, as espécies apresentam uma menor amplitude de nicho, de modo que a espécie alvo está associada positivamente apenas às espécies mais similares, e associada negativamente mesmo às espécies com pouca diferença nos valores do atributo.

Métodos

Padrões de coocorrência entre pares de espécies

As estimativas de associação entre espécies foram obtidas usando a abordagem baseada em modelos probabilísticos desenvolvida por Veech (2013). Este método tem como vantagens ser computacionalmente mais simples, depender de menos pressupostos, e apresentar boas taxas de erro tipo I e tipo II (Veech 2013). No entanto, as associações entre espécies também podem ser derivadas de outros métodos, como C-score (Stone and Roberts 1990, Gotelli & Ulrich 2010). O método usado define a probabilidade de que duas espécies coocorram com frequência menor ou maior do que seria esperado se elas se distribuíssem independentemente uma da outra, com base na matriz de incidências, classificando cada par de espécies como associados positivamente, negativamente ou aleatórios usando um nível de

significância de 0,05 (Veech 2013). As análises foram realizadas utilizando o pacote coocurr (Griffith et al. 2016) usando o ambiente R (R Core Team 2022).

Padrões de mixagem e assortatividade

O método desenvolvido por Newman (2003) para estudar padrões de mixagem, avalia a razão entre as covariâncias dos valores de um atributo caracterizando os nós terminais a cada ligação na rede, e o produto dos seus desvios padrões. De fato, Newman inicialmente propôs avaliar o quanto os nós se conectam com base em diferenças no grau (assortatividade de grau), que é o número de ligações incidentes a um nó, o que pode ser estendido a uma variável contínua (e.g., tamanho da folha, conteúdo de nitrogênio) ou categórica (e.g., presença ou ausência de espinhos, rota metabólica C3, C4 ou CAM). No caso em que os nós i e j são caracterizados por valores para uma variável contínua x_i e x_j , é possível calcular a assortatividade como:

$$\mathbf{r} = \frac{\sum_{ij} (A_{ij} - \frac{k_i k_j}{2m}) x_i x_j}{\sum_{ij} (k_i \delta_{ij} - \frac{k_i k_j}{2m}) x_i x_j} \quad (1)$$

em que A_{ij} é um elemento da matriz de adjacência entre os nós, k é o número de ligações dos nós (grau), m é o número total de ligações da rede, a fração $k_i k_j / 2m$ se refere ao número de ligações esperadas entre os nós, e δ é o delta de Kronecker, que recebe valor 1 se os nós estão conectados, e 0 caso contrário. Assim, esta estimativa é compreendida na escala $-1 < 0 < 1$ com valores mais negativos indicando redes desassortativas, valores mais positivos indicando redes assortativas, e valores próximos de 0 indicando um padrão de mixagem aleatório.

Enquanto a assortatividade quanto a um único atributo pode ser obtida utilizando a equação 1, em muitos casos, há interesse em avaliar a contribuição de múltiplos atributos simultaneamente. Pelechris e Wei (2016) propuseram um método alternativo com o mesmo

conceito de padrões de mixagem, baseado nas distâncias entre um ou mais atributos dos nós, chamado índice VA. O método compara a distância média entre os atributos dos pares de nós conectados pelas ligações da rede observada, com as distâncias obtidas em redes nulas, em que os atributos dos nós são mantidos, mas as suas ligações são redistribuídas aleatoriamente. O presente estudo adotou uma abordagem um pouco diferente do índice VA, reportada em tamanhos de efeito padronizados, aqui denominada assortatividade baseada em distância (Ad). Esses tamanhos de efeito foram calculados subtraindo a distância média (Md_{obs}) entre os atributos dos nós interligados na rede observada da distância média das redes nulas (Md_{nul}), dividido pelo desvio padrão (σ_{nul}) das redes nulas a partir da seguinte equação:

$$Ad = \frac{Md_{obs} - Md_{nul}}{\sigma_{nul}} \quad (2)$$

O resultado dessa estimativa aponta a magnitude, em número de desvios padrões, que a rede observada apresenta um padrão de mixagem mais evidente que o esperado se as ligações ocorressem aleatoriamente, com valores mais negativos indicando que as distâncias são menores que o esperado (convergência funcional), e valores mais positivos indicando que as distâncias são maiores (dispersão funcional). Valores de P também foram calculados como a proporção de vezes que a distância média da rede observada foi superior ou inferior às médias das distâncias nulas, considerando um limiar de significância de 0,05.

Simulações de metacomunidades

As simulações de metacomunidades foram realizadas com o algoritmo descrito por Pillar e colaboradores (2021) disponível no programa livre SYNCSA (Pillar 2002). Este algoritmo reproduz o processo de montagem de comunidades através de modelos estocásticos que definem passo a passo eventos de colonização e mortalidade de indivíduos em um conjunto de comunidades distribuídas em um grid bidimensional. Foi definido um conjunto de 500 comunidades com valores aleatórios uniformemente distribuídos para um ou mais fatores ambientais, e um conjunto de 60 espécies com valores aleatórios uniformemente distribuídos

para um ou mais atributos funcionais. O algoritmo gera funções de resposta dos atributos em relação aos fatores ambientais, que determinam os valores esperados dos atributos nas comunidades. A probabilidade de sobrevivência ao fator ambiental é calculada a partir da distância (na escala de 0 a 1) entre o valor do atributo funcional do indivíduo alvo e o valor esperado para este atributo na comunidade. Além disso, são especificados para cada espécie parâmetros de tolerância a desvios desse valor esperado, de maneira análoga a amplitude de nicho. A amplitude de nicho é definida pela combinação dos dois parâmetros, o centro e inclinação negativa de uma função logística especificados para cada espécie. Quanto mais distante um atributo estiver do valor esperado, e quanto menor for o ponto de inflexão e maior a inclinação negativa da função logística, menor será a probabilidade de sobrevivência de um indivíduo. Também foi definido um parâmetro (θ) que se refere ao quão crítico é um fator para a sobrevivência dos indivíduos. Assim como nos capítulos anteriores, o número de passos foi definido em 12500, e foram utilizados parâmetros iguais de dispersão, dependência de densidade, e idade máxima. Uma lista completa dos parâmetros utilizados está disponível como material suplementar.

A primeira parte das simulações definiu três cenários diferentes, com 30 rodadas de simulações cada, para avaliar a capacidade da abordagem de assortatividade baseada em distância em identificar os atributos mais importantes para a rede de associações. Nos três cenários foram gerados dois atributos (t_1 e t_2), e cada um define a resposta das espécies a um fator ambiental independente ($e_1 \rightarrow t_1$, $e_2 \rightarrow t_2$), enquanto os parâmetros de centro e inclinação negativa da amplitude de nicho foram fixados em valores correspondentes a níveis intermediários de especialização (0,3 e -5). Assim, foram obtidas distâncias euclidianas entre as espécies, definidas a partir dos valores de t_1 ou t_2 , ou uma combinação de ambos (t_1 e t_2). No primeiro cenário, t_1 e t_2 definem a resposta das espécies a fatores igualmente limitantes, com um valor de 0,3 para o parâmetro θ . Esse cenário deve resultar em valores similares de A_d para t_1 e t_2 , e tamanhos de efeitos maiores para a combinação t_1/t_2 . No segundo cenário, t_1 define a resposta das espécies a um fator mais limitante em relação a t_2 , com valor de θ igual a 0,4 para t_1 e igual a 0,2 para t_2 . Esse cenário deve resultar em maiores valores de A_d para o atributo t_1 em relação ao t_2 e t_1/t_2 . O terceiro cenário foi desenhado para testar falsos positivos na estimativa de A_d . Neste cenário, apenas t_1 define a resposta das espécies a um fator ambiental ($\theta = 0,3$), enquanto t_2 é neutro em relação ao fator ($\theta = 0$). Sendo assim os valores de A_d devem ser próximos de zero para t_2 , e maiores para t_1 do que t_1/t_2 .

A segunda parte das simulações explorou padrões contrastantes no perfil de assortatividade, referente às porções positivas e negativas das redes de associações. Foram gerados três cenários, com 30 rodadas de simulação cada, em que as espécies apresentaram diferentes valores para o parâmetro de amplitude de nicho, que definiu a tolerância das espécies a um fator ambiental, mediada por um único atributo. O primeiro cenário foi construído com espécies mais especializadas (centro = 0,1 e inclinação negativa = -17), o segundo cenário, com níveis intermediários de especialização (centro = 0,3 e inclinação negativa = -5,75) e o terceiro cenário, com espécies mais generalistas (centro = 0,5 e inclinação negativa = -5).

Resultados

Como esperado, no cenário em que ambos os atributos (t1 e t2) definem a resposta das espécies a fatores igualmente limitantes, foram encontrados tamanhos de efeito similares (Tabela 1). De fato, os maiores tamanhos de efeito foram encontrados considerando a combinação t1/t2. Em todos os casos foram encontrados valores altamente significativos ($p < 0,01$). No cenário em que t1 define a resposta das espécies a um fator mais limitante em relação a t2, foram encontrados efeitos mais fortes para t1 sozinho. Aparentemente, o efeito de t2 foi mais suprimido pelo efeito de t1 nas associações negativas em relação às positivas, devido ao menor tamanho de efeito, e a valores não significativos em algumas rodadas ($p > 0,05$; $n=5$; 16,7%). A combinação t1/t2 resultou em tamanhos de efeito menores que t1 sozinho, mas com valores altamente significativos em todas as rodadas ($p < 0,01$). No cenário em que apenas t1 define a resposta das espécies ao ambiente, enquanto t2 é neutro, foram encontrados tamanhos de efeito próximos de 0 para t2. No entanto, foram encontrados valores significativos para t2 em quatro rodadas de simulações (13,3%), tanto nas redes positivas quanto nas negativas. Neste cenário, a combinação de t1/t2 também resultou em tamanhos de efeitos mais fracos que considerar t1 sozinho, porém altamente significativos em todos os casos ($p < 0,01$).

Tabela 1. Média (e desvio padrão) dos tamanhos de efeito da estimativa de assortatividade das sub-redes positivas (+), e negativas (-), obtidas em três cenários de simulações com diferentes importâncias relativas de dois atributos (t1 e t2) e a combinação deles (t1/t2). No primeiro cenário t1 e t2 definem a resposta das espécies a fatores ambientais igualmente limitantes, no segundo caso, t2 define a resposta a um fator menos limitante, e no terceiro caso, t2 é neutro.

		Ad(t1)	Ad(t2)	Ad(t1/t2)
t1 = t2	(+)	,95 (1,57)	04 (1,03)	,08 (1,47)
	(-)	95 (2,51)	8 (2,33)	31 (1,93)
t1 > t2	(+)	,24 (1,45)	17 (1,17)	,25 (1,51)
	(-)	,03 (2,05)	6 (2,19)	48 (1,46)
t2 neutro	(+)	,22 (2,58)	1 (1,12)	51 (2,23)
	(-)	,14 (1,48)	1 (0,98)	99 (1,60)

Na segunda parte das simulações, como esperado, o cenário com menor amplitude de nicho resultou em efeitos negativos mais fortes de Ad nas redes positivas, indicando uma forte convergência entre as espécies positivamente associadas, bem como efeitos positivos fracos na rede negativa, indicando pouca diferença nos atributos das espécies negativamente associadas (tabela 2). Com o aumento da amplitude de nicho nos dois cenários seguintes, os resultados apontam uma direção oposta, com efeitos sucessivamente mais fracos nas redes positivas, indicando menor convergência do atributo entre as espécies positivamente associadas, e efeitos mais fortes na rede negativa, indicando maior dispersão nos atributos das espécies negativamente associadas. O cenário de menor amplitude de nicho ($A = 0,01$) foi o único em que foram encontrados valores não significativos de Ad ($p > 0,05$) em 5 rodadas (16,7%), na porção negativa das associações.

Tabela 2. Média (e desvio padrão) dos tamanhos de efeito da estimativa de assortatividade das sub-redes positivas (+), e negativas (-) em três cenários de simulações em que foi manipulada a amplitude de nicho (A) das espécies. No primeiro cenário as espécies são altamente especializadas (A = 0,1), no segundo elas são moderadamente especializadas (A = 0,3), e no terceiro elas são mais generalistas (A = 0,5).

	A = 0,1	A = 0,3	A = 0,5
(+)	-15,36 (3,50)	-11,95 (0,95)	-6,19 (2,29)
(-)	3,41 (1,65)	20,17 (1,88)	28,37 (3,10)

Discussão

Entender o papel dos fatores determinantes sobre a estrutura de metacomunidades não é uma tarefa fácil, particularmente quando não há informações disponíveis sobre esses fatores (Pillar et al. 2021). Uma solução encontrada por ecólogos é a investigação de padrões funcionais e padrões de coocorrências das espécies, pois estes são comumente considerados os melhores indicadores disponíveis sobre as condições predominantes (De Cáceres & Legendre 2008). Esse estudo demonstrou como a estimativa de assortatividade baseada em distâncias da rede de associações pode ser uma alternativa para investigar o papel de fatores desconhecidos sobre a estrutura de metacomunidades mediados pelos atributos das espécies.

A avaliação de cenários de simulação de metacomunidades sob a influência de mecanismos conhecidos apresentou resultados que corresponderam satisfatoriamente às nossas expectativas. Em todos os cenários de simulação, o método descrito foi capaz de identificar corretamente os atributos, ou a combinação de atributos, com a maior contribuição para a estrutura das metacomunidades. O fato de a combinação de um atributo neutro e um atributo importante produzirem um padrão significativo de assortatividade levanta um questionamento necessário sobre o critério de seleção dos atributos. Em um caso similar, Pillar *et al.* (2021) sugerem considerar uma combinação de atributos apenas quando estes forem significativos quando avaliados individualmente. De modo geral, os resultados demonstraram o poder desse

método em detectar padrões nos atributos funcionais, e um número aceitável de falsos positivos no caso de atributos neutros (erro tipo II). Este trabalho também demonstrou que a investigação de perfis de assortatividade pode ser mais esclarecedora sobre o papel dos fatores sobre as respostas das espécies ao ambiente. Manipulando a amplitude de nicho das espécies simuladas, foram identificados padrões contrastantes nos perfis de mixagem. Um fator ambiental relacionado a uma menor amplitude de nicho das espécies produziu padrões mais fortes de convergência funcional nas associações positivas, e padrões mais fracos de dispersão funcional nas associações negativas. Um aumento da amplitude de nicho resultou em padrões mais fracos de convergência funcional, e padrões mais fortes de dispersão funcional.

Os capítulos anteriores haviam demonstrado como a investigação de aspectos topológicos relacionados à integração ecológica (capítulo I, centralização) e agrupamento de espécies (capítulo II, transitividade e modularidade) podem ajudar a revelar a organização de metacomunidades em resposta a fatores ambientais. Neste capítulo, foi demonstrado como integrar informações sobre os atributos funcionais das espécies para melhor compreender esses fatores. Esta abordagem também apresenta algumas vantagens em relação a outros métodos disponíveis, pois oferece uma descrição mais detalhada da relação entre padrões funcionais e padrões de coocorrência. Porém, embora possa parecer convidativo comparar os resultados entre redes de diferentes sistemas (e.g., o quanto um dado atributo é mais importante em metacomunidades sob diferentes tratamentos), esse método apresenta limitações quanto a isso. Um atributo importante em uma metacomunidade com muito poucas associações pode apresentar um efeito mais forte do que um atributo importante em uma metacomunidade com muitas associações. Além disso, um assunto que merece atenção é o quanto esta estimativa é sensível ao tamanho da rede (número de espécies e de associações). Cabe também destacar que a capacidade da assortatividade detectar padrões funcionais nas associações em comunidades naturais é dependente da qualidade de dados sobre as ocorrências das espécies nas

comunidades, e de atributos funcionais relevantes na escala espacial e temporal das comunidades (de Bello et al. 2013). Por fim, nós autores esperamos que as possibilidades apresentadas aqui encorajem o uso de ferramentas de redes entre cientistas da vegetação na investigação da organização de metacomunidades.

Referências

- Cadotte, M. W., & Tucker, C. M. (2017). Should environmental filtering be abandoned?. *Trends in ecology & evolution*, 32(6), 429-437.
- de Bello, F., Vandewalle, M., Reitalu, T., Lepš, J., Prentice, H. C., Lavorel, S., & Sykes, M. T. (2013). Evidence for scale-and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101(5), 1237-1244.
- De Cáceres, M., & Legendre, P. (2008). Beals smoothing revisited. *Oecologia*, 156, 657-669.
- Debastiani, V. J., Muller, S. C., Oliveira, J. M., Rocha, F. S., Sestren-Bastos, M. C., & Duarte, L. D. S. (2015). Recurrent patterns of phylogenetic habitat filtering in woody plant communities across phytogeographically distinct grassland-forest ecotones. *Community Ecology*, 16(1), 1-9.
- Duarte, L. D. S. (2011). Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos*, 120(2), 208-215.
- Duarte, L. D., Debastiani, V. J., Carlucci, M. B., & Diniz-Filho, J. A. F. (2018). Analyzing community-weighted trait means across environmental gradients: should phylogeny stay or should it go?. *Ecology*, 99(2), 385-398.
- Farine, D. R. (2014). Measuring phenotypic assortment in animal social networks: weighted associations are more robust than binary edges. *Animal Behaviour*, 89, 141-153.
- Goodall, D. W. (1953). Objective methods for the classification of vegetation. I. The use of positive interspecific correlation. *Australian Journal of Botany*, 1(1), 39-63.
- Gotelli, N. J., & Ulrich, W. (2010). The empirical Bayes approach as a tool to identify non-random species associations. *Oecologia*, 162, 463-477.
- Griffith, D. M., Veech, J. A., & Marsh, C. J. (2016). Cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R. *Journal of Statistical Software*, 69, 1-17.
- Jing, G., Cheng, J., Su, J., Wei, L., Hu, T., & Li, W. (2019). Community-weighted mean traits play crucial roles in driving ecosystem functioning along long-term grassland restoration gradient on the Loess Plateau of China. *Journal of Arid Environments*, 165, 97-105.
- Jonhson, S., Domínguez-García, V., & Muñoz, M. A. (2013). Factors determining nestedness in complex networks. *PloS one*, 8(9), e74025.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305.

- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). Numerical ecology. Elsevier.
- Newman, M. E. (2003). Mixing patterns in networks. *Physical review E*, 67(2), 026126.
- Pelechrinis, K., & Wei, D. (2016). VA-index: quantifying assortativity patterns in networks with multidimensional nodal attributes. *PloS one*, 11(1), e0146188.
- Pillar, V. D. (2002). SYNCSA: software for character-based community analysis. Porto Alegre: UFRGS.
- Pillar, V. D., Duarte, L. D. S., Sosinski, E. E., & Joner, F. (2009). Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, 20(2), 334-348.
- Pillar, V. D., Sabatini, F. M., Jandt, U., Camiz, S., & Bruelheide, H. (2021). Revealing the functional traits linked to hidden environmental factors in community assembly. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12976.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Stone, L., & Roberts, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 85, 74-79.
- Veech, J. A. (2013). A probabilistic model for analyzing species co-occurrence. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 252-260.
- Veech, J. A. (2014). The pairwise approach to analyzing species co-occurrence. *Journal of Biogeography*, 41(6), 1029-1035.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho contribui para formalizar o uso de redes como uma ferramenta na investigação da estrutura de metacomunidades. Apresentamos uma revisão de alguns dos principais métodos de redes e discutimos a sua interpretação no contexto da teoria moderna de comunidades para auxiliar cientistas da vegetação no uso desta abordagem. Discutimos o papel de filtros ambientais sobre redes de associações, demonstrando através de simulações como metacomunidades sob um único ou múltiplos espectros ambientais devem produzir redes com padrões topológicos contrastantes. Argumentamos que algumas características desejáveis em descritores da estrutura de metacomunidades são:

- (i) Tornar aparente padrões intrínsecos dos sistemas ecológicos a partir de uma inspeção visual.
- (ii) Quantificar padrões de interesse sobre a estrutura de metacomunidades
- (iii) Avaliar o quanto a estimativa sobre algum padrão observado difere de expectativas nulas
- (iv) Possibilitar a comparação entre estimativas observadas em diferentes sistemas, como na avaliação de diferentes tratamentos ou em meta-análises.

Neste trabalho, demonstramos que a abordagem de redes de associações apresenta todas estas qualidades, destacando o potencial dessas ferramentas na descrição de metacomunidades, e na investigação dos mecanismos de montagem.

Investigar padrões na distribuição das espécies sempre guiou a ecologia de comunidades (Goodall 1953, MacArthur & Levins 1967). Ainda assim, sumarizar e descrever a complexidade encontrada em ecossistemas na natureza ainda representa um desafio (Lawton 1999). Uma das vantagens do uso da abordagem de rede em relação aos descritores tradicionais na ecologia, é que as espécies aleatoriamente distribuídas devem ter pouca influência sobre a estrutura das associações (Veech 2014). Outra vantagem é a flexibilidade em investigar associações positivas e negativas separadamente ou integralmente, revelando diferentes aspectos da estrutura de metacomunidades. Adicionalmente, a abordagem de redes oferece um arcabouço único para investigar diversos padrões de interesse. Estimativas sobre a conectividade de redes, como a conectância e a centralidade podem revelar aspectos interessantes sobre a integração ecológica. Estimativas sobre o agrupamento de nós, como a transitividade, podem ser usadas para quantificar a tendência das espécies formarem grupos. Coeficientes de agrupamento, como Louvain e Spinglass, podem ser usados para classificar as espécies em grupos a partir das suas associações, enquanto a estimativa de modularidade oferece uma forma de quantificar o quanto existem limites bem evidentes entre os grupos. Com a investigação de padrões de mixagem é também possível relacionar a forma como as associações entre espécies estão distribuídas com seus atributos funcionais, facilitando a compreensão dos fatores que estruturam metacomunidades. Adicionalmente, estimativas sobre a topologia de redes estão em constante desenvolvimento em diversas áreas da ciência (Barabasi 2013), e carregam o potencial de investigar muitas questões de interesse na Ecologia.

Enquanto ainda existem controvérsias sobre o uso de padrões de coocorrência, particularmente quanto à inferência de mecanismos determinantes (Blanchet et al. 2020), demonstramos que estes padrões podem ser mais informativos por meio de redes de associações. No entanto, reforçamos que as análises apresentadas (com exceção da estimativa de assortatividade) não provêm evidências diretas sobre os mecanismos ecológicos que produzem as associações. Ao invés disso, as próprias ocorrências das espécies são usadas para revelar certos padrões estruturais em metacomunidades. Assim, a caracterização da topologia de redes serve como um ponto de partida, revelando aspectos estruturais que merecem atenção, o que deve contribuir para a formulação de perguntas mais específicas, e guiar esforços para a obtenção de dados adicionais e realização de experimentos, por exemplo. A capacidade de

detecção desses padrões também está sujeita à escala em que as comunidades são amostradas, sua extensão espacial e o grão, por exemplo. Em trabalhos futuros pretendemos introduzir uma forma de avaliar a sensibilidade ao tamanho amostral das estimativas sobre redes de associações. Por fim, destacamos que a abordagem de redes de associações pode abrir novos caminhos na investigação de comunidades ecológicas, e esperamos que este trabalho contribua com os esforços em desenvolver uma abordagem unificadora sobre a teoria de redes e a teoria moderna de comunidades.

REFERÊNCIAS

- Barabási, A. L. (2013). Network science. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 371(1987), 20120375.
- Blanchet, F. G., Cazelles, K., & Gravel, D. (2020). Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters*, 23(7), 1050-1063.
- Goodall, D. W. (1953). Objective methods for the classification of vegetation. I. The use of positive interspecific correlation. *Australian Journal of Botany*, 1(1), 39-63.
- Lawton, J. H. (1999). Are there general laws in ecology?. *Oikos*, 177-192.
- MacArthur, R. H., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101(921), 377-385.
- Veech, J. A. (2014). The pairwise approach to analyzing species co-occurrence. *Journal of Biogeography*, 41(6), 1029-1035.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Apêndice S1. Códigos na linguagem R utilizados para obter e visualizar redes de associações, e analisar seus aspectos topológicos.

```

library(cooccur)
library(igraph)

### Gera uma rede a partir de uma lista dos pares de espécies com padrão significativo
### de coocorrência, utilizando a função "cooccur"
### w = matriz de incidências
### i = porcentagem mínima de ocorrências para as espécies serem consideradas
netmaker <- function(w,i=0.3){
  ##### Preparação da matriz de incidências: transforma em binário, remove comunidades vazias
  ##### e remove espécies que ocorrem em uma porcentagem das comunidades menor que i
  w[w> 0] <- 1
  w <- w[, colSums(w) >= round(nrow(w)*i)]
  w <- w[rowSums(w) != 0, ]

  ##### Avalia padrões significativos de coocorrência (função cooccur)
  coocor <- cooccur(t(w), type="spp_site", thresh=TRUE, spp_name = TRUE)
  result <- print(coocor)

  ##### Obtém uma lista dos pares de espécies
  edg <- result[,c(10,11)]

  ##### Transforma a lista em um grafo
  network <- graph_from_data_frame(d=edg, v=NULL, directed=F)

  ##### Define pesos para as ligações baseado em tamanhos de efeito
  ##### Útil para definir o sinal das ligações (+,-)

  E(network)$weight <- (result[,5] - result[,7])/ncol(x)
  return(network)
}

```


Obtém a porção positiva (mode="pos") ou negativa (mode="neg") da rede de associações

```

subnet <- function(network, mode=c("pos","neg")){
  if(mode == "pos"){
    x <- delete_edges(network, E(network)[weight < 0])
    x <- delete_vertices(x,V(x)[degree(x)==0])
  }
  if(mode == "neg"){
    x <- delete_edges(x, E(x)[weight > 0])
    x <- delete_vertices(x,V(x)[degree(x)==0])
  }
  return(x)
}

```

Conectância da rede total (C), positiva (C+) e negativa (C-),

tamanhos de efeito (CSES) e valores de p em relação a distribuição nula

w = matriz de incidências (comunidades em linhas e espécies em colunas)

null = modelo nulo para aleatorização da matriz, o padrão é o sim2 do pacote EcoSimR

i = define a porcentagem mínima de comunidades para manter as espécies

k = número de aleatorizações da matriz (pode demorar em matrizes grandes)

library(EcoSimR) # <https://github.com/GotelliLab/EcoSimR>

```

Cses <- function(w,null=sim2,i=0.3,k = 500){

```

```

  ###preparando os dados

```

```

  w[w> 0] <- 1

```

```

  w <- w[, colSums(w) >= round(nrow(w)*i)] # remove sp com menos ocorrencias que i (0-1)

```

```

  w <- w[rowSums(w) != 0, ] # remove comunidades vazias

```

```

  ### C, C+, C- observados

```

```

  n.sp <- ncol(w)

```

```

  possib <- (n.sp*(n.sp-1))/2

```

```

  cooc <- cooccur(t(w), type="spp_site", thresh=TRUE, spp_name=FALSE)

```

```

  Co <- (cooc$positive + cooc$negative)/possib

```

```

  Co.pos <- cooc$positive/possib

```

```

  Co.neg <- cooc$negative/possib

```

```

#####distrib. nula
C <- vector()
C.pos <- vector()
C.neg <- vector()

for (i in 1:k) {
  ale <- sim2(t(w))

  n.sp <- nrow(ale)
  possib <- (n.sp*(n.sp-1))/2

  ##### C, C+, C- nulo
  cooc <- cooccur(ale, type="spp_site", thresh=TRUE, spp_name=FALSE)
  C[i] <- (cooc$positive + cooc$negative)/possib
  C.pos[i] <- cooc$positive/possib
  C.neg[i] <- cooc$negative/possib

}

###calculando valores de p
null_greater <- sum(C >= Co)
null_smaller <- sum(C <= Co)
C.pvalue <- min(null_greater, null_smaller) / length(C)

null_greater <- sum(C.pos >= Co.pos)
null_smaller <- sum(C.pos <= Co.pos)
Cpos.pvalue <- min(null_greater, null_smaller) / length(C.pos)

null_greater <- sum(C.neg >= Co.neg)
null_smaller <- sum(C.neg <= Co.neg)
Cneg.pvalue <- min(null_greater, null_smaller) / length(C.neg)

###Resultados
res <- c(Co, mean(C), sd(C), (Co - mean(C))/sd(C), C.pvalue, Co.pos, mean(C.pos), sd(C.pos), (Co.pos -
  mean(C.pos))/sd(C.pos), Cpos.pvalue, Co.neg, mean(C.neg), sd(C.neg), (Co.neg -
  mean(C.neg))/sd(C.neg), Cneg.pvalue)

```

```

names(res)<- c("C","mean C(null)","sd C(null)", "Cses","pvalue.C","C+","mean C+(null)","sd C+(null)",
             "C+ses","pvalue.C+","C-","mean C-(null)","sd C-(null)", "C-ses","pvalue.C-")

return(res)
}

```

```

###           Centralização, tamanhos de efeito e valores de p
### x = grafo (objeto classe igraph)
### centralization = método para a centralização (centralization.closeness ou centralization.degree)
### k = número de aleatorizações

```

```

Centses <- function (x,centralization=centralization.closeness, k = 1000){
##### Preparação da rede obs
x <- delete_edge_attr(x, "weight")
if(is.connected(x)==TRUE){
cent <- centralization.closeness(x, normalized=TRUE)$centralization
} else {
largc <- which.max(sizes(components(x))) #qual é o maior componente conectado do grafo?
x <- induced.subgraph(x, which(membership(components(x)) == largc))
cent <- centralization(x,normalized=TRUE)$centralization
}
#####Redes aleatórias#####
CENT <- vector()
for (i in 1:k) {
erdos <- sample_gnm(vcount(x), ecount(x), directed=FALSE, loops=FALSE)
V(erdos)$name <- V(x)$name
if(is.connected(erdos)==TRUE){
CENT[i] <- centralization(erdos,normalized=TRUE)$centralization
} else {
while(is.connected(erdos)==FALSE){
erdos <- sample_gnm(vcount(x), ecount(x), directed=FALSE, loops=FALSE)
V(erdos)$name <- V(x)$name
}
CENT[i] <- centralization(erdos,normalized=TRUE)$centralization
}
}
}

```

```

media <- mean(CENT)
dep <- sd(CENT)
ses <- (cent-media)/dep
null_greater <- sum(cent >= CENT)
null_smaller <- sum(cent <= CENT)
pvalue <- min(null_greater, null_smaller) / length(CENT)

res <- c(cent, media, dep, ses, pvalue)
names(res) <- c("obs", "mean", "sd", "SES", "pvalue")
return(res)
}

### Transitividade, tamanho de efeito e valor de p
### x = grafo (objeto classe igraph)
### k = número de aleatorizações da rede

Tses <- function (x, k = 1000){
  ##### Preparação da rede obs
  t.obs <- transitivity(x, weights=NA)

  #####Redes aleatórias#####
  t.erd <- vector()
  for (i in 1:k) {
    erdos <- sample_gnm(vcount(x), ecount(x), directed=FALSE, loops=FALSE)
    t.erd[i] <- transitivity(erdos, weights=NA)
  }
  media <- mean(t.erd)
  dep <- sd(t.erd)
  ses <- (t.obs-media)/dep
  null_greater <- sum(t.obs >= t.erd)
  null_smaller <- sum(t.obs <= t.erd)
  pvalue <- min(null_greater, null_smaller) / length(t.erd)
  res <- c(t.obs, media, dep, ses, pvalue)
  names(res) <- c("obs", "mean", "sd", "SES", "p.value")
  return(res)
}

```

```

### Modularidade, tamanho de efeito e valor de p
### x = grafo (objeto classe igraph)
### g = parâmetro de resolução
### g.minus = parâmetro de resolução de ligações negativas
### k = número de aleatorizações da rede (Spinglass pode demorar em redes grandes)

### Spinglass
Modspines <- function (x, g=1, g.minus=1, k = 300){
##### Preparação da rede obs
E(x)$weight[E(x)$weight>0] <- 1
E(x)$weight[E(x)$weight<0] <- -1
if(is.connected(x)==TRUE){
  com <- spinglass.community(x, implementation = "neg",gamma=g,gamma.minus=g.minus)
  spin.obs <- com$modularity
  members <- com$membership
  names(members)<- V(x)$name
} else {
  largc <- which.max(sizes(components(x))) #qual é o maior componente conectado do grafo?
  x <- induced.subgraph(x, which(membership(components(x)) == largc))
  com <- spinglass.community(x, implementation = "neg",gamma=g,gamma.minus=g.minus)
  spin.obs <- com$modularity
  members <- com$membership
  names(members)<- V(x)$name
}
#####Redes aleatórias#####
spin.erd <- vector()
for (i in 1:k) {
  erdos <- sample_gnm(vcount(x), ecount(x), directed=FALSE, loops=FALSE)
  V(erdos)$name <- V(x)$name
  E(erdos)$weight <- sample(E(x)$weight, replace=TRUE)

  while(is.connected(erdos)==FALSE){
    erdos <- sample_gnm(vcount(x), ecount(x), directed=FALSE, loops=FALSE)
    V(erdos)$name <- V(x)$name
  }
}

```

```

E(erdos)$weight <- sample(E(x)$weight, replace=TRUE)
}
spin.erd[i] <- spinglass.community(erdos, implementation = "neg", gamma=g, gamma.minus=g.minus)$modularity
}
media <- mean(spin.erd)
dep <- sd(spin.erd)
ses <- (spin.obs-media)/dep
null_greater <- sum(spin.obs >= spin.erd)
null_smaller <- sum(spin.obs <= spin.erd)
pvalue <- min(null_greater, null_smaller) / length(spin.erd)
res <- c(spin.obs, media, dep, ses, pvalue, max(members))
names(res) <- c("obs", "mean", "sd", "SES", "p.value", "modules")
print(members)
return(res)
}

```

Louvain

```

Modlouvses <- function (x, g=1, k = 1000){
##### Rede observada #####
com <- cluster_louvain(x,resolution=g, weights=NA)
members <- com$membership
mod.obs <- com$modularity[1]
##### Redes aleatórias #####
mod.erd <- vector()
for (i in 1:k) {
  erdos <- sample_gnm(vcount(x), ecount(x), directed=FALSE, loops=FALSE)
  V(erdos)$name <- V(x)$name
  mod.erd[i] <- cluster_louvain(erdos,resolution=g, weights=NA)$modularity[1]
}
null_greater <- sum(mod.erd >= mod.obs)
null_smaller <- sum(mod.erd <= mod.obs)
pvalue <- min(null_greater, null_smaller) / length(mod.erd)

media <- mean(mod.erd)
dep <- sd(mod.erd)
ses <- (mod.obs-media)/dep

```

```

res <- c(mod.obs, media, dep, ses, max(members),pvalue)
names(res) <- c("obs","mean","sd","SES","modules","pvalue")
print(members)
return(res)
}

```

Assortatividade, tamanho de efeito e valor de p

```

### x = grafo (objeto classe igraph)
### dist.dat = matriz quadrada de distâncias, precisa conter todos os elementos
### k = número de aleatorizações da rede
### * Os nomes das espécies em x e dist.dat precisam ser iguais

```

```

Asdistses <- function(x,dist.dat, k=1000){
  #preparar as redes positiva e negativa
  net_pos <- delete_edges(x, E(x)[weight < 0])
  net_pos <- delete_vertices(net_pos,V(net_pos)[degree(net_pos)==0]) # exclui nós com grau 0
  net_neg <- delete_edges(x, E(x)[weight > 0])
  net_neg <- delete_vertices(net_neg,V(net_neg)[degree(net_neg)==0])

  #transforma em listas de ligacoes
  edgl.pos <- as_edgelist(net_pos)
  edgl.neg <- as_edgelist(net_neg)

  dis<-vector()
  #estima a distancia nos atributos dos nós terminais em cada ligação
  for(i in 1:nrow(edgl.pos)){
    posi <- c(edgl.pos[i,1],edgl.pos[i,2])
    dis[i] <- dist.dat[posi[1],posi[2]]
  }
  obs.pos <- mean(dis)
  dis<-vector()
  for(i in 1:nrow(edgl.neg)){
    posi <- c(edgl.neg[i,1],edgl.neg[i,2])
    dis[i] <- dist.dat[posi[1],posi[2]]
  }
}

```

```

}
obs.neg <- mean(dis)

epos <- vector()
eneg <- vector()
s.dist.dat <- dist.dat

for (s in 1:k) {
  erdos.pos <- sample_gnm(ncol(dist.dat), ecount(net_pos), directed=FALSE, loops=FALSE)
  erdos.neg <- sample_gnm(ncol(dist.dat), ecount(net_neg), directed=FALSE, loops=FALSE)
  erdos.pos <- delete_vertices(erdos.pos, V(erdos.pos)[degree(erdos.pos)==0]) #remove nós com grau 0
  erdos.neg <- delete_vertices(erdos.neg, V(erdos.neg)[degree(erdos.neg)==0])
  erd.pos <- as_edgelist(erdos.pos)
  erd.neg <- as_edgelist(erdos.neg)
  s.dist.dat <- dist.dat[, sample(ncol(dist.dat))]
  s.dist.dat <- s.dist.dat[sample(nrow(dist.dat)),]

  for(i in 1:nrow(erd.pos)){
    posi <- c(erd.pos[i,1],erd.pos[i,2])
    dis[i] <- s.dist.dat[posi[1],posi[2]]
  }
  epos[s] <- mean(dis)

  for(i in 1:nrow(erd.neg)){
    posi <- c(erd.neg[i,1],erd.neg[i,2])
    dis[i] <- s.dist.dat[posi[1],posi[2]]
  }
  eneg[s] <- mean(dis)
}

media.pos <- mean(epos)
dep.pos <- sd(epos)
ses.pos <- (obs.pos - media.pos)/dep.pos
null_greater <- sum(epos >= obs.pos)
null_smaller <- sum(epos <= obs.pos)

```



```

p.pos <- min(null_greater, null_smaller) / length(epsos)

media.neg <- mean(eneg)
dep.neg <- sd(eneg)
ses.neg <- (obs.neg - media.neg)/dep.neg
null_greater <- sum(eneg >= obs.neg)
null_smaller <- sum(eneg <= obs.neg)
p.neg <- min(null_greater, null_smaller) / length(eneg)

res <- c(obs.pos,media.pos,dep.pos,ses.pos,p.pos,obs.neg,media.neg,dep.neg,ses.neg,p.neg)
names(res)<-c("obs.pos","mean.pos","sd.pos","SES.pos","p.pos","obs.neg","mean.neg","sd.neg","SES.neg","p.neg")
return(res)
}

```

Exemplo de representação gráfica de redes com ordenação

```
### w = matriz de incidências (comunidades como linhas e espécies como colunas)
```

```
### x = grafo (objeto classe igraph)
```

```
### obter distância entre as espécies e ordenação
```

```
dist_com <- vegdist(t(w), method="jaccard")
```

```
pcoa_com <- cmdscale(sqrt(dist_com))
```

```
x <- netmaker(w)
```

```
### os nomes das espécies na rede e na ordenação precisam ser iguais
```

```
common_names <- intersect(V(x)$name,rownames(pcoa_com))
```

```
### obter coordenadas da ordenação
```

```
coords <- pcoa_com[common_names,]
```

```
### usa a função plot para gerar a representação gráfica da rede
```

```
### é possível modificar características dos nós e das ligações
```

```
plot(x, vertex.size=5,vertex.color="darkgrey",vertex.label=NA,
     edge.color=ifelse(E(x)$weight>0, "chartreuse4", "darkmagenta"),
     layout= coords, axes=TRUE)
```

Apêndice S2.1. Parâmetros utilizados nos cenários de simulação de metacomunidades do capítulo 1 utilizando o programa SYNCOSA, incluindo cenários em que as espécies se distribuem aleatoriamente (Aleatória), em resposta a um único espectro ambiental (1 Dim.), e em resposta a três espectros independentes (3 Dim.).

Parâmetros	Aleatória	1 Dim.	3 Dim.
Number of communities	500	500	500
Number of OTUs:	60	60	60
Number of traits:	1	1	3
Input is a OTUs x traits matrix (t) or a trait x traits correlation matrix?	c	c	c
Traits are generated as the product of other traits?	n	n	n
Enter data file name:	corr_1t.txt	corr_1t.txt	corr_3t.txt
Generate OTUs x traits matrix with uniform (u) or normal (n) distribution of values in each trait?	u	u	u
Specify or generate the parameters (center and slope) of the logistic function at random	r	r	r
Minimum and maximum center of antisymmetry of the logistic function for the dispersal kernel (0-1)	0.3 0.3	0.3 0.3	0.3 0.3
Specify the range for the slope (negative) in the center of antisymmetry of the logistic function	-4 -4	-4 -4	-4 -4
Specify community site coordinates or generate at random?	r	r	r
Specify the number of factors:	1	1	3
Specify the environmental data as a factors x sites matrix or generate as a factor x factor correlation matrix?	c	c	c
Name of the file:	corr_1t.txt	corr_1t.txt	corr_3t.txt
Generate factors x sites matrix with uniform (u) or normal (n) distribution of values in each factor?	u	u	u
Consider double interactions between factors?	n	n	n
Name of the file with matrix of parameters for linear models of community responses to ecosystem conditions:	theta_1t0.txt	theta_1t.3.txt	theta_3t.3.txt
Name of the file with matrix of parameters for linear models of community effects :	phi_1t0.txt	phi_1t0.txt	phi_3t0.txt
Specify for each site the parameters (center and slope) for site inertia to community effects, or generate at random?	r	r	r
Specify the minimum and maximum center of antisymmetry of the logistic function for site inertia:	1 1	1 1	1 1
Specify the range for the slope (negative) in the center of antisymmetry of the logistic function for site inertia:	-5 -5	-5 -5	-5 -5
Weight abundances of OTUs by their age in each community?	n	n	n
Specify for each OTU or generate at random the parameters (center and slope) for probability of survival to distance between OTU traits and expected traits?	r	r	d

Specify the minimum and maximum center of antisymmetry of the logistic function for survival probability:	1 1	0.3 0.3	surv3.txt
Specify the range for the slope (negative) in the center of antisymmetry of the logistic function for the survival probability:	-20 -20	-2 -2	
Specify for each OTU, or generate at random the parameters for the density dependence function?	r	r	r
Specify the minimum and maximum center of antisymmetry of the logistic function for density dependence:	0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5
Specify the range for the slope (negative) in the center of antisymmetry of the logistic function for density dependence:	-5 -5	-5 -5	-5 -5
Specify for each OTU or generate at random the maximum lifespan in years?	r	r	r
Specify the minimum and maximum random lifespan values (years):	25 25	25 25	25 25
Specify for each OTU or generate at random the parameters (center and slope) for the age-related survivorship function?	r	r	r
Specify the minimum and maximum center of antisymmetry of the logistic function for age-related survivorship:	0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5
Specify the range for the slope (negative) in the center of antisymmetry of the logistic function for age-related survivorship:	-5 -5	-5 -5	-5 -5
Specify the maximum average number of individuals per community:	100	100	100
Specify the duration of the simulation (in years):	250	250	250
Specify the number of iterations (cycles of colonization and extinction) per year:	50	50	50

Apêndice S2.2. Parâmetros utilizados nos cenários de simulação de metacomunidades do capítulo 2 utilizando o programa SYNCSA, incluindo cenários com diferentes amplitudes de nicho (0,5, 0,1, 0,3) para demonstrar a estimativa de transitividade, e cenários com diferentes estruturas de grupos (Clementsiano, Misto e Gleasoniano) para demonstrar a estimativa de modularidade.

Transitividade			Modularidade		
0.05	0.1	0.3	Clementsiano	Misto	Gleasoniano
A	A	A	A	A	A
500	500	500	500	500	500
60	60	60	62	62	60
1	1	1	1	1	1
c	c	c	t	t	c
n	n	n	3atrait.txt	3a15trait.txt	n

corr_lt.txt	corr_lt.txt	corr_lt.txt			corr_lt.txt
u	u	u			n
r	r	r	r	r	r
0.3 0.3	0.3 0.3	0.3 0.3	0.3 0.3	0.3 0.3	0.3 0.3
-4 -4	-4 -4	-4 -4	-4 -4	-4 -4	-4 -4
r	r	r	r	r	r
l	l	l	l	l	l
c	c	c	c	c	c
corr_lt.txt	corr_lt.txt	corr_lt.txt	corr_lt.txt	corr_lt.txt	corr_lt.txt
u	u	u	u	u	u
n	n	n	n	n	n
theta_lt.5.txt	theta_lt.5.txt	theta_lt.5.txt	theta_lt.5.txt	theta_lt.5.txt	theta_lt.5.txt
phi_lt0.txt	phi_lt0.txt	phi_lt0.txt	phi_lt0.txt	phi_lt0.txt	phi_lt0.txt
r	r	r	r	r	r
1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5
n	n	n	n	n	n
r	r	r	r	r	r
0.05 0.05	0.1 0.1	0.3 0.3	0.1 0.1	0.1 0.1	0.1 0.1
-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5
r	r	r	d	d	r
0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5	dens.txt	dens.txt	0.5 0.5
-5 -5	-5 -5	-5 -5			-5 -5
r	r	r	r	r	r
25 25	25 25	25 25	25 25	25 25	25 25
r	r	r	r	r	r
0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5

-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5
300	300	300	300	300	300
250	250	250	250	250	250
50	50	50	50	50	50

Apêndice S2.3. Parâmetros utilizados nos cenários de simulação de metacomunidades do capítulo 3 utilizando o programa SYNCOSA para avaliar a estimativa de assortatividade. Inclui cenários para comparar a importância relativa de dois atributos, em que t1 é mais importante que t2 ($t1 > t2$), t1 e t2 são igualmente importantes ($t1 = t2$) e t2 é neutro, e cenários para comparar a contribuição dos atributos para a porção positiva e negativa das associações sob diferentes amplitudes de nicho (0,1, 0,3, 0,5).

Comparação t1 e t2			Amplitude de nicho		
t1 > t2	t1 = t2	t2 neutro	0.1	0.3	0.5
A	A	A	A	A	A
500	500	500	500	500	500
60	60	60	60	60	60
2	2	2	1	1	1
c	c	c	c	c	c
n	n	n	n	n	n
corr_2t.txt	corr_2t.txt	corr_2t.txt	corr_1t.txt	corr_1t.txt	corr_1t.txt
u	u	u	u	u	u
r	r	r	r	r	r
0.3 0.3	0.3 0.3	0.3 0.3	0.3 0.3	0.3 0.3	0.3 0.3
-4 -4	-4 -4	-4 -4	-4 -4	-4 -4	-4 -4
r	r	r	r	r	r
2	2	2	1	1	1
c	c	c	c	c	c
corr_2t.txt	corr_2t.txt	corr_2t.txt	corr_1t.txt	corr_1t.txt	corr_1t.txt
u	u	u	u	u	u

n	n	n	n	n	n
theta_2t0.2.txt	theta_2t0.txt	theta_2t.n.txt	theta_1t.5.txt	theta_1t.5.txt	theta_1t.5.txt
phi_2t0.txt	phi_2t0.txt	phi_2t0.txt	phi_1t0.txt	phi_1t0.txt	phi_1t0.txt
r	r	r	r	r	r
1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5
n	n	n	n	n	n
r	r	d	r	r	r
0.3 0.3	0.3 0.3	surv.2t.n.txt	0.1 0.1	0.3 0.3	0.5 0.5
-5 -5	-5 -5		-5 -5	-5 -5	-5 -5
r	r	r	r	r	r
0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5
-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5
r	r	r	r	r	r
25 25	25 25	25 25	25 25	25 25	25 25
r	r	r	r	r	r
0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5	0.5 0.5
-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5	-5 -5
200	200	200	300	300	300
250	250	250	250	250	250
50	50	50	50	50	50
