

Dinámica a otro nivel: Ecología de metacomunidades

Dra. Monserrat Jiménez

Posdoctorado CONAHCyT. Departamento de Biología,
Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa

Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

Departamento de Biología, Universidad Autónoma
Metropolitana Unidad Iztapalapa

Dra. Esperanza Córdova Acosta

Departamento de Biología, Universidad Autónoma
Metropolitana Unidad Iztapalapa

Dr. Ernesto Vega

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y
Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México

Abstract

This paper analyses the structure and dynamics of metacommunities, emphasizing that natural communities are dynamic systems and not independent of regional processes. It presents theoretical models of metacommunity organization that describe patterns of this level of organization. These include the Clementsian, Gleasonian, uniform distribution, random and nested sets models. To analyze the structure of metacommunities, three key elements are used: coherence, species turnover and range boundary clustering. These structures would be defined by different combinations of deterministic and stochastic factors that influence the metacommunity structure. These factors would be integrated into the models of patch dynamics, species selection, mass effect and neutral. The metacommunity approach is fundamental to understand and confront processes such as land use change, habitat fragmentation and climate change.

Keywords: Metacommunities, turnover, mass effect, nested subsets.

Resumen

Este trabajo analiza la estructura y dinámica de metacomunidades, enfatizando que las comunidades naturales son sistemas dinámicos y no independientes de los procesos regionales. Presenta los modelos teóricos de organización metacomunitaria que describen patrones de este nivel de organización. Estos incluyen los modelos clementsiano, gleasoniano, de distribución uniforme, al azar y de conjuntos anidados. Para analizar la estructura de metacomunidades, se utilizan tres elementos clave: coherencia, recambio de especies y agrupamiento de límites de rangos.

Estas estructuras estarían definidas por diferentes combinaciones de factores determinísticos y estocásticos que influyen en la estructura metacomunitaria. Estos factores estarían integrados en los modelos de dinámica de parches, selección de especies, efecto de masa y neutral. El enfoque metacomunitario es fundamental para entender y enfrentar procesos como el cambio de uso del suelo, la fragmentación de hábitats y el cambio climático.

Palabras clave: Metacomunidades, recambio de especies, efecto de masa, subconjuntos anidados.

Estructura y dinámica de metacomunidades

Las comunidades naturales no surgen de la noche a la mañana, ni se mantienen estáticas en el tiempo, son sistemas dinámicos complejos donde las condiciones locales del medioambiente y las interacciones entre especies influyen patrones de coexistencia y abundancias relativas de las especies que van más allá de la escala local lo que destaca el papel fundamental del espacio y el tiempo en la comprensión de esos patrones.

La comprensión de las reglas y patrones de estructuración de comunidades es un tema central de la ecología de comunidades actual. Desde hace más de un siglo ha existido este interés; así, los trabajos de Clements (1916) sugieren que las comunidades están fuertemente estructuradas por factores determinísticos en tipos de comunidades específicas (discretas), ya que la composición está limitada por las características del hábitat y las interacciones entre las especies. Mientras que, para Gleason (1927), la estructura de comunidades representa

una situación en la que las especies responden de forma individualista a gradientes ambientales (temperatura, precipitación, altitud, disturbio, etc.) y, como resultado, la composición de la comunidad está dada a lo largo de un continuo independientemente de otras especies y la coexistencia es resultado de similitudes en los requerimientos y tolerancias ambientales. Debido a que generalmente las comunidades locales no se estructuran de manera independiente de los procesos que se llevan a cabo a escala regional (Mouquet y Loreau, 2002; Leibold *et al.* 2004), es necesario considerar el estudio de comunidades locales dentro de una metacomunidad, ya que probablemente los procesos que se llevan a cabo a estas dos escalas espaciales darán diferentes dinámicas que pueden alterar de manera directa o indirecta la diversidad local de especies (Leibold, *et al.* 2004); en otras palabras, las comunidades locales al estar interconectadas son influenciadas por procesos regionales tales como la dispersión y el filtrado ambiental, entre otros. Así, cada comunidad puede actuar como una fuente de propágulos para otras comunidades de la región lo que puede influir en la estructura y dinámica subsecuente de un nivel supracomunitario: la metacomunidad (Mouquet y Loreau, 2002). Esta se define como “un conjunto de comunidades locales que están conectadas por la dispersión de múltiples especies que pueden potencialmente interactuar” (Leibold, *et al.* 2004, p. 601). El ámbito del enfoque metacomunitario puede ir desde comunidades de microartrópodos en parches de líquenes sobre un tronco de un árbol (pequeña escala), hasta estudios a través de provincias biogeográficas o continentes (gran escala). Por lo tanto, el nivel de metacomunidad permite integrar dinámicas locales y regionales, así como evaluar procesos de ensamble, tales

como la limitación de la dispersión, filtros ambientales e interacciones bióticas (Leibold, *et al.*, 2004).

Considerando todo esto, identificar los patrones de distribución de las especies a nivel regional es importante para poder formular hipótesis sobre los posibles procesos que influyen en estas distribuciones (Presley y Willig, 2023). En general, se han identificado varios modelos teóricos sobre la distribución de las especies, además de los mencionados clementsiano y gleasoniano. Recientemente han cobrado auge cinco estructuras (Leibold y Mikkelsen, 2002) (Figura 1): (1) Clementsiana; son comunidades discretas que se reemplazan entre sí a lo largo de gradientes ambientales y comparten pocas especies con otras comunidades, y la coexistencia depende de la interacción entre las especies, lo que origina límites de rangos de distribución coincidentes para varias especies, como se observa en la figura 1a. (2) Gleasoniana; las especies se distribuyen individualmente a lo largo de gradientes ambientales independientemente de las otras especies, y la coexistencia es un resultado casual de las similitudes en sus requisitos y tolerancias (Gleason 1927), ver figura 1b. (3) Uniformemente dispersada; esta distribución es debido a que la competencia entre las especies provoca que éstas se distribuyan de manera uniforme a lo largo de gradientes formando comunidades no discretas (Tilman, 1982) ver Figura 1c. (4) Al azar; en este modelo no hay un patrón de distribución de las especies (Simberloff, 1983), ver Figura 1d. (5) Subconjuntos anidados; las comunidades pobres en especies forman conjuntos anidados de comunidades cada vez más ricas en especies (Patterson y Atmar, 1986), como se observa en la Figura 1e.

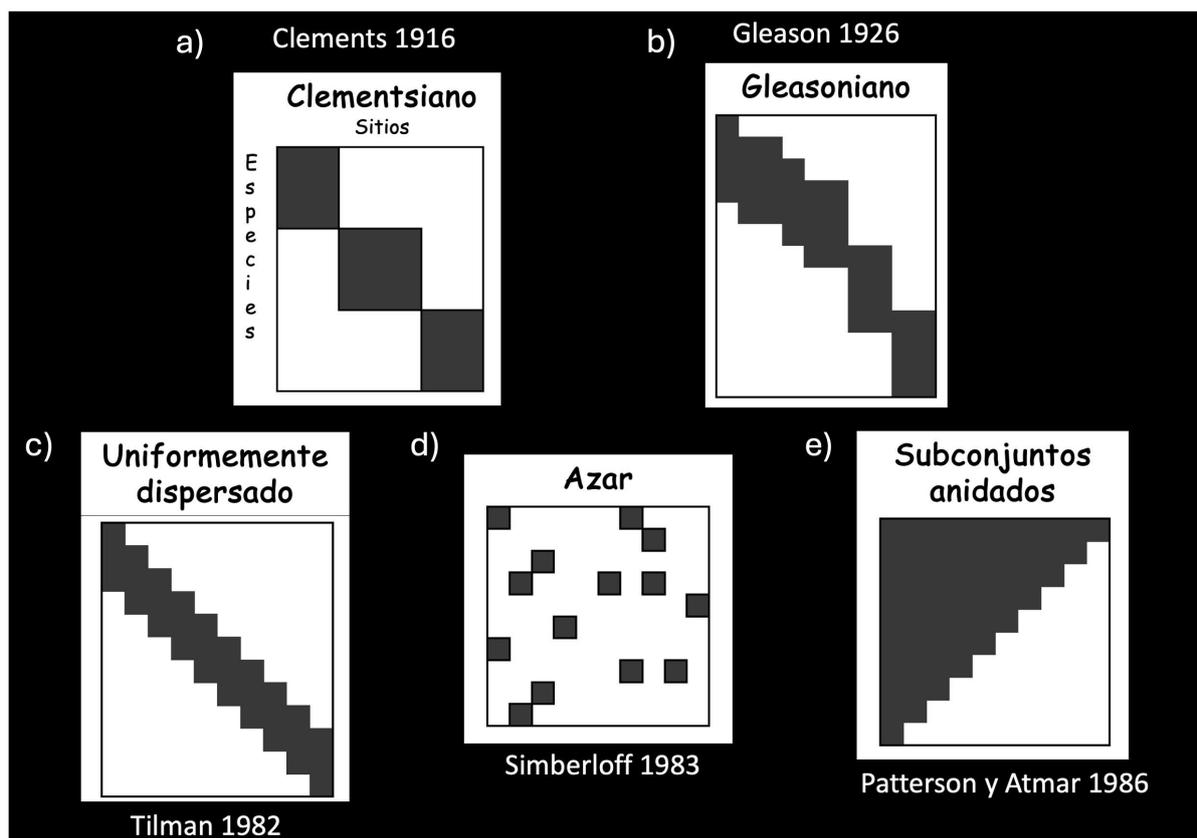


Figura 1: Representación gráfica de los cinco patrones idealizados de la distribución de las especies en una metacomunidad. Modificado de Leibold y Mikkelsen (2002, p39 - 41)

Elementos de la estructura de la metacomunidad

Para identificar si la distribución de las especies presentes en las comunidades locales dentro de una metacomunidad se ajusta a alguno de los patrones idealizados, Leibold y Mikkelsen en (2002), propusieron un análisis de elementos de la estructura de la metacomunidad (EMS, por sus siglas en inglés), a partir de las siguientes medidas: (1) Coherencia, que es el grado de continuidad en el rango de distribución de las especies a lo largo de un gradiente ambiental; si en un conjunto de comunidades locales, las especies presentan una distribución coherente, se observará una secuencia continua de ocurrencia de las especies a lo largo del gradiente (Figuras 1a, b, c y e). (2) Recambio de especies, que es el reemplazo de una especie por

otra entre comunidades, un ejemplo es el patrón clementsiano. En la figura 1a, se puede ver que las especies que están presentes en el primer bloque de sitios (en la esquina superior izquierda) no se encuentran presentes en los dos bloques restantes, es decir, son reemplazadas por otras especies en otras comunidades locales. (3) Agrupamiento de límites de rangos de distribución, que se refiere a cuán similares o diferentes son los límites de los rangos de distribución de las especies. Este análisis (EMS) se basa en un análisis multivariado de ordenación a lo largo de un gradiente indirecto, por ejemplo, cuando la metacomunidad presenta coherencia, con agrupamiento de límites negativo o no significativo, tenemos patrones gleasonianos o uniformemente espaciados. Así, este análisis nos permite identificar patrones, pero no implica

determinar qué procesos están actuando para generarlos (Leibold y Mikkelsen, 2002).

Principales procesos de estructuración: procesos estocásticos y determinísticos interactuando

Históricamente, los ecólogos de comunidades se han enfocado más en los factores determinísticos como son los filtros ambientales y las interacciones interespecíficas, que en los factores estocásticos (dispersión, inmigración, extinción, disturbio, etc.) para intentar explicar la estructura de las comunidades. Así, por ejemplo, se propuso el principio de exclusión competitiva de Gause, “dos especies con requerimientos idénticos no pueden coexistir indefinidamente”. Este principio implica que solo debe haber un solapamiento limitado entre los límites de nichos para que las especies coexistan, de tal modo que la competencia entre ellas sea reducida hasta cierto nivel permitido. Recientemente, una visión neutral de la dinámica de las comunidades sugiere que muchos patrones pueden ser explicados a partir de procesos estocásticos (tasa de natalidad y mortalidad, dispersión, disturbios). Esta teoría neutral supone que las especies son funcionalmente equivalentes a nivel de comunidad, es decir, todas las especies tienen la misma capacidad de competencia y de dispersión. Sin embargo, actualmente se considera que durante el ensamble de las comunidades intervienen factores tanto estocásticos como determinísticos, que pueden generar diferente composición de especies. Definir cuáles mecanismos son más importantes (debate de muchos años) es complicado, ya que la influencia de cada uno de los factores tanto bióticos como abióticos varían en espacio y tiempo. Por ejemplo, si hay un claro o

lugar vacío el ensamble de la comunidad en un inicio estará dado por dispersión, entrada de individuos de diferentes especies al lugar, permaneciendo las que logren sortear las condiciones ambientales. Conforme el tiempo pasa, al haber cada vez más especies en el sitio, la estructura de la comunidad estará influida principalmente por las interacciones interespecíficas (entre especies), aunque siguen actuando factores estocásticos como la dispersión, disturbios naturales, etc. Claro que esto no es estático ni secuencial, sino que varía entre comunidades y en el tiempo.

Chase (2007) introdujo al azar especies de productores primarios e invertebrados en lagos experimentales (simulando dispersión natural). Después de dos años de seguimiento del ensamble, se produjo una sequía solo en algunos lagos y dos años más tarde hizo un censo de las comunidades. Encontró que, en los lagos donde no hubo sequía, la composición de especies fue diferente, mientras que, en los lagos con sequía la composición de especies fue similar. Con este experimento demostró que el proceso de ensamble por dispersión (proceso estocástico) fue importante en los lagos sin sequía, pero, en los lagos con sequía el ensamble por dispersión fue menos importante y fue más importante el ensamble por las condiciones ambientales y la competencia (proceso determinístico). Es importante considerar que el mecanismo o mecanismos que estén actuando van a variar entre comunidades, entre ambientes y también a través del tiempo. Al hacer programas de conservación hay que tomar en cuenta esta variabilidad, que se expresa de manera muy clara en la naturaleza dinámica de las comunidades.

Modelos mecanicistas de la dinámica de metacomunidades

Varios modelos basados en procesos que dan lugar a los diferentes patrones de distribución de las especies son propuestos a nivel de metacomunidad y forman la base de un marco mecanicista, pero una síntesis reciente propone cuatro paradigmas que evalúan el efecto de la heterogeneidad ambiental entre parches (nivel local), la conectividad de las comunidades (nivel regional) en la composición de especies de las comunidades.

El modelo de *dinámica de parche* reconoce que los procesos espaciales son los que determinan la composición de las comunidades locales, por lo que, se supone que todos los parches son iguales (mismas condiciones ambientales) y que las especies tienen diferentes capacidades para colonizar y competir permitiendo una coexistencia temporalmente dinámica. Es decir, la coexistencia de las especies está dada por una compensación de competencia-colonización (Figura 2a).

El modelo de *selección de especies* se enfoca en procesos determinísticos, es decir, los parches son heterogéneos y las especies responden de manera diferente a cada tipo de ambiente (proceso local). Aquí, las especies se encuentran en una localidad porque las condiciones bióticas y abióticas son favorables, esto sugiere que las especies serán favorecidas bajo ciertas condiciones ambientales y desfavorecidas en otras. Por lo tanto, la composición de especies está determinada solo por los factores

ambientales de cada comunidad (Figura 2b).

El modelo de *efecto de masa* considera que los parches son heterogéneos, que las especies responden de manera diferente a condiciones ambientales y que tienen diferentes tasas de dispersión, colonización y extinción. Sin embargo, la dispersión es lo suficientemente alta que influye en la dinámica local, permitiendo que las especies logren permanecer en parches poco adecuados. Esto significa que, aún si a una especie le va mal en un parche (alta tasa de mortalidad) logrará permanecer en la comunidad debido a la entrada continua de propágulos que llegan de otros parches (Figura 2c).

Por último, la *teoría neutral* tiene la hipótesis de que las especies son neutrales con respecto a sus interacciones interespecíficas y con respecto al ambiente, por lo tanto, no difieren en su capacidad de dispersión, competencia, tasa de natalidad y de mortalidad (Figura 2b).

Estas perspectivas no son excluyentes, ya que cada aproximación es válida dependiendo de la pregunta y de la escala espacial y temporal. Además, hay que considerar que a nivel de metacomunidad, diferentes procesos (estocásticos y determinísticos), estarían operando simultáneamente para definir las distribuciones de las especies a lo largo de un gradiente ambiental o geográfico (Leibold y Mikkelsen, 2002).

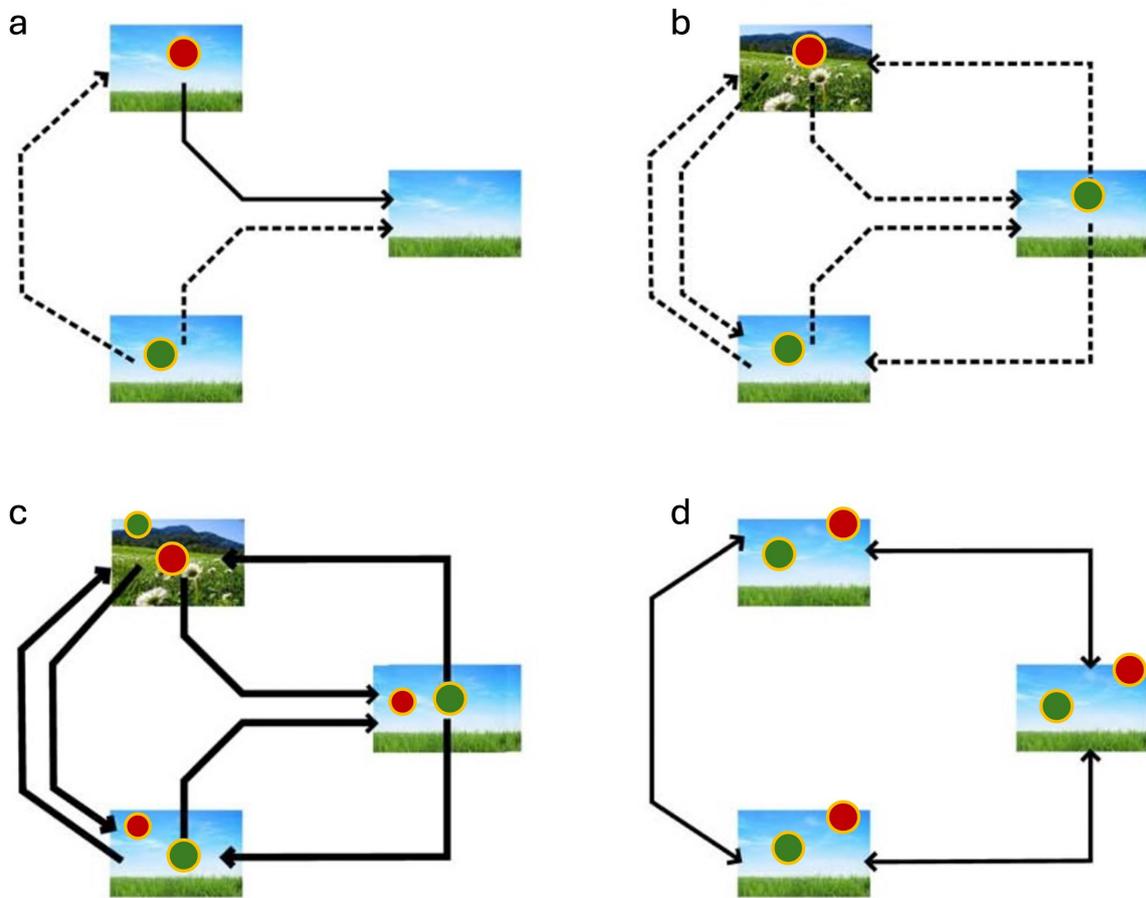


Figura 2: Esquema de los cuatro paradigmas de la teoría de metacomunidades para poblaciones de dos especies en competencia representadas por círculos rojos y círculos verdes. Las flechas conectan las poblaciones entre los sitios de colonización potenciales, que se muestran como grandes recuadros. Las flechas sólidas indican una alta capacidad de dispersión y las líneas discontinuas una baja capacidad de dispersión. Las puntas de las flechas indican la dirección o direcciones de movimiento. Los círculos grandes muestran a la especie que es más competitiva en un sitio. Los cuatro modelos son: (a) dinámica de parches (círculo rojo mejor colonizador y círculo verde mejor competidor) , (b) clasificación de especies (ambas especies tienen poca capacidad de dispersión por lo que no se modifica la distribución de ninguna), (c) efectos de masa (ambas especies tienen mucha capacidad de dispersión y pueden estar en ambos parches aunque no les vaya bien en ese ambiente) y (d) neutral (ambas especies tienen misma capacidad de dispersión y de competencia por lo que pueden colonizar todos los parches). Diagrama modificado de Leibold *et al.* (2004).

Conclusiones

El estudio a nivel metacomunitario es fundamental en ecología, pues permite comprender cómo interactúan las comunidades de especies a través de múltiples hábitats y cómo estos flujos afectan la biodiversidad y dinámica de los ecosistemas en un contexto amplio. La fragmentación de hábitats, el cambio de uso del suelo y el cambio climático están alterando la conectividad y estructura de los paisajes naturales, lo cual impacta la dispersión, colonización y extinción de especies en distintas comunidades locales. Al abordar estos fenómenos desde una perspectiva metacomunitaria, los ecólogos pueden identificar patrones de intercambio de especies y respuestas adaptativas que no se perciben a nivel local o de una sola comunidad. Esto es clave para mejorar el diseño de áreas de conservación que mantengan la conectividad entre hábitats, fomentar prácticas de manejo que promuevan la resiliencia y la diversidad funcional, y predecir los efectos de perturbaciones ambientales a gran escala, apoyando así la toma de decisiones para la gestión de paisajes que enfrenten desafíos crecientes debido a la actividad humana y el cambio climático.

Agradecimientos

M. Jiménez agradece al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología (CONAHCYT) el otorgamiento de una beca de estancia posdoctoral, durante la cual desarrolló este trabajo.

Referencias

- [1] Chase, J. M. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *PNAS*, 104, pp.17430-17434, 2007.
- [2] Clements, F. Plant succession: an analysis of the development of the vegetation. Carnegie Institution of Washington, Washington, 1916, pp.499.
- [3] Gleason, H. A. Further views on the succession concept. *Ecology*, 8, pp.299-326, 1927.
- [4] Leibold, M. A. y Mikkelsen, G. M. Coherence, species turnover and boundary clumping: elements of metacommunity structure. *Oikos*, 97, pp. 237-250, 2002.
- [5] Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, M., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D. J., Shurin, B., Law, R., Tilman, D., Loreau M. y Gonzalez, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7, pp. 601-613, 2004.
- [6] Mouquet, N. y M. Loreau. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist*, 159, pp.420-425, 2002.
- [7] Patterson BD, Atmar W. Nested subset and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28, pp.65-82, 1986. [<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x>]
- [8] Presley, S.J., Willig, M.R. Gradients and the structure of neotropical metacommunities: effects of disturbance, elevation, landscape, and biogeography. In Myster, R.W. (eds) *Neotropical Gradients and Their Analysis*. Springer: Cham. 2023, pp.419-450. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-22848-3_15]

- [9] Simberloff, D. Competition theory, hypothesis testing, and other community ecological buzzwords. *American Naturalist*, 122, pp.626-635, 1983. [<https://doi.org/10.1086/284163>]
- [10] Tilman D. Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology* 17. Princeton: Princeton University Press, pp.296, 1982. ISBN:9780691083025