

Teoria neutra de biodiversidade: controvérsias e uma transvaloração da conservação de espécies

Neutral theory of biodiversity: Controversies and a transvaluation of species conservation

Mario Arthur Favretto¹
marioarthur.favretto@hotmail.com

Resumo

A explicação de como ocorre a estruturação de comunidades biológicas e a busca por um entendimento desses padrões tem chamado a atenção de pesquisadores ao longo de diversos anos. Entre duas teorias vigentes, e que por vezes parecem contraditórias, estão a teoria de nicho ecológico e a teoria neutra de biodiversidade e biogeografia de Hubbell. A teoria de nicho utiliza-se do conceito de que um ambiente é formado por diferentes nichos, que requerem diferentes exigências para que as espécies possam ocorrer em uma dada comunidade. Já a teoria neutra é baseada na estocasticidade durante a formação de uma comunidade biológica, de maneira que estas se formariam de acordo com a ocorrência de imigração, especiação ou extinção estocástica ao longo do tempo. No entanto, longe de serem contraditórias, há situações em que ambas as teorias são complementares, contribuindo para um melhor entendimento das comunidades biológicas. Ainda assim, há situações em que, caso ocorra um maior respaldo por parte da teoria neutra, esta pode exigir uma transvaloração de justificativas para a conservação de espécies, para que não se adentre em um abismo niilista de conservação ambiental, devido aos efeitos da estocasticidade na formação de comunidades biológicas.

Palavras-chave: estocasticidade, evolução, meio ambiente.

Abstract

The explanation of how the organization of biological communities and the search for an understanding of these patterns occurs has attracted the attention of researchers over several years. Between two existing theories, that sometimes seem to be contradictory; there are the ecological niche theory and the S. P. Hubbell's neutral theory of biodiversity and biogeography. The niche theory uses the concept that an environment consists of different niches that requires different requirements for the occurrence of the species in a given community. Meanwhile, the neutral theory is based on stochasticity during the formation of a biological community, thus formed over time according to the stochastic immigration, speciation or extinction. However, far from being contradictory, there are situations when both theories are complementary, contributing to a better understanding of biological communities. Even though, there are situations when a possible support to the neutral theory may require a transvaluation of the reasons of species conservation avoiding to fall into a nihilistic abyss of environmental conservation due to the effects of stochasticity in the organization of biological communities.

Keywords: environment, evolution, stochasticity.

¹ Departamento de Vigilância Sanitária, Prefeitura Municipal de Campos Novos. Av. Caetano Belincanta Neto, s/n, Bairro Jardim Bela Vista, 89620-000, Campos Novos, SC, Brasil.

Introdução

Os biólogos gostariam de explicar a biodiversidade por meio de padrões gerais que a descrevessem, principalmente, com a utilização de modelos simples (Wootton, 2005; Brunbjerg *et al.*, 2017). Tal pretensão pode não advir apenas da necessidade de conhecimento científico, mas também de compreender quais fatores estão envolvidos em um possível colapso da biodiversidade nos próximos anos (Hubbell, 2001; Valiente-Banuet *et al.*, 2015).

Uma das formas de explicar a biodiversidade é por meio do nicho, onde um ambiente é dividido em diversos espaços funcionais que por vezes requerem das espécies diferentes exigências para que estas possam usar os recursos disponíveis (Soberón e Nakamura, 2009). Dessa forma, as teorias de nicho explicam as diferenças na abundância das espécies por meio de suas diferentes capacidades de competição em um determinado ambiente diante de outras espécies que buscam recursos similares (Gewin, 2006).

A teoria neutra de biodiversidade de Stephen P. Hubbell, que teve como base a teoria da biogeografia de ilhas e os conceitos de abundância relativa de espécies, esta teoria sugere que comunidades podem ser estruturadas por eventos estocásticos e não dependem apenas de nicho e competição para terem estruturados os seus valores de abundância relativa das espécies (Hubbell, 2001). Essas afirmações controversas da teoria neutra certamente contribuíram para gerar um grande debate entre pesquisadores da ecologia para verificar o quão aplicável ela é na natureza, fato que levou as obras de Hubbell a serem amplamente citadas e discutidas (Casseiro e Padial, 2008). Dessa forma, o presente trabalho tem por objetivo realizar uma breve revisão sobre o conceito de teoria neutra de biodiversidade e biogeografia, discutindo suas implicações para a conservação de espécies.

Histórico

A primeira versão da teoria neutra de biodiversidade e biogeografia de Hubbell foi publicada em 1979, em um trabalho sobre florestas tropicais da Costa Rica (Hubbell, 1979, 2001). Posteriormente, em 1995, foi aperfeiçoada, sendo considerada a primeira teoria que unificou a biogeografia dispersionista com os processos de especiação (Hubbell, 2001).

Em seu trabalho de 1979, Hubbell argumenta que a floresta tropical é um palimpsesto² de pequenas clareiras em regeneração, onde pequenos distúrbios (*e.g.* vento) causam a eliminação de alguns indivíduos, permitindo a entrada de novos indivíduos no local. Essa eliminação alea-

tória devido a distúrbios abióticos e à regeneração criaria um processo estocástico na formação da comunidade de árvores, resultando no que ele denominou de uma deriva da comunidade. Tal processo aleatório poderia conduzir a estrutura de abundância relativa das espécies em uma comunidade e não necessariamente uma melhor adaptação ao ambiente local.

Hubbell desenvolveu um paralelo entre a teoria neutra de biodiversidade e a teoria neutra evolutiva de M. Kimura (Hubbell, 2001). Este demonstrou que a evolução em espécies também ocorre por deriva genética, ou seja, mutações aleatórias são fixadas ao genoma mesmo com ausência de pressão seletiva, e não apenas por força da seleção natural (Kimura, 1991; Futuyma, 2002, p. 188). Assim, para Hubbell (2001) alterações similares ocorreriam em comunidades biológicas, derivadas de modificações estocásticas e não apenas por seleção natural. Porém, a utilização das bases da teoria neutra evolutiva para a biodiversidade é um aspecto que requer bastante atenção, pois a teoria neutra evolutiva se baseia em variações nas sequências de DNA, causadas por processos estocásticos, sendo que tais alterações podem ser verificadas por meio de sequenciamentos gênicos, enquanto a teoria neutra de biodiversidade trabalha com comunidades biológicas, algumas vezes com milhares de espécies e diferentes processos de colonização e especiação, tornando-a mais complexa (Nee e Stone, 2003).

Em sua obra, Hubbell (2001) examina as consequências de abordar o estudo de comunidades considerando-as como sendo estruturadas pela deriva ecológica, migração aleatória e especiação aleatória. O referido autor utiliza como significado de neutralidade a existência de organismos em uma comunidade enquanto indivíduos, e não necessariamente ao nível de espécie. Dessa forma, os indivíduos seriam idênticos em suas probabilidades de nascer, morrer, migrar ou sofrer especiação. Além disso, seu conceito de deriva ecológica é o mesmo que aquele considerado para estocasticidade demográfica, ou seja, é resultado de variações demográficas em uma população devido ao sucesso diferencial de seus indivíduos, de forma que alguns ora teriam mais sucesso reprodutivo e ora menos (Mayhew, 2006, p. 150).

Aspectos gerais e conceitos

A teoria neutra de Hubbell tem como princípio a equivalência ecológica entre todos os indivíduos de todas as espécies em uma determinada categoria trófica, sendo que todos respondem exatamente às mesmas regras (Hubbell, 2001). Com base nesse pressuposto, essa teoria é capaz de descrever a complexidade de comunidades naturais de

² Denominação dada a um papiro ou pergaminho cujo texto original foi raspado e substituído por outro.

forma bastante simples, considerando a diversidade biológica (a riqueza potencial de espécies da comunidade) e o parâmetro de imigração (seu grau de isolamento; Hubbell, 2001; Alonso e McKane, 2004).

No entanto, o fato de todos os indivíduos de todas as espécies de um determinado nível trófico terem equivalência ecológica, pode resultar na interpretação de que espécies são equivalentes, o que pode ter implicações negativas para a biologia da conservação. Tais implicações estariam relacionadas com o fato de que espécies ameaçadas de extinção poderiam ser consideradas equivalentes àquelas não ameaçadas, podendo trazer prejuízos às políticas de conservação de alguns táxons (Clark, 2008). Em especial devido às prioridades atuais de investimento na área de conservação considerarem espécies ameaçadas e a ameaça de extinção como justificativas para obtenção de recursos para projetos. Esse se constitui num dos primeiros pontos que implicam na necessidade de uma transvaloração da conservação de espécies.

Um ótimo exemplo sobre como a teoria neutra ocorre em uma comunidade é dado por Harbole (2010), para quem esta teoria é um modelo nulo para testes de predições iniciais sobre a formação de comunidades, para após serem realizados outros questionamentos de maior complexidade que as expliquem. O referido autor sugere que se deve pensar em uma área campestre, na qual está inserida uma comunidade local, composta por diversas espécies de plantas. As espécies de plantas de áreas adjacentes à área campestre representam o *pool* regional, assim a área campestre (comunidade local) é parte de uma metacomunidade. Os indivíduos da comunidade local podem morrer de forma aleatória e criar clareiras para sementes crescerem, onde indivíduos da metacomunidade e da comunidade local, podem aleatoriamente dispersar as suas sementes neste campo. Se houver mais indivíduos de algumas espécies do que outras, estes contribuirão com mais sementes do que espécies menos abundantes, mas a teoria prediz que cada semente tem uma chance igual de se estabelecer. Se a dispersão da metacomunidade é forte, a clareira aberta seria ocupada por um subconjunto de espécies da diversidade regional, porém se a dispersão da metacomunidade é fraca, mortes aleatórias e extinções combinadas com mutações aleatórias e especiação poderão causar uma deriva na comunidade local, e assim farão com que ela se diferencie mais das outras comunidades ao longo do tempo e de uma forma imprevisível. Outra importante consideração é que há um limite para o número de indivíduos na comunidade local, o que é denominado de pressuposto de soma zero (*zero sum assumption*): se a comunidade estiver saturada, um novo indivíduo só pode se estabelecer se outro morrer e deixar espaço (Hubbell, 2001; Harbole, 2010). O princípio desse exemplo é exposto na obra de Hubbell (2001), porém pode causar certa estranheza, e é até mesmo difícil de ser registrado tanto em termos de riqueza quanto

abundância, que todas as comunidades biológicas encontram-se saturadas de espécies e que somente com a saída de uma espécie outra pode entrar na comunidade (Missa *et al.*, 2016). Porém, a ideia de saturação de comunidades biológicas, ou metacomunidades, às quais também se aplica, pode começar a fazer sentido quando se considera que grandes processos de irradiação adaptativa ocorrem quando há grandes extinções, liberando espaços antes ocupados nas comunidades, e assim, de certa forma, retorna-se novamente para a disponibilidade de nichos, possibilitando a dispersão de indivíduos para os nichos vagos e sua posterior especiação nos mesmos (Hubbell, 2001).

Além disso, segundo Hubbell (2001), uma alteração na comunidade pode não ser apenas originada pela entrada de outra espécie diferente da metacomunidade fonte. Segundo esse autor pode ocorrer o que ele denominou de especiação de ponto de mutação, onde o espaço vago na comunidade poderia ser ocupado por indivíduos que sofram alguma mutação que resultasse em um rápido processo de especiação, similar ao processo de poliploidia em vegetais. Este modelo de especiação foi criticado por Ricklefs (2006), afirmando que os processos de deriva ecológica são muito lentos para explicarem esta forma de especiação. Porém, há estimativas de que até 70% das angiospermas provavelmente são poliploides, indicativo de que processos de especiação simpátrica relativamente rápida são um tanto comuns em vegetais (Masterson, 1994; Otto, 2007).

De fato, é possível que a neutralidade nesta teoria não exerça nenhuma função, pois simulações de modelos considerando espécies com características diferentes conseguiram obter os mesmos padrões de abundância relativa de espécies e a característica que permitiu a obtenção destes resultados foi simplesmente a dispersão e entrada de espécies na comunidade, independente de os indivíduos serem troficamente equivalentes (Zilio e Condit, 2007). Assim, é possível que a teoria neutra funcione simplesmente por considerar este fator da entrada de espécies em uma comunidade menor, oriundos de uma metacomunidade fonte.

A teoria neutra assume que a relação de abundância relativa das espécies com o espaço assume um padrão muito característico, com poucas espécies apresentando uma alta abundância e muitas espécies tendo uma baixa abundância, devido a saturação da comunidade (Hubbell, 2001). Desta forma, a estrutura de nichos da comunidade teria pouca influência na relação abundância-espaço, pois esta seria governada pela estocasticidade. Exemplificando com espécies vegetais, usando o princípio de equivalência ecológica de Hubbell (2001), a espécie que primeiro sofresse dispersão para uma nova área poderia ter mais tempo para reprodução aumentando sua abundância na nova área e ocupando quase todos os espaços disponíveis. Assim plantas que chegassem em dispersão posterior possuíam pouco espaço a ser usado para seu desenvolvimento.

Estando ocupada toda a área, oscilações na abundância só poderiam novamente ocorrer com a redução do número de indivíduos da espécie dominante, assim abrindo novos espaços a serem usados pelas demais espécies, ou seja, a probabilidade de uma dada espécie aumentar em um indivíduo o uso de dada área é a mesma de que o indivíduo de outra espécie morra (Hubbell, 2001). Tal situação assemelha-se à de uma floresta tropical em clímax em que eventos aleatórios como tempestades abrem clareiras por meio da queda de árvores mais antigas, assim liberando espaço para um aumento na abundância de outras plantas que conseguirão sofrer dispersão para a clareira recém aberta.

Entretanto, modelos que utilizam comunidades não-neutras eventualmente podem encontrar os mesmos padrões de abundância gerados por modelos neutros. Logo, assumindo uma comunidade composta por duas guildas como uma comunidade não-neutra (sendo tais guildas relacionadas à necessidade de um habitat específico), os modelos poderão gerar o mesmo padrão da relação abundância-espaço encontrada em modelos neutros e esses padrões podem demonstrar que mesmo a teoria neutra possui capacidade de eventualmente explicar certas estruturas de nicho (Walker, 2007). Estes dados também conferem suporte ao modelo neutro por ser mais simples que os demais modelos ajustados e ainda assim conseguir explicar satisfatoriamente os padrões abundância-espaço.

Apesar de a teoria neutra assumir as espécies como equivalentes e que os padrões da relação espaço-abundância seriam originados da negação de suas diferenças (Hubbell, 2001; Pueyo *et al.*, 2007), tais padrões de abundância também podem ser obtidos quando se segue a interpretação oposta, ou seja, negando a equivalência das espécies e considerando apenas seus aspectos idiossincráticos, em conjunto com o que é denominado ruído demográfico. Tais resultados são possíveis utilizando matemática da máxima entropia (Pueyo *et al.*, 2007). Estas possibilidades apontam para a necessidade de uma integralização entre a teoria neutra e a teoria de nicho, assim como diferentes abordagens matemáticas, demonstrando que uma pode complementar a outra no entendimento de comunidades biológicas.

Talvez um dos pontos mais cruciais em que se deva ter cuidado quanto a interpretações errôneas da teoria neutra seja na área de conservação da biodiversidade, apesar da grande contribuição desta teoria para a busca de um real entendimento da biodiversidade (Hubbell, 2001; McGill *et al.*, 2006; Wennekes *et al.*, 2012). Se todas as espécies e indivíduos são equivalentes e seu papel na comunidade é meramente aleatório, a extinção de uma ou outra poderá apenas representar mais um evento estocástico em uma comunidade, permitindo que um espaço vago seja disponibilizado para uma nova especiação ou entrada de outra espécie. Ou seja, os grandes eventos de extinção são apenas a mera liberação de ambientes saturados por espécies e in-

divíduos, seguidos de rápidas expansões populacionais das espécies sobreviventes (Hubbell, 2001). Assim, justificativas para a conservação de determinadas espécies podem não ser aplicadas com base na teoria neutra, pois se todas as espécies e indivíduos forem equivalentes, apresentando as mesmas aptidões e se as comunidades biológicas forem estruturadas apenas por eventos estocásticos.

Esta interpretação, aliada com a realidade de espécies não serem entidades fixas e estarem sempre se modificando, sendo extintas ou sofrendo especiação, pode levantar grandes dúvidas quanto às reais motivações de o porquê conservar espécies em si e não apenas grandes áreas de determinados biomas e deixar que o ambiente siga seu rumo estocástico. Se a teoria neutra de Hubbell se aplica por completo ou não na natureza, é uma dúvida que persiste (Poulin, 2004; McGill *et al.*, 2006; Connolly *et al.*, 2017), porém a possibilidade de aplicação desta teoria demonstra que as justificativas de estudos ecológicos precisam mudar da simples necessidade de “conservar” para uma motivação mais voltada para a aquisição de conhecimento e a busca pela compreensão do funcionamento da natureza e autopreservação. Essa necessidade também é reforçada pelo fato de muitas interações tróficas serem redundantes e não necessariamente funcionais, característica que dá certa robustez às comunidades biológicas diante de certas alterações ambientais ou enfraquecê-las diante daquelas cumulativas ou constantes (Allesina *et al.*, 2009; Valiente-Banuet *et al.*, 2015) remetendo, de certa forma, à equivalência trófica de Hubbell.

Exemplos contra a teoria

Diversos estudos têm procurado testar a teoria neutra de Hubbell com o intuito de demonstrar o quão aplicável ela é. Certamente, essa teoria não pode explicar todos os padrões de biodiversidade, e nem exclui as teorias de nicho da biologia (Hubbell, 2001; Rosindell *et al.*, 2011). Porém, foi demonstrado que para recifes de corais, parasitos intestinais e comunidades de insetos aquáticos a teoria não possui uma grande influência ou os dados foram analisados tendo uma interpretação errônea da teoria (Nee e Stone, 2003; Poulin, 2004; Shimano *et al.*, 2013; Dornelas *et al.*, 2006).

Um estudo com Ephemeroptera em rios no estado do Mato Grosso sugeriu que a comunidade desses insetos foi estruturada tanto por fatores de nicho quanto pela neutralidade, apesar de os resultados terem demonstrado maior influência do nicho (Shimano *et al.*, 2013). Os referidos autores argumentam que estes resultados demonstram que as teorias de nicho e neutra não devem ser levadas como dois extremos, mas sim como um gradiente em que dependendo da comunidade poderá haver uma maior influência de uma ou de outra (Shimano *et al.*, 2013). Esses argumentos corroboram a própria afirmação de Hubbell (2001), de

que sua teoria não explica tudo, e que tanto a neutralidade quanto os nichos possuem um papel importante em explicar os padrões de biodiversidade. Porém, não está claro no trabalho de Shimano *et al.* (2013), se foi levada em consideração a equivalência trófica e simpatria dos indivíduos da comunidade, pois os Ephemeroptera costumam ser divididos em diferentes grupos tróficos funcionais que podem variar de família para família ou de espécie para espécie (Callisto *et al.*, 2001; Silva *et al.*, 2012). Sem esta consideração, certamente não seria possível demonstrar o efeito da teoria neutra.

Há de se considerar ainda que muitos estudos relacionados à teoria neutra possuam como foco a comunidade em curtos intervalos de tempo, demonstrando apenas um dos estados em que as espécies se encontram, ou seja, focam apenas a relação espécie-área. Devido a essa forma de amostragem, os modelos neutros falham quando assumem padrões simultâneos de distribuição de espécies considerando a relação espécie-área e a relação espécie-tempo, pois não incluem as diferenças funcionais entre as espécies ou indivíduos (Adler, 2004).

Para Poulin (2004) a teoria neutra pode até se mostrar precisa para prever padrões de riqueza e abundância relativa de espécies, falhando, porém, em suas fundamentações biológicas, pois teria como princípio comunidades saturadas, onde uma nova espécie só pode entrar se outra for extinta. Talvez por isto Hubbell pensou-a tendo como base espécies vegetais em florestas tropicais, mas em outras comunidades essa teoria pode não se aplicar, se for considerada apenas uma formação estocástica (Poulin, 2004).

McGill *et al.* (2006) fizeram uma re-análise de diversos dados empíricos que demonstravam que a teoria neutra era aplicável em comunidades biológicas, e demonstraram que tais análises apresentaram falhas no que se refere aos testes usados para provar os efeitos de soma-zero na abundância relativa de espécies. Porém, esses autores afirmam que essas falhas não inviabilizam a teoria neutra e consideram que encontrar tais falhas é um ponto crucial para aperfeiçoá-la e demonstrar onde ela se aplica e onde a teoria dos nichos se aplica.

Exemplos a favor da teoria

Em estudo realizado em seis platôs com vegetação de Floresta Ombrófila Densa na Amazônia Oriental do Pará, Matos *et al.* (2013) encontraram uma correlação negativa de similaridade entre a escala local (dentro dos platôs) e regional (entre os platôs), fato que segundo os autores corrobora a teoria neutra de Hubbell. Segundo Matos *et al.* (2013), deve haver um declínio na similaridade da comunidade ao longo do espaço, pois as diferentes taxas de dispersão deverão determinar a estrutura das comunidades diante da eliminação local de indivíduos, assim fazendo com que as comunidades tenham diferentes estruturas.

O padrão de estruturação estocástica por meio da dispersão não foi registrado apenas em florestas, mas também foi observado em savanas brasileiras (Silva *et al.*, 2010).

Em trabalho analisando a sobreposição de dieta e amplitude do nicho trófico de quatro espécies de Characiformes em um córrego na bacia do rio Tocantins, Moraes *et al.* (2013) consideraram que essas espécies possuem recursos ilimitados e que na área amostrada a competição não possui um papel na estruturação dessa comunidade de peixes, provavelmente tendo sido estruturada de forma estocástica, como previsto pela teoria neutra.

Há também a possibilidade dos efeitos da neutralidade e dos nichos serem revezados ao longo do tempo sobre as comunidades, ora um fator influenciando mais, ora outro. Essa possibilidade foi abordada em estudo realizado em Goiás, em área de vegetação em estágio inicial de regeneração, onde uma comunidade vegetal estava começando a ser estruturada. Nesse estudo, foi verificado que as interações biológicas não influenciaram na presença ou ausência de espécies e, assim, os autores argumentam que a influência estocástica possui uma maior influência na estrutura da comunidade em estágios iniciais de regeneração e que ao longo do tempo outros fatores (*e.g.* competição) poderiam gerar diferentes influências (Carvalho *et al.*, 2007).

Apesar das controvérsias acerca da teoria neutra na estruturação da biodiversidade, um aspecto interessante é sua aplicação na previsão de processos de extinções, demonstrando taxas rápidas em processos iniciais e seguidas de taxas mais lentas ao longo do tempo (Halley e Iwasa, 2011). No caso das extinções, estas são muitas vezes originadas de eventos estocásticos, e se considerarmos pequenas ilhas, por exemplo, tais eventos podem ter grandes efeitos sobre as espécies que ali ocorrem (Halley e Iwasa, 2011).

Utilizando dados da comunidade vegetal na Floresta Amazônica, Gilbert *et al.* (2006) verificaram que algumas premissas da teoria de Hubbell se aplicam, enquanto outras não. As taxas de mortalidade de plantas foram mais elevadas nos fragmentos florestais do que aquelas previstas utilizando o modelo estocástico da teoria neutra. Porém usando o modelo neutro com as taxas de mortalidade para prever o número de espécies raras e de extinções, o resultado condiz com a realidade encontrada. Apesar de Gilbert *et al.* (2006) demonstrarem certos resultados a favor da teoria neutra, apresentam também resultados contrários à ela, já que as alterações na composição da comunidade geradas pelo modelo (*e.g.*, taxa de crescimento, dispersão de sementes, etc.) não refletiram as diferenças entre as espécies, fato que inviabilizaria a predição de todos os impactos gerados pela fragmentação florestal. Estas questões foram levantadas também pelo próprio Hubbell, o que faz gerar questionamentos sobre como a teoria neutra está sendo interpretada, tendo em vista que ela não inclui as

interações entre a comunidade de plantas e a comunidade de dispersores de sementes, por exemplo (Hubbell *et al.*, 2008). No entanto, o fato de fazer previsões de taxa de extinções de forma precisa pode ser considerado um aspecto positivo, mesmo quando não se tenha uma total representação da natureza em todos os seus aspectos.

Transvaloração da Conservação de Espécies

Aparentemente a teoria neutra, assim como seu modelo de especiação de ponto de mutação, parece ter maiores aplicações na área da botânica, pois nem sempre a teoria do nicho explica os padrões de diversidade vegetal (Steinbauer *et al.*, 2016). Como os indivíduos de espécies vegetais não apresentam motilidade, essa característica condiz com os exemplos e modelos originalmente propostos por Hubbell, pois basicamente o que as plantas precisam é um espaço no solo, luz e água, o que poderia ser considerado como um nicho para cada espécie, permitindo uma aplicação mais precisa da teoria neutra (Nee e Stone, 2003). Ou seja, em plantas é possível encontrar o pressuposto da teoria neutra, de indivíduos simpátricos e troficamente semelhantes. Como Hubbell utilizou plantas para gerar suas hipóteses iniciais, é possível que sua teoria possa se aplicar com maior precisão a esses casos, com maiores controvérsias quanto à sua aplicação com outros *taxa*.

Quando se questiona quais fatores estruturam uma comunidade, em geral o que muitos afirmam é que o nicho, a co-ocorrência e a seleção natural possuem um papel fundamental (Kubota *et al.*, 2016; Augustin *et al.*, 2016; Cazelles *et al.*, 2016). Porém, como o próprio Hubbell (2001) afirmou, ambas as teorias possuem sua aplicação em comunidades. Diversos experimentos de campo, experimentos laboratoriais com micro-organismos e testes de modelos demonstraram que as duas teorias atuam sobre comunidades de diferentes espécies e que ao longo do tempo tantos fatores estocásticos quanto direcionais oriundos da seleção natural e do nicho poderão agir com maior ou menor intensidade sobre a abundância das espécies (Gewin, 2006; Cadotte, 2007; Blundo *et al.*, 2016; Fournier *et al.*, 2017). Porém, é esperado que uma síntese unificadora demonstrando as diferentes influências da teoria neutra e de nicho sobre a estrutura de comunidades ao longo do tempo ainda demorará a ser plenamente usada (De Marco-Jr., 2006). No entanto, começou a ser utilizada com a hipótese de ecoespaço, em que nicho, estocasticidade, biogeografia e outros fatores, são todos filtros que atuam na estruturação da biodiversidade (Brunbjerg *et al.*, 2017).

Certamente, um dos aspectos mais positivos originados da ousadia de Hubbell foi demonstrar que as teorias que estavam pré-estabelecidas e eram prontamente aceitas como explicações gerais, não estavam completamen-

te corretas. As ideias de neutralidade na biodiversidade geraram um grande impacto e forçaram muitos pesquisadores a reverem seus conceitos, e testar novamente suas hipóteses. Tais efeitos podem ser observados na grande quantidade de vezes que os trabalhos de Hubbell passaram a ser citados após a publicação de seu livro (Casse-miro e Padial, 2008).

Estando ou não completamente correta, é fato que a teoria neutra tornou-se um modelo que, se não explica completamente determinados fatos, ao menos atende uma demanda por comparações já que como modelo neutro ou nulo, dependendo da interpretação obtida pelo leitor da obra de Hubbell, permitiu testar as antigas teorias de nicho (Doncaster, 2009). Além disso, essa teoria também pode ser utilizada como modelo para predição de taxas de extinções, tema que tem recebido grande atenção nas últimas décadas.

Nesse aspecto, é muito importante a consideração de Rosindell *et al.* (2011, p. 346), ao citar George Box, “todos os modelos estão errados, mas alguns são úteis”, pois é consenso entre os pesquisadores que o mundo não é completamente neutro. Este talvez seja um dos pontos mais importantes a levar em consideração, pois assim como o mundo pode não ser completamente neutro, também pode não ser completamente regulado pelos conceitos de nicho e competição. Entretanto, apenas pelo fato de uma ferramenta não ser perfeita, isto não a torna completamente inútil. Como Carl Sagan afirmava, o próprio pensamento científico pode não ser perfeito, mas até o momento é a melhor ferramenta que possuímos (Sagan, 1980, p. 333).

Por fim, talvez um dos pontos que deve ser considerado com mais cautela esteja além do debate entre a teoria neutra e a teoria de nicho e qual dessas duas explica a organização de comunidades biológicas. Como aparenta ser comum na biologia, todas as regras apresentam suas exceções e em todas as diferentes metacomunidades e comunidades existentes, ambas as teorias podem ter grandes papéis em explicar os padrões de biodiversidade, e, em alguns casos, uma ou outra pode ter maior poder preditivo.

Porém, deve-se ter cautela e evitar cair em um niilismo conservacionista devido à estocasticidade na regulação da biodiversidade. Tal cuidado é necessário como forma de evitar interpretações, como, por exemplo, de que se tudo é aleatório e se espécies não são imutáveis e grandes extinções já ocorreram ao longo da história do planeta, então quais seriam as motivações para se conservar espécies? É necessário uma transvaloração das justificativas ecológicas para que essas sejam para a busca de conhecimento, enquanto motivação humana e utilização de financiamentos públicos. Assim, evita-se que tudo seja usado pela conservação na aquisição de conhecimento, mas nada pela conservação na prática, para não se afundar em um abismo niilista de conservação ambiental.

Agradecimentos

O autor é grato aos revisores e editores por todas as críticas e sugestões ao manuscrito.

Referências

- ADLER, P.B. 2004. Neutral models fail to reproduce observed species-area and species-time relationship in Kansas grasslands. *Ecology*, **85**(5):1265-1272. <https://doi.org/10.1890/03-0602>
- ALLESINA, S.; BODINI, A.; PASCUAL, M. 2009. Functional links and robustness in food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **364**(1524):1701-1709. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0214>
- ALONSO, D.; MCKANE, A.J. 2004. Sampling Hubbell's neutral theory of biodiversity. *Ecology Letters*, **7**(10):901-910. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00640.x>
- AUGUSTYN, W.J.; ANDERSON, B.; ELLIS, A.G. 2016. Experimental evidence for fundamental, and not realized, niche partitioning in a plant-herbivore community interaction network. *Journal of Animal Ecology*, **85**(4):994-1003. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12536>
- BLUNDO, C.; GONZÁLEZ-ESPINOSA, M.; MALIZIA, L.R. 2016. Relative contribution of niche and neutral processes on trees species turnover across scales in seasonal forests of NW Argentina. *Plant Ecology*, **217**(4):359-368. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0577-x>
- BRUNBJERG, A.K.; BRUUN, H.H.; MOESLUND, J.E.; SADLER, J.P.; SVENNING, J.C.; EJRNE, R. 2017. Ecospace: A unified framework for understanding variation in terrestrial biodiversity. *Basic and Applied Ecology*, **18**:86-94. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.09.002>
- CADOTTE, M.W. 2007. Concurrent niche and neutral processes in the competition-colonization model of species coexistence. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**(1626):2739-2744. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0925>
- CALLISTO, M.; MORENO, P.; BARBOSA, F.A.R. 2001. Habitat diversity and benthic functional trophic groups at Serra do Cipó, Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, **61**(2):259-266. <https://doi.org/10.1590/S0034-71082001000200008>
- CARVALHO, R.A.; VITAL, M.V.C.; COSTA, D.A.; VIEIRA, L.C.G.; SILVEIRA, A.V.T.; LIMA-FILHO, G.F. 2007. Competição, facilitação ou teoria neutra? Um estudo das interações e de sua importância na estrutura de uma comunidade vegetal em regeneração. *Revista de Biologia Neotropical*, **4**(2):117-123.
- CASSEMIRO, F.A.S.; PADIAL, A.A. 2008. Teoria neutra da biodiversidade e biogeografia: aspectos teóricos, impactos na literatura e perspectivas. *Oecologia Brasiliensis*, **12**(4):706-719. <https://doi.org/10.4257/oeco.2008.1204.09>
- CAZELLES, K.; ARAÚJO, M.B.; MOUQUET, N.; GRAVEL, D. 2016. A theory for species co-occurrence in interactions networks. *Theoretical Ecology*, **9**(1):39-48. <https://doi.org/10.1007/s12080-015-0281-9>
- CLARK, J.S. 2008. Beyond neutral science. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**(1):8-15. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.09.004>
- CONNOLLY, S.R.; HUGHES, T.P.; BELLWOOD, D.R. 2017. A unified model explains commonness and rarity on coral reefs. *Ecology Letters*, **20**(4):477-486. <https://doi.org/10.1111/ele.12751>
- DE MARCO-JR., P. 2006. Um longo caminho até uma teoria unificada para a Ecologia. *Oecologia Brasiliensis*, **10**(1):120-126. <https://doi.org/10.4257/oeco.2006.1001.08>
- DONCASTER, C.P. 2009. Ecological equivalence: A realistic assumption for niche theory as a testable alternative to neutral theory. *PLoS One*, **4**(10):1-8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007460>
- DORNELAS, M.; CONNOLLY, S.R.; HUGHES, T.P. 2006. Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. *Nature*, **440**(7080):80-82. <https://doi.org/10.1038/nature04534>
- FOURNIER, B.; MOUQUET, N.; LEIBOLD, M.A.; GRAVEL, D. 2017. An integrative framework of coexistence mechanism in competitive metacommunities. *Ecography*, **40**(5):630-641. <https://doi.org/10.1111/ecog.02137>
- FUTUYMA, D.J. 2002. *Biologia Evolutiva*. Ribeirão Preto, FUNPEC, 631 p.
- GEWIN, V. 2006. Beyond neutrality – ecology finds its niche. *PLoS Biology*, **4**(8):1306-1310. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040278>
- GILBERT, B.; LAURANCE, W.F.; LEIGH-JR., E.G.; NASCIMENTO, H.E.M. 2006. Can neutral theory predict the responses of Amazonian tree communities to forest fragmentation? *The American Naturalist*, **168**(3):304-317. <https://doi.org/10.1086/506969>
- HALLEY, J.M.; IWASA, Y. 2011. Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**(6):2316-2321. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011217108>
- HARBOLE, W. 2010. Neutra theory of species diversity. *Nature Education Knowledge*, **3**(10):60.
- HUBBELL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**(4387):1299-1309. <https://doi.org/10.1126/science.203.4387.1299>
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, Princeton University Press, 389 p.
- HUBBELL, S.P.; HE, F.; CONDIT, R.; BORDA-DE-ÁGUA, L.; KELLNER, J.; TER STEEGE, H. 2008. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**(Suppl. 1):11498-11504. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801915105>
- KIMURA, M. 1991. The neutral theory of molecular evolution: A review of recent evidence. *The Japanese Journal of Genetics*, **66**(4):367-386. <https://doi.org/10.1266/jjg.66.367>
- KUBOTA, Y.; KUSUMOTO, B.; SHIONO, T.; ULRICH, W.; JABOT, F. 2016. Non-neutrality in forest communities: Evolutionary and ecological determinants of tree species abundance distributions. *Oikos*, **125**(2):237-244. <https://doi.org/10.1111/oik.02232>
- MASTERSON, J. 1994. Stomatal size in fossil plants: Evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science*, **264**(5157):421-424. <https://doi.org/10.1126/science.264.5157.421>
- MATOS, D.C.L.; FERREIRA, L.V.; SALOMÃO, R.P. 2013. Influência da distância geográfica na riqueza e composição de espécies arbóreas em uma Floresta Ombrófila Densa na Amazônia Oriental. *Rodriguésia*, **64**(2):357-367. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602013000200012>
- MAYHEW, P.J. 2006. *Discovering Evolutionary Ecology*. Oxford, Oxford University Press, 215 p.
- MCGILL, B.J.; MAURER, B.A.; WIESER, M.D. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, **87**(6):1411-1423. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1411:EEONT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1411:EEONT]2.0.CO;2)
- MISSA, O.; DYTHAM, C.; MORLON, H. 2016. Understanding how biodiversity unfolds through time under neutral theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **371**(1691):1-12. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0226>
- MORAES, M.; REZENDE, C.F.; MAZZONI, R. 2013. Feeding ecology of stream-dwelling Characidae (Osteichthyes: Characiformes) from the upper Tocantins river, Brazil. *Zoologia*, **30**(6):645-651. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702013005000003>
- NEE, S.; STONE, G. 2003. The end of the beginning for neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**(9):433-434. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00196-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00196-4)
- OTTO, S.P. 2007. The evolutionary consequences of polyploidy. *Cell*, **131**(3):452-462. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.10.022>
- POULIN, R. 2004. Parasites and the neutral theory of biodiversity. *Ecography*, **27**(1):119-123. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03695.x>
- PUEYO, S.; HE, F.; ZILLIO, T. 2007. The maximum entropy formalism and the idiosyncratic theory of biodiversity. *Ecology Letters*, **10**(11):1017-1028. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01096.x>

- ROSINDELL, J.; HUBBELL, S.P.; ETIENNE, R.S. 2011. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**(7):340-348. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.024>
- RICKLEFS, R.E. 2006. The unified neutral theory of biodiversity: Do the numbers add up? *Ecology*, **87**(6):1424-1431. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1424:TUNTOB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1424:TUNTOB]2.0.CO;2)
- SAGAN, C. 1980. *Cosmos*. Rio de Janeiro, Francisco Alves, 364 p.
- SHIMANO, Y.; JUEN, L.; SALLES, F.F.; NOGUEIRA, D.S.; CABETTE, H.S.R. 2013. Environmental and spatial processes determining Ephemeroptera (Insecta) structures in tropical streams. *International Journal of Limnology*, **49**(1):31-41. <https://doi.org/10.1051/limn/2013036>
- SILVA, F.H.; FAVERO, S.; SABINO, J. 2012. Functional groups of entomofauna associated to aquatic macrophytes in Correntoso river, Rio Negros sub-region, Pantanal, Mato Grosso do Sul State, Brazil. *Acta Scientiarum, Biological Sciences*, **34**(1):59-68. <https://doi.org/10.4025/actasciobiolsci.v34i1.7822>
- SILVA, I.A.; CIANCIARUSO, M.V.; BATALHA, M.A. 2010. Abundance distribution of common and rare plants species of Brazilian savannas along a seasonality gradient. *Acta Botânica Brasílica*, **24**(2):407-413. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000200011>
- SOBERÓN, J.; NAKAMURA, M. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**(Suppl. 2):19644-19650. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- STEINBAUER, M.J.; FIELD, R.; FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M.; IRL, S.D.H.; OTTO, R.; SCHAEFER, H.; BEIERKUHNLEIN, C. 2016. Biogeographic ranges do not support niche theory in radiating Canary Island plant clades. *Global Ecology and Biogeography*, **25**(7):792-804. <https://doi.org/10.1111/geb.12425>
- VALIENTE-BANUET, A.; ALZEN, M.A.; ALCÁNTARA, M.A.; ARROYO, J.; COCUCCHI, A.; GALETTI, M.; GARCÍA, M.B.; GARCÍA, D.; GÓMEZ, J.M.; JORDANO, P.; MEDEL, R.; NAVARRO, L.; OBE-SO, J.R.; OVIEDO, R.; RAMÍREZ, N.; REY, P.J.; TRAVESET, A.; VERDÚ, M.; ZAMORA, R. 2015. Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, **29**(3):299-307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>
- WALKER, S.C. 2007. When and why do non-neutral metacommunities appear neutral? *Theoretical Population Biology*, **71**(3):318-331. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2006.12.008>
- WENNEKES, P.L.; ROSINDELL, J.; ETIENNE, R.S. 2012. The neutral – niche debate: A philosophical perspective. *Acta Biotheoretica*, **60**(3):257-271. <https://doi.org/10.1007/s10441-012-9144-6>
- WOOTTON, J.T. 2005. Field parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity. *Nature*, **433**(7023):309-312. <https://doi.org/10.1038/nature03211>
- ZILIO, T.; CONDIT, R. 2007. The impact of neutrality, niche differentiation and species input on diversity and abundance distributions. *Oikos*, **116**(6):931-940. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15662.x>

Submitted on August 13, 2016

Accepted on June 7, 2017