

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**UMA REINTERPRETAÇÃO NEUTRA  
DAS TEORIAS DA SUCESSÃO ECOLÓGICA  
À LUZ DA TEORIA DOS SISTEMAS COMPLEXOS.**

KAUÊ TORTATO ALVES

**MONOGRAFIA DE CONCLUSÃO DO CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

Orientador: Kay Saalfeld

Florianópolis, 02 de julho de 2009.

**KAUÊ TORTATO ALVES**

**UMA REINTERPRETAÇÃO NEUTRA  
DAS TEORIAS DA SUCESSÃO ECOLÓGICA  
À LUZ DA TEORIA DOS SISTEMAS COMPLEXOS.**

Trabalho de conclusão de curso apresentado como parte das atividades para obtenção do título de Bacharel, do curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Santa Catarina, área de concentração Biologia Teórica.

Prof. Orientador: Kay Saalfeld

Florianópolis, 02 de julho de 2009

*Dedico a Dulci e Naychê Tortato meus pais culturais. E a  
Kay, pai científico-filosófico*

***Agradecimentos***

*Agradeço a todos os que me ajudaram na elaboração deste trabalho, em especial:*

*Ao Kay Saalfeld por ser um verdadeiro pai científico-filosófico. Também por ser o melhor orientador, que alguém poderia ter, provocando as dúvidas mais desconcertantes e vários dos momentos mais inspiradores.*

*Ao Ademir Reis, Eduardo Soriano, Edgar Zacchi, e a Tânia Castellani pela paciência, disponibilidade e atenção dispensada a mim e a este trabalho.*

*Ao todos meus amigos e companheiros pelas alegrias compartilhadas e por suportarem todos os problemas que causei, em especial:*

*Ao Kenny pela clareza de idéias quando era preciso e pelas conversas mais doidas que poderia ter, a Bianca, e Rebeca pela essencial ajuda com as normas e é claro pelo afeto,*

*Em um trabalho com duração de um ano e meio, várias pessoas colaboram indiretamente, uma vez que nossas vidas passam a girar em torno dele. Desta forma também agradeço pelo afeto e companheirismo de meus amigos que durante este tempo só me ouviam falar dele: Elis, Luisa, Fred, Eduardo, Edgar, Chico, Ezequiel, Maira, Ricardo e Ronan, Erica, Nayara, Mônica, Profs. Yara M., Daniel, Paulo H. e aos componentes dos dois grupos de amigos e colegas aos quais integrei-me durante a graduação Simbiosis e Geabio.*

*A tantos outros afetos que não pude colocar nesta lista pois afinal um trabalho tão longo e prazeroso algum momento tem que encerrar.*

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>6</b>
<b>1 AS TEORIAS SOBRE A SUCESSÃO ECOLÓGICA .....</b>	<b>10</b>
1.1 <i>Um pouco de história da ecologia de comunidades.....</i>	10
1.2 <i>História das teorias sobre a sucessão ecológica .....</i>	12
1.2.1 Tendências reducionistas .....	18
1.2.2 Tendências mecanicistas.....	19
1.2.3 Tendências ao não-equilíbrio.....	22
1.3 <i>Sumarizando o estado da arte das teorias da sucessão ecológica .....</i>	23
1.3.1 Definições e escopo de estudo.....	23
1.3.2 Escopo da sucessão: tempo e espaço .....	25
1.3.3 Causas e mecanismos.....	27
1.3.4 Biodiversidade e funcionamento das comunidade sucessionais .....	30
1.3.5 A estocasticidade nas teorias sucessionais.....	33
1.3.5.1 Modelos de processos de markov.....	33
1.3.5.2 Modelos de loteria .....	34
1.3.6 O problema do clímax.....	35
1.4 <i>Conclusões .....</i>	37
<b>2 TEORIAS SOBRE A BIODIVERSIDADE DAS COMUNIDADES ECOLÓGICAS.....</b>	<b>39</b>
2.1 <i>Histórias dos estudos sobre a estrutura e biodiversidade nas comunidades: O estabelecimento da abordagem tradicional.....</i>	40
2.2 <i>História das idéias neutras.....</i>	47
2.2.1 História dos argumentos neutros .....	47
2.2.2 História dos modelos (matemáticos) neutros .....	48
2.2.3 Reações da comunidade científica .....	54
2.3 <i>O estado da arte da teoria neutra .....</i>	60
2.3.1 Pressupostos .....	62
2.3.1.1 Neutralidade - simetria ou equivalência. ....	62
2.3.1.2 Saturação: o somatório-zero e a constância do tamanho populacional da comunidade.....	65
2.3.1.3 Metacomunidade.....	66
2.3.1.4 Especiação em modelos neutros .....	68
2.3.1.5 O mecanismo estocástico: assembléia por dispersão limitada ....	70
2.3.2 Principais previsões e inferências em questão e seus testes .....	71

2.3.3	Escopos .....	72
2.3.3.1	Escopo ontológico: forças neutras existem, e são necessárias? .	73
2.3.3.2	Escala espacial: qual o espectro de tamanhos das comunidades em que se aplicam os modelos neutros? .....	75
2.3.3.3	Escala temporal: quanto tempo é preciso para que uma comunidade seja dominada pela deriva? .....	76
2.3.3.4	Escopo explicativo.....	77
2.3.3.4.1	Nulo ou neutro .....	77
2.3.3.4.2	Epifenômenos: quando processos não-neutros resultam em padrões neutros? .....	81
2.3.3.5	Abrangência: o que um modelo neutro pode ou não explicar? ....	83
2.3.4	Testes .....	85
2.3.5	Perspectivas apontadas.....	88
2.3.5.1	Méritos .....	95
2.3.5.2	Afrouxamento dos pressupostos e conciliações .....	97
2.3.5.3	Relações transversais .....	99
2.4	<i>Conclusões</i> .....	101
<b>3</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS: CONTRIBUIÇÕES DA TEORIA NEUTRA DA BIODIVERSIDADE PARA OS ESTUDOS DA SUCESSÃO .....</b>	<b>104</b>
3.1	<i>É possível uma teoria neutra da sucessão ecológica? .....</i>	<i>104</i>
3.2	<i>Por uma teoria sistêmica da sucessão ecológica quase-neutra .....</i>	<i>109</i>
3.2.1	A tradição newtoniana. ....	110
3.2.2	A visão sistêmica .....	113
3.2.2.1	Inters-subjetividade e contextualização teórica .....	114
3.2.2.2	Complexidade estrutural .....	116
3.2.2.3	A imprevisibilidade .....	119
3.3	<i>Considerações finais</i> .....	<i>121</i>

## INTRODUÇÃO

Houve um tempo durante a história da ecologia em que acreditava-se que alguns fenômenos da natureza possuíam uma essência superior, chegando até a receberem a conotação de místicos, uma vez que não seria possível compreendê-los. Dentre estes fenômenos estaria o funcionamento das comunidades pois suas mudanças lhe conferem aparência caótica. Segundo a visão desta época o fenômeno que não era possível compreender na natureza também não era para ser compreendido, e se pudesse ser entendido, já não necessitava de importância pois a razão já o tinha estabelecido.

Na ecologia moderna alguns cientistas retomaram a questão se estamos realmente capacitados para entender e prever a composição futura de uma comunidade conhecendo apenas a composição presente e o modo como diferentes espécies influenciam-se mutuamente. Refletindo a crença de nosso tempo, Glenn-Lewin, Peet e Veblen (1992) um pesquisador das mudanças ocorridas em comunidades vegetacionais afirmou que em muitos casos a resposta tem sido negativa, pois são muitos os fatores que causam problemas para a predição da sucessão, dando como exemplos: a ação de herbívoros, tipo de distúrbio anterior, padrões espaciais, migração, efeitos históricos dentre tantos outros. Então ele sugere que uma possível maneira para criar modelos preditivos práticos, sem cair nas armadilhas dos inúmeros fatores atuantes no processo da sucessão, é procurar o que pode estar inerente a toda comunidade, independente do tipo de organismos.

Como McIntosh (1980 *apud* El-Hani, 2006) escreveu, a ecologia sempre foi uma disciplina polimórfica, com abordagens mutuamente exclusivas tipicamente coexistindo por longos períodos. Esta heterogeneidade permitiu, que a ecologia se desenvolvesse sem uma teoria unificada e vigorosa. Segundo Hagen (1992 *apud* Ulanowicz, 1999) a

razão disto é que, historicamente, os ecólogos teóricos dividiram-se grosseiramente, em três grupos: (1) organicistas - que acreditam que o funcionamento dos ecossistemas está determinado pelo desenvolvimento de um todo orgânico com propriedades próprias; (2) mecanicistas - que acreditam ser possível determinar o funcionamento da comunidade através mecanismos com relações de causa-efeito; e (3) nominalistas ou estocásticos - que defendem que sobre o funcionamento do ecossistema só é possível afirmar que é estocástico, e que a ordem nos ecossistemas é uma ilusão. Apesar de várias teorias durante a história da sucessão terem misturado concepções destas descrições extremadas, ainda hoje, grande parte da ecologia acredita que essas abordagens continuam mutuamente exclusivas.

Conforme veremos no primeiro capítulo durante a história da sucessão, especificamente após a década de quarenta e cinquenta, o primeiro grupo de teóricos caiu em descrédito pela comunidade científica ortodoxa, permanecendo hoje de maneira minoritária. Segundo Botelho (2007) a ecologia – e em especial a ecologia de comunidades - vive hoje um debate muito semelhante vivido pela genética de populações nas décadas de sessenta e setenta, quando Motoo Kimura propôs que a evolução nucleotídica poderia seguir um padrão neutro (as variações se fixavam aleatoriamente e não direcionada por seleção positiva)”. Apesar dos estudos da sucessão e da biodiversidade terem sempre se influenciado mutuamente, por conveniência tratar-lhes-emos em capítulos separados, primeiramente sobre teorias sucessionais e depois sobre as explicações determinísticas e estocásticas dos padrões de biodiversidade nas comunidades. Dentre as explicações estocásticas, daremos especial ênfase nas Teorias Neutras que também desde as décadas de sessenta e setenta motivam discussões entre vários biólogos, e mais recentemente mobilizam um grande debate na ecologia.

Dentro das teorias de dinâmica vegetacional, a estocasticidade vem apresentando papel secundário na construção dos seus modelos e cenários. Tendo em mente o exposto anteriormente, acreditamos que parte da estrutura teórica faltante nas décadas passadas possa estar sendo desenvolvida na última década com a teoria neutra da biodiversidade. Portanto esta pesquisa pretende verificar possibilidades de desenvolvimento teórico das teorias da sucessão ecológica através de uma visão neutra da biodiversidade presente em comunidades sucessionais.

Para isso, primeiramente executamos uma revisão histórica das teorias da sucessão e de seus precedentes, sendo que no decorrer do texto, apontamos seus principais vieses e desvios teóricos e simultaneamente os arcabouços epistemológicos que serviram de sustentação de algumas de suas diversas variantes. Toda esta revisão histórica visa narrar como estabeleceram-se as teorias sucessionais mais aceitas na atualidade as quais serão sumariamente expostas na segunda metade do primeiro capítulo, e criticamente analisadas na sua conclusão.

O segundo capítulo estará voltado a discutir a visão neutra da biodiversidade de maneira geral e abrangente. Pretende-se inicialmente narrar a história dos estudos e pensamentos sobre a biodiversidade como foram tradicionalmente desenvolvidos (i.e. sob uma agenda de pesquisa adaptacionista-selecionista *sensu* Voltolini e Eble, 1994) para posteriormente contrastar com a história não menos antiga das idéias e modelos neutros sobre a biodiversidade. Depois desta revisão histórica mostraremos de que maneira a os ecólogos receberam e enfrentaram o estabelecimento da teoria neutra, visando contextualizar o ambiente em que atualmente a teoria vem sendo testada. Visto isso, partiremos a analisar de maneira um pouco mais aprofundada os detalhes epistemológicos da Teoria Neutra da Biodiversidade. Na atual conjuntura, a teoria neutra usa extensivamente técnicas de modelagem matemática, por isso, abordaremos brevemente alguns detalhes técnicos destas modelagens visando identificar os componentes epistemológicos pressupostos na teoria neutra.

No mesmo capítulo, abordaremos a teoria de maneira crítica, procurando relatar raciocínios considerados falhos em meio às modelagens. Nesta seção, também veremos como a Teoria Neutra da Biodiversidade (TNB), tem enfrentado alguns dos testes empíricos a que ela vem sendo submetida. Por fim, veremos, que sem embargo e apesar da pesada crítica e dos diversos testes, ela tem resistido e melhorado, e carrega consigo alguns méritos e perspectivas que, por sua fertilidade, poderão estender-se a outras áreas da ecologia de comunidades.

É especificamente sobre esta extensão da TNB para a sucessão ecológica que trata o último capítulo. Num primeiro momento este capítulo visa responder até que ponto é possível estender os conceitos e pressupostos da TNB para a atual teoria da sucessão e de que maneira estes pressupostos podem ser conflitantes com os pressupostos da

teoria da sucessão. Em seguida, procuramos embasar nossas próprias sugestões e conjecturas de aplicação da TNB, tendo em conta as considerações levantadas durante a revisão bibliográfica dos primeiros capítulos. Por fim, prezando pelo pluralismo metodológico, traçamos uma visão de futuro para a linha de pesquisa das mudanças vegetacionais na qual a complexidade serviria de base para unir o determinismo e a estocasticidade. Neste futuro acreditamos que estocasticidade, deriva e contingência deverão voltar a ocupar seu merecido lugar a muito eclipsado pelo viés determinista da ciência moderna, e constituirão a base (mais nem sempre dominarão) das teorias da sucessão.

# 1 AS TEORIAS SOBRE A SUCESSÃO ECOLÓGICA

*A essência natural da sucessão está indicada em seu nome. Ela é uma série de invasões, uma seqüência de comunidades de plantas definida pela mudança desde as menores até as maiores formas. A essência da sucessão está nas interações entre três fatores, a citar, habitat, formas de vida e espécies, em um progressivo desenvolvimento de uma formação. Neste desenvolvimento, habitat e população agem e reagem uns sobre os outros, alternando entre causa e efeito em até que um estado seja completado.*

*Clemensts, 1916*

## 1.1 Um pouco de história da ecologia de comunidades

O século XVIII produziu o início de uma mudança na história natural partindo de uma visão de natureza divinamente ordenada, com seus elementos essencialmente estáticos e seguindo as ordens providenciais, em direção a uma natureza dinâmica com mudanças “históricas” e possuidora de “poderes” de auto-ativação e “auto-realização”(Lyon e Sloan, 1981 *apud* McIntosh, 1985). Essas duas concepções sobre a natureza persistiram no século XIX com o surgimento da ciência moderna sendo que a figura de Deus, como estabilizador e organizador, deu lugar à idéia de “economia da natureza”(sensu Linne).

No século XIX estudos de distribuição geográfica das espécies progrediram financiados por fontes governamentais e empresariais e justificados pela sua aplicação em programas de exploração de recursos naturais. Todo o desenvolvimento dos estudos biogeográficos ocorreu a despeito do desdém de alguns morfologistas e fisiologistas eminentes, que alegavam falta de métodos.

Na mesma época surge o termo ecologia para retratar as relações entre as inferências adaptativas e o ambiente. Dentre os historiadores da ciência existem divergências sobre o significado atribuído ao termo ecologia durante as últimas décadas

do século XIX. Sabe-se que Ernest Haeckel cunhou o termo “*Oecologie*” em 1866 derivando-o da palavra “*Oeconomie*” que referia-se ao gerenciamento de finanças, que no caso seria um alocação de recursos escassos, através da “luta pela existência”. O termo permaneceu ignorado, sendo utilizada a expressão “economia da natureza”, para se referir ao estudos naturalistas com enfoques ecológicos. Em contraponto, em 1880 Forbes propôs a metáfora de “balanço da natureza” em uma tentativa de distinguir a “ciência embrionária da ecologia” da antiga metáfora da economia da natureza<sup>1</sup>. Somente em 1893 o termo foi alterado para sua grafia moderna, passando ao uso comum, durante o Congresso Botânico Internacional. Contudo acreditamos que ora como economia ora um balanço ou equilíbrio essas analogias forneceram substrato para a continuidade de uma visão metafísica da plenitude da natureza, sempre em ordem, harmônica e estável, idéia essa presente até os dias de hoje, principalmente no discurso ambientalista.

Há historiadores que afirmam que a ecologia, como a conhecemos, só chegou a ser possível com o fracasso de Huxley<sup>2</sup>, tendo surgido como uma solução de segunda geração para o estabelecimento da biologia como uma disciplina científica. Isso nos leva a concluir, assim como Browler (1998 *apud* McIntosh, 1985) que muitos dos primeiros ecólogos não foram evolucionistas, outrossim, eram cientistas preocupados em adotar e sistematizar as técnicas de medição e quantificação consideradas eficazes nas ciências exatas. A ecologia não brotou só do darwinismo, senão de uma extensão da fisiologia tratando das relações do organismo com seu entorno. Não houve uma disciplina ecológica fundada em resposta a uma iniciativa teórica ou posição filosófica particular, no início a ecologia não foi estruturada sobre uma base comum, houve sim vários grupos de cientistas buscando modernizar os estudos de campo.

Outros ecólogos dessa época, colocaram grande ênfase nas interações entre as diferentes espécies. Como exemplo temos Stephen A. Forbes em sua conferência “*The*

---

1 Pois, a metáfora da mão invisível emprestava conotação teológica ao termo, e os ecólogos julgavam desnecessária a noção de uma entidade organizadora exterior à natureza.

2 Que junto com a Hooke, buscava aliar fisiologistas e morfologistas para empreender a estruturação da biologia como ciência unitária, conforme pressupunha o ideal positivista em moda na era pós-darwiniana (final do século XIX). No entanto os estudos de “aficionados naturalistas de campo” também fundamentaram empiricamente as teorias dos Darwinistas sendo a base da seleção natural deduzida através de inferências de adaptação e migração sendo construídas sobre dados de campo dos pré-ecólogos

*lake as a microcosm*” de 1887 descreveu o equilíbrio entre predadores e presas. E no mesmo ano Karl Möbius enunciou explicitamente o conceito de comunidade biológica ou “biocenose” ao estudar um banco de ostras. Seis anos antes (em 1981) Karl Semper na obra “*Animal Life as Affected by the Natural Conditions of Existence*” apresentou a uma interpretação voltada às relações tróficas que manteriam as “comunidades” organizadas em cadeias tróficas e também conjecturas sobre proporções entre os níveis tróficos que lembravam a descrição de pirâmides tróficas.

## 1.2 História das teorias sobre a sucessão ecológica

Em seu sumário histórico Clemensts (1916 *apud* Gleason, 1927) afirma que as primeiras menções ao fenômeno da sucessão remetem ao ano de 1685, mas que “a fundamental importância do desenvolvimento da vegetação” só foi reconhecida a partir de dos trabalhos de Hult em 1885. Por outro lado cabe ressaltar que Adolphe Dureau de la Malle<sup>3</sup> (1777–1857) em 1825 apesar de não ser o primeiro a tratar do fenômeno da sucessão ecológica foi o primeiro a usar a expressão e cogitá-la como uma possível lei geral das sociedades vegetais<sup>4</sup> descrevendo-a como uma “alternância ou sucessão alternativa na reprodução de espécies vegetais”(Acot, et. al. 1999). Existe neste caso uma confusão terminológica, pois o conceito de De la Malle era análogo da rotação das culturas, e não um processo de maturação em direção a um estado de equilíbrio (atribuído a Clements). Seu conceito assemelha-se muito mais aos pensamentos do século XX, onde as mudanças na composição florísticas são consideradas endógenas às comunidades.

Sob outro ponto de vista histórico, considera-se que o verdadeiro criador do termo sucessão, no sentido como conhecemos, tenha sido Japetus Steenstrup em 1842 que relacionava o fenômeno com mudanças climáticas recentes (mecanismo e tempo estes não explicitados por de la Malle). Dois alunos de Steenstrup, Christian Vaupell (1821–1862) e Eugenius Warming (1841–1924) desenvolveram posteriormente esta linha de

---

3 De la Malle. *Mémoire sur l'alternance ou sur ce problème: la succession alternative dans la reproduction des espèces végétales vivant en société, est-elle une loi générale de la nature. Annales des sciences naturelles*, v. 15, 1825. p. 353-381

4 Conforme vimos anteriormente o termo “comunidade” só foi cunhado em 1887 por Möbius.

pesquisa, e difundiram as interpretações (externalistas) na qual fatores exteriores aos elementos da comunidade (clima, ambiente,...) exerciam a condução do fenômeno da sucessão.

Warming começou a sua carreira científica graças a um estudo da vegetação brasileira. E como professor e pesquisador em Copenhagem tornou-se um influente botânico. Em 1885 publicou a obra "*Plantensamfund*", a qual foi posteriormente traduzida ao inglês em 1909 como "*Oecology of plants*", onde ele argumentava que as capacidades físicas das plantas determinam os lugares onde elas podiam e onde não podiam sobreviver. Vejamos uma parte do texto de Warming que influenciou toda uma geração de ecólogos e reflete a ideologia da ecologia de comunidades em seu início:

O termo "comunidade" implica diversidade mais também ao mesmo tempo certa uniformidade organizada das unidades. As unidades são as muitas plantas individuais que existem em toda comunidade, seja um bosque de faias, uma pradaria ou um páramo. Se estabelece a uniformidade quando certos fatores atmosféricos, terrestres e outros já descritos [anteriormente], estão cooperando, e aparece já seja porque certa economia definida imprime sua chancela na totalidade da comunidade, ou porque várias formas de desenvolvimento se combinam para formar um só agregado que tem um aspecto definido e constante (Warming, 1909 apud Bowler, 1998).

Também expunha que as plantas de uma determinada região formavam uma "comunidade", unida por toda uma variedade de interações. Porém ele foi avesso a toda interpretação místicas ou (em uma interpretação atual) holísticas das comunidades, e não considerava a comunidade final da sucessão como um conjunto de seres superiores.

Para Warming as relações entre as espécies era consequência da evolução que trabalhava para produzir interações mútuas das quais se beneficiariam todas as espécies participantes. Vejamos outro trecho de Warming, no qual fica notória a influência histórica do (neo)darwinismo<sup>5</sup>, aqui expressa na metáfora de "luta" por espaço na comunidade chamado de "terra prometida":

A luta é causada pelo empenho de parte das espécie para estender sua área de distribuição com a ajuda dos meios de migração tais como os possuem. A "terra prometida" é o clamor de todas as comunidades, sejam elas humanas ou vegetais. Milhões e milhões de sementes, esporos e corpos reprodutivos semelhantes são dispersados anualmente para que as espécies possam colonizar novas

---

<sup>5</sup> Cabe ressaltar que nesta época aquilo que conhecemos como neo-darwinismo ainda não existia, pois só surgiu nas décadas de 1920 e 30, porém não consideramos que as idéias de Warming expressem realmente a interpretação darwinista, sendo uma reinterpretação bastante caricata que segue a tendência da época de enfocar apenas sobre a seleção natural.

localidades; no entanto perecem milhões e milhões porque são disseminadas em lugares onde as condições físicas ou a natureza do solo não impingem seu desenvolvimento, ou onde as outras espécies são mais fortes. (Warming, 1909 apud Bowler, 1998).

Outra importante precursora do desenvolvimento da teoria da sucessão foi a teoria do ciclo geomorfológico ou ciclo de erosão desenvolvida em 1884 pelo geólogo e geógrafo William Morris Davis (1850 - 1934). Esta teoria enfocava um desenvolvimento progressivo e metódico da paisagem, iniciando com uma superfície de erosão e terminando com uma planície. Este desenvolvimento foi comparado em analogias com o desenvolvimento humano (Glenn-Lewin, Peet e Veblen 1992).

Glenn-Lewin, Peet e Veblen afirmam que em 1893, Warming apresentou uma visão geral da sucessão, mas foram Henry Chandler Cowles (1869–1939), e Frederick Clements (1874–1945), que fizeram um uso mais extenso do conceito de sucessão, e estabeleceram uma variada terminologia para as distintas séries e etapas.

Glenn-Lewin, Peet e Veblen (1992) relatam que Cowles foi um dos pupilos de T. C. Chamberlin o qual foi colaborador de Davis. E explicam que Cowles estendeu os conceitos da teoria do “ciclo geológico” (proposta em 1899 por Davis e que trazia a analogia ontogenética), para a vegetação de duna do Lago Michigan, sendo que seu trabalho foi o primeiro a descrever uma série sucessional completa no penúltimo ano do século XIX. Cowles tornou-se importante influência para os ecólogos do início do século XX.

Estes primeiros estudos (ex<sup>6</sup>: Cowles, 1899; Cooper, 1913; Clements, 1916) da sucessão ecológica descreviam a seqüência de espécies que ocupavam sucessivamente uma área, posteriormente os estudos passaram a descrever mudanças em outras variáveis como biomassa, produtividade, diversidade, amplitude de nicho.

Apesar dos vários estudos botânicos empíricos do início do século foi Clements quem pela primeira vez sintetizou o processo sucessional em uma teoria lógica que posteriormente tornou-se hegemônica até a metade do século XX.

Conforme conceito básico proposto por Clements “Sucessão é o processo universal de **desenvolvimento** das formações [vegetais]. Ele ocorre repetidamente na

---

6 Apenas a título de esclarecimento sobre o formato de citações adotado, as citações de obras que se encontram precedidas da expressão “ex:” não foram consultadas e estão presentes apenas para que o leitor possa procurar saber mais.

história de toda formação climática, e pode reaparecer toda vez que houver condição favorável” (Clements, 1916. grifo nosso). Vejamos outro trecho bastante revelador da estrutura lógica de desenvolvimento organicista das formações vegetais como proposto por Clements:

“O reconhecimento do desenvolvimento como a causa e explicação de todas as formações climáticas existentes, nos faz concluir que toda vegetação tem sido desenvolvimentalmente relacionada; em resumo, toda formação climática tem sua filogenia bem como sua ontogenia. Isso leva mais uma vez a suposições que os processos e funcionamentos das vegetações atuais podem ter sido em essência os mesmos ocorridos no passado geológico, e que os princípios e processos aparentes nas seres hoje existentes servem igualmente bem para análises em cada eosere (seres paleoecológicas). Como uma consequência, poderá ser possível esboçar ousadamente o traçado da sucessão de “populações de plantas” em várias eras e períodos, e organizar de modo preliminar o novo campo da paleoecologia...” (Clements, 1916)

Esta citação também demonstra o espírito teórico empreendedor deste importante autor e sua vontade de tornar os estudos ecológicos consonantes com as teorias desenvolvimentais (ex: Weisman) e com a teoria Darwiniana que começava a firmar-se enquanto teoria unificadora da biologia. Assim como Davis, Clements observou analogias entre o desenvolvimento da vegetação e o desenvolvimento humano e interpretou a sucessão como um processo altamente ordenado e previsível - tanto quanto a história de vida dos organismos. A origem da ideologia organicista da teoria Clementiana está no clássico “*Principles of Biology*”, do filósofo evolucionista Herbert Spencer, que em sua época tornou-se a bíblia do positivismo (Comtiano-Spenceriano) e foi adotado com fervor quase religioso pela nova ciência . No entanto, cabe ressaltar que Clements raramente utilizou o termo “super-organismo”, freqüentemente empregado para caricaturar sua teoria (Ulanowicz, 1999).

Ainda segundo a teoria de Clements “a vegetação deveria convergir para um clímax, cujas características da comunidade seriam controladas unicamente pelo clima, sendo esta a organização de maior estabilidade”. Ele enfatizava a importância das “modificações ambientais causadas pela vegetação, que deixavam o ambiente mais favorável para plantas de clímax e menos para colonizadores iniciais, e a este processo denominou reação” (Glenn-Lewin, *et al.*, 1992).

A teoria de Clements foi prontamente criticada por seus contemporâneos, especialmente por Henry A. Gleason<sup>7</sup> e Arthur G. Tansley<sup>8</sup>. Gleason (1917, 1926 *apud* Glenn-Lewin, *et al.*, 1992), não concordava com a analogia organicista (*organismic*) da sucessão, acreditava que as plantas apresentavam um comportamento individualista e que sua distribuição seria fortuita resultando em formações vegetais não ordenadas. Nesta visão a vegetação é o produto da soma (conjunção) da distribuição de todos os indivíduos que o habitam (Colinvaux, 1973, *apud* Matthes e Martins, 1996). Gleason (1926) e posteriormente Whittaker (1951, 1956, 1965 *apud* Hubbell 2001) classificaram a teoria de Clements como inconsistente com os dados empíricos sobre as comunidades vegetais.

Gleason enfatizava que a vegetação é um fenômeno muito influenciado pela sorte na colonização (*arrival*), mais que também é moldado (*worked out*) pela disputa entre as espécies disponíveis na comunidade (biocenose) interações essas que não produziam novas unidades de comunidades, outrossim um gradiente de mudanças contínuas conforme as mudanças de ambiente. Essas conclusões de Gleason são bastante semelhantes às do seu contemporâneo russo Ramensky<sup>9</sup> (1884–1953) apesar de possuir menor quantificação e tratamento estatístico (McIntosh, 1985).

Segundo Glenn-Lewin, Peet e Veblen (1992) Tansley (1871–1955) não concordava com o caráter convergente (monoclimático) da “teoria clementiana” e também argumentava que ela era inconsistente com a seleção natural ao nível de indivíduo. A partir da década de trinta, com os acontecimentos subseqüentes à grande seca das plantações no meio oeste da América do Norte, observou-se que alguns sítios não retornaram à composição inicial, e concluiu-se que não há necessariamente um clímax único ou uma tendência irrevogável a um ponto estável final da sucessão. De acordo com Dajoz (1973 *apud* Matthes e Martins, 1996), a teoria convergente do monoclimax (cilmax

---

7 Gleason Henry Allan Gleason (1882-1975) ecólogo, botânico e taxonomista estadunidense que foi o principal criador da interpretação individualista da sucessão. Suas principais publicações sobre a sucessão foram feitas em 1917, 1926, 1927, 1939.

8 Tansley foi um dos primeiros botânicos a estudar comunidades de plantas usando métodos de amostragem semelhantes aos desenvolvidos por Frederic Clementes. Publicou suas críticas ao pensamento de Clements em 1935.

9 Ele foi também, a frente dos ecólogos de seu tempo, um dos primeiros a utilizar o desvio padrão como uma medida de variância entre diferentes amostras (McIntosh, 1985). Na Rússia ele foi o primeiro proponente da idéia da visão de que as comunidades são compostas de espécies comportando-se individualisticamente.

climático) já não era bem aceita pelos ecologistas europeus, para os quais poderiam existir vários clímax em uma mesma região – esta é a teoria do policlimax, desenvolvida por Tansley em 1939 e oposta ao monoclimax.

El-Hani (2006) sintetiza este período com as frase “inicialmente, os ecólogos buscaram propor teorias e leis descritas como ‘reais’ (ex: nicho, principio da exclusão competitiva), incluindo modelos matemáticos derivados da física e da química (ex: modelos de Lotka e Volterra, log-série, log-normal), que tiveram um papel central na chamada ‘era dourada da ecologia teórica’, nas décadas de 1920 a 1940”.

Na década de 50 as disputas entre holistas e reducionistas tornaram-se bastantes acirradas e na década de 1960 Hutchinson (1903–1991) descrevia o que chamamos de “problema holo/merológico” apontando que em seus primórdios a ecologia dividiu-se em dois ramos divergentes (a holológica e a merológica) diferindo-se fundamentalmente quanto ao conceito de comunidade.

Na década de 1960, Ramon Margalef<sup>10</sup> e Eugene Odum<sup>11</sup> tentaram unificar as várias teorias da sucessão em termos termodinâmicos e parâmetros ecossistêmicos. Margalef aplicou a teoria da informação propondo que ecossistemas apresentavam uma tendência de acumulo de informações (tróficas e de biodiversidade) (Glenn-Lewin, Peet e Veblen, 1992). Já Eugene Odum apresentou uma lista de tendências que postulavam que com o passar do tempo a comunidade “aumentaria a densidade” das teias ecológicas, a organização dos estratos e da heterogeneidade espacial, o estreitamento das especializações de nicho, da complexidade dos ciclos de vida dos organismos, quantidade de informação (com redução da entropia); e a pressão de seleção favoreceria os “controles por retroalimentação (seleção-K) em detrimento do crescimento rápido (seleção-r)” (Odum, E., 1969 *apud* Connell e Slatyer, 1977). Por fim, também propôs que as comunidades e ecossistemas desenvolveriam em direção a uma maior homeostase.

As idéias destes dois cientistas da metade do século influenciaram e incentivaram gerações de pesquisadores, porém muitos aspectos ainda continuam carentes de suporte

---

10 Nascido em 1919 e falecido em 2004 ele foi um limnólogo e ecólogo espanhol. Algumas de suas publicações mais influentes datam de 1958, 1963, 1968.

11 Ecólogo estadunidense pioneiro da ecologia de ecossistemas, foi colega de Arthur Tansley e irmão de Howard Thomas Odum. Seus mais influentes trabalhos foram publicados em 1953 e 1969.

empírico (Glenn-Lewin, Peet e Veblen, 1992). Por possuírem semelhanças filosóficas com a teoria de Clements as idéias dos irmãos Odum e de Margalef bem como outras idéias complementares à visão de Clements (ex: Drury e Nisbet, 1973; e Phillips, 1934,1935) foram classificadas como teorias holistas<sup>12</sup> por alguns historiadores da ecologia (ex: McIntosh, 1980 e 1981) e abertamente acusadas de serem teleológicas ou metafísicas (Finegan, 1984).

Finegan (1984) acrescenta que a ecologia holística defende que ecossistemas possuem propriedades emergentes. Ainda segundo este autor tais teorias freqüentemente consideram a ocorrência das mudanças sucessionais em estágios através de “ondas” de invasão por grupos de espécies, e acredita-se que também são controladas pela própria vegetação. Na teoria holística o controle biológico da ciclagem de nutrientes no desenrolar da sucessão é enfatizado (Finegan, 1984), ao passo que as influências externas como distúrbios de larga escala, variações climáticas e imigração de novas espécies são relegadas a papéis minoritários ou considerados constantes (Glenn-Lewin, *et al.*, 1992).

Glenn-Lewin, Peet e Veblen (1992) remetem à metade da década de 70 o surgimento das duas tendências principais que têm dominado as pesquisas na dinâmica de vegetação: (1) um afastamento das explicações holísticas do fenômeno da sucessão para abordagens **reducionistas** e **mecanicistas** que enfatizam causas próximas do habitat local nas mudanças vegetacionais; (2) um afastamento do paradigma de equilíbrio para o paradigma de **não-equilíbrio**. Trataremos destas tendências ao reducionismo, ao mecanicismo e ao não-equilíbrio nas próximas seções.

### 1.2.1 Tendências reducionistas

Conforme escrevem Matthes e Martins (1996), as teorias reducionistas têm-se baseado nas interpretações de Gleason, em que as comunidades de plantas são consideradas como conjuntos fortuitos de **populações**, cada qual com seu próprio comportamento. Neste conceito, o processo sucessional não é determinístico como uma

---

12 O termo holismo foi cunhado por Jan Christiaan Smuts em 1926.

propriedade emergente da comunidade, e sim, uma função das variações apresentadas pelas **populações de espécies** ao longo do tempo.

Matthes e Martins (1996) destacam que a moderna interpretação do modelo da “composição florística inicial” (a sigla usada em inglês é IFC) de Egler, que foi publicado em 1954, se constitui na base de algumas teorias reducionistas. Nestes modelos, todas as espécies que participam da sucessão se estabelecem desde o início ou logo após a abertura de um sítio. A sucessão seria meramente uma dominância fisionômica seqüencial do local por espécies com diferentes ciclos de vida, taxas de crescimento e diferentes tamanhos na maturidade.

Nesta conjuntura parâmetros das dinâmicas demográficas tornaram-se o cerne dos modelos sucessionais quantitativos. Nas visões reducionistas os processos sucessionais passam a ser vistos também como um resultado de processos de composição<sup>13</sup> da comunidade – mudando ao longo do tempo – e dedutível no nível da dinâmica das populações.

Procuramos durante essa pesquisa teorias da ecologia de comunidades que abordassem as menores entidades ontologicamente definíveis (evitando o problema de generalizações artificiais). Essas teorias estão inseridas no que chamamos de abordagens individualistas, onde uma das representantes mais recentes na ecologia de comunidades é a Teoria Neutra da Biodiversidade. Mais vale lembrar que as abordagens realmente individualistas da sucessão não são de modo algum novas. “Westhoff (1951) e Muller-Dombois e Ellenberg (1974) já reconheciam a comunidade como sendo uma associação de plantas individuais” (Van Andel, Bakker e Grootjans, 1993), e não um conjunto de populações de plantas em interação.

### **1.2.2 Tendências mecanicistas**

Ulanowicz (1999) relata que o aparecimento das teorias mecanicistas da ecologia teve berço nos Estados Unidos da América em meio ao movimento tecnocrático que tanto

---

<sup>13</sup> Cabe um esclarecimento a o que ele pretende ao usar o termo composição: “Por composição me refiro a determinadas espécie, que tendo nicho característico, co-existem em uma comunidade dada.”(Hubbell, 2001)

influenciou os trabalhos de Howard Thomas Odum<sup>14</sup> e George Leonard Clarke<sup>15</sup> e persistiu principalmente nos estudos da modelagem de ecossistemas.

Mais foi na década de 1980 que a ecologia de comunidades desenvolveu rapidamente o enfoque mecanicista, onde o objetivo é compreender os processos subjacentes aos padrões ecológicos e as restrições que operam sobre eles. Uma ênfase especial foi posta sobre as restrições decorrentes de características morfológicas, fisiológicas e comportamentais dos organismos. Segundo Van Andel, Bakker e Grootjans (1993) nessas décadas foi criada uma terminologia fenomenológica para sugerir a existência de conhecimentos objetivos sobre os mecanismos da sucessão, os quais foram rotulados como “modelos”, “cenários” ou “classes”.

Na proposta de Pickett et al (1987 *apud* Van Andel, Bakker e Grootjans, 1993) estes termos que visam descrever, explicar e prever aspectos da sucessão podem ser assim definidos: vias sucessionais são padrões temporais de mudanças vegetacionais; causas são agentes, circunstâncias ou ações responsáveis por padrões sucessionais; e mecanismos são interações que contribuem para as mudanças sucessionais. Conseqüentemente uma *sere* sucessional é um tipo particular de via, que pode depender de conjunto de causas e/ou mecanismos sucessionais. Modelos são construtos conceituais para descrever e explicar vias sucessionais ou para prever o “percurso” de uma sucessão particular combinando vários mecanismos, especificando as relações entre os mecanismos e as vias sucessionais por eles moldadas. Os conceitos e definições mais usados ao se tratar de mecanismo em sucessão estão bem esclarecidos no trabalho de Van Andel, Bakker e Grootjans (1993).

Dentre os vários modelos surgidos nesta época podemos citar o importante trabalho de Connell e Slatyer (1977, citado 1543 vezes até 04/06/2009 segundo o Google

---

14 Ecólogo estadunidense nascido em 1924 e falecido em 2002, formou-se em zoologia, foi orientado por Hutchinson em seu PhD. Junto com seu irmão Eugene Odum foi um dos pioneiros da ecologia de ecossistemas com a publicação de 1953 do “*Fundamentals in Ecology*”. Sua obra reuniu aspectos da teoria cibernética ao enfoque energético dado pelos trabalhos algumas vezes publicados em conjunto com o irmão. Outro livro que merece menção é “*Systems Ecology: an introduction*” de 1983 que apresenta uma visão termodinâmica dos ecossistemas e mantém a direcionalidade ao estágio de clímax presente nos trabalhos anteriores. A influência dos irmãos Odum foi tão grande em nossos tempos que Mansson e McGlade (1993) cunharam o termo “*Odumania*”.

15 Nascido em 1905, publicou em 1954 um livro denominado “*Elements of Ecology*” onde usava a metáfora de engrenagens para as populações de uma comunidade.

Acadêmico) que traz uma boa síntese dos “mecanismos” da sucessão mais usados hoje em dia.

Conforme modelo de Connell e Slatyer (1977) os mecanismos que determinam as mudanças da composição de espécies da comunidade podem ser divididos em três modelos: o primeiro modelo exposto por ele é o de facilitação que sugere que o estabelecimento e crescimento das espécies tardias é dependente da ação das plantas iniciais (onde apenas algumas plantas estariam aptas a colonizar estes ambientes) em “preparar o terreno”, e somente depois da implantação das iniciais é que as tardias se instalariam. O segundo modelo é o da tolerância, e afirma que a seqüência de espécies é produzida pela existência de espécies com diferentes “estratégias” de exploração de recursos, desta forma as espécies tardias seriam aquelas capazes de tolerar menores níveis de recursos que as iniciais (ou seja, seriam mais eficientes). Finalmente o terceiro modelo é o da inibição em que todas as espécies resistiriam à invasão dos competidores, assim os primeiros ocupantes inibem o estabelecimento dos posteriores até a sua morte por senescência ou devido a danos causados por “inimigos naturais” ou pelo ambiente físico.

Quanto à competição Connell e Slatyer (1977) explicam que os modelos de facilitação e tolerância necessitam que as espécies iniciais sejam mortas em competição [para serem substituídas] pelas tardias (o sombreamento é enfatizado como estratégia competitiva). No modelo da inibição isso não precisa acontecer (p. 1124), logo não é necessário que alguma espécie possua superioridade sobre as outras (p. 1138). Desta forma, reinterpretemos que estes autores incipientemente consideravam a possibilidade de a comunidade ser composta através seguindo os pressupostos neutros da simetria e equivalência respectivamente (que serão tratados e definidos na seção 2.3.1.1 sobre a neutralidade p. 62)

Finegan (1984) relembra que desde o início da abordagem mecanicista propôs-se que facilitação, tolerância, inibição e alogênese são mecanismos independentes na sucessão e podem, portanto, afetar o mesmo indivíduo sucessivamente ou simultaneamente durante seu ciclo de vida. Matthes e Martins (1996) comentam que as interpretações reducionistas, da década de 80, sobre os fatores autogênicos restringiram-se aos modelos da “tolerância” e da “inibição”, que a hipótese de facilitação foi rejeitada e que as mudanças autogênicas [sobre o ambiente] foram vistas mais como fatores neutros

ou inibidores, do que como forças que dirigem a sucessão. No início da década de 90 Van Andel, Bakker e Grootjans (1993) alertavam que o vieses reducionista com ênfase em competição poderia resultar em uma subestimação de outros mecanismos de mudança vegetal. Neste contexto crítico, na década de 1990 vários autores propuseram uma retomada do mecanismo de facilitação e das interações entre animais e plantas.

### 1.2.3 Tendências ao não-equilíbrio

O início da valorização do equilíbrio para o não-equilíbrio iniciou-se com os estudos de Hugh M. Raup<sup>16</sup> e Alex S. Watt<sup>17</sup> entre as décadas de 30 e 50. Watt, alertou para dependência da escala de análise ao inferir-se estabilidade em uma comunidade e em 1947 propôs o modelo do “ciclo de crescimento florestal” no qual as mudanças de padrão espacial são dirigidos pelos ciclos de vida dos próprios indivíduos, assim que passam pelas fases de crescimento, de maturidade e de degeneração. (Matthes e Martins, 1996). Já Raup contestava a morosidade que deveria apresentar um processo sucessional na ausência de distúrbios ambientais (Glenn-Lewin, *et al.*, 1992), como supostamente postulado por Clements. A título de ilustração Glenn-Lewin e Van der Maarel (1992) citam como adeptos da proposição de não equilíbrio Raup, Drury e Nisbet, Connel, Pickett, Wiens, Chensson e Case, Davis, e DeAngelis e Waterhouse.

Tendo em vista a hipótese de que a perturbação é um mecanismo determinante na composição das florestas (perturbadas pelo homem ou não) Denslow (1980 *apud* Matthes e Martins, 1996) propõe que as estratégias de regeneração são dependentes do padrão de distribuição das clareiras. Seus estudos culminaram em uma linha de pesquisa da dinâmica de clareiras sintetizada na década de 70.

Em contraste Lieberman *et al* (1980 *apud* Matthes e Martins, 1996), discordam da distinção de clareira versus não-clareira e argumentam que o gradiente de luminosidade, desde sombra densa até à plena insolação, é situação que ocorre normalmente nas florestas tropicais.

---

16 Publicou em 1957

17 Alexander Stuart Watt nascido em 1892 Botânico e ecólogo vegetal inglês 1919, 1934. Seu trabalho mais influente foi o artigo “*Pattern and process in the plant community*” publicado em 1947. Watt faleceu em 1985.

### **1.3 Sumarizando o estado da arte das teorias da sucessão ecológica**

A sucessão consiste de mudanças que se estendem por décadas, séculos ou mesmo milênios, e que se sobrepõem a flutuações e ritmos mais breves ( Margalef, 1982). Tendo em mente essa ampla escala de tempo em que ocorrem as dinâmicas das comunidades vegetais e também a diversidade de ecossistemas sobre os quais pretende-se aplicar estudos sucessionais cabe primeiramente definir alguns termos e limitações de nosso trabalho.

#### **1.3.1 Definições e escopo de estudo**

Historicamente os trabalhos chaves e fundadores do campo da sucessão foram em grande parte desenvolvidos para comunidades vegetais, seja em campos abandonados, florestas ou vegetação de lagos, e mais tardia e minoritariamente foram criados estudos sobre a sucessão de animais bentônicos (principalmente em costões e recifes), saprófagos (sucessão heterotrófica em troncos, fezes e cadáveres onde destaca-se a ciência forense). Os estudo de sucessão de animais vagantes são minoritários, sendo que geralmente estão relacionados ao tamanho corporal e nível trófico desses animais. Recentemente, as interações entre animais e plantas durante a sucessão também conquistou espaço na pesquisa das mudanças vegetacionais, com destaque para relações ecológicas de parasitismo, herbivoria polinização e dispersão.

De acordo com Burrows (1990 *apud* Van Andel, Bakker e Grootjans, 1993) existe tanta confusão no uso do termo sucessão, e ele traz consigo um histórico de significações agregadas tão mutante e confuso, que seria melhor abandoná-lo e substituir pela designação mais geral de mudanças vegetacionais. Na mesma linha Davis *et al.* (2005) chegaram a conclusão que ecólogos que estudam comunidades vegetais comumente não usam percepções surgidas em outras sub-disciplinas de pesquisas, e nem tentam fazer de seus conceitos facilmente acessíveis para investigadores em outras áreas. Eles propõem que as várias áreas de especialidade de ecologia vegetal poderiam ser reunificadas sob o termo mais geral de ecologia de mudança vegetacionais. Tais conclusões foram obtidas através de uma análise bibliográfica de várias áreas da pesquisas em ecologia vegetal (biologia de invasão, ecologia de sucessão, dinâmica de clareiras e manchas, e efeitos de mudança globais em plantas). Neste trabalho

utilizaremos ambos os termos indistintamente, uma vez que o enfoque dado em nossa pesquisa foi bastante restrito aos temas da sucessão.

O Glossário da Academia de Ciências do Estado de São Paulo (Ab'Sabber *et al.*, 1997) define a sucessão como “substituição progressiva de uma ou mais espécies, populações, comunidades, por outra, em determinada área ou em um biótopo; compreende todas as etapas desde a colonização ou estabelecimento das espécies pioneiras até o clímax (...)”. Já Hubbell (2001) define sucessão como mudança direcional no tempo, da composição de espécies e da fisionomia em uma única área onde o clima permanece efetivamente constante. Observamos nestas duas definições elementos que conferem direcionalidade e a noção de progresso, o que implica atribuir começo e fim ao processo sucessional o que pode não ter valor real (Glenn-Lewin, *et al.*, 1992), principalmente levando-se em consideração o caráter cíclico dos distúrbios. Outra questão a ser levantada é quão constante e quanto tempo o clima deve permanecer neste estado para delimitarmos temporalmente o fenômeno da sucessão?

Uma definição um pouco mais ampla e que consideramos mais adequada às limitações e práticas de investigação científica da sucessão é dada por Connell e Slatyer, 1977 referindo-se a “mudanças observáveis em uma comunidade ecológica após uma perturbação que abra um espaço relativamente amplo” (grifo nosso). Mais o quanto amplo deve ser o espaço perturbado, e quanto tempo é necessário para analisarmos o fenômeno sucessional? Entendemos que a expressão “relativamente amplo” pode estar relacionada tanto ao tamanho dos organismos que habitam a área aberta, quanto ao tamanho da área em relação ao seu entorno, parece-nos que falta clareza na escolha de dos termos empregados nas definições ecológicas. Já quanto ao tempo quanto utilizam a expressão “mudanças observáveis” os autores já estão definindo grosseiramente um intervalo de tempo limitado pela capacidade de observação humana que por sua vez acreditamos restringe-se a “estudos de vegetações recentes” e não a estudos paleoecológicos, os quais estariam tratando de mudanças vegetacionais milenares. Analisando estes conceitos vemos como o termo “sucessão” pode ser usado para descrever muitos tipos de mudanças na comunidade em uma ampla escala de espaço, tempo e intensidade (Finegan, 1984).

Acreditando que as mudanças na vegetação seguem um gradiente temporal Pickett *et al.*, (1987 *apud* Glenn-Lewin e Van der Maarel, 1992) construíram uma

“hierarquia de causas sucessionais” onde pretende-se sumarizar as diferentes abordagens temporais em um esquema com sete classes ou escalas temporais crescentes, e sobrepostas em certo grau, a citar: flutuações, dinâmica de clareiras, sucessão cíclica, sucessão secundária, sucessão primária e sucessão secular ou de longo tempo. Neste contínuo conforme aumenta-se o tempo analisado, também aumenta a amplitude espacial das mudanças estruturais e composicionais e a magnitude das forças ou causas envolvidas. Neste trabalho focalizaremos as escalas espacial e temporal da sucessão secundária, tratando as outras escalas de maneira mais superficial.

“Em termos gerais, a sucessão florestal secundária é influenciada por estocasticidade, biologia das espécies incluindo suas interações com outras espécies (ambos entre plantas, ou entre planta e animais), e pelo inter-relacionamento de componentes bióticos e abióticos (vegetação e clima). Todos estes fatores, em última instância, determinam a composição florística particular de uma idade (fase) e influenciam também o grau de recuperação estrutural e funcional da vegetação.”(Guariguata e Ostertag, 2001).

Segundo Guariguata e Ostertag, (2001) grande parte dos estudos sobre a sucessão secundária enfocou sobre a seguinte questão: espécie ou grupo de espécie dominam em determinado estágio da sucessão? Eles citam outros assuntos que recebem análise tais como: fatores afetando primeira colonização, mudanças nas propriedades de luz e solo, interações e retroalimentações entre a vegetação e a terra, taxas e modos de acumulação de biomassa, produtividade da floresta e composição de espécies.

Para Glenn-Lewin (1992) “Os ecólogos contemporâneos vêem as mudanças vegetacionais como resultantes de populações interagindo em meio a flutuações nas condições ambientais atribuindo-se maior importância aos distúrbios. Também aceitam as mudanças contínuas na vegetação como norma”. Outra diferença (em relação ao holismo) é que o processo de sucessão não é interpretado como se ocorresse em séries de etapas distintas, outrossim resulta de mudanças irregulares e variáveis das populações através do tempo, faltando ordenação ou uniformidade (Whittaker, 1953 *apud* Matthes e Martins, 1996).

### **1.3.2 Escopo da sucessão: tempo e espaço**

Quanto a escala temporal da dinâmica vegetacional pode ser dividida grosseira e arbitrariamente em três segmentos: 1) mudanças de curto prazo, ou flutuações, 2) mudanças de longo prazo, ou milenares e 3) as mudanças de escala intermediária, aquelas que são usualmente o domínio da sucessão.

Glenn-Lewin e Van der Maarel (1992) define flutuações como variações temporais instáveis na composição de espécies durante curtos períodos de tempo e geralmente ocorrem em resposta a mudanças ambientais em escalas igualmente breves tais como estações mais chuvosas ou secas, quentes ou frias. Por outro lado, a sucessão é usualmente evidente ao longo de poucas décadas a poucos séculos. A direcionalidade tem sido citada como a característica que distingue a sucessão das flutuações, porém a direção é definida arbitrariamente e só após o fato ocorrido. Por fim as mudanças de longo espectro demoram muitos séculos ou milênios e resultam de mudanças ambientais de longo tempo, tais como as mudanças climáticas globais, as ocasionadas pelo desenvolvimento de solos ou através de migração de espécies através de regiões.

Miles (1979 *apud* Glenn-Lewin e Van der Maarel, 1992) diferencia a sucessão das flutuações pois a primeira envolve mudanças nas espécies dominantes ou diagnósticas, e em contraste quando as mudanças são flutuações as espécies dominantes ou diagnósticas não mudam, e novas espécies não entram na comunidade, ou se elas entram elas não tornam-se espécies diagnósticas. Porém ele pondera que existem situações intermediárias que não podem ser incluídas em um dos dois casos.

O mesmo problema das distinções arbitrárias se aplica a definir a sucessão como uma mudança qualitativa (altera a composição de espécies) e as flutuações como quantitativas (altera a abundância relativa), a menos que as mudanças qualitativas incluam todas as migrações, ou extirpações ocorridas na comunidade, independentemente da importância ou período de tempo que as espécies envolvidas tenham residido ou venham a residir.

Em adição a toda esta complicação existe o problema da freqüência de observações, onde o que parece uma mudança direcional se observarmos mais espaçadamente pode parecer uma flutuação de observarmos com maior freqüência (Austin, 1981 *apud* Glenn-Lewin e Van der Maarel, 1992)

Quanto a dinâmica espacial, Glenn-Lewin e Van der Maarel, 1992 consideram novamente a existência de contínuo onde na escala horizontal temos: desde clareiras muito pequenas, passando por processos de fase, regeneração, dinâmicas de grande escala e por fim mudanças na paisagem.

Espacialmente a comunidade é interpretada como um mosaico mutável de manchas com diferentes tamanhos, idades, estruturas e composições (Glenn-Lewin e Van

der Maarel, 1992), sendo que as comunidades adjacentes devem trocar espécies até que elas sejam igualmente compostas(Horn, 1974). Endossam a idéia de mosaico: Watt, Webb, Pickett, Hubbell e Foster. Um importante descritor do processo responsável pelo aspecto de mosaico das comunidades sucessionais é o conceito de nucleação de Yarranton e Morrison (1974 *apud* Glenn-Lewin e Van der Maarel, 1992). Segundo eles o processo de sucessão pode ser visto como uma expansão e coalescência de núcleos inicialmente pequenos. Seguindo esta linha, Glenn-Lewin e Van der Maarel, 1992 apontam que alguns dos mais bem sucedidos modelos de dinâmica vegetal estão sendo gerados pela somação de processos de pequena escala ou de regeneração de clareiras (porém para críticas ver Szwagrzyk, 1990).

### **1.3.3 Causas e mecanismos**

Guariguata e Ostertag, (2001) citando Walker e Chapin, ilustram os fatores e causas que influenciam mudanças da seguinte forma:

“o início é marcado, pela maior importância de fatores que governam a colonização (ex: condições para a formação de substrato, período de entrada de sementes, presença de sementes e gemas armazenadas no solo). O processo segue até um estágio tardio onde a habilidade competitiva e a tolerância às condições ambientais das espécies (determinadas primeiramente pelas taxas espécie-específicas de crescimento, longevidade, tamanho máximo em maturidade e grau de tolerância a sombra) ditam fortemente os padrões de substituição das espécies ao longo do tempo.”

Na década de 90 o desenvolvimento da tendência mecanicista tinha chegado a um patamar de diversidade teórica nunca antes por ela experimentado, com o acúmulo de pelo menos variados mecanismos conforme sumarizado abaixo.

Tabela 1: compilação hierárquica das causas, processos e fatores da dinâmica vegetacional (adaptado de Pickett, *et al.* 1987 *apud* Glenn-Lewin e Van der Maarel, 1992)

Causa geral	Condições ou processos considerados	ou	Fatores que influenciam	Autores
Disponibilidade de espaço	Distúrbio de grossa-escala		Tamanho do distúrbio, intensidade, duração, dispersão	
Disponibilidade diferencial de espécies	Dispersão estocástica	e/ou	Configuração da paisagem, agentes de dispersão	Horn, 1975, 1976
	Estoque de propágulos	de	Tempo desde o último distúrbio, usos pretéritos do solo	
	Disponibilidade de recursos	de	Condição do solo, topografia, microclima, história do local	Drury e Nisbet, 1971, 1973; Pickett, 1976; Tilman, 1985, 1988
Diferenças no comportamento das espécies	Ecofisiologia		Requisitos para germinação, taxas de assimilação e crescimento, diferenciação populacional	
	História de vida		Padrão de alocação de recursos vegetativos, frequência e modo de reprodução	Drury e Nisbet, 1973; Pickett, 1976; Noble e Slatyer, 1980; Egler, 1954; Peet e Christensen, 1980
	Estresse ambiental		Ciclos climáticos, história do local, espécies que ocuparam antes	
	Competição		Hierarquia competitiva, presença de competidores, identidade dos competidores, distúrbios autóctones, predadores, herbívoros, disponibilidade de recursos	
	Alelopatia		Estrutura e química do solo, micróbios, espécies vizinhas	
	Herbivoria/predação e doenças		Ciclos climáticos, ciclos populacionais do predador, vigor e defesas vegetais, composição da comunidade, agrupamento espacial (patchiness)	

Finegan (1984) cita ainda com exemplo de autores das teorias mecanicistas Colinvaux, Nierin e Goodwin, Connell e Slatyer e Miles.

Visto o grande número de autores que admitem que o processo subjacente à dinâmica vegetacional é realizado no nível das populações das plantas constituintes, então torna-se útil examinar os mecanismos populacionais que geram os padrões da

comunidade. Para Glenn-Lewin e Van der Maarel (1992) “os mecanismo podem resultar, por um lado de propriedades das próprias plantas, como habilidade de colonização, crescimento e desenvolvimento e características do ciclo de vida; e por outro lado de interações da plantas com outros tipos de organismos ou entre duas espécies de plantas.” Nesse último caso o estabelecimento é interpretado em termos de habilidade de invasão ou resistência à invasão pela vegetação existente. Estes mecanismos, diferem de maneira espécie-específica e estão relacionados na tabela abaixo (tabela 2), conforme sua origem e o efeito que causam no processo.

Tabela 2: Classificação das causas freqüentemente atribuídas à sucessão (células centrais) conforme a origem do mecanismo subjacente (colunas) e o efeito causado (linhas). Classes adaptadas de Glenn-Lewin e Van der Maarel (1992).

Fenômeno observado	Origem do mecanismo	Intrínseca a população (nichista)	Relações entre populações (interacionista)
	Crescimento diferencial	Resposta variáveis ambientais Taxa de crescimento	Facilitação Competição
Substituição de espécies	Diferenças de germinação Senescência Competição intraespecífica Dispersão não zoocórica Produção de propágulos Resposta variáveis ambientais	Invasão/Inibição Alelopatia Herbivoria, patógenos e parasitas Zoocoria Facilitação Competição	

Tendo em consideração as duas possibilidades de origem causal dos mecanismos sucessionais (segundo a citação de Glenn-Lewin e Van der Maarel do parágrafo anterior), desenvolvemos uma classificação dessas explicações causais da sucessão, distinguindo-as em duas classes conforme exposto na tabela 2. A primeira classe, que chamaremos de interacionista (ou interacionista/selecionista), atribui às relações ecológicas entre espécies o papel de determinar as mudanças vegetacionais; e a segunda denominamos nichista (ou também nichista/adaptacionista), infere que as diferenças de nichos inerentes às espécies explicariam a sobrevivência e reprodução diferencial de suas populações. Visando tornar previsível o efeito da miríade de requisitos de nicho das muitas espécies de uma comunidade, esta segunda vertente acaba por agrupar as características síndromes e classifica as espécies quanto suas síndromes quanto a estratégias de vida (r ou K) ou grupos funcionais. Na seção a seguir trataremos os argumentos dessas duas

linhas explicativas sobre a sucessão, e sua influência sobre o funcionamento e a biodiversidade das comunidades sucessionais.

Os processos de mudança vegetal podem ser interpretados como fruto de crescimento diferencial, o que só causa alterações na fisionomia da vegetação ou através da substituição de espécies que modifica tanto a fisionomia quanto a composição, (reprodução, migração e estabelecimento diferenciais). E sobre esta segunda interpretação que pretendemos discutir no decorrer deste capítulo.

### 1.3.4 Biodiversidade e funcionamento das comunidade sucessionais

Primeiramente utilizaremos a descrição de Caswell (1979) para tratar sobre a linha que chamamos interacionista<sup>18</sup>:

“Convencionalmente, aceita-se que cada espécie que ocupa prosperamente uma comunidade faz o “espaço de nicho<sup>19</sup>” dela mais diverso (tanto de modo adverso quanto propício) para pelo menos alguns dos futuros ocupantes em potencial. Deste modo conforme a comunidade se torna mais diversa e as interações interespecíficas ficam mais complicadas, tal diversificação começa a gerar uma nova diversidade de nichos e o número de espécies continua a aumentar em um tipo de realimentação positiva”. (Caswell, 1979)

Caswell (1979) explica que a estratégia interacionista prediz que, estando as outras circunstâncias favoráveis (*sine qua non*), a diversidade deverá aumentar, levando também, a uma crescente autodeterminação do funcionamento da comunidade. Como isso o "isolamento" da comunidade, em relação aos impactos do ambiente, aumenta cada vez mais e então as espécies continuarão encontrando condições toleráveis para poderem sobreviver.

Ainda que riqueza de espécies de uma floresta antiga seja alcançada em poucas décadas após o abandono, o retorno a uma composição de espécies similar a uma floresta antiga é um processo muito mais longo, devido principalmente ao maior tempo de substituição das espécies da copa (Finegan, 1996 *apud* Guariguata e Ostertag, 2001). Estudos empíricos têm apontado que a riqueza das espécies lenhosas aumenta

---

18 O autor originalmente tratava estas idéias como argumentos da teoria de nicho.

19 O autor originalmente usa a expressão “*niche space*” para tratar da biocenose.

rapidamente nos primeiros anos da sucessão, e em poucas décadas alcança riquezas comparáveis a florestas primárias.

“Além das riqueza de espécies, acredita-se que diferenças na composição relativa de formas de vida de florestas em sucessão também podem ter implicações para o funcionamento do ecossistema.” (Guariguata e Ostertag, 2001). Segundo a interpretação tradicional as espécies dominantes são as principais determinantes das características ecossistêmicas das comunidades, tais como produtividade, estabilidade e sucessão, e por outro lado o aspecto da riqueza de espécies está mais relacionado com as espécies subordinadas (Grime, 1987 *apud* Van Andel, Bakker e Grootjans, 1993).

Porém a diversidade não aumenta sem limite. Um fator importante responsável por esta limitação é o nível de flutuação e variabilidade inerente no ambiente. Esta variação atua perturbando a estrutura de nicho da comunidade até que certas porções do espaço de nicho não poderem permanecer tempo suficiente para garantir o sustento da população das espécies que precisem de períodos mais longos para completarem seus ciclos de vida<sup>20</sup>.

“Com podemos observar, o papel de interações biológicas está no cerne dos modelos de regulação de diversidade, segundo as quais a estrutura de comunidade em geral, e a diversidade em particular, são geradas por interações biológicas. Quanto maior for a contribuição relativa da dinâmica do sistema de interações biótica para regulação da comunidade, em resposta a variações de fatores ambientais abióticos, maior será a diversidade predita” (Caswel, 1976).

Conforme Horn (1974) “não existe nenhum limite técnico para o número de espécies que podem co-habitar o ambiente remendado da sucessão inicial. Quanto mais eficientes forem as espécies em dispersarem-se para vacâncias, menos aberturas existem em um dado tempo e menor é a diversidade de pioneiras como a diversidade baixa de algumas primeiras comunidades sucessivas atesta”. As fases intermediárias de sucessão devem ser misturas de espécie primárias e tardias, e conseqüentemente maior é sua diversidade. Horn (1974) explica que em teorias de nicho clássicas, é esperado que a convergência nas história de vida das plantas do últimos estágios resulte em perda de espécie através da exclusão competitiva.

---

<sup>20</sup> Em outras escolas da ecologia de comunidade as variações também oram interpretadas me modo negativo, ora como ruído, limitando a habilidade do sistema de controlar sua própria dinâmica; ora superando a habilidade da comunidade para transmitir informações para seu próprio futuro.

Diversos autores criaram formas heurísticamente úteis de classificar as espécies quanto a síndrome que apresentam relacionadas os estádios sucessionais. Dentre as características consideradas em tais classificações temos: (in)tolerância à sombra (em diferentes idades), condições de luminosidade na germinação, taxa de crescimento, mínima idade reprodutiva, quantidade de propágulos produzidos, longevidade, forma de dispersão, dormência da semente ... Tais atributos são elencados e agrupados em síndromes para dividir as espécies em grupos ecológicos. Uma síntese dos vários grupos ecológicos criados para descrever os atributos vitais das espécies da sucessão pode ser apreciada no trabalho de Reis (1993) contida em anexo.

As generalizações sobre a substituição das espécies com estratégia de história de vida contrastantes foram super-simplificadas. Não obstante, Reis, (1993) alerta para complexidade de classificações até o momento geradas em vários estudos de sucessão e considera que qualquer classificação a ser utilizada é artificial. Ele explica:

“Artificialidade das classificações expressa-se, pois dentro das comunidades cada espécie possui um número enorme de particularidades, que quando reunidas formam um contínuo de formas e tempos de vida intermediários, e desta maneira, dificilmente poder-se-ia enquadrá-las em um único sistema de classificação [uma vez que] a evolução deve ter dotado-as de características que evitam sobreposição de nichos ecológicos.” (Reis, 1993)

Consideramos que, em princípio não há nada errado em considerar as características das populações durante a sucessão, porém usá-las como única forma de explicação torna a nossa visão da sucessão simples demais.

Outra questão sobre o papel da biodiversidade no funcionamento da comunidade ainda permanece sem compreensão: Qual a importância de recuperar a composição original de espécies para manutenção original da floresta. Em um experimento realizado por Ewel (1991 *apud* Guariguata e Ostertag, 2001) em áreas recém desmatadas e queimadas foram criadas três comunidades sucessionais diferentes: uma comunidade colonizada sem interferência (controle); em outra tentou-se imitar o padrão sucessional esperado da área quanto a função das espécies mas não quanto a florística; e uma terceira em que foi aumentado propositadamente a diversidade de espécies através do acréscimo de no mínimo 20 espécies exóticas adicionadas mensalmente. Ao final de 5 anos as comunidades não diferiram quanto a retenção de nutrientes, a quantidade de nutrientes caiu em todos os tratamentos, a riqueza de espécies não afetou a taxa de herbivoria entre os tratamentos, que outrossim variou de espécie para espécie. Estes

resultados apontam para uma robustez quanto tratamos da recuperação de características funcionais do ecossistema, independentemente da riqueza de espécies ou da diversidade funcional. Tais resultados são muito semelhantes aos pressupostos da neutralidade que serão expostos no capítulo 2.

Tendo observado que os ecossistemas podem recuperar funções muito antes de recuperar a semelhança com as composições florísticas prévias à perturbação, Walker (1992 *apud* Guariguata e Ostertag, 2001) explica tal fato pela existência de redundâncias ecológicas funcionais entre as espécies vegetais, i.e., de um ponto de vista do ecossistema muitas espécies de plantas podem executar funções semelhantes. Neste sentido pelo menos dentro dos grupos de espécies redundantes a equivalência funcional, que é outro pressuposto da Teoria Neutra da Biodiversidade, também está sendo relatada para a sucessão.

### **1.3.5 A estocasticidade nas teorias sucessionais**

Somente na últimas décadas do século XX, é que encontramos teorias sucessionais inerentemente estocásticas, sendo essas representadas por escassos, porém notórios, exemplos:

#### **1.3.5.1 Modelos de processos de Markov**

Segundo Horn (1974) já nas décadas de 50 e 60 MacArthur reconhecia que os padrões de estabelecimento de espécies ao longo da sucessão refletem propriedades estocásticas rotineiras de um processo de substituição planta-a-planta surgidos como conseqüências diretas do teorema ergódico dos processos de Markov<sup>21</sup>. No modelo mais simples para tal processo (um modelo Markoviano), cada planta tem probabilidades determinadas de ser substituída por outra de seu tipo ou por plantas de outras espécies. Uma seqüência sucessiva é modelada por múltiplas réplicas de uma distribuição inicial de espécies ao longo de uma matriz de probabilidades. Em 1975 Horn publicou um trabalho

---

<sup>21</sup> Esses processos são um caso particular de processos estocásticos com estados discretos (o parâmetro, em geral o tempo, pode ser discreto ou contínuo) e que apresenta a propriedade Markoviana, chamada assim em homenagem ao matemático Andrei Andreyevich Markov. A definição desta propriedade, também chamada de memória markoviana, é que os estados anteriores são irrelevantes para a predição dos estados seguintes, desde que o estado atual seja conhecido.

onde revisou outras aplicações dessas teorias estocásticas simples para sucessão e obteve vários novos resultados, particularmente quanto às relações envolvendo perturbação extrínsecas, padrões de reprodução, diversidade, e estabilidade da comunidade de clímax.

O modelo de Usher<sup>22</sup> que a sucessão segue um Processo de Markov onde a probabilidade de ocorrer um determinado estado futuro de variável aleatória sob consideração, neste caso a composição de espécies da comunidade, está condicionada unicamente pelo estado imediatamente anterior, e então não depende da história mais remota da comunidade (sendo assim também nega a facilitação).

Em seus estudos Horn buscou relacionar novas teorias da dinâmica de população (da década de 70) com os efeitos dedutíveis sobre os padrões sucessionais. Segundo sua interpretação muitos dos padrões notáveis de sucessão são conseqüências diretas de substituições estocásticas de uma planta por outra. Ele acreditava que, em vias gerais, depois de uma perturbação temporária, uma seqüência repetível de mudanças deveria convergir assintoticamente para uma comunidade semelhante ao clímax original. E afirmava que os padrões da comunidade são independentes das adaptações biológicas diferenciais de espécies para estágios sucessionais, entretanto acreditava que as adaptações afetavam a velocidade e a clareza dos padrões.

Porém não devemos confundir a valorização da aleatoriedade em Horn com neutralidade. Ilustraremos sua interpretação mecanicista não neutra com a seguinte citação:

“a sucessão secundária é resultado de competição interespecífica, com as espécies pioneiras freqüentemente vencendo espécie mais tardias na colonização inicial das clareiras, mais talvez competindo excessivamente entre elas, posteriormente elas mesmas produzem um ambiente em que espécies mais velhas são competitivamente superiores”. (Horn, 1974)

### **1.3.5.2 Modelos de loteria**

O Modelo de Loteria foi formalizado por Sale em 1977. De acordo com este modelo, “uma vez que muitas espécies diferentes podem ocupar uma abertura particular,

---

<sup>22</sup> Publicado em 1979.

os colonizadores iniciais de uma área são um subconjunto estocástico do estoque original” (Del Moral, 1999). Ainda segundo esse autor, posteriormente ao modelo de Sale, em 1982 Hanski desenvolveu o modelo de carrossel para estender o modelo de loteria através de tempo. Desenvolvimentos desses modelos foram elaborados posteriormente por autores como Shmida e Ellner, Collins, Kikvidze, Van der Maarel e Sykes. Del Moral (1999) explica que por este modelo a substituição individual é estocástica, baseada em habilidade de dispersão e proximidade das fontes de semente. Isto cria uma relação de dependência muito fraca entre uma espécie e seu ambiente.

A estes modelos sucessionais atribuímos o rótulo de modelos pré-neutros por considerar que apesar de conterem elementos de estocasticidade estes modelos foram criados em um contexto histórico de transição e não contêm os pressupostos essenciais para serem considerados verdadeiramente neutros. Veremos estes pressupostos quando estivermos tratando da teoria neutra da biodiversidade no capítulo 2.

### 1.3.6 O problema do clímax

Para Daubenmire (1968 *apud* Schorn, 2005), o clímax é um produto multicondicionado da sucessão, sendo o resultado do ajustamento dos constituintes ambientais (fatores pedológicos, climáticos e bióticos, que constituem o complexo ambiental). Assim, às diferentes combinações desses, correspondem diversos estados de clímax, em uma mesma região climática (policlímax). Atualmente, a teoria mais aceita é a do clímax padrão de Whittaker<sup>23</sup>, a qual é uma “fusão da teoria de Gleason e Tansley” segundo Glenn-Lewin, *et al.* (1992), em que a composição, a estrutura de espécies, e a dinâmica de uma comunidade de clímax são determinadas pelo ambiente total do ecossistema (todas as características bióticas e abióticas e não por um só aspecto, como por exemplo, o clima) (Matthes e Martins, 1996).

Mueller-Dombois e Ellenberg (1974 *apud* Schorn, 2005) afirmam que esse conceito recebe a adesão de diversos autores, que apontam a existência de várias comunidades-clímax, todas elas em equilíbrio com os habitats locais, dentro de uma mesma região

---

23 Publicada em 1953.

climática. Essas comunidades auto-perpetuáveis podem ser distinguidas como climaxes edáficas ou topográficas, caso o complexo de fatores controladores da sucessão esteja mais fortemente ligado ao hábitat do que ao clima prevalecente.

Horn (1974) critica os conservacionistas e advogados da preservação que freqüentemente citam a generalização convencional de que diversidade produz estabilidade, discutindo que as comunidades naturais mais biodiversas deviam ser conservadas devido a sua influência estabilizadora sobre as comunidades artificiais mais simples. Porém, ele adverte para o possível contra argumento lógico de que se ecossistemas mais biodiversos são inerentemente estáveis, eles não deveriam precisar de proteção. Ele propõe a visão oposta, de que as comunidades de clímax mais diversas são inerentemente frágeis, é uma argumentação muito mais poderosa para exigir proteção de perturbação humana, e de seu manejo responsável.

Uma estratégia de pesquisa recente sobre o tema das dinâmica de comunidades é a dos princípios extremos (*extremal principles*) ou funções de meta (*goal function*). Essa matriz teórica nasceu sob a influência das idéias de Odum e Margalef e integra parâmetros de fluxos de energia e matéria com parâmetros de biodiversidade<sup>24</sup> por meio de modelagem matemática. Essa linha de argumentação, utiliza-se interações tróficas para justificar tendências determinadas, que se tratariam de generalizações e princípios vigentes no ecossistema em sucessão. Essas tendências, atratores ou orientadores trazem sempre o aumento da quantidade e da velocidade de processamento e armazenamento dos parâmetros ligados a energia e informação. Como exemplo de princípios extremos temos os princípios de maximização: de potência (ex: Lotka), de armazenamento (ex: Jörgensen e Mejer), de energia e potência corporificadas (ex: Odum), de ascendência (ex: Ulanowicz), de dissipação, entropia, ou exergia (ex: Prigogine e Stengers; Brooks e Wiley; Schneider e Kay), e de ciclagem de energia e matéria (ex: Morowitz). Para uma revisão destes princípios e seus conceitos agregados ver Fath, Patten e Choi (2001).

Por outro lado autores como Mueller-Dombois e Ellenberg (1974 *apud* Schorn, 2005) discordam da existência de um estágio de clímax estático e final, pois, segundo

---

24 Os quais recebem o rótulo de informação contida no sistema.

eles, a sucessão na realidade não termina, mas assume velocidade tão lenta que é praticamente imperceptível.

## 1.4 Conclusões

“O estudo dos ciclos de vida das espécies primárias e secundárias ligado ao modelo da distribuição dos mesmos permite-nos entender a sucessão como um processo autecológico e compreender o fenômeno da regeneração em aspectos que tem ficado fora das possibilidades de trabalhos sinecológicos tradicionais, permitindo analisar as relações diretas entre as espécies particulares e o ambiente”. (Gómez-Pompa e Vazqués-Yanes, 1985 *apud* Matthes e Martins, 1996)

É com essa frase que Matthes e Martins (1996) encerram sua revisão sobre conceitos em sucessão ecológica. Acreditamos que ela reflete e sintetiza o espírito das teorias de sucessão, adotadas pela maioria dos cientistas da época em que foi citada. Observa-se a tendência de redução ao nível populacional, a tendência mecanicista com cunho ecofisiológico e a utilização bastante questionada de classificações arbitrárias de espécies quanto ao seus status sucessionais.

Diferindo dos pressupostos anteriormente expostos, acreditamos que a atividade básica de cientistas é a geração de esquemas conceituais que expliquem os padrões<sup>25</sup> observados na natureza, ou nas palavras parafraseadas de MacArthur (1972 *apud* Peet 1992) a atividade científica visa procurar padrões repetidos, não apenas acumular fatos como na história natural. A ciência deve ser geral em seus princípios. Visando adequar-se ao ideal de ciência anteriormente exposto “a teoria da sucessão não deve depender [exclusivamente] das espécies particulares presentes nas áreas de estudo” (Peet 1992) e tão pouco assumir que somente conhecimentos auto-ecológicos muitas vezes específicos podem fornecer uma explicação completa para o fenômeno da sucessão.

Na disputa teórica entre holístas e reducionistas Finegan (1984), aponta limitações nas interpretações dos dois grupos. Segundo ele a sucessão, sob a visão holista, é interpretada como um processo de desenvolvimento de um ecossistema em direção a uma estabilidade máxima (sob a bandeira da resistência a distúrbios) e eficiência máxima na utilização de recursos. Por outro lado a narrativa reducionista das décadas de 70 e 80

---

25 Incluindo processos com um tipo de padrões com historicidade.

falhou, por duas razões: ela negligenciava a natureza da dispersão, e sua generalização sobre as mudanças ambientais e sobre as espécies exploradoras e conservadoras tornou-se uma tese insustentável. E defende que uma terceira abordagem sintética deve ser procurada (Finegan, 1984), acreditamos que os mecanismos de dispersão estocástica da Teoria Neutra da Biodiversidade (TNB) possam ser uma das partes desta abordagem sintética a que Finegan se refere. No terceiro capítulo apontaremos nossas sugestões de como a TNB deverá proceder para assumir um importante papel nesta síntese.

Neste ínterim, e relembando o exposto neste capítulo, observamos que os trabalhos mais recentes sobre a sucessão têm focado em aspectos da estrutura da comunidade e no funcionamento do ecossistema, e direcionado-se a abordagens mais mecanicistas e reducionistas. Não obstante, El-Hani (2006) sugere que muitos ecólogos tendem a referir-se reiteradamente à complexidade, historicidade e diversidade dos sistemas ecológicos, em vez de buscarem meios de construir modelos simplificados, tratáveis, mas que, ainda assim, forneçam *insights* importantes sobre tais sistemas.

## 2 TEORIAS SOBRE A BIODIVERSIDADE DAS COMUNIDADES ECOLÓGICAS

*“A verdade se encontrada na simplicidade, e não na  
multiplicidade e confusão de coisas.”*

**Sir Isaac Newton**

*“Na realidade, a ciência e a arte vêm aos homens por  
intermédio da experiência, porque a experiência criou a arte e  
a inexperiência, o acaso”*

**Aristóteles**

Ao longo deste capítulo veremos o surgimento histórico das duas principais linhas de pesquisa da biodiversidade das comunidades ecológicas. De acordo com Hubbel (2001) o conflito<sup>26</sup> entre estas duas “visões de mundo” foi exposto inicialmente pela “teoria de biogeografia de ilhas” de MacArthur e Wilson (em 1967), apesar de talvez só ter sido percebido em compreensões posteriores a esta publicação. Veremos na seção 2.1 (p. 40) as teorias tradicionais baseadas em nicho. Na seção 2.2 será discutido a história (p. 47) e os pressupostos (p.62) da tradição oposta, ou seja a teoria neutra.

---

<sup>26</sup> Conflito este exposto inicialmente pela “teoria de biogeografia de ilhas” de MacArthur e Wilson, apesar de talvez só ter sido percebido através de uma compreensão posterior a esta publicação.

## **2.1 Histórias dos estudos sobre a estrutura e biodiversidade nas comunidades: O estabelecimento da abordagem tradicional**

Segundo McIntosh (1985) já em 1908 Grimell falava que “a competição entre espécies resultava da adoção de habitats e estratégias de alimentação similares, mais não idênticas”, porém ele só utilizou o termo nicho em 1917. Ainda na revisão histórica de McIntosh foi Elton em 1927 quem definiu formalmente o conceito de nicho de um animal como seu “status na comunidade, ... o que ele está fazendo, ou mais especificamente, suas relações quanto a comida ou inimigos”. Para McIntosh é fato anômalo que Elton tenha incorporado o nicho como um conceito principal para ecologia, sem no entanto, ter enfatizado na competição como fizeram Grimell, Clements, Tansley e outros tantos ecólogos do início do século XX. Além disso além da função da espécie o conceito de Elton também incorporava uma função abstrata desenvolvida pela espécie para a comunidade e que poderia ser preenchida por qualquer espécie da mesma variedade.

Em 1920 o importante limnólogo Germânico August Thienemann (1882–1960) identificou três importantes princípios, que relacionavam a composição e biodiversidades das comunidades com o seu funcionamento, a saber: a) quanto maior a diversidade de condições em uma localidade, maior será o número de espécies que habitam esta comunidade; b) quanto mais as condições de um local derivarem do normal, bem como dos valores ótimos para as espécies, menor será o número de espécies que ocorrem lá, e maiores o número de indivíduo de cada espécies que conseguem ocorrer; c) quanto mais tempo uma localidade permanece na mesma condição, mais rica é a comunidade e mais estável ela será (McIntosh, 1985).

Segundo McIntosh (1985) o terceiro princípio de Thienemann pode ser um legado do “balanço da natureza” e dos conceitos de evolução comumente atribuídos à “ecologia clássica”. Por outro lado ele pondera que alguns dos principais “ecólogos clássicos” como Clements e Tansley já afirmavam que o número de espécies poderia decair no Clímax, logo alguns clássicos já consideravam a possibilidade de um desenvolvimento não progressivo e estabilizador das comunidades vegetais, e explicavam isso por efeito da competição das espécies climáticas.

A maioria dos ecólogos concordaria que o nascimento de ecologia matemática ocorreu durante a década de 20 (vale lembrar que os ecólogos anteriores já estarem dispostos a padronizar e quantificar seus estudos). O impulso inicial veio por influência

dos trabalhos de Lotka e Volterra independentemente publicados, que tratavam sobre a dinâmica entre duas populações uma sendo de presas e a outra de predadores. Porém, Bowler (1998) esclarece que as fórmulas de Alfred J. Lotka(1880-1949) publicadas em 1925 não obtiveram muito efeito até serem associadas com o trabalho do físico Vito Volterra (1860-1940), que publicou em 1926 modelos de relações entre presas e predadores utilizando equações diferenciais retiradas de modelos da termodinâmica de gases ideais (onde colisões perfeitamente elásticas foram comparadas com relação de predação). Outra influência de Volterra foram os dados estatísticos sobre estoques pesqueiros produzidos por seu genro, e biólogo marinho, Umberto D’Ancora colhidos durante a primeira guerra mundial.

Tendo em mente os modelos de Lotka e Volterra, Gause publicou, em 1934, a doutrina central de teoria de nicho em seu princípio de exclusão competitiva, que declara, parafraseando, que “duas espécies não podem coexistir indefinidamente sobre um mesmo recurso limitante”. Ele testou esta idéia usando as celebres equações de Lotka–Volterra para experimentos de competição *in vitro* onde duas populações de *Paramecium* sp. realizavam uma dinâmica de exclusão competitiva. Um corpo teórico, desenvolveu-se a partir da rejeição ao organicismo, mais especificamente da rejeição da idéia agregada ao organicismo que se tratava das suposições de seleção natural em níveis maiores que as populações, e para tanto baseou-se na teoria de nicho, ou mais especificamente no Princípio de Gause da Exclusão Competitiva.

Segundo Norris (2003) o conceito do nicho ecológico foi re-construído como uma implicação deste princípio, visando descrever qual a proporção do montante dos recurso (espaço de nicho da comunidade) que deveria ser encontrada e conquistada por cada espécie para garantir sua perpetuação (ver Whittaker *et al.* 1973). Caswell (1976) explica que esta porção de nicho é em parte determinada por características abióticas do ambiente atuando sobre as necessidades/afinidades do organismo, mas uma parte considerável é definida pelas interações com outros membros da comunidade.

Etienne e Alonso (2007) relatam que conforme difundiu-se o conceito de nicho ecológico ele também evoluiu consideravelmente desde quando criado Grinnell até 1957 quando foi formalmente definido por Hutchinson como um hipervolume em um espaço multidimensional de recursos (por exemplo luz, nutrientes, estrutura) e tornou-se a definição de nicho mais aceita. Uma das implicações dessa definição foi o

desenvolvimento de uma teoria que explica a coexistência de espécies como resultado do compartilhamento de recurso ao longo de muitos eixos de nicho (um nicho, uma espécie). O conceito de Hutchinson, tornou peculiar à cada espécie a característica funcional de nicho (que para Elton poderia ser desenvolvida por uma espécie semelhante) ou seja, Hutchinson trouxe consigo a máxima de uma espécie, um nicho.

Os teóricos logo aperceberam-se de que o compartilhamento de nicho não poderia ser completamente irrestrito, sob o risco de exclusão competitiva, outrossim, está sujeito a compensações em características de história da vida. O princípio de Gause implicou que deveria haver um máximo tolerável de sobreposição no uso de recursos compartilhados para duas espécies coexistirem ou, em outras palavras, deveria existir algum limite de similaridade entre os nichos de espécie coexistentes. Hubbell, (2005) cita como defensores desta lógica Hutchinson, MacArthur e Levins, MacArthur.

Segundo Leibold (1995), diversas avaliações históricas recentes forneceram conceitos de nicho que contrastam com revisões antigas (ex: Allee *et al.*, Whittaker *et al.*, Hutchinson). Estas novas versões distinguem-se em grande parte por enfocarem: ora na diferença entre "hábitat" e "aspectos funcionais" do nicho, ora, na importância dada para relação entre nichos da espécie diferentes. Segundo Gewin (2006) outra saída adotada pelos teóricos de nicho contemporâneos (especificamente Leibold, 1995) foi refinar o conceito de nicho em dois componentes: por um lado os requisitos de uma espécie para existir em um ambiente particular, por outro, os impactos que ela tem em seu ambiente.

A título de ilustração apresentamos duas explicações para a coexistência de espécies. Primeiramente a coexistência pode ser resultado de diferenças espaciais de nicho: ainda que haja exclusão competitiva localmente, com a heterogeneidade de recurso pode haver coexistência em maiores escalas espaciais. Deste modo, a heterogeneidade de habitats possibilita a coexistência de múltiplas espécies porque as espécies são melhores em suportar determinados fatores ambientais e piores em lidar outros (Chesson, 2000 *apud* Hérault, 2007). Outra explicação é fornecida através de diferenciações de nicho ao longo do eixo temporal, essa particularmente exige uma combinação com condições de não-equilíbrio pois de outra forma não haveria tempo para que as duas espécies se estabelecessem desenvolvendo rotinas diferentes.

Através dos desdobramentos e deduções feitas para a coexistência estabeleceu-se a abordagem hegemônica para explicação da estrutura da comunidade: a visão da

assembléia de nichos (*niche-assembly*) conforme denomina Hubbell, advertindo sobre o risco de caricaturá-la com tal denominação. De acordo com Norris (2003) nesta visão, espécies diferentes são limitadas pelo mesmo recurso, qualquer que seja o melhor competidor eventualmente deverá excluir todos outros. A diversidade é mantida pela separação e diferenciação das espécies em nichos ecológicos específicos, permitindo a cada espécie seu próprio domínio de superioridade competitiva e portanto admitindo que as espécies deveriam estar distribuídas heterogeneamente e em pequena escala espacial. Os adeptos desta visão também defendem que a comunidade é um grupo de espécies interagindo, sendo que suas ausências, presenças e abundâncias podem ser deduzidas através de “regras de composição” que atuam sobre no nicho ecológico de cada espécie.

Buscando descrever os padrões espaciais estratégia tradicional foi assumir que nas comunidades ecológicas, cada espécie possui inerentemente um hipervolume de nicho multidimensional (*sensu* Hutchinson's), e então, para descrever tal complexidade de maneira fidedigna, dever-se-ia construir modelos bastante complexos desde o princípio, incorporando tantos detalhes, sobre o crescimento e as interações de cada espécie com as outras e com seu ambiente físico, quanto possível (Hubbell, 2005). Sendo assim, “entender a resposta de uma comunidade a qualquer tipo de mudança exige conhecimento de como as espécies diferem, e como estas diferenças afetam suas respostas às mudanças ambientais” (Leigh, 2007). Nesta visão, as teorias qualitativas e processuais são muito mais úteis que teorias quantitativas sobre padrões e que não possam considerar os processos.

Ainda sob estas visões, uma das conseqüências do foco nas adaptações (que exigem um tempo evolutivo) e na assembléia de nichos foi a tendência de aceitação do equilíbrio e de uma visão estática dos nichos e das comunidade. As visões da *composição de nichos* costumam explicar as comunidades como composições persistentes, resistentes a perturbações e previsíveis (ver exceções na seção 1.2.3 sobre tendências das teorias de sucessão ao não-equilíbrio. p. 22) tudo isso devido ao equilíbrio adaptativo dos membros das espécies, cada qual tendo evoluído para ser o melhor competidor em seu próprio nicho (Poutin 1982 *apud* Hubbell 2001). Elas usam o argumento universal de que as espécies co-evoluem de maneira especializada a determinadas circunstâncias ambientais e buscaram adequação e apoio na teoria

hegemônica da biologia evolutiva ou seja na síntese neo-darwinista. A idéia de equilíbrio foi promovida e sustentada, principalmente pela ecologia matemática, que investia seus esforços na tentativa de prever o balanço ecológico entre espécies competidoras de diferentes nichos, predadores e suas presas, ciclos de matéria, etc.

Como podemos observar, as abordagens convencionais para o problema da distribuição de abundância relativa das espécies enfocaram em regras amplas e aplicáveis todas as espécies da comunidade para explicar a divisão dos recursos (geralmente explicações fisiológicas de cunho adaptacionista ou competitivas).

Desde os dias de Gause, as discussões acerca da composição e coexistência de populações em comunidade foram e vêm sendo construídas quase exclusivamente em termos de nicho e competição. Isso ocorreu apesar das numerosas tentativas, menos difundidas e prósperas, para ampliar as discussões e incluir mecanismos adicionais. Segundo Voltolini e Eble (1994) a ecologia convencional explica a maioria dos padrões de relações entre organismos e destes com o meio dentro de uma visão evolutiva selecionista-adaptacionista.

Peters (1976) explica brilhantemente o critério de classificação das teorias como científicas de acordo com o positivismo lógico e diferencia as teorias científicas das explicações metafísicas. Segundo ele, “uma teoria científica é um modo formalizado de tratar e prever fatos do mundo empírico. Em contraste, as tautologias são partes de estudos das relações lógicas independente de empirismo.” e acrescenta “logo as tautologias não são sujeitas a falsificações empíricas e nem geram previsões.” Ambos raciocínios podem ter lugar em ciência, porém não devem ser confundidas.

O perigo na utilização das tautologias aparece quando aceitamos e nos acostumamos com elas ao ponto de substituir, inconscientemente, previsões científicas pela metafísica dos sistemas tautológicos (Peters, 1976). Peters também alerta para um grande número de teorias tautológicas na ecologia e biologia evolutiva de sua época, sendo que as que mais nos interessam são: a teoria do monoclímax de Clements (1916), o princípio da exclusão competitiva (Gause), os modelos de competição (Volterra e d’Ancora), nicho e equilíbrio de (Hutchinson), as explicações para a origem da diversidade (Pianka), a seleção r e K (MacArthur e Wilson), e os postulados sobre as tendências sucessionais (E. Odum). Para Peters (1976), os conceitos de seleção natural e adaptação possuem erros de formulação em sua estrutura lógico-epistemológica induzidos por

tautologias. Deste modo, Voltolini e Eble (1994) argumentam que os conceitos baseados nas explicações selecionista-adaptacionistas tornam-se intestáveis.

Segundo Voltolini e Eble (1994) a inércia do paradigma funcionalista, que vem sendo perpetuado em biologia evolutiva, conseqüentemente também na ecologia, que busca adequação com a tradição unificadora da biologia evolutiva, desdenha a verdade lógica de que “a mera existência de uma boa adaptação entre os organismos e o ambiente é uma evidência insuficiente para inferir a ação da seleção natural” (Gould e Lewontin, 1979 *apud* Voltolini e Eble, 1994). Um exemplo de resultado deste desdém das estratégias selecionista-adaptacionistas foi encontrado por Silvertown (citado por Voltolini e Eble, 1994), que obteve que só 13 documentos desde 1990 que fornecem evidências de que diferenças de nicho observadas proporcionam a co-existência de espécies.

Para Gewin (2006) os ecólogos são propensos a prematuramente concluir que se diferenças de nicho são encontradas entre espécies, devem existir algumas compensações entre as espécies para permitir que elas coexistam. E cita Mark McPeck que diz “Nós temos que mostrar que estas diferenças ecológicas causam compensações entre espécies e deste modo influenciam em sua coexistência,” e também a exposição do ecólogo de comunidades vegetais Peter Adler, “As pessoas aceitaram o nicho tão intuitivamente que ele acabou não estando bem testado ...”.

Chave (2004) explica que as teorias de coexistência por diferenciação de nicho estão principalmente preocupadas com processos puramente determinísticos, conduzidos em comunidades com um pequeno número de espécies que interagem através de regras fixas, como as prescritas nas equações de Lotka-Volterra. E diferencia, em contraste, a teoria neutra que está principalmente preocupada com comunidades ricas em espécies (florestas tropicais, recifes de corais) e com muitas espécies raras, onde o papel da estocasticidade na escala individual se torna inevitável.

No campo empírico “o foco nas variações individuais de aptidão, adaptação e nicho têm moldado experimentos e estudos dos processos de competição [e coexistência], seleção e adaptação em pequenas escalas [espaciais e temporais]”. (Hubbell, 2001). Como estes processos podem demorar ou exigir grandes áreas para terem alguma efetividade, a utilidade destes estudos tornar-se questionável. Tilman (1989 *apud* Hubbell 2001), por exemplo, revisou algumas centenas de estudos de competição de plantas e obteve que metade dos estudos foi realizada em espaços de até um metro quadrado, e

três quartos foram feitos em parcelas menores que 100 metros quadrados (10X10m). Somente 15% dos estudos duraram mais que três anos!

Norris (2003) afirma que o uso de teoria de nicho para explicar a regularidade de padrões de abundância de espécie nunca foi completamente bem sucedido. Ainda permanecem sem resposta questões como: por que os recursos são repartidos de modo a produzir os padrões de dominância numérica e raridade comumente observados? E o que acontece quando o processo de divisão cessa, o resultado seria a previsão irreal de um número fixo de espécies atingindo o equilíbrio? Como veremos no próximo capítulo, para Hubbell, parte da resposta está expressa em um padrão empírico não exibido por espécies, mas sim, por indivíduos independentemente das características morfofisiológicas da espécie a qual pertence.

A Teoria de Composição de Nichos tem sido re-trabalhada para responder à algumas críticas modernas, e anomalias apontadas nos parágrafos anteriores. Uma das teorias secundárias criadas explica a coexistência de espécie em um mesmo nicho através da existência de compensações (*trades-offs*) (ex: Tilman; Kneitel e Chase). Ou seja, se duas espécies de um mesmo nicho coexistem<sup>27</sup>, elas devem manter “*trades-off*”. Por exemplo, uma espécie deve ser melhor em se esconder e a outra em fugir, de maneira que exista um balanço entre estas propriedades (Chase e Leibold 2003 *apud* Botelho, 2007).

Ainda sobre as compensações Hubbell (2005) acrescenta que em teorias baseadas em recursos, ou também denominada teoria-R\* , as compensações acontecem em todos lugares porque eles são essenciais para explicar a coexistência. Por exemplo, na competição entre duas espécies por dois recursos limitados, a coexistência estável acontece só quando cada espécie tiver um maior ponto de compensação da exigência(R\*) para aquele recurso que mais limita seu próprio crescimento, o que representa uma substituição na habilidade de explorar os dois recursos.

Talvez o discurso mais característico dos cientistas que adotam a teoria tradicional, na atualidade, tenha sido expressado na frase de Clark (2008) que escreve “a competição

---

27 Visto que o nicho é específico de cada espécie, o autor deve ter utilizado a palavra nicho em um sentido amplo, talvez melhor definido como guilda.

precisa ser delimitada no espaço e o tempo, um requisito que as diferenças de nicho podem cumprir, desde que elas não sejam dimensionalmente baixas.” Em outras palavras, quanto mais detalhes acrescentarmos, tanto mais verossímil tornaremos nossas teorias ecológicas.

## **2.2 História das idéias neutras**

### **2.2.1 História dos argumentos neutros**

Analisando historicamente a literatura, Hubbell (2001) encontrou que os elementos da teoria neutra possuem precedentes já no início do século XX. As teorias de composição pela dispersão existem no mínimo desde 1922 com o livro de J. C. Willis chamado “*Age and Area, a Study of Geographic Distribution and Origin in Species*”. O reconhecimento da importância da sorte e dispersão para estrutura de comunidades não é novo. Etienne e Alonso (2007) também apontam um estudo de 1922 onde Grinnell já tratava da sorte em seu conceito de espécies acidentais, i.e. espécies que foram observadas só uma vez, são apenas do resultado de dispersão. Idéias similares foram desenvolvidas independentemente por Gleason (nas décadas de 20 e 30) e que segundo Etienne e Alonso (2007) assume que as espécies são independente umas em relação às outras e só acontecem em uma localidade devido a sorte e dispersão. Hubbell (2001) acrescenta que Gleason propôs seu conceito individualista da distribuição vegetal argumentando contra a visão extrema de “composição determinada pelo nicho” defendida por seu contemporâneo Frederick Clements. O conceito individualista foi amplamente ignorado até que em 1953 Whittaker começou a endossá-lo novamente (Etienne e Alonso, 2007).

Já a noção de equivalência ecológica nas espécies é mais recente segundo Hubbell (2001), contudo não é de modo algum uma nova idéia (ex.: Hubbell, 1979; Goldberg e Werner, 1983; Shmida e Ellner, 1984).

De acordo com a perspectiva de composição por dispersão (*dispersal-assembly*), as comunidades são conjuntos abertos, e fora do equilíbrio de espécies postas juntas principalmente por sorte, história e dispersão limitada e ao acaso. As espécies vão e vêm, e sua presença ou ausência é ditada pela dispersão randômica e extinção estocástica. (Hubbell, 2001). Portanto Hubbell propõe que a coexistência das espécies deve ser

explicada por fatores historicamente contingentes, como por exemplo: quais espécies chegaram primeiro à comunidade; quantas espécies os recursos de uma determinada área podem sustentar em um dado momento, etc (Botelho, 2007).

A Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia de Hubbell (2001) foi inspirada pela teoria de “biogeografia de ilhas” de MacArthur e Wilson (em 1967) que já era considerada radical para sua época, não só por romper com a visão Neo-darwinista tradicional de comunidades compostas de espécies co-adaptadas e com equilíbrio demográfico, mas também por ter sido criada por MacArthur, um dos principais teóricos das teorias de “composição de nichos”. Tal teoria prediz um número de espécie (de equilíbrio) que estarão presentes em ambientes isolados ou Ilhas, baseadas em taxas de imigração e extinção local que são eles mesmos dependentes do tamanho de ilha e grau de isolamento (Norris, 2003).

A biogeografia de ilhas de MacArthur e Wilson também não incluía especiação como uma fonte de novas espécies, e ele diz pouco sobre a dinâmica de comunidades na ilha principal ou continente, vendo eles como a fonte de imigrantes potenciais das quais a comunidade da ilha foi composta. E como essa teoria não trata a dinâmica das populações, só pode predizer a diversidade de espécies; não dizendo nada sobre abundância relativa. A teoria neutra do Hubbell representa uma tentativa para preencher estes lacunas teóricas do modelo clássico de biogeografia de ilhas. Originalmente, diz Hubbell, seu trabalho foi construído visando somar um mecanismo de especiação para biogeografia de ilha e a fim de calcular um número de equilíbrio predito de espécie não só para ilhas mas para metacomunidades continentais sob deriva ecológica de somatório-zero.

### **2.2.2 História dos modelos (matemáticos) neutros**

Vem do final do século retrasado, com o trabalho dos pioneiros da ecologia vegetal americana Clements e Pound, a difusão das abordagens quantitativas para o estudo das espécies vegetais componentes de uma determinada comunidade. Anteriormente havia a crença na existência de entidades naturais descritíveis, caracterizáveis, reconhecíveis e mapeáveis, denominadas “associações”, “cenoses”, “formações” ou “sociedades” seguindo a tradição naturalista de Alexander von Humboldt (1769–1859 difusor da estatística biogeográfica que serviu de precursora dos métodos introduzidos por

Clements) e Joakim Schouw<sup>28</sup> (1789—1852 publicou em 1822). Clements e Pound sedimentaram os métodos de contagem numérica e de estudo por quadrats como essenciais para distinguir comunidades vegetais mudanças em uma comunidade.

McIntosh (1985) relata que, já no século XVIII, Gilbert White (1720–1793; publicou em 1789) falava que “quanto mais uma área é examinada, tantas mais espécies serão encontradas”. Há historiadores que atribuem a Paul Jaccard (1868–1944; publicou em 1901) o primeiro registro de que há um aumento no número de espécies conforma a área amostrada.

O botânico dinamarquês Christen Raunkaier<sup>29</sup> estudou mais profundamente a questão da escala ou tamanho da amostra e usou amplamente parâmetros de frequência relativa de espécies. Como principal contribuição desde ecólogo temos uma das generalizações estatísticas da ecologia de comunidades chamada “lei de frequências de Raunkaier”. Ele observou que se os números de espécies de cada uma das cinco classes de frequência utilizadas por ele(20% do total), fossem arranjados em seqüência, a descrição resultante seria uma “curva em J invertido”. Em outras palavras, as frequências declinavam nos primeiros 20% e depois aumentavam nas espécies pertencentes aos outros 80%. Porém vem de Olof Arrhenius<sup>30</sup> a primeira formulação matemática sobre a Relação Espécies por Área RE/A.

O número de espécies tornou-se cada vez mais importante como um atributo das comunidades. Em 1948 Preston explorou mais a relação espécie área e incorporou a idéia de uma distribuição canônica de espécies no seu trabalho de 1962. Mais recentemente Connor e McCoy revisaram e criticaram praticamente todas as formulações matemáticas da relação espécie área.

Ainda na década de 40, um grupo de biólogos e estatísticos liderados pelo grande estatístico da genética de populações, Sir Ronald Fisher, observaram, não por acaso, que o formato da curva de abundância das espécies de uma determinada área era bastante invariável, e cogitaram que tal formato deveria estar associado a um padrão teórico

---

28 Criador das nomenclaturas de tais unidades vegetais que constavam do nome da “espécie dominante” acrescido do sufixo latino “*etum*”.

29 Nascido em 1860 e falecido em 1938; publicou sobre esse tema em 1908, 1910, 1918 e 1934.

30 Nascido em 1896 e falecido em 1977; publicou sobre esse tema em 1918, 1920, 1921 e 1923.

subjacente. Em 1943 o grupo de Fisher, propôs um elegante método para modelar a abundância de espécies amostradas em comunidades biológicas com muitas espécies, a qual deveria seguir a distribuição log-série de probabilidades. De acordo com o modelo de Fisher assumindo-se que nenhuma espécie é muito abundante, o número esperado de indivíduos amostrado em qualquer espécie poderia ser modelada por um processo de amostragem de Poisson<sup>31</sup> para qualquer espécie dada. Porém Fisher originalmente não justificou sua hipótese da distribuição de binômio negativo. Na mesma década Preston defendeu o uso de uma distribuição log-normal como um modelo mais adequado.

Alguns anos mais tarde, MacArthur divulgou e endossou a estocasticidade na ecologia e propôs outro modelo, conhecido como o "modelo de bastão quebrado", que assume regras de assembléia das comunidades com a partilha seqüencial e fortuita dos recursos entre os nichos. Neste modelo, o recurso está em provisão fixa e é representado por um segmento de comprimento unitário. Uma primeira espécie ocuparia e povoaria fortuitamente uma fração deste recurso. A segunda espécie então ocupa uma fração fortuita do recurso restante, e assim por diante. MacArthur conjecturou que uma distribuição de abundância relativa característica da comunidade poderia ser derivada através deste algoritmo. Muitas hipóteses semelhantes, os denominados modelos de quebra seqüencial, foram inventados (ex: Sugihara em 80; Tokeshi na década de 90) só diferindo quanto às regras que regem o processo de partilha.

Mencionamos este modelo aqui, porque ele tem uma história interessante: depois de anos de debates aquecidos acima de sua pertinência ecológica, na mesma década em que foi criado o modelo de MacArthur, Cohen demonstrou que ele era matematicamente equivalente ao modelo de Fisher onde o parâmetro  $k$  tende a 1(um) ao invés de zero como no modelo log-series. Por outro lado cinco décadas depois Etienne e Olff (2005 *apud* Etienne e Alonso, 2007) levantam a questão que embora a "teoria quebra de bastão" tenha sido considerada uma teoria de assembléia de nicho, pode-se discutir se ela não é mesmo uma teoria neutra, pois ela trata as espécie como equivalentes, ou seja, as características das espécie não importam na quantia do espaço de nicho que ele recebe no procedimento da quebra de bastão. Porém, tantos como outros modelos úteis

---

31 Onde a variável em questão é aleatória e o evento (ou entidade) de interesse está homogeneamente distribuído.

na ecologia de comunidades, a teoria de quebra de bastões é um conjunto de algoritmos simples para gerar padrões de abundância assemelhando a aqueles realmente observados na natureza o que contraria e diferencia a teoria neutra, pois, esta tem base ontológica em processos biológicos realistas, como nascimento, morte, extinção, e dispersão.

Diante de todas as controvérsias geradas sobre os padrões de composição de espécies das comunidades, e inserido em um contexto científico onde acreditava-se que às relações entre as espécies poderiam explicar tais padrões, Caswell (1976) utilizou-se dos modelos criados por Moran para testar as crenças. Ele retrata que o processo de teste de modelos rivais:

“Idealmente, o processo de desenvolvimento teórico convergiria relativamente rápido para um conjunto de hipóteses que não podem ser rejeitadas. Porém na realidade, por várias razões, as coisas freqüentemente não funcionam muito bem. Pode não ser fácil conseguir resolução suficiente para discernir entre vários modelos competindo sendo que todos sucedem razoavelmente bem (ou razoavelmente mal) em explicar os padrões observados. Freqüentemente, podemos acrescentar um poder considerável a esta abordagem pelo uso de um "modelo neutro". Em tal modelo todo o conjunto de forças que competem por um lugar na explicação do padrão é eliminado.” (Caswell, 1976)

Assim ele justifica a criação do modelo neutro para servir de comparação. O modelo resultante é neutro com respeito a alguns fatores e naturalmente pode ou não ser neutro com respeito a outros fatores. O modelo neutro criado por Caswell (1976) visava gerar um padrão previsto, para ser testado contra as observações de campo.

Os modelos neutros aplicados à estrutura de comunidades pertencem à família dos modelos estocásticos. As propriedades matemáticas desses modelos foram extensivamente estudados no fim da década de 60 e início de 70 por Karlin e MacGregor, Ewens e também Watterson, porém aplicados ao contexto distinto da genética de populações. Não obstante, desde a década de 40, alguns estatísticos ligados à genética de populações já vinham formulando modelos estatísticos neutros bastante gerais, que poderiam ser aplicados a alelos de uma população ou também às espécies de uma comunidade. Como exemplo de pioneiros das formulações matemáticas neutras temos Kendall na década de 40, e nos anos 50 Wette e Motoo Kimura, entretanto, vale lembrar que Kimura somente propôs sua teoria neutra da evolução molecular em 1968.

O final da década de 1960 assistiu um deslocamento dos estudos de comunidade para a elaboração de modelos orientados por padrões e derivados de observações de populações, comunidades e ecossistemas reais. Isso aconteceu, quando uma série de

ecólogos com fortes inclinações teóricas começou a levar mais em conta padrões observáveis nos sistemas ecológicos no desenvolvimento de modelos. Entre estes, Robert MacArthur desempenhou um papel especialmente importante. (El-Hani, 2006)

Neste contexto, é relevante a distinção, feita por Grimm (publicada em 1994), entre duas abordagens da modelagem matemática em ecologia: primeiro, a modelagem que Grimm denominou 'de estilo livre' (*free-style*), que busca a generalidade sem dar especial atenção à testabilidade e à escala apropriada de aplicação. Foi este estilo de modelagem que predominou na ecologia da primeira metade do século XX. O segundo estilo de modelagem foi característico da tendência da ecologia teórica que se afirmou a partir do final dos anos 1960. Grimm o denomina modelagem 'orientada por padrões', uma vez que toma como ponto de partida para a construção de modelos algum padrão observável na natureza. A dependência do padrão e de uma escala particular limita a generalidade de tais modelos, mas de maneira a aumentar seu poder preditivo. (El-Hani, 2006)

Seguindo um importante trabalho teórico de Moran<sup>32</sup>; em 1967 Karlin e McGregor propuseram um modelo para a manutenção de polimorfismos em populações naturais. Ao contrário do modelo de Kendall<sup>33</sup>, seu modelo assume populações de tamanho fixo. Seu modelo estava originalmente descrito no contexto da genética de população, mas ele pode ser prontamente traduzido para ecologia de comunidade se as palavras "especie", "especiação" e "comunidade" substituírem as palavras "tipo", "mutação" e "população", respectivamente.

Watterson<sup>34</sup> e Caswell (1976) foram os primeiros a fazer a conexão entre a genética de população e ecologia de comunidade. Watterson forneceu um detalhado (mas técnico) relatório das implicações da teoria da genética de população quando aplicada para ecologia, com uma ênfase particular em curvas espécies-área. Já Caswell (1976) fez também uma notável tentativa de promover esta teoria na ecologia de comunidade. Chave (2004) acredita que estes assuntos foram posteriormente abordados por Hubbell

---

32 Publicado em 1958.

33 Publicado em 1948.

34 Em um artigo publicado em 1974 denominado "*The sampling theory of selectively neutral alleles*".

(1979), e acrescenta que o modelo presente nesse artigo é equivalente ao de Karlin e McGregor.

Sessenta anos depois da publicação do modelo log-série de Fisher, o neutralismo cresceu de uma mera suposição técnica a um modelo estatístico matematicamente consistente e uma teoria testável. Neste contexto histórico Chave (2004) ressalta o trabalho de Karlin e McGregor como um dos trabalhos teóricos mais importantes. Já Hubbell (2001) ressalta que dentre os mais importantes estudos ecológicos para as idéias neutras está a Teoria de Biogeografia de Ilhas<sup>35</sup> de MacArthur e Wilson. Ele explica que as implicações da teoria de MacArthur e Wilson foram bastante difundidos e aplicados principalmente pela área da conservação ao tratar de fragmentos florestais e desenho de unidades de conservação. Mas Hubbell (2001) demonstra desapontamento com os desenvolvimentos teóricos da Biogeografia de Ilhas dentro da ecologia de comunidades, pois em sua opinião produziu desdobramentos teóricos esporádicos que restringiram-se a retrabalhar alguns aspectos basais da teoria, sendo que só quatro décadas depois seus frutos diversificaram e disseminaram-se com a explosão da pesquisa sobre metacomunidades.

Muitos modelos de distribuição de espécies por área, como é o caso da Biogeografia de Ilhas motivaram e continuam a motivar muitos interesses, porém, a falta de consenso persiste e com o agravante de que pelo menos outros quarenta modelos foram propostos (revistos em Tokeshi, 1993; McGill *et al.*, 2007). Segundo Prado (2007) a proliferação de tantos modelos teóricos para explicar um mesmo padrão empírico é um reconhecido embaraço para os ecólogos, embaraço que foi definido em uma revisão recente sobre o assunto como “fracasso científico coletivo” (ver: McGill, Maurer e Weiser, 2006 e a seção 2.3.4 sobre Testes p. 85).

Uma nova virada nos modelos neutros aconteceu com a publicação do modelo de metacomunidade de Hubbell (2001). Segundo De Marco (2006) parte considerável dos argumentos e, principalmente, as deduções matemáticas necessárias à construção da Teoria unificada neutra da biodiversidade e biogeografia (TUNB) foram tomadas

---

<sup>35</sup> Publicada em trabalhos de 1963, 1967.

emprestado da Teoria Neutra de Evolução Molecular de Kimura<sup>36</sup>. Muitas das deduções matemáticas necessárias envolvem um esforço analítico árduo que foi minimizado utilizando-se os resultados previamente atingidos no campo da genética e evolução, pois esses mostraram-se adequados e encurtaram muito dos caminhos.

McGill, Maurer e Weiser (2006) acrescentam que os modelos neutros publicados antes de 2000 não modelam explicitamente a migração vinda de uma metacomunidade e podem ser chamados modelos de não metacomunidade. Por exemplo, Caswell (1976), seguiu diretamente os modelos analíticos da teoria neutra da evolução molecular<sup>37</sup>, modelando somente a dinâmica de comunidades locais que não interagem com uma metacomunidade. No modelo de Caswell, o aparecimento de uma nova espécie em uma comunidade local é o equivalente a uma mutação dentro de uma população (especiação por mutação pontual).

Embora Hubbell (2001) rejeite o trabalho de Caswell (1976) porque ele envolve tamanhos de população infinitos em comunidades locais, as primeiras tentativas de Hubbell também apresentavam ausência de modelos para metacomunidade, qualitativamente invocando especiação e imigração para evitar a fixação a longo prazo de uma única espécie (McGill, Maurer e Weiser, 2006).

Segundo Gewin (2006) a teoria neutra tem suas raízes na genética de população, e também conta com a noção de diversidade fortuitamente gerada. Hubbell mostrou empiricamente que a dispersão (i.e., a distribuição espacial de plantas e outros organismos) não é ilimitada.

### 2.2.3 Reações da comunidade científica

Ao contrário da teoria neutra da genética de populações para populações finitas, a TNB teve uma repercussão muito maior na literatura científica, tornando o livro no qual Hubbell apresentou formalmente a TNB (Hubbell 2001) um *best seller* na ecologia (Casseiro e Padial, 2008).

---

36 Principalmente através dos melhoramentos das formulações publicados no livro “*The neutral theory of molecular evolution*” de 1983

37 Ex: Ewens 1972, Karlin e McGregor 1972, Trajstman 1974, Watterson 1974

De fato, uma busca no portal virtual Scopus revelou que Hubbell (2001) já foi citado 1.174 vezes desde 2000 (quando alguns autores já o citavam como “no prelo”) até 28 de maio de 2009, segundo o site de busca *Scopus* (<http://www.scopus.com>). O número de citações cresceu de forma conspícua desde 2000 até 2008 (figura 1), e agora parece apresentar uma estabilização, o que poderia ser interpretado como meia-vida das citações (Moeda *et al.* 1998 *apud* Cassemiro e Padial, 2008). Isso sugere que essa publicação ainda está repercutindo no meio científico porém vem reduzindo sua força. Segundo Cassemiro e Padial (2008) esse número é altamente expressivo em ecologia, e comparam o artigo de George Evelyn Hutchinson sobre o nicho multidimensional, publicado em 1959 (42 anos antes da publicação do livro do Hubbell), por exemplo, foi citado 1.293 vezes até 3 de junho de 2008.

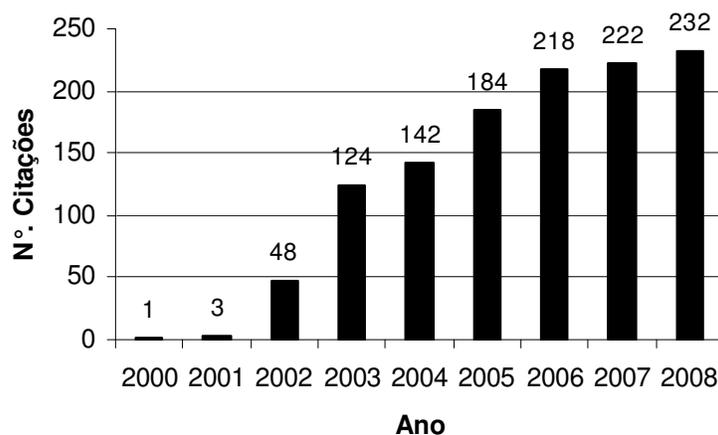


Figura 1: Histograma mostrando a distribuição do número de publicações científicas que citam o livro de Hubbell (2001) ao longo dos anos após suas publicações (segundo o site Scopus).

Cassemiro e Padial (2008) afirmam que o livro do Hubbell, mesmo que publicado somente em 2001, está entre os trabalhos mais citados (Figura 2). Nesse caso, somente nove artigos foram mais citados.

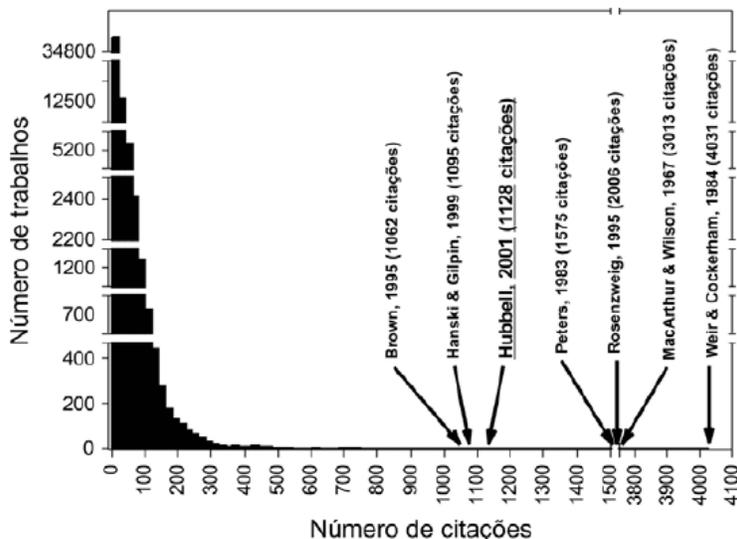


Figura 2: Histograma mostrando a distribuição do número de citações de 56.709 artigos publicados nos 22 periódicos com maior expressão em ecologia (fator de impacto maior que 3) nos últimos 30 anos. Cada barra representa classes de número de citações (intervalo de 20 citações por barra). As setas mostram o número de citações do artigo mais citados (segundo Weir e Cockerham, 1984 *apud* Cassemiro e Padial, 2008) e livros com relevante importância conceitual selecionados. (Adaptado de Cassemiro e Padial, 2008)

Cassemiro e Padial, consideram que além da qualidade e inovação desses nove artigos, seu maior número de citações deve estar relacionado com duas características intrínsecas que afetam a citação dessas nove publicações:

- a) esses artigos são mais antigos e;
- b) trabalhos metodológicos (cinco desses nove) devem ser mais citados do que trabalhos conceituais, pois apresentam uma maior aplicação em diferentes campos de pesquisa.

Porém advertem que essa comparação não é totalmente adequada devido ao fato de que um livro deve ter padrão de citações diferente do que artigos. Lembramos também que recentemente observa-se um fenômeno de massificação das publicações científicas que pode ter contribuído bastante para um maior número de citações de Hubbell quando comparado a artigos anteriores a década de noventa.

A resposta de muitos ecólogos teóricos para idéias de Hubbell, segundo Norris (2003), talvez esteja simbolizada pela opinião de James H. Brown, que em uma revisão publicada na revista *Evolution*, chama o livro de Hubbell um “marco miliário” — e então continua a rejeitar sua premissa fundamental. Tal premissa é a neutralidade e está em

conflito com aquela que tem a muito tempo sido uma doutrina fundamental de ecologia de comunidade: a noção que populações de espécies são reguladas por competição.

Um importante empecilho enfrentado pela teoria neutra, é de ordem psicológica, e concerne à suposição de equivalência entre indivíduos. Bell (2001 *apud* Chave, 2004) comenta neste sentido que “talvez ecólogos tenham dificuldades em aceitar que as diferenças que eles tanto reconhecem claramente em seus estudos das espécies não têm nenhuma significância funcional para a comunidade, enquanto que os geneticistas, lidando com manchas em um gel, são mais propensos a aceitar as idéias neutras”.

Visto dessa forma, De Marco (2006) cita três tipos de restrições possivelmente apontadas por pesquisadores de campo, formados sob uma ótica tradicional e que com certeza se sentem-se desconfortáveis frente as implicações da TNB:

a) *Os organismos não são iguais*: diferenças de tamanho corporal entre espécies que co-ocorrem em comunidades naturais fazem com que haja grandes diferenças de probabilidade *per capita* de produzir filhotes, morrer ou migrar, dada uma relação geral entre tamanho corporal e características bionômicas nas espécies. Essas diferenças também afetam o padrão de uso da energia total disponível no sistema entre indivíduos e conseqüentemente entre espécies;

b) As abundâncias totais por unidade de área podem variar muito entre manchas dentro da mesma comunidade;

c) Interações entre espécies parecem reger, pelo menos para alguns conjuntos de espécies, a dinâmica de muitas populações de animais ou plantas.

A teoria neutra gerou muita controvérsia porque ela sugere uma visão radicalmente diferente sobre a comunidades ecológicas. Para Botelho (2007) os modelos neutros tem sofrido certa resistência, principalmente por não se encaixarem em muitos dos pressupostos neodarwinistas.

McGill, Maurer e Weiser (2006) afirmam que a teoria neutra contradiz 100 anos de ecologia de comunidade (desde Elton em 1927, passando por Gause 1934, Odum 1959, MacArthur 1972, Roughgarden 1979, Pianka 1988, até trabalhos atuais como Maurer 1999). De Marco (2006) explica que o modelo neutro direta ou indiretamente coloca em xeque muito do que se percebe sob a estrutura de comunidades naturais, principalmente no que tange a interpretação de assembléias deterministicamente organizadas por “compatibilidade” de nicho ou fracamente desenvolvida através de sua história.

Leigh (2004 *apud* Leigh, 2007) expõe outro modo de reação. Visto que “todos os ecólogos buscam uma teoria quantitativa que considere os padrão e os processos que os geram” e que até o momento, “nenhuma teoria geral em ecologia de comunidade realizou este feito”. A promessa unificadora da teoria neutra trouxe a esperança de substituir um conjunto caótico de explicações qualitativas sobre padrões de diversidade os quais nenhum argumento, observação ou experiência pareceram capazes de solucionar, por uma teoria capaz de predição quantitativa bem sucedida. Não é de admirar que alguns ecólogos tenham saudado a teoria neutra como a salvação da ecologia (Leigh, 2007).

Hubbell também tem sido criticado por chamar prematuramente seus modelos de "teoria unificada". Alguns ecólogos proeminentes, como Dan Simberloff, não acreditam que a ecologia de comunidade identificará princípios gerais que permitirão apenas uma teoria unificada pois a ecologia é muito complexa. McGill, Maurer e Weiser (2006) questionam a escolha de Hubbell (2001), pois a expressão unificada implica em uma teoria aplicável a todos os organismos e em todas as escalas (ver seção 2.3.3 Escopos. p. 72). Hubbell assinala que a teoria neutra da ecologia de comunidades está ainda em sua infância comparada com a da genética de população.

A despeito de toda discussão teórica gerada pelas TNB, poucos esforços empíricos para testar a TNB foram realizados. Segundo De Marco (2006) existem mais artigos discutindo teoricamente aspectos da teoria neutra (ex: Volkov *et al.*, 2003; Chave, 2004; Fuentes, 2004; Alonso e Mckane, 2004; Hubbell e Borda-De-Agua, 2004; Maurer e McGill, 2004; Hubbell, 2006; Hu *et al.*, 2006) do que artigos tentando avaliar com dados suas predições (ex: McGill, 2003; Dornelas *et al.*, 2006; Thompson e Townsend, 2006). Discutiremos sobre testes empíricos da TNB na seção 2.3.4 Testes (p. 85).

Outros ecólogos, porém, vêem a teoria neutra como uma distração em meio aos últimos cem anos de desenvolvimentos teóricos que foram incorporados pelos trabalho baseados em nicho. “A 'navalha de Occam' não deve envolver a expulsão de coisas que nós sabemos que são importantes”, diz Peter Chesson. A estocasticidade demográfica é uma força bastante fraca quando comparada com as diferenças de nicho e variabilidade ambiental” diz Chesson (*apud* Gewin, 2006), lembrando que ambos os mecanismos são desconsiderados nos modelos de Hubbell.

Nesta linha de pensamento a simples validação da importância do nicho para a diversidade é um avanço crucial. “Nós resolveremos problemas reunindo a complexidade

do que nós sabemos que é verdadeiramente, o coração de nossos objetos de estudo, em lugar de imaginar que eles são muito mais simples do que realmente eles são,” diz Chesson (*apud* Gewin, 2006).

Clark (2008) vai além e sugere que uma guinada dramática nas pesquisas ecológicas para um enfoque na neutralidade, resultando talvez em uma ascensão de teoria neutra como armação conceitual dominante, poderá ter um custo em termos de relevância científica e compreensão das ameaças reais à biodiversidade. Custo esse que os ecólogos poderão errar ao apreciar.

Clark (2008) vê dificuldade em como progresso científico pode vir através de uma visão de que as espécie são completamente intercambiáveis, ou seja, de rejeitar a hipótese que elas são específicas. Critica um dito “movimento dos defensores da literatura neutra” que tem tirado o enfoque dos processos reconhecidos e deslocado para rejeição dum modelo que é predominantemente estocástico, e contém menos do que é conhecido. Ele argumenta que uma vez que a visão neutra de manutenção da biodiversidade está sem nenhum processo, torna-se difícil relacioná-la com problemas reais. Para exemplificar tal dificuldade de aplicação, Clark apresenta uma suposta ignorância, em relação à TNB, por parte de periódicos de conservação e ecologia aplicada como o "*Conservation Biology*" quando comparado ao impacto que teve na ecologia em geral. Veja o gráfico utilizado por Clark para ilustrar a insensibilidade da conservação às implicações na TNB.

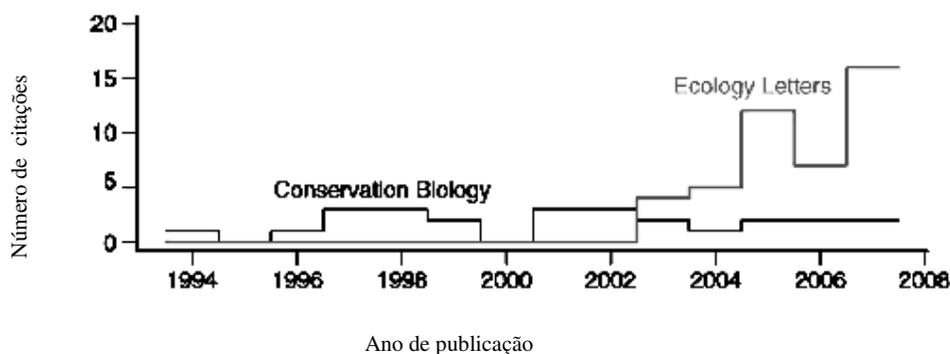


Figura 3: Número de artigos publicados por ano, contendo as expressões “neutral process”, “neutral theory” ou “neutral forces” em dois periódicos, um voltado a conservação “*Conservation Biology*” e outro de ecologia em geral “*Ecology Letters*”. Adaptado de Clark (2008)

Por outro lado, ele relata uma preocupação com a possibilidade da teoria neutra marginalizar a ciência da biodiversidade, competindo por recursos com estudos baseados

em processo, tendo em vista a pequena oferta de políticas para conservação. (para um contra-ponto a essa idéia ver a conclusão)

Ao longo deste capítulo, procuraremos fornecer subsídios para demonstrar: que os desenvolvimentos teóricos, matemáticos e mesmo a rejeição de modelos da TNB têm proporcionado avanços para ecologia; que as críticas de Clark citadas acima além de prematuras estão bastante equivocadas; e que suas preocupações acerca da aplicabilidade e “custo” da TNB são bastante preconceituosas.

### **2.3 O estado da arte da teoria neutra**

Não convencidos de que diferenças entre as espécies por si só guiam a dinâmica de comunidade, ecólogos como Stephen Hubbell e Graham Bell, desenvolveram independentemente uma teoria para determinar até que ponto os padrões observados na natureza podiam ser explicados por forças fortuitas, ou estocásticas, fora do controle das espécies. Outra forma de ver o modelo de Hubbell, é perceber que ele diferencia-se dos trabalhos prévios por tentar descrever um mecanismo específico de população e estendê-lo a escalas espaciais mais amplas para explicar como a diversidade biológica muda no espaço e no tempo (Maurer e McGill, 2004 *apud* Cassemiro e Padiá, 2008).

Alonso; Etienne e McKane (2006) explicam sob uma empirista e hipotético-dedutiva a TUNB, afirmando que ela remete a dois princípios básicos, que, por sua vez, baseados em duas observações biológicas. As primeiras é que indivíduos de espécies distintas mas que pertencem a uma comunidade ecológica funcionalmente uniforme parecem ser “controlados” por semelhantes taxas de nascimento, morte e dispersão. Isso implica na denominada neutralidade, equivalência, ou simetria suposição, que inclui especiação neutra. A segunda observação, é que sistemas ecológicos estão constantemente saturados, o que leva ao que Hubbell (2001) chama de suposição da “dinâmica de soma zero”.

Conforme Norris (2003), a “deriva ecológica de somatório zero” e é justamente o que faz da teoria neutra, neutra. Sob deriva ecológica, todos os indivíduos na comunidade, não importando qual sua espécie, têm probabilidades iguais de reproduzir, morrer, imigrar para outra localização, e em algumas versões/modelos, adquirir uma mutação que eventualmente resulta em especiação (ver especiação por mutação pontal).

A figura 4: mostra os principais componentes, processos e variáveis analisados nas dinâmicas de deriva ecológica de uma TNB espacialmente implícita<sup>38</sup>.

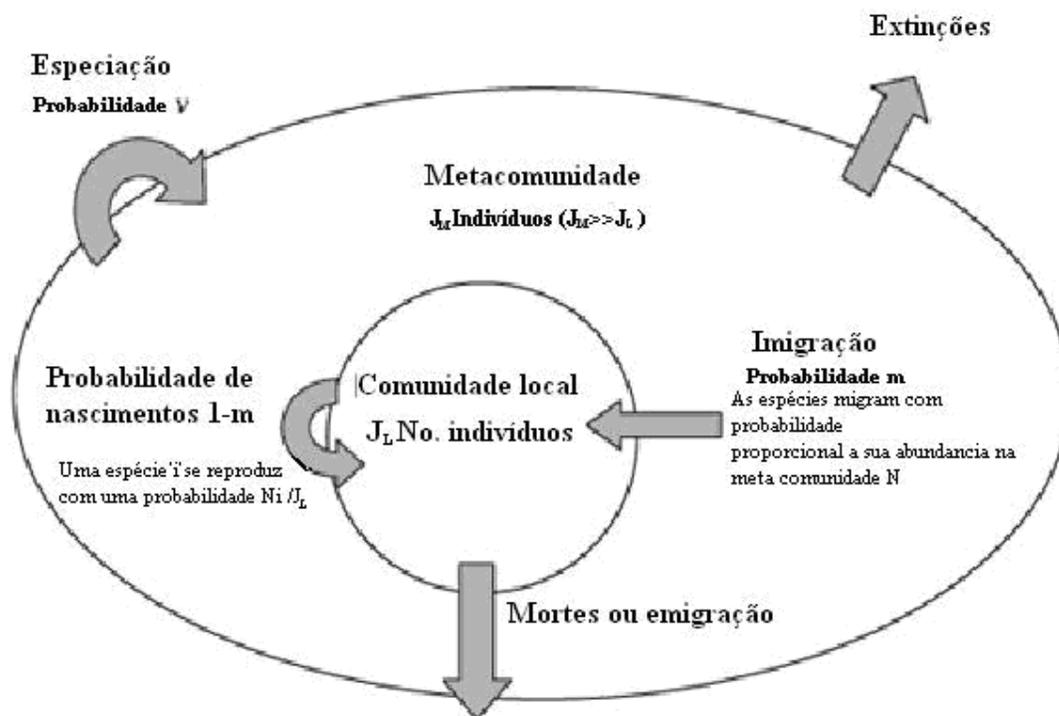


Figura 4: Uma representação esquemática do mais citado modelo neutro de acordo com Hubbell (2001). A comunidade local recebe imigrantes da metacomunidade que apresenta um equilíbrio entre especiação e extinção. (Adaptado de Etienne e Alonso, 2007)

Segundo Hérault até 2007, já foram propostos pelo menos 10 diferentes modelos neutros (revisados em Chave *et al.*, 2002; McGill, Maurer e Weiser, 2006). Porém todos estes modelos compartilham a designação neutros por compartilharem pelo menos algumas idéias que constituem os ingredientes essenciais do pensamento neutro, e sobre as quais desenvolve-se a modelagem. A estas idéias denominamos pressupostos, sendo o que o principal deles, como o nome já diz, é a neutralidade.

<sup>38</sup> Que não considera relações de espacialidade ao modelar espacialmente a comunidade, apenas dividindo-a em duas porções que são a comunidade local e a meta comunidade.

### 2.3.1 Pressupostos

Veremos na próxima seção, em mais detalhes, quais seriam os ingredientes essenciais de uma teoria neutra.

#### 2.3.1.1 Neutralidade - simetria ou equivalência.

Hubbell (2001) define a neutralidade da seguinte forma: “Por neutro eu quero dizer que a teoria trata os organismos de uma comunidade trófica definida como essencialmente idênticos em suas probabilidades per capita de reprodução, morte, migração e especiação”. Isso “não significa que toda espécie tem uma chance igual de ocupar uma vacância no ambiente. Os indivíduos são iguais, mas espécie, como entidades coletivas, não são” (Norris, 2003). Gotelli e McGill (2006) lembram que a suposição de taxas demográficas per capita idênticas difere em outras teorias, como a biogeografia de ilha, que assumem taxas idênticas por espécies.

Segundo Gewin (2006) a controversa Teoria Unificada Neutra da Biodiversidade e Biogeografia (TUNB) surgiu abrindo mão das vantagens competitivas e adaptações específicas às condições do microambiente e ainda mais hereticamente, vendo espécies diferentes como funcionalmente equivalentes. Para ela essa duas crenças podem ser tratadas sob o rótulo de “*fitness invariance*”<sup>39</sup>. Na mesma linha encontramos em uma nota de rodapé De Marco (2006) a tradução de uma citação retirada de Gotelli e McGill (2006) onde lê-se: “modelos neutros sugerem que diferenças consistentes de nicho não existem (*are not present*) e que a estrutura da comunidade pode ser explicada por colonização, migração e extinção aleatórias”.

No entanto, discordamos destas opiniões, preferindo a explicação de Hérault (2007) segundo a qual “os modelos neutros não assumem que todas espécies devem ser idênticas em todas suas características biológicas, mas que essas diferenças não estão ligadas com suas taxas demográficas de cada um dos seus indivíduos.” A TNB **não** considera que as diferenças morfológicas ou comportamentais das espécies não têm

---

39 Preferimos a expressão “fitness” irrelevante ou insignificante pois acreditamos que a pretensão de Hubbell não era tão radical ao ponto de negar diferenças entre espécies.

conseqüências ecológicas. “Certamente as diferenças seletivas são operacionais, mas é interessante ver se tais diferenças são fortes suficientemente para superar as forças estocástica (ou fortuitas)” (Bell, 2001 *apud* Gewin, 2006) e em que parâmetros da comunidade elas atuam.

Segundo Clark (2008) os termos usados no contexto da teoria neutra podem ser aplicados sobre diferentes níveis de complexidade, conforme tratados abaixo na figura 5: podem estar representando a neutralidade das respostas e efeitos relacionados a variáveis ambientais e recursos compartilhados (nível 1); das taxas demográficas das populações (nível2); de crescimento populacional e medidas de aptidão nas espécies (nível 3) ou ainda nos padrões de abundância da comunidade, inclusive biodiversidade (nível 4).

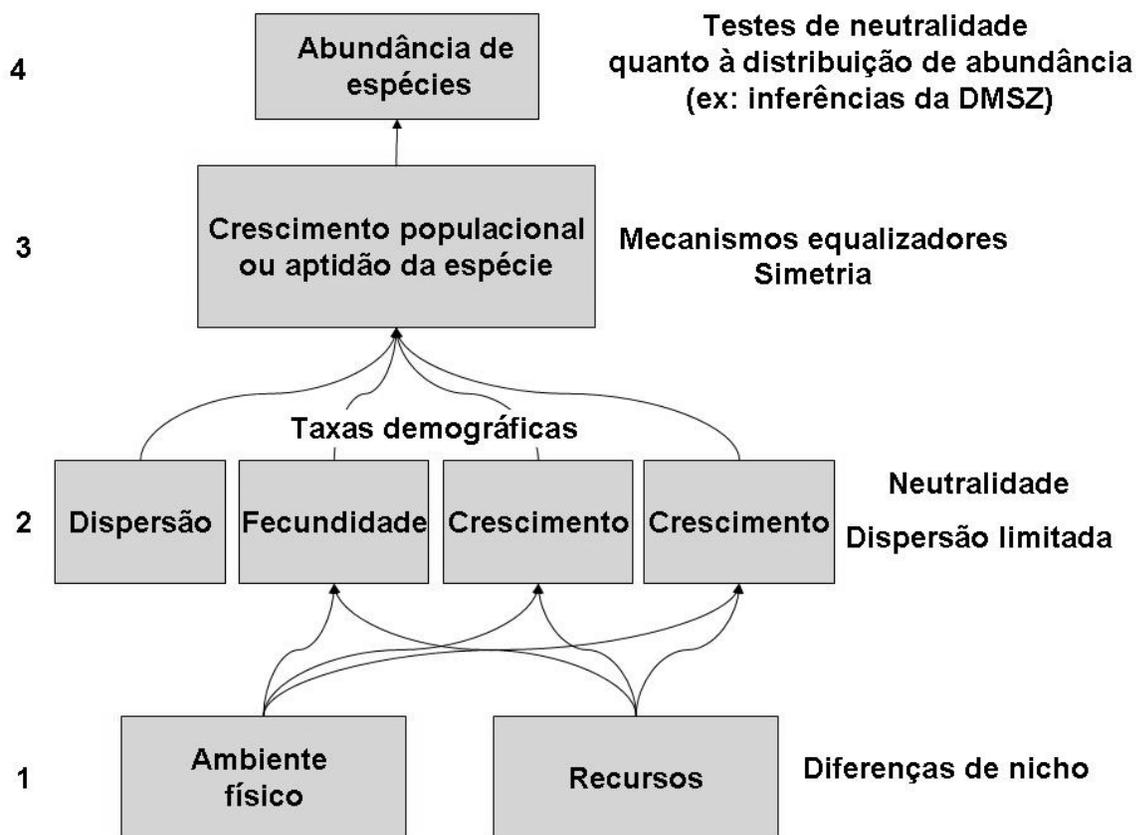


Figura 5: Organização dos termos usados no debate neutro, por nível de organização/complexidade. Quando os conceitos entre os níveis estão relacionados por setas elas representam relações causais unilaterais, assim por exemplo, diferenças de nicho (nível 1) influenciam as taxas demográficas (nível 2), mas taxas demográficas semelhantes não implicam nichos semelhantes. Testes de neutralidade em padrões de abundância de espécie (nível 4) estão bastante distantes das diferenças de nicho e das semelhanças de taxas demográficas. Adaptado de Clark (2008)

Conforme representado na figura 5, duas espécies podem ocupar nichos diferentes no nível dos recursos e requisitos ambientais, e ainda assim serem classificados como 'neutras' no nível 2. Desta forma o conceito de equivalência pode ser visto como um desacoplamento entre o nicho e as taxas demográficas.

Chave (2004) adverte que a suposição de equivalência entre indivíduos é difícil de avaliar: embora os prospectos de reprodução e morte sejam assumidos iguais entre indivíduos, os eventos de nascimento e morte em realidade - ao menos no nível individual - são determinadas por processos estocásticos e contingentes. Conseqüentemente, só se pode testar a suposição que toda espécie deve ter as mesmas taxas de nascimento e mortalidade, não se esquecendo que a equivalência entre espécie é necessária, mas não é condição suficiente para equivalência entre indivíduos (ver a seção 2.3.4 Testes p. 85).

Segundo Norris (2003) a teoria tem sido caracterizada como uma pretensiosa equivalência em parâmetros demográficos das espécies, mas este não é necessariamente o caso. As espécies podem diferir em coeficientes de natalidade, por exemplo, desde que elas compartilhem uma mesma probabilidade per capita de ocupar vacâncias na comunidade. Dentro destes limites, variações ecológicas e compensações em características das histórias da vida continuam possíveis. Desta forma, Hubbell (2001) também argumenta que a suposição de equivalência individual pode ser mais verossímil manto acreditam muitos ecólogos.

### **Simetria**

Segundo Chave (2004) a simetria surge como uma das implicações da neutralidade, pois uma vez que as espécies são ecologicamente equivalentes, a competição interespecífica deve ser simétrica. Se a mudança de espécie (especiação) não afeta a habilidade competitiva do novo organismo frente às espécies do seu entorno, incluindo-se a espécie da qual originou-se, as espécies envolvidas neste cenário são definidas como simétricas. Note-se que, competição e compartilhamento de nicho ainda são possíveis. O que simplesmente não existe são vencedores e perdedores previsíveis, e então aqueles processos não determinam a composição da comunidade (Norris 2003).

Chesson e Rees explicam a simetria com a seguinte frase: "A identidade da espécie de um individuo **não tem nenhum efeito** para os possíveis destinos do indivíduo ou para os destinos de sua descendência, e nem parece ter qualquer influência nos

destinos de outros indivíduos.” (Chesson e Rees, 2007 *apud* Clark 2008. grifo nosso) Essa definição faz uma diferença importante no caso onde o modelo atribui a espécies diferentes os mesmos valores de parâmetros demográficos sem explicitar que as espécies não são as mesmas.

Clark (2008) propõe que um modelo neutro deve ser definido como aquele que é simétrico no nível individual (nível 3 em seu esquema). Porém, de acordo com a definição de simetria exposta no parágrafo anterior e segundo o próprio Clark este é o caso do modelo de Lotka-Volterra, um modelo que tem sido comumente exemplificado como sendo a base da teoria de composição de nichos. Já Hubbell (2005) afirma que toda espécie, em toda comunidade trófica definida, viola a suposição de simetria até certo ponto, mas a questão novamente é, quão boa é esta aproximação?

Talvez, a questão central proposta por Hubbell seja, na verdade, se o nicho determina a estrutura das comunidades ou se essas são determinadas principalmente por dispersão e probabilidade de chegada ao local? Para Cassemiro e Padiá (2008) essa questão tem um enfoque puramente instrumentalista, visto que Hubbell observou que a estrutura de muitas comunidades pode ser explicada simplesmente pela probabilidade de chegada relacionada a limitações na dispersão das espécies. Nesse sentido, as espécies “**funcionariam**” **como equivalentes** em relação as suas restrições ambientais, ou seja, seus nichos ecológicos (Hubbell 2005).

### **2.3.1.2 Saturação: o somatório-zero e a constância do tamanho populacional da comunidade.**

Uma das suposições chaves da teoria neutra é que, dentro de grupos de espécie ecologicamente semelhante, os indivíduos tendem a ocupar a paisagem até um ponto de saturação. A Teoria Unificada Neutra da Biodiversidade e biogeografia surgiu através de uma tentativa para modelar a dinâmica de comunidades ecológicas sujeitas a esta limitação geral, que Hubbell chama a “restrição (Constraint) de somatório-zero.”

Etienne e Olff (2004 *apud* Etienne e Alonso, 2007) explicam que um modo de incorporar o efeito de interações entre espécies, que indubitavelmente existem, em vez de

assumir que elas não têm importância<sup>40</sup> é a adoção da “suposição de somatório zero”. Em outras palavras o pressuposto de somatório zero gera dinâmicas dependentes de densidade entre indivíduos de várias espécies.

Hubbell (2001:54, 312) sustenta que a dinâmica de somatório zero é a principal restrição (*constraint*) aplicável a uma teoria neutra. Porém existem vários problemas com essas declarações aparentemente precisas. Primeiramente, Caswell (1976) demonstrou que os resultados neutros para população constantes vs. infinitamente crescentes são bem parecidos. Bell (2000, 2001, 2003) permitiu flutuações populacionais que reduzissem a capacidade suporte e ainda assim produziu resultados semelhantes.

Hubbell (2001) fornece três exemplos de quando podemos esperar uma violação da suposição da dinâmica de somatório-zero: em comunidades sob regimes de perturbação severos, ao agregar táxons que são muito dissimilares quanto a “posição” na cadeia tróficas, ou ainda, quando há variação na provisão de recurso. Com isso ele explicitamente declara que a dinâmica de somatório zero não exige uma capacidade suporte constante, permitindo heterogeneidade temporal e sendo assim o pressuposto de somatório zero não parece ser tão importante quanto inicialmente pensado.

### **2.3.1.3 Metacomunidade**

Os primeiros modelos neutros consideravam apenas a dinâmica da comunidade local a qual não interagira com uma metacomunidade, e praticamente não tratavam de variáveis espaciais. Esses modelos puramente locais de dinâmica neutra resultavam em fixação de uma espécie única, o que na maioria das vezes não condiz com a realidade.

Dentre essas primeiras tentativas destacamos os modelos usados por Caswell (1976) e os de Hubbell anteriores a 1997, nos quais modelos para metacomunidade estavam ausentes. Eles invocavam especiação e imigração (exclusividade dos modelos de Hubbell) dentro comunidade local para evitar a fixação a longo prazo de uma única espécie. Nestes primeiros modelos a especiação era descrita qualitativamente, sendo que

---

<sup>40</sup> Como, por exemplo, fazem os modelos neutros de Diserud e Engen, 2000; Engen e Lande, 1996; He, 2005.

nos modelos de Caswell essa era a única forma de aporte de novas espécies para a comunidade.

Assim, o enfoque principal desses primeiros modelos de Hubbell foi sobre longos tempos até a extinção, o que permitia a coexistência de espécies. Isto proporcionou um enfoque no desequilíbrio natural para os modelos ao invés de fixar um ponto equilíbrio rígido como fazem os modelos de matriz de Lotka-Volterra da comunidade.

Segundo McGill, Maurer e Weiser (2006) em todos os modelos neutros desenvolvidos em 2000 e após, o acréscimo de emigrações vindas de uma fonte regional, ou entorno para dentro da comunidade local o que resultou em diminuição da velocidade fixação para uma espécie única. Desde então surge a idéia de distinguir as comunidades locais das demais comunidades de uma região, surge o termo metacomunidade.

Segundo Norris (2003) uma metacomunidade é um grupo de espécies semelhantes quanto ao comportamento trófico espalhadas sobre uma área geográfica ampla e que é constituída por várias comunidades locais. Ele explica que a metacomunidade deve se analisada ao longo de um período de tempo suficientemente longo para que ocorram eventos de especiação durante a dinâmica de distribuição.

Em um nível local, o modelo exige uma fonte de novas espécies — imigrantes da metacomunidade circundante – que mantém os padrões de diversidade e previne uma eventual dominação total dos recursos pela espécie mais abundante (Norris, 2003). Portanto a migração garante dinamicidade às populações locais que, de outra forma, tenderiam ao equilíbrio.

Assim como nas comunidades locais, a metacomunidade é governada por deriva de somatório zero e constantemente sofre extinções. Para manter a biodiversidade as metacomunidades contam com um grande espaço geográfico que permite a coexistência de tantas espécies quanto o processo evolutivo de deriva seja capaz de gerar ao longo de um tempo geológico.

Dessa forma, assume-se que a metacomunidade é tão grande e que suas mudanças acontecem tão lentamente, e assim, ela acaba por ser completamente independente e invariável em relação à comunidade local. McGill, Maurer e Weiser (2006) denomina esta dinâmica de "**suposição rápido-lento**" (dinâmica local rápida, dinâmica de metacomunidade lenta). Segundo eles a "suposição rápido-lento" é conveniente para

modelagem, mas é biologicamente não realística por assumir que a metacomunidade é tão grande que pode ser considerada invariável mas ao mesmo tempo é suficientemente pequena para que todos os indivíduos na metacomunidade tenham a mesma probabilidade de migrar para a comunidade local.

Para McGill, Maurer e Weiser (2006) a idéia de uma metacomunidade ou fonte regional de espécies apesar de útil, é impossível de ser interpretada fisicamente e com precisão (ver os problemas de estimação *a priori* dos parâmetros na seção 2.3.4 sobre testes p. 85). Outrossim, existe fora da comunidade local uma quantidade de espécies distribuídas de maneira relativamente contínua com muita contribuição das populações próximas e pouca contribuição das populações mais remotas.

Segundo Leigh (2007) os ecólogos teóricos neutros enfocaram, construíram formulas e adaptaram-nas (freqüentemente de maneira prospera), quase exclusivamente feitas para descrever distribuições de abundância de comunidades locais, que recebem migrantes de uma metacomunidade, sem tentarem eliminar, ou pelo menos testar a importância de, suposições auxiliares não realísticas como o estoque original panmítico (ou metacomunidade). Como “estoque panmítico” Leigh define como a “comunidade fictícia onde os propágulos podem dispersar de uma ponta à outra da área por ela ocupada” (Leigh, 2007).

O que vem sendo feito sim, é a modelagem de metacomunidades **especialmente de explícitas** nos quais as unidades básicas dos modelos são as muitas comunidades locais são explicitamente posicionadas no espaço e este posicionamento influencia a migração entre as comunidades locais. Assim a metacomunidade é modelada como a soma das comunidades locais. Ainda sobre este pressuposto, Leigh afirma que somente matemáticos profissionais, os quais não são lidos por biólogos, tentaram derivar distribuições de abundância de espécie onde os jovens dispersam só a uma distância limitada de seus ancestrais.

#### **2.3.1.4 Especiação em modelos neutros**

Hubell (2001) reconhece que, em última instância, a origem de novas espécies é a responsável para a manutenção a diversidade na metacomunidade. Nesse caso, a especiação sob uma ótica neutra se dá por: (i) uma mutação única ou pontual (*point*

*mutation mode*) pode causar o surgimento de uma nova espécie a partir da reprodução do indivíduo mutado, ou pela hibridização de outras espécies já presentes no *pool* regional ou ainda pela fixação de uma poliploidia (ii) subdivisão de espécies alopátricas através de vicariância (*random fission mode*). Entretanto, Hubbell (2001) assume que o tempo de especiação é extremamente lento nesses modelos. De fato, a especiação por deriva é uma das principais críticas à TNB (ver seção 2.2.3 Reações da comunidade científica. p. 54). Hubbell (2001, 2005) argumenta que a exclusão competitiva de espécies levaria tanto tempo para influenciar significativamente a composição de espécies das comunidades que de fato fenômenos como especiação, dispersão e deriva ecológica tornariam-na irrelevante.

Outros modos de especiação neutra são possíveis na TNB, e têm sido realmente discutidos por Hubbell,(1997, 2001) mas abordagens analíticas ainda não têm sido aplicadas para os modelos neutros correspondentes (ver também Keymer, Fuentes e Marquet, 2008 para um interessante modelo de dinâmica de especiação que alterna entre momentos de deriva ecológica e exclusão competitiva)

Um grupo de críticos concentrou-se em testes das predições neutras sobre mudanças ao longo do tempo. Tem-se sugerido que a deriva ecológica não pode explicar as rápidas mudanças observadas na abundância das espécies e que necessitaria espécies muito velhas para serem reais(Nee, 2005 *apud* Etienne e Alonso, 2007). Por exemplo, Leigh (1981 *apud* Leigh, 2007) demonstrou que, de acordo com a teoria neutra, o tempo médio para extinção de uma população contendo  $N$  adultos era maior que  $N$  gerações. Desprovido de dados para apoiar seus argumentos, ele sugeriu que espécies muito comuns não deveriam durar tanto tempo no registro fóssil, e concluiu que as extinções de tais espécies devem ser causadas por alguma mudança em seus ambientes. Em 2003 Ricklefs conseguiu reunir dados sustentando sua dedução que espécies comuns possuem vidas mais curtas do que teoria neutra prediz.

Robert Ricklefs (*apud* Norris, 2003) crítica as estimativas de longevidade das espécie nos modelos neutros. Devido ao enorme número de indivíduos da metacomunidade, extinções devido a deriva são infreqüentes. Sem mecanismos de resposta diferencial (nas espécies) às mudanças ambientais, discute Ricklefs, a diversidade no modelo neutro atingiria níveis não realistas, e espécies persistiriam muito

mais do que é indicado pelo registro fóssil. Porém, para Etienne e Alonso isso só é verdade para as versões atuais do modelo neutro, e acreditam que versões estendidas poderão resolver estes problemas.

#### **2.3.1.5 O mecanismo estocástico: assembléia por dispersão limitada**

A maior parte dos modelos neutros explica que as mudanças da composição de espécies ao longo do espaço são devidas a um mesmo processo subjacente decorrente dos limites nas distâncias de dispersão das espécies; a qual tornam-se mais acentuadas quanto mais rara for a espécie (McGill, Maurer e Weiser, 2006). Isto está em contraste com a suposição tradicional de que as mudanças na estrutura da comunidade são devidas a adaptações de espécie diferentes às condições locais (Whittaker, 1975 *apud* McGill, Maurer e Weiser, 2006).

Esta suposição pode gerar previsões bastante variadas, sobre relações de espécies por área (RE/A), a diminuição das semelhanças com distância, a diversidade de beta, as quais McGill, Maurer e Weiser (2006) denomina coletivamente como “previsões de dispersão limitada”.

Ao adicionar a dispersão como um elemento chave para a ecologia, a atual teoria neutra da biodiversidade tornou-se uma teoria essencialmente espacial, ainda que o espaço seja tratado implicitamente.

Por exemplo: assumindo-se que a deriva ecológica é contínua, diferentes espécies irão dominar diferentes comunidades locais durante certos períodos. Segundo Cassemiro e Padial (2008) a teoria prediz que comunidades locais devem seguir uma mesma dinâmica de deriva e quando isoladas umas das outras, por alguma barreira de dispersão, decrescem em similaridade com o passar do tempo. Então Cassemiro e Padial (2008) propõem que a variação espacial na estrutura da comunidade é uma consequência de eventualidades (contingências) que acumulam ao longo do tempo e espaço, ao invés de um resultado da heterogeneidade ambiental acoplado com adaptações ecológicas únicas de diferentes espécies.

Vale a pena notar que as predições de RE/A (em inglês usa-se a sigla SAR) podem envolver verdadeiramente uma estruturação espacial ou pode só prever diversidade como uma função do “tamanho” da amostra (número de indivíduos de pontos amostrados) independentemente da estrutura espacial.(McGill, Maurer e Weiser,2006) Esta segunda

predição é mais corretamente chamada uma curva de coletores e pois não trata com variáveis espaciais realmente mensuradas.

Uma das grandes vantagens da teoria neutra é que ela é uma teoria de amostragem. Como explicam Etienne e Alonso (2007) as predições são feitas para uma amostra da comunidade local, e podem deste modo ser prontamente aplicadas para dados, que normalmente representam uma amostra do total da metacomunidade. A propriedade de amostragem da teoria nos permite definir a comunidade local como uma amostra; conseqüentemente assume-se normalmente que o tamanho da amostra é semelhante ao tamanho da comunidade local. A natureza de amostragem de teoria neutra proporcionou uma visão da limitação de dispersão como um efeito de amostragem.

Neste contexto, a fórmula de amostragem dos limites de dispersão foi provavelmente, uma das realizações mais relevantes da ecologia teórica neutra, desde 2001. Poucos autores analisaram também modelos espacialmente explícitos O cálculo da probabilidade,  $P(x)$ , de dois indivíduos, que estão separados por uma certa distância  $x$ , pertencerem à mesma espécie é outra realização teórica importante. Porém quando esta predição foi testada usando dados espaciais de florestas tropicais, um resultado inconclusivo foi obtido, o que implicaria que a comunidade ecológica comporta a neutralidade somente em algumas escalas espaciais (Alonso; Etienne e McKane, 2006).

Etienne e Alonso (2007) explicam que quando uma comunidade local é amostrada, as informações que obtemos sobre a provável diversidade regional é filtrada pela habilidade limitada das espécies da metacomunidade para dispersarem-se e contribuir para a comunidade local que é o que foi realmente amostrado. Etienne e Alonso (2005 *apud* Etienne e Alonso, 2007) propuseram que esse processo de filtragem poder ser precisamente representado por uma distribuição de amostragem, a dispersão-limitada multinomial. Porém, como a probabilidade de imigração “ $m$ ” depende de tamanho de amostra, a comparação dos valores de  $m$  para amostras com tamanhos diferente torna-se complicada.

### **2.3.2 Principais previsões e inferências em questão e seus testes**

Hérault (2007) afirma que os modelos neutros capturam surpreendentemente alguns dos padrões mais extensamente estudados em ecologia de comunidades, a citar:

grau abundância relativa, relação entre o número de espécies por área e dinâmica de substituição de espécies. Além de gerar alguns índices de diversidade de espécie.

Por décadas dados empíricos têm sugerido que em quase todas as comunidades a RE/A é hiperbólica (curvada de maneira côncava) e modal em uma escala de abundância logarítmica (na década de 30 temos Motomura e Raunkiaer na de 40 Preston e Fisher). A teoria neutra prediz uma distribuição de probabilidade conhecida na teoria molecular neutra como distribuição de Ewens, mas com algumas mudanças devido à adição da migração e da metacomunidade, passando a ser chamada na ecologia neutra de Distribuição Multinomial de Somatório-Zero (DMS- ou no inglês a sigla é ZSM) (Hubbell 2001).

Embora exista uma diversidade de teorias neutras, elas compartilham algumas predições semelhantes sendo que existem duas predições quase universais que são: a Distribuição da Abundancia das espécies deve seguir uma função Multinomial de Somatório Zero (DMSZ); a RE/A e os limites de dispersão.

Segundo Prado (2007) como são hipóteses explícitas sobre as quantidades relativas das espécies na comunidade, os modelos de distribuição de abundância são muito mais informativos que índices sintéticos de diversidade. Apesar disso, e de sua longa história na ecologia de comunidades, os modelos de distribuição têm sido bem menos usados que os índices para comparar diversidade biológica entre amostras.

Se as comunidades são coleções acidentais de espécies onde as espécies podem ser substituídas por espécies de um mesmo nível trófico ou grupo funcional, sem com isso comprometer o funcionamento de todo ecossistema, então resulta que as espécies em uma comunidade não são altamente co-adaptada ou codependentes. Corroborando com esta visão, o que se observa em ecologia é que as relações de dependência ecológicas específicas entre espécies de mesmo nível trófico (tais como relações de mutualismo obrigatório ou parasitismo) são bastante raras e efêmeras.

### **2.3.3 Escopos**

Esta seção visa reunir e sumarizar algumas explicações para perguntas freqüentemente feitas sobre alcance, abrangência e limitações da teoria neutra da

biodiversidade tais como: existem limitações inerentes ao uso da TNB? Quais seriam essas? O que pode e o que não pode ser explicado por modelos neutros?

### **2.3.3.1 Escopo ontológico: forças neutras existem, e são necessárias?**

Clark (2008) adverte para a percepção difundida de que elementos estocásticos são forças neutras existentes na natureza, está sendo em parte, justificada por conceitos como simetria e mecanismos equalizadores. É sobre esse último conceito que discutiremos a seguir.

Essa questão da existência e natureza dos mecanismos equalizadores (dependentes de densidade) também não é ponto pacífico dentre os próprios teóricos neutros. Por exemplo, Chave (2004) defende que os mecanismos dependentes de densidade ou outros efeitos estabilizadores são impossíveis nos modelos neutros. Para explicar sua afirmação ele propõe que suponhamos o seguinte mecanismo equalizador hipotético: a taxa de mortalidade aumentando proporcionalmente à abundância das espécies, de tal forma que as espécies raras teriam uma vantagem acima das espécies comuns. Segundo Chave, em um trabalho de 2003 Hubbell sugeriu que tais modelos possam ser chamados neutros desde que a intensidade do efeito dependente de densidade seja igual entre as espécies, porém, Chave contra-argumenta que neste caso, um indivíduo de uma espécie rara iria então ter prospectos mais baixos de morte que um indivíduo de uma espécie comum. Deste modo, segundo Chave *et al.* (2002 *apud* Chave, 2004) os modelos dependentes de densidade são incompatíveis com a suposição de equivalência entre indivíduos.

Mesmo Hubbell (2001) já havia anteriormente mostrado-se contrário a tais mecanismos. Ao tratar dos modelos de loteria, publicados na década de 80 por autores como Warner ou Chesson, Hubbell explica que eles diferem da deriva ecológica neutra por ter um processo de nascimento de indivíduos dependente de densidade, o que acarretaria em uma vantagem reprodutiva para espécies raras. Tal modelo também difere da TUNB ao aceitar processos determinísticos de morte, mas para Hubbell o mais importante é que esse modelo possui a mesma dinâmica de somatório zero com as espécies sendo neutras a medida eu seguem a mesmas regras de base *per capita*.

Gewin (2006) relata que posteriormente a teoria neutra foi modificada para refletir as crescentes evidências que as taxas de mortalidade e nascimento não são fixas, mas ao invés disso dependem da densidade da população. Por exemplo, uma população grande de uma espécie é mais suscetível a predadores ou patógenos. A espécie rara pode então ter uma vantagem simplesmente por causa de sua raridade.

De outra forma, Clark (2008) faz uma crítica não aos aspectos técnicos da TNB, mais sim sua ontologia, discutindo sobre a interpretação de que a estocasticidade ocorre na natureza como uma força real. Ele afirma que essa noção confusa penetra os argumentos teóricos e empíricos da disputa sobre a validade da TNB em ambos os lados (e também dentre os ecólogos conciliadores). Abaixo citamos algumas afirmações presentes no trabalho de Clark (2008):

“A estocasticidade é um atributo de modelos”. E “não existe nenhuma evidência da estocasticidade em escalas observáveis da natureza”. Por exemplo “quando um individuo se reproduz ou morre ‘aleatoriamente’ esse evento é resultado de processos reais.” Esses “processos podem ser desconhecidos ou podemos escolher não incluí-los em nossos modelos”. Mas a “falta de informações não pode ser confundida com a existência de uma força estocástica.” (Clarck, 2008 *passim*)

Segundo Clark conceitos como ‘mecanismos equalizadores’ e ‘simetria’ podem ser confusos, mais independentemente de como os autores os entendem, é importante reconhecer que eles não fazem a teoria neutra mais útil, e apenas possuem aplicação na compreensão de modelos estocásticos mas não constituindo forças atuantes na natureza.

Em parte, endossamos as idéias de Clark no que diz respeito a estocasticidade ser um atributo de modelos, mais especificamente modelos não-determinísticos, onde existem variáveis que por não podermos determinar são assumidas como aleatórias. Porém acreditamos que existe uma má interpretação por Clark ao defender que a não existência de uma força estocástica implica na inutilidade dos conceitos da TNB. Conforme veremos na seção 3.2.2.3 (p. 119) os modelos estocásticos podem ser uma primeira aproximação para a modelagem de sistemas complexos.

### 2.3.3.2 Escala espacial: qual o espectro de tamanhos das comunidades em que se aplicam os modelos neutros?

McGill, Maurer e Weiser (2006) questionam "Sob que escala as variações de adaptação das espécies (quanto a condições ambientais heterogêneas) são irrelevantes para a dinâmica da população?" Existem diferentes pontos de vista quanto a escala em que teoria neutra se aplica. Hubbell (2001) e Bell apresentaram dados empíricos obtidos em escalas espaciais de 0.25 m<sup>2</sup> até todas as lhas britânicas ou um pedaço significativamente amplo do Oceano Pacífico.

E sugerem que a importância da adaptação à variação ambiental é verificada em escalas muito pequenas (locais analisando organismos únicos) ou em escala global (tundra vs. região tropical). Para eles é possível, mas não comprovado, que a neutralidade quanto a heterogeneidade acontece em escalas intermediárias.

McGill, Maurer e Weiser (2006) executou um teste dos modelos neutros de DMSZ e DE/A através de dados da floresta tropical da Ilha de Barro Colorado e usando todas as melhores práticas citadas anteriormente. Eles estimaram  $\theta$  e  $m$  para parcelas com diferentes tamanhos variando de 1 a 50 hectares. E constataram que  $\theta$  sistematicamente aumenta com a escala enquanto  $m$  sistematicamente diminui. Tal variação dos parâmetros com a escala contradiz a teoria neutra? Para McGill, Maurer e Weiser (2006) a resposta é "certamente que sim para  $\theta$ ". Eles lembram que  $\theta = 2JMV$ ; Então uma mudança significativa em  $\theta$  entre 1 ha e 50 ha (36.33 vs. 47.57) é equivalente à declaração que a parcela de 50 ha experimenta uma taxa 31% maior da especiação da metacomunidade que os enredos de 1 ha. Contudo ambos os enredos de 1 ha e de 50 ha são tão pequenos que deviam ter metacomunidades quase idênticas. Diferentemente de  $\theta$ , o parâmetro  $m$  deveria variar com a escala, e segundo os autores  $m$  muda na direção certa ficando menor, ou seja, menos indivíduos vêm de fora da comunidade local a medida que a comunidade local aumenta.

Uma outra possível abordagem seria determinar em que escala espacial aplica-se a TNB é considerar tamanho da comunidade ao invés do espaço que ela ocupa, sobre isso McGill, Maurer e Weiser (2006) apresenta uma estimativa bastante útil baseada em uma bem conhecida inferência da genética de população, sobre o espectro de ação da seleção, e por exclusão temos a deriva. Segundo tal estimativa, a seleção só pode

dominar quando  $4Ns \gg 1$  e a deriva domina quando  $4Ns \ll 1$  (onde  $N$  é tamanho de população ou  $J$  em nossa notação, e  $s$  é a força de seleção ou variação em adaptação para heterogeneidade ambiental). Deste modo a escala espacial em que neutralidade domina pode depender de tamanho de população,  $N$ . Isto pode ser surpreendentemente restritivo — se uma espécie é só 1% melhor adaptada que outra espécie, a um contexto particular, então a neutralidade somente é aplicável se  $N \ll 25$  indivíduos.

### **2.3.3.3 Escala temporal: quanto tempo é preciso para que uma comunidade seja dominada pela deriva?**

Os proponentes de modelos de composição por dispersão trabalham tipicamente em escalas temporais e espaciais muito maiores, usando conhecimentos de biogeografia e paleontologia como referências. Suas abordagens são menos experimentais e mais analíticas, porém, não são menos validas cientificamente (Brown, 1995 *apud* Hubbell, 2001).

Como vimos na seção 2.3.1.3 sobre a Metacomunidade (p. 65), a ação da extinção na deriva ecológica poderia levar as comunidades a um cenário monoespecífico não condizente com a maioria das comunidades reais. O modelo exige uma fonte de novas espécies, que só podem ser fornecidas por um longo processo evolutivo de especiação (por deriva). Segundo Chave (2004) estes argumentos foram fortes incentivos para incluir escala maiores nos processos analisados pela teoria neutra, e isto resultou no modelo unificado de Hubbell (1997) onde padrões de generalidade (*commonness*) são controlados pela metacomunidade, não somente pela comunidade local.

Segundo Chave as simulações do modelo neutro de Bell (2000 *apud* Chave, 2004) proporcionaram algumas percepções (*insights*) interessantes sobre este problema. Ele particiona ou as espécies em "imigrantes" (aqueles que apareceram nos últimos 100 "passos") e espécies de "longa residência". Construindo distribuições de abundância de espécie distintas para estes dois grupos de espécies. Bell encontrou exatamente o padrão observado por Magurran e Henderson.

Magurran e Henderson (2003 *apud* Chave, 2004) discutiram padrões de abundância de espécie analisando uma comunidade de peixe no Canal de Bristol, Reino Unido, ao longo de um período maior de 21 anos, com amostragens mensais. Eles não testaram diretamente o modelo de Hubbell, mas encontraram que a composição de

espécies podia ser particionada em espécies persistentes, aquelas que permaneciam mais de 10 anos no registro, e espécies ocasionais, para as que permaneciam menos que 10 anos e eram encontradas em abundâncias menores. Além disso, eles mostraram que a distribuição de abundância das espécies diferida entre os dois grupos, espécies persistentes seguindo uma distribuição de log-normal, enquanto espécies ocasionais seguiram uma distribuição de log-série. Conseqüentemente, somente espécies raras poderiam ser neutras. Porém, Chave (2004) acredita que isto significa que o modelo neutro ainda funciona para a espécies raras, as quais são virtualmente impossíveis de estudar empiricamente, e para as quais modelos preditivos são muito necessários.

Cito os resultados contidos nos trabalhos de Bell e Magurran & Henderson pois dificilmente observamos estudos sobre a TNB em escalas de tempo compatíveis com a sucessão, sendo estes dois os que possuíam períodos de estudos semelhantes aos utilizados na sucessão florestal.

#### **2.3.3.4 Escopo explicativo**

##### **2.3.3.4.1 Nulo ou neutro**

Um assunto particular que é importante ressaltar, para evitar confusões, é a distinção entre neutro e nulo. Embora modelos nulos normalmente não sejam discutidos neste contexto, Gotelli e McGill (2006) em um trabalho bastante criterioso, explicam que “embora os tradicionais modelos nulos normalmente preservam eficazmente muitas das propriedades consideradas relevantes do nicho” - por definição diferentes entre as espécies – “como os abundância total de ocorrência das espécies (que freqüentemente refletem massa corporal e nível trófico), num modelo neutro elas seriam descartadas”. Uma vez que, os modelos nulos tradicionais continuam assumindo que a ocorrências das espécies é fortuita e independente, então eles são nulos com respeito a interações entre espécies. Já os modelos neutros quando usados como nulos excluem claramente interações entre espécies e também as diferenças de nicho.

Para os modelos nulos tradicionais, a hipótese alternativa (H1) é que as interações entre espécies são importantes, já para os modelos neutros, a H1 cerca tanto as interações entre espécies quanto as diferenças das espécies. Estas distinções pode parecer sutis, mas tem conseqüências importantes na lógica das conclusões científicas.

É importante ressaltar que a teoria neutra funciona como uma hipótese nula somente quando nos referimos as inferências estatísticas nas quais hipóteses alternativas e nulas são confrontadas, e não no sentido amplo, no qual a hipótese nula se refere aos processos mecanicistas baseados em estocasticidade.

Gotelli e Graves (1996 *apud* Gotelli e McGill, 2006) apresentam uma definição operacional de modelos nulos da forma como têm sido aplicados na ecologia de comunidades:

“Um modelo nulo é um modelo gerador de padrões que é baseado na aleatorização de dados ecológicos ou amostragem fortuita de uma distribuição conhecida ou especificada. O modelo nulo é projetado com respeito a algum processo ecológico ou evolutivo sob o qual temos interesse. Certos dados são deixados constantes, e a outros é permitido variar estocasticamente para que criem novos padrões de assembléia. A randomização é planejada para produzir um padrão que seria esperado na ausência dum mecanismo ecológico particular”. (Gotelli e McGill, 2006)

A distinção que Gotelli e McGill (2006) fazem entre o modelo neutro como hipótese nula e o modelo neutro como modelo baseado em processo também havia sido discutida por Bell (2000), que distingue entre hipóteses nulas estatística (SNH) e hipóteses nulas dinâmicas (DNH). As estatisticamente nulas são os modelos nulos tradicionais baseados em aleatorização de dados empíricos (estocasticidade aplicada a dados existentes). Já as dinamicamente nulas incorporam processos estocásticos em um modelo biológico (estocasticidade aplicada a modelos baseados em processos). A teoria neutra é uma das primeiras DNH da ecologia. Para Gotelli e McGill (2006), o fato de que teoria neutra originou-se como uma SNH, mas atualmente ser tratada de maneira dinamicamente nula causa muita confusão. “O modelo nulo deste modo funciona como uma hipótese estatística nula normal para detectar padrões, em contraste às hipóteses científicas que fornecem um mecanismo para explicar algum padrão” (Gotelli e Ellison 2004 *apud* Gotelli, 2006).

Em essência Gotelli e McGill (2006) consideram a teoria neutra, principalmente, como uma forma particular de hipótese nula para testar outras teorias. Por estas razões, eles sugerem que a falsificação estatística de hipóteses nulas simples continuara a desempenhar um papel importante na avaliação da teoria neutra. Além disso, as suposições de mecanismo subjacentes aos modelos neutros (como equivalência de espécie, a dinâmica de substituição de espécies através por deriva, e dispersão estocástica) devem ser diretamente testadas (Harte 2003).

Acerca da estimativa de parâmetros nos dois tipos de modelo (nulo e neutro) Gotelli e McGill (2006) aponta que na maioria nas análises de modelos neutros, alguns dos parâmetros usados nas previsões devem ser estimados indiretamente por algoritmos de ajuste-de-curva que geram uma melhor adequação dos resultados aos valores de dados particulares e fixos. Eles discorrem que tal método de ajuste-de-curva é problemáticas porque ao usarmos um valor, por exemplo, de  $m$  (taxa de migração) que forneça a “melhor adequação” estatística aos dados observados, influenciará os testes de maneira a favorecer o modelo neutro. Por outro lado os modelos nulos também exigem “parâmetros” que são usados para gerar as previsões. Porém Gotelli e McGill (2006) consideram que, a medida que mais parâmetros biologicamente específicos são incorporados no modelo nulo, ele eventualmente irá “cruzar a linha” e deverá passar a ser visto como um modelo baseado em processo. Mas muitos modelos nulos são bastante simples de modo que contêm só algumas restrições e não especificam mecanismos particulares.

McGill, Maurer e Weiser (2006) demonstram e alertam para fraqueza de testes que mostram um adequação da previsão de Distribuição Multinomial de Somatório-Zero (DMSZ) frente aos dados empíricos, uma vez que eles são consequência simples da flexibilidade do método de ajuste-de-curva utilizado.

Vejamos o exemplo demonstrado em McGill, Maurer e Weiser (2006) exposto na figura 6.

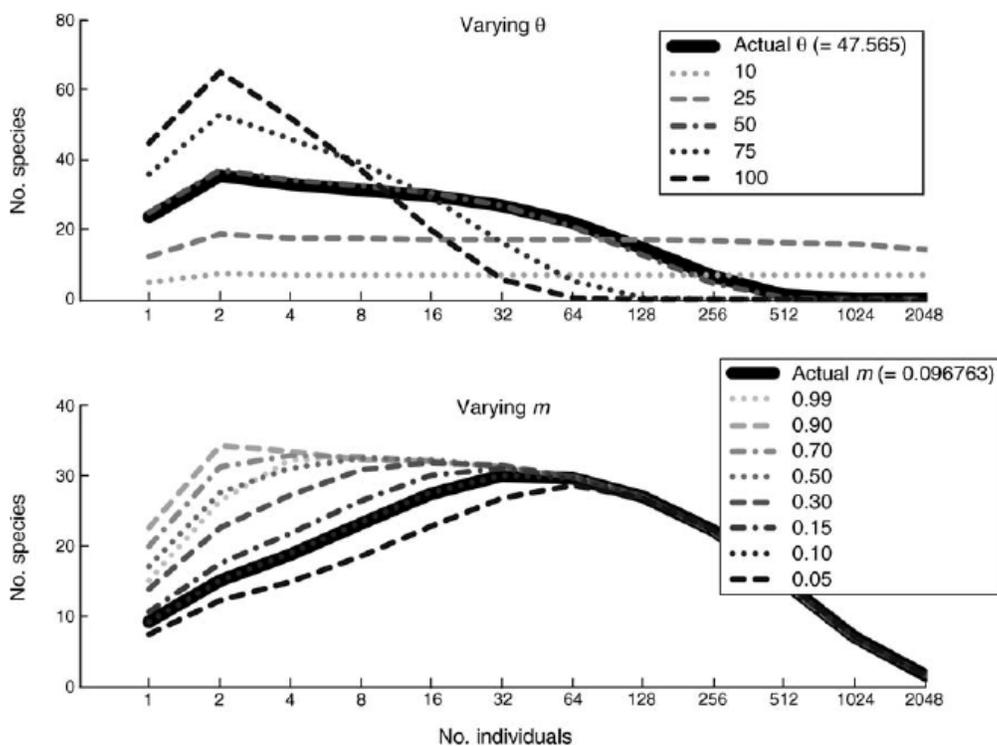


Figura 6: Efeito da escolha dos parâmetros. Essa figura mostra porque o método de ajuste-de-curva multinomial de somatório-zero (MSZ) é tão bem sucedida. Ambos os gráficos usam o dados da Ilha de Barro Colorado (Panamá) para uma floresta de árvore tropicais. (A) O segundo parâmetro,  $\theta$ , é variado para obter um bom ajuste aos dados no lado direito. (B) O terceiro parâmetro,  $m$  (migração), é variado para obter um melhor ajuste no lado à esquerda. Hubbell (2001) foi o primeiro a sugerir esta abordagem básica de ajustar  $h$  para o lado direito e então  $m$  para o lado esquerdo.

McGill, Maurer e Weiser (2006) explicam que a DMSZ é extraordinariamente flexível em ajustar-se aos dados de distribuição de espécies na área ocupada pela comunidade (DE/A) pois cada parâmetro é independente.  $J$  estabelece a escala,  $h$  controla a forma da curva à direita da moda e  $m$  controla a forma à esquerda da moda. Deste modo para qualquer dado empírico de DE/A, as chances de escolha de  $\theta$  e  $m$  que se ajustem bem aos dados são muito altas. Logo, testes de adequação empírica que utilizem variáveis aperfeiçoadas para ajustarem-se aos dados empíricos podem estar incorrendo em erro estatístico de tipo II ou seja falha incorreta da rejeição do modelo neutro (Gotelli e McGill, 2006).

Segundo McGill, Maurer e Weiser (2006) como a teoria neutra não possui parâmetros que permaneçam constantes ao longo variações realistas em outros parâmetros (como escalas temporais e/ou espaciais), torna impossível o sucesso da

teoria neutra em testes, comparando ao log-normal, que usam parâmetros definidos *a-priori*.

Segundo Harte (2003) um subterfúgio para justificar a distribuição log-normal é que ela pode surgir do teorema do limite central, que em sua declaração mais familiar, diz que a soma de muitas variáveis aleatórias independentes e com mesma distribuição de probabilidade tende à distribuição normal, ou em outras palavras descreve uma função gaussiana. Assim como no limite central a distribuição log-normal aparece naturalmente da distribuição do produto de variáveis aleatórias e independentes. Suponhamos um exemplo em que as taxas nascimento e mortalidade de várias espécies são governadas por numerosos fatores fortuitos que agem de maneira multiplicativa, com um produto diferente para cada espécie. Neste exemplo, uma epidemia dizima uma população a um terço, uma boa estação dobraria a taxa *per capita* de natalidade de outra e assim por diante. Então, desde a década de 70 May relacionava matematicamente esse tipo de canário com a curva de distribuição de espécies log-normal. Em contraste com a teoria neutra, neste modelo as diferenças de espécies estão construídas desde o início.

Porém para Harte (2003) a distribuição log-normal não é exatamente uma teoria (explicativa), mas sim uma função matemática proposta; sua conexão com a abundância relativa das espécies foi motivada por um modelo conceitual de como o crescimento e a morte são regulados em ecologia. Além disso esse modelo classicamente não se aplica a amostras e não é uma explicação mecanicista da distribuição de abundância fundada em processos. Apesar destas limitações, esse modelo foi e ainda é extensivamente usado como alternativa à neutralidade (Alonso, Etienne e McKane, 2006)

Na opinião de Harte os advogados da distribuição log-normal fariam melhores serviços à sua causa se examinassem realmente e modelassem os mecanismos dominantes de crescimento e morte, conferindo aplicabilidade a teorema do limite central, e então fazendo um enxame das previsões testáveis - não só sobre a abundância relativas das espécies mas também sobre as taxas de mortalidade e crescimento sob diferentes circunstâncias, sobre a relação entre tamanho de corpo e abundância, sobre as distribuições espaciais das espécie, e sobre séries temporais de flutuações nas populações sob condições ambientais diferentes.

#### **2.3.3.4.2 Epifenômenos: quando processos não-neutros resultam em padrões**

## neutros?

Padrões não necessariamente implicam em processo e essa máxima também é válida para os modelos neutros. Recentemente, outros estudos confirmaram que modelos não neutros predizem padrões que são difíceis de distinguir dos neutros. Diversos estudos tem contrastado padrões de abundância de espécie preditos por modelos de simulação de ambos os tipos (neutros e não neutros), e têm obtido padrões de distribuição semelhantes (ex: Bell, 2000; Chave, 2004; Chave *et al.*, 2002).

Sob o argumento de que a distribuição log-série na metacomunidade não implica necessariamente em uma dinâmica neutra, Leigh (2007) toma como ponto de partida o modelo de seleção flutuante que Gillespie criou na década de 90 para igualar a distribuição log-série de frequências alélicas na teoria neutra de evolução molecular com seu. Leigh compara a explicação não neutra de Gillespie seu análogo da ecologia de comunidades, que seriam os modelos da loteria (ex: Sale 1977, 1978; Chesson e Warner, 1981; Chesson e Warner, 1981; Hatfield e Chesson, 1989), - nos quais espécies de árvores coexistem ao partilharem temporalmente as aberturas de clareiras e em anos diferentes, espécies diferentes são mais bem sucedidas em ocupar estas “aberturas”. Purves e Pacala (2005 *apud* Leigh, 2007) sugerem que uma distribuição log-série na metacomunidade não implica a ausência de processos não neutros fortes.

Outro trabalho que adverte para o problema de padrões neutros é McGill, Maurer e Weiser (2006) que afirmam ser preciso precaução pois cenários baseados em nicho também podem gerar equivalência na aptidão *per capita*. Ele propões um cenário em que uma comunidade tem uma espécie por nicho, e onde os nichos não estão sobrepostos, e cada espécie atingiu a capacidade para aquele nicho. Neste cenário hipotético, cada espécie teria aptidão equivalente mas a deriva não desempenhou nenhum papel na determinação de suas abundâncias.

Na mesma linha Alonso; Etienne e McKane (2006) apresentam outras três possíveis maneiras de processos ecológicos não neutros poderem originar padrões neutros, violando da suposição da equivalência:

### Compensações

Como Hubbell (2001) declarou: “as compensações durante história de vida igualam a aptidão relativa *per capita* entre espécies de uma comunidade, e isso fornece as

condições para "deriva ecológica". Segundo Alonso; Etienne e McKane (2006) um exemplo de circunstâncias onde um processo de compensação gera um padrão neutro são os modelos competitivos hierárquicos analisado por Tilman em 1994, que obteve uma distribuição de abundância log-série mediada por compensações específicas entre habilidade de colonização e persistência. Semelhantes compensações têm sido reportadas em modelos de comunidades espacialmente explícitas.

### **Invariância de escala**

Pueyo (2006 *apud* Alonso; Etienne e McKane, 2006) analisou um cenário onde não havendo limitações de dispersão, a curva de abundância neutra esperada é essencialmente uma lei de potência com expoente (-1). Tendo em vista que as distribuições de lei de potência são invariantes sob escalas de agregação, ele descreve a possibilidade de formar sub-guildas onde as espécies pertencentes são neutras entre si mais competiriam com espécies de outras sub-guildas, mais de se as sub-guildas não interagem por estarem distribuídas heterogeneamente, a comunidade ainda mostrará o mesmo padrão neutro, mesmo as espécies pertençam a uma só guilda.

### **A complexidade das interações ecológicas e a "fusão" das hierarquias competitivas**

Alonso; Etienne e McKane (2006), discorrem que algumas experiências (e citam Tilman e Gause) podem apontar para a existência de hierarquias competitivas na natureza. Porém afirmam que estas hierarquias não seriam capazes de resistir sob condições variáveis como mecanismos de coexistência complexa, variabilidade ambiental, perturbações e inimigos naturais específicos. , hierarquias competitivas rígidas fracassam em controlar interações competitivas. Em longo termo, isto imprevisibilidade poderia fazer com que espécies não equivalentes passarem a comportar-se quase de maneira neutra, ocasionando padrões neutros em pelo menos algumas escalas de espaço e tempo.

#### **2.3.3.5 Abrangência: o que um modelo neutro pode ou não explicar?**

Devido pretensa universalidade do pressuposto da equivalência entre espécies a teoria neutra deveria aplicar-se a todos os tipos organismos. Porém McGill, Maurer e Weiser (2006) defendem que testes empíricos devem ser utilizados para identificar em

que subconjuntos de organismos e em que escala espacial a neutralidade é esperada. Ainda sobre a aplicabilidade da TNB assunto Chave (2004) sugere que, “a teoria neutra está explicitamente preocupada com comunidades de organismos residentes (geralmente plantas, ou animais sésseis).” Por fim, na definição de comunidade neutra de Hubbell (2001: p. 6) há um limite de aplicação da TNB a uma “comunidade trófica definida”, porém mais adiante em seu trabalho ele sugere que teoria neutra possa aplicar-se também a múltiplas guildas tróficas (2001 p. 312).

Segundo Alonso; Etienne e McKane (2006) a teoria neutra de Hubbell é projetada para se aplicada em amostras de uma comunidade, não só para a comunidade como um todo. Isto é uma propriedade importante, porque ele facilita confrontação do modelo neutro com os dados empíricos, deste modo, a teoria é feita sob medida para realizar teste empíricos.

Tilman (*apud* Gewin 2006) assinala que a teoria neutra é limitada porque é incapaz de prever que espécies são raras ou abundantes. “Se nós somarmos mais complexidade à parte da competição dos modelos, nós explicamos mais daquilo que vemos na natureza — por que certas espécies são abundantes, quais são as raras, que mudanças na resposta observaremos quando ocorrerem alterações de gradientes ambientais ou clima ao longo de em determinado tempo.” Todavia, a teoria neutra forçou uma maior avaliação da importância de forças estocásticas. Inspirados pelos trabalhos de Hubbell, os recentes experimentos e modelos de Tilman incorporam forças fortuitas como também trocas competitivas entre espécies.

Leigh (2007) afirma que diferentemente dos geneticistas de população, os ecólogos teóricos neutros ignoraram as modificações sofridas ao longo do tempo, falhando em testar se padrões neutros são gerados por processos neutros. Eles também abandonaram a tarefa de testar o que ocorre quando pares de espécie divergem simultaneamente em resposta a uma nova barreira assim como fizeram suas contrapartes neutras da genética de população.

Os teóricos neutros mais analíticos renunciaram às teorias espacialmente explícitas. Por outro lado as teorias espacialmente explícitas enfocam nos movimentos das espécies e assumem uma condição estacionária muito improvável, ou seja, diferentemente dos geneticistas de população, nenhum ecólogo considerou o modo, ou a

velocidade, de aproximação desta condição estacionária. Leigh (2007) afirma que com exceção de Chave *et al.*, em 2002, as predições analíticas de curvas de espécie por área, que requerem o uso de matemática espacialmente explícita, foram desenvolvidas por matemáticos profissionais, cujas derivações poucos biólogos podem entender.

### 2.3.4 Testes

Em ecologia o método de testar uma teoria em pequenas escalas espaciais e temporais está relativamente bem desenvolvido: trata-se do uso de experiências de manipulação contra a hipótese nula na qual a manipulação não tem nenhum efeito. Os métodos apropriados de teorias de grande escala, onde tais experiências são impossíveis, permanecem menos claros.

Segundo De Marco (2006) a teoria neutra apresenta uma quantidade enorme de predições testáveis e que merecem um avanço de campo, com testes planejados e se possíveis com uma abordagem experimental. Chave (2004) afirma que de maneira ampla os testes feitos para as teorias neutras podem ser divididos em duas classes: testes das suposições de teoria e testes das predições de teoria. Trataremos nesta seção somente dos testes de predições.

Gotelli e McGill (2006) escrevem que infelizmente, a neutralidade é muito mais difícil de testar na ecologia que na evolução molecular, porque em ecologia não existe (ou ainda não se descobriu) um análogo das regiões sinônimas dos códon que permitisse uma calibração empírica imediata de taxas de deriva. Esta aparente “impossibilidade” para calibrar empiricamente as taxas de deriva ecológica, seja ela momentânea ou dinâmica trouxe muita dificuldade em testar rigorosamente a TNB, e talvez seja a diferença mais importante entre teoria neutra da evolução e a da ecologia (Gotelli e McGill, 2006). Tendo em vista o exposto, Gotelli e McGill (2006) concluem que a inabilidade para medir diretamente muitos dos importantes parâmetros dos modelos neutros limita muito sua utilidade como uma hipótese nula para padrões de testes empíricos.

McGill, Maurer e Weiser (2006) complementam a crítica mostrando que as previsões derivadas da teoria neutra que não usam métodos de ajuste-de-curva, outrossim buscam definições *a priori* dos parâmetro utilizados nas equações, são facilmente falseáveis. Segundo eles

“De fato, é surpreendentemente difícil de medir parâmetros a priori para a teoria neutra. O parâmetro  $m$ , ou seja, a porcentagem de indivíduos nascidos cujos pais residem do lado de fora da comunidade local, [...] é muito difícil de medir diretamente e existe um debate considerável sobre a precisão das tentativas de medir  $m$  (ou o equivalente de fluxo de gene) indiretamente através de seqüenciamento molecular (ver Whitlock e McCauley 1999). Também é amplamente aceito que  $m$  é dependente da escala,[... logo] na prática  $m$  raramente é conhecido e extraordinariamente é difícil de medir.” (McGill, Maurer e Weiser, 2006)

Os modelos nulos também exigem “parâmetros” que são usados para gerar as predições. Mas Gotelli e McGill (2006) esclarecem que, a medida que mais parâmetros biologicamente específicos são incorporados no modelo nulo, ele eventualmente irá “cruzar a linha” e deverá passar a ser visto como um modelo baseado em processo. Mas muitos modelos nulos são bastante simples de modo que contêm só algumas restrições e não especificam mecanismos particulares.

McGill, Maurer e Weiser (2006) também buscaram descrever a constante de biodiversidade ( $\theta$ ), como um parâmetro mensurável *a priori*. Em uma interpretação direta, a estimativa de  $\theta$  é dada pela fórmula:  $\theta = 2J_M v$ , onde  $J_M$  é o tamanho de população da metacomunidade e  $v$  é a taxa de especiação. Visto isso, eles discutem que em princípio, deveria ser possível estimar  $\theta$ , porém na prática, a taxa de especiação “ $v$ ” raramente é conhecida e extraordinariamente difícil de medir. Além disso, as estimativas do tamanho da metapopulação estão debilmente definidas.

Cassemiro e Padiá (2008) relacionam as conclusões anteriormente expostas e afirmam que a taxa de imigração pode não refletir o fluxo gênico real de uma metacomunidade, isso resulta no chamado paradoxo dispersão-fluxo gênico, observado freqüentemente em metacomunidades aquáticas.

Os modelos neutros predizem que qualquer característica de uma dada espécie (por exemplo, tamanho de corpo) não deveria estar correlacionada com sua abundância na comunidade local já que abundância na comunidade local é completamente determinada pela deriva. Entretanto, a distribuição de qualquer característica das espécies (por exemplo, tamanho de corpo) deve ser uma amostragem fortuita da distribuição da metacomunidade, que por sua vez, sob o modelo de metacomunidade neutra, devia não mostrar nenhuma correlação com abundâncias na metacomunidade. Segundo McGill, Maurer e Weiser (2006) existem vários estudos bem conhecidos que falsificam estas predições, por exemplo, a massa corporal dos indivíduos em

comunidades locais não é uma amostra fortuita da metacomunidade e pode estar significativamente correlacionada com a abundância em ambas as escalas, local e da metacomunidade.

Igualmente, alguns autores criticam que as regras de assembléia por nicho resultam em assembléias locais com uma estrutura taxonômica que não é representativa da estrutura taxonômica da metacomunidade (ex: Diamond 1975, Fox 1987, Gotelli e Graves 1996, Kelt e Brown 1999, Weiher e Keddy 1999). Estes padrões estão todos em clara contradição com a predição da teoria neutra que diz que características das espécies devem estar distribuídas de modo fortuito dentro de uma comunidade local (porém sob restrições da metacomunidade).

Cassemiro e Padial (2008) afirmam que as duas predições centrais da TNB são pouco corroboradas em testes empíricos. E cita McGill, Maurer e Weiser (2006) que mostraram, usando oito medidas estatísticas diferentes de adequação empírica, que a distribuição das abundâncias é mais robustamente modelada pela estratégia tradicional, através de uma curva log-normal, do que a predição multinomial de somatório zero. Por fim, eles mostram que os testes empíricos publicamos rejeitam opressivamente predições da teoria neutra diferentes da DMSZ para RE/A. Por outro lado testes mais fracos são mais favoráveis às predições da teoria neutra.

Além disso, Ricklefs (2006 *apud* Cassemiro e Padial, 2008) argumenta que as predições da TNB sobre a substituição de espécies entre locais (beta-diversidade) e sobre a distribuição das abundâncias de espécies só são válidas quando a taxa de especiação é estimada independentemente. Esse autor, em um esforço empírico, observou que a substituição de espécies em *pools* regionais acontece muito rapidamente para ser explicada somente por processos mecanicistas estocásticos e os indivíduos são demasiadamente numerosos para que as populações desapareçam somente por deriva em um tempo conveniente. Considerando tanto o modelo de especiação por mutação (*point mutation mode*) quanto o de especiação por subdivisão de espécies alopátricas através de vicariância (*random fission mode*), Ricklefs (2006 *apud* Cassemiro e Padial, 2008) afirma refutar a TNB.

Uma dificuldade levantada por Prado (2007) para os testes da TNB é que os métodos estatísticos tradicionalmente usados não são adequados. Em geral, infere-se

que abundâncias observadas ajustam-se aos valores previstos por diferentes modelos se testes de aderência, como Qui-quadrado ou Kolmogorov-Smirnov, não indicam desvios significativos. Porém, ele adverte que este é um uso equivocado da lógica de teste de significância, pois coloca o modelo de distribuição testado como a hipótese nula, o que faz com que sua aceitação dependa mais da força do teste do que da qualidade do ajuste. Além disso, esses testes não são adequados para comparação de diferentes modelos, pois avaliam o ajuste a uma única distribuição por vez. Testes múltiplos trazem outros problemas (Manly, 1992 *apud* Prado, 2007) e muitas vezes são inconclusivos, pois é comum que os ajustes de diferentes modelos pareçam iguais.

McGill, Maurer e Weiser (2006) observaram que em testes de modelos neutros todos os autores usam a distribuição log-normal como uma hipótese nula. Mas diferentes versões do modelo log-normal já foram usadas sob o mesmo rótulo de modelo nulo para testar os modelos neutros. Eles propõem que existam níveis variados de força nas predição e testes, e discutem que a teoria neutra começou com testes fracos e está agora progredindo para testes mais fortes.

Para Harte (2003) uma vez que ambas as predições dos modelos lognormal e da teoria neutra parecem muito boas, e quando o assunto é espécies raras elas são essencialmente indistinguíveis, cabe uma questão: devíamos realmente nos importar se uma função adere ligeiramente melhor que a outra? Ou de modo mais geral, como os testes das teorias deveriam prosseguir na ecologia? Para Harte (2003) as disputas sobre se essa ou aquela função aderem ligeiramente melhor a uma abundância relativa de espécie empírica provavelmente não trazem avanços aos estudos.

### **2.3.5 Perspectivas apontadas**

A pergunta central desta seção é: o que os ecólogos devem fazer a respeito da teoria neutra neste momento, dado o atual balanço das evidências? Para Chave é muito cedo para especular sobre o futuro da teoria neutra. Nee e Stone (2003) fornecem uma resposta bastante óbvia para a questão: “o futuro da teoria neutra da biodiversidade depende do que se possa pensar sobre o que fazer com ela”. Porém nesta resposta está o a linha condutora para o encerramento deste trabalho; explicando, primeiramente iremos nessa seção apontar o que as pessoas têm sugerido para o futuro da teoria neutra (primeiro no fortalecimento dos testes e depois da teoria), visando posteriormente

desenvolver no capítulo das considerações finais, nossas sugestões relacionando a teoria neutra e a sucessão.

Em um artigo sobre os testes da TNB, McGill, Maurer e Weiser (2006) sugerem que uma forma de fortalecê-los é comparar os dados empíricos com as predições do modelo usando-se, estimativas realistas de parâmetros elaboradas *a priori* (i.e., sem usar parâmetros do modelo para maximizar o ajuste). O caminho mais desejável para desenvolver estimativas *a priori* é ter um modelos de mecanismos que forneçam significados específicos aos parâmetros e permitam medidas independentes, direto dos parâmetros observados ou medidos. Sendo que tal habilidade forneceria maior força da teoria neutra.

Analisando diferentes testes de modelos neutros McGill, Maurer e Weiser (2006) formularam uma lista das melhores práticas (estatisticamente falando) para testes como as citada abaixo:

- “1) Usar métodos analíticos, ao invés de simulações randomizadas de Monte Carlo[apenas matematicamente aleatorizadas], para obter as DMSZ, pois esse segundo método exigem um número muito grande de simulações para atingir precisão na abundância das espécies mais raras;
- 2) Analisar a adequação do modelo em uma variedade de medidas, em diferentes escalas de abundância para proporcionar um teste mais robusto e com amplo ajuste;
- 3) Usar métodos de estimação de parâmetro que não contam com otimização dos parâmetros (para as medidas do modelo usadas nos próprios testes), isso deve ser evitado ao estimar a flexibilidade da função que está sendo testada;
- 4) Usar dados coletados em um único instante de tempo, e não a média temporal (ou pelo menos em um lapso de tempo muito menor que o tempo de uma geração);
- 5) Atribuir intervalos de confiança para estimativas de parâmetro e/ou valores de P para testes de hipóteses nulas;
- 6) Usar uma função log-normal contínua e não truncada ao invés de aproximações de Preston ou a log-normal de Poisson.” (McGill, Maurer e Weiser, 2006)

Eles afirma que até 2006, nenhum teste foi executado seguindo todos estas boas práticas.

Uma solução promissora para estes problemas metodológicos segundo Prado (2007) seria o uso do princípio de verossimilhança estatística para criar protocolos de comparação simultânea de várias hipóteses concorrentes. Um dos mais simples é a seleção de modelos baseada em índices de informação, que ordenam um conjunto de modelos de acordo com sua plausibilidade frente aos dados, levando em conta sua

parcimônia. Na escala de McGill, Maurer e Weiser (2006), essa seria a categoria mais rigorosa de testes de ajustes dos dados a modelos teóricos. Através deste método seria possível, por exemplo, avaliar se um gradiente ambiental afeta o tipo de distribuição de abundância, ou apenas a sua forma.

Considerando as perspectivas apenas do ponto de vista dos testes empíricos da teoria De Marco (2006) lista as seguintes áreas como interessantes objetos de pesquisa:

a) Ajustes à distribuição predita pela teoria neutra em uma variedade de situações e grupos biológicos distintos, já que os testes até agora se restringiram a grupos de aves, árvores, plâncton e corais;

b) Avaliar a premissa da equivalência entre indivíduos em diferentes assembléias de espécies. Uma maneira de fazer isso é avaliar se a abundância permanece constante por unidade de área no mesmo tipo de assembléia em diferentes sistemas;

c) Uma das mais interessantes predições do modelo e que não parece muito complexa de testar é de que espécies endêmicas e/ou raras (definida em termos de abundância) devem ser recentes. De Marco (2006) também aponta que essa hipótese pode ser testada com grupos com filogenia mais estabelecida e com bons dados de distribuição. E sugere que talvez alguns grupos de insetos (libélulas e abelhas) e a maioria dos vertebrados satisfaçam essas condições.

Em suma, ao longo dos desenvolvimentos adicionais da teoria, será preciso inventar testes mais fortes que possam descobrir alguns sinais não neutros no ruído neutro.

“Tem-se sugerido que comparações de semelhanças entre comunidades diferentes pertencendo a mesma metacomunidade podem ser uma nova possibilidade de teste para teoria neutra, porém ainda faltam ferramentas analíticas fortes”(Etienne e Alonso, 2007).

No futuro as teorias neutras deverão, segundo Leigh Jr. (2007), buscar previsões sobre:

1 distribuições de abundância de espécie em localidades de tamanhos diferentes, curvas de espécie-área em diferentes escalas e processos de substituição de espécies

onde a extinção equilibra ambas especiação e dispersão (a similaridade na composição de espécies diminui entre dois sítios conforme aumenta distância que os separa);

2 o modo, e a velocidade, de aproximação/tendência a um maior equilíbrio;

3 as mudanças, de curto e longo prazo, na composição de espécie em sítios de tamanhos diferentes;

4 a distribuição da faixa de tamanhos nas espécies(ver Bell, 2001);

5 a taxa de propagação das novas espécies afortunadas o bastante para sobreviver;

6 a estimativa de vida média de uma espécie que tenha N adultos em um dado tempo;

Leigh (2007) estima que as suposições simples da teoria neutra devem possibilitar que ela torne-se a base de uma síntese sobre limites de dispersão. Para ele esta síntese deverá ser suplementada por um sub-modelo incluindo uma teoria neutra de especiação. Hubbell (2001) desenvolveu muitos elementos desta síntese, mas muito do que ele previu ainda resta para ser feito.

Finalmente, para um apanhado geral do atual cenário de pensamentos sobre a TNB, cabe um breve relato histórico retirado de Leigh (2007) e retrata como iniciou a formação da opinião de uma boa parte dos ecólogos tradicionais:

“há algumas décadas atrás, a teoria ecológica da divergência adaptativa dirigida por competição construiu suas evidências em padrões, não em processos (veja Hutchinson, 1959; MacArthur, 1960, 1969, 1972). Porém, com o passar do tempo, estas teorias tornaram-se enfocadas em processos e baseada em experimentos (ver, por exemplo, Kitajima, 1994; Schluter, 1994; Good *et al.*, 2004, 2006; Grant e Grant, 2006), em grande parte graças aos trabalhos de seus críticos (ex: Dayton, 1973; Connor e Simberloff, 1979; Connell, 1980).” (Leigh, 2007)

Ele ressalta a ironia destas circunstâncias, pois graças aos críticos das teorias nichistas [alguns dos quais envolvidos com aspectos do pensamento neutro], os proponentes das divergências adaptativas hoje podem argumentar sobre a importância de processo frente aos teóricos neutros orientados por padrões. Ainda mais ironicamente, (Chave 2004) diz que duas décadas mais tarde, alguns dos críticos da teoria neutra endossar uma abordagem dogmaticamente falsificacionista para rejeitar a modelagem feita sobre padrões da Teoria Neutra da Biodiversidade.

Visando demonstrar o grande interesse dos ecólogos em testar ou até apresentar testes que demonstrem falhas nas previsões da TNB, listamos na tabela 3 o número de citações de artigos que testam e/ou revisam testes da TNB. Nessa tabela estão expostos os três artigos de maior impacto que se propuseram testar as Teorias Neutras da Biodiversidade (Consideramos apenas os artigos que atingiram pelo menos 50 citações até o momento segundo o site Scopus):

Tabela 3: Artigos testando a teoria neutra da biodiversidade com mais de cinquenta citações, o que pode indicar relevante impacto.

Autores	Título	Ano	Citações Scopus	Citações Google Acadêmico
McGill	<i>A test of the unified neutral theory of biodiversity</i>	2003	152	170
Fargione, Brown e Tilman	<i>Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes</i>	2003	115	165
McGill, Maurer e Weiser	<i>Empirical evaluation of neutral theory</i>	2006	59	79

Mostrando um cenário bem diferente do apresentado por McGill, Maurer e Weiser (2006), Cassemiro e Padiál (2008) relatam que em sua meta-análise, dos 1.018 trabalhos que citaram Hubbell (2001) desde sua publicação até 2007 (contidos na base de dados Scopus) e observam que 18 trabalhos refutam e 35 corroboram a TNB em estudos empíricos formais. Eles também relatam um crescimento dos estudos que concordam com a TNB, enquanto que os que refutam não apresentam padrão temporal claro (figura 7). Isso pode indicar que os pesquisadores estão encontrando predições condizentes com a TNB na maioria dos estudos.

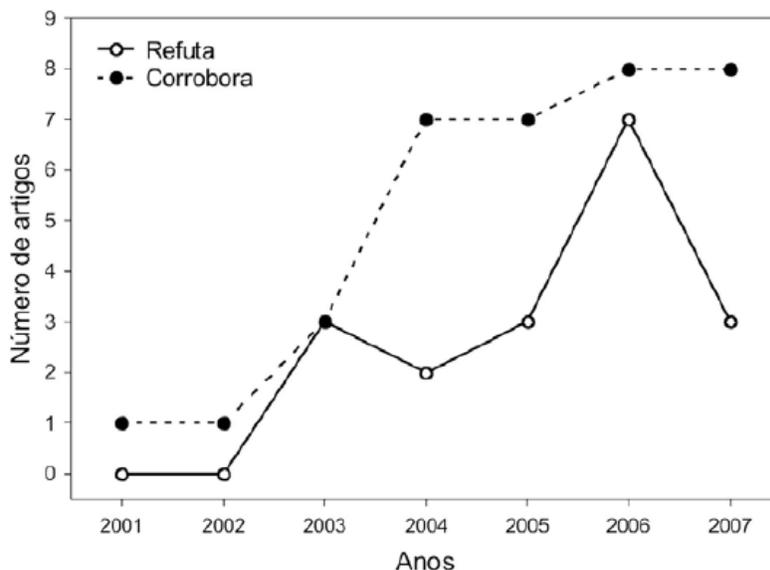


Figura 7: Número de artigos que refutam e corroboram a TNB com testes empíricos ao longo dos anos desde a publicação de Hubbell (2001) até 2007 (Fonte: Cassemiro e Padial, 2008)

Buscando fugir do rótulo de falsificacionistas, apontado por Chave (2004), McGill, Maurer e Weiser (2006) citam Lakatos que escreve “as tão faladas 'refutações' não legitimam um fracasso empírico, como Popper pensava, já que todos os programas de pesquisa crescem em um oceano permanente de anomalias.” E na próxima frase, sugerem um caminho para a TNB, novamente citando Lakatos “O que realmente conta são as previsões dramáticas, inesperadas, atordoantes: algumas dessas já são suficientes para alterar o *status quo*”. Na fase inicial da TNB pareceu que a adequação empírica (que ele denomina testes de nível A) era essa tal previsão atordoante.

McGill, Maurer e Weiser (2006) acreditam que “através de uma análise mais cuidadosa (com testes cada vez mais fortes) veremos que a teoria neutra está longe de ser tão dramática para proporcionar algum avanço”. E acrescenta que existe na situação atual uma debilidade de apoio empírico à teoria neutra. “O programa de pesquisa primário para teoria neutra deverá desenvolver estas previsões dramáticas, inesperadas e atordoantes” (Nee e Stone, 2003)

McGill, Maurer e Weiser (2006) concluem sua revisão sobre os testes das previsões da TNB da seguinte forma:

“Resta à teoria neutra uma extraordinária e talvez exclusiva elegância como teoria ecológica. Tal elegância é um indicativo de que a teoria neutra terá algum papel

importante para ecologia. [...]Nós sugerimos que mesmo que a teoria neutra só possa explicar uma fração relativamente pequena das variações naturais, ela ainda é uma hipótese estatística nula extraordinariamente boa para uma variedade muito ampla de perguntas. Entretanto, para teoria neutra suceder como qualquer outro modelo dinamicamente nulo (Enquist *et al.* 2002) ou teoria alternativa, a pesquisa precisa focar na padronização de ferramentas para implementar os testes, entender as implicações de suposições subjacentes a cada solução analítica da DMSZ, e a promover a publicação dos códigos de computador visando um debate público seguro sobre os méritos dos diversos modelos.” (McGill, Maurer e Weiser, 2006)

Segundo Chave (2004) a ecologia, assim como qualquer outra ciência, não precisa só de teorias preditivas mas também das conceituais. As ciências físicas abundam de tais exemplos: a teoria cinética de gases desenvolvida no século XIX não é uma representação útil da natureza (exceto talvez para gases interestelares). Porém, os conceitos fundamentais da física estatística (entropia, temperatura, energia livre) foram primeiro definidos corretamente dentro desta teoria. A teoria neutra em sua formulação atual se assemelha à teoria cinética dos gases: não é uma descrição totalmente pertinente da natureza, e em sua mais radical interpretação, é cega para todos os mecanismos biológicos que podem contribuir para diferenciação de nicho em comunidades reais, mas contém aspectos importantes que outras teorias não possuem, ou ignoraram: ela coloca uma ênfase forte em estocasticidade, lida com assembleias grandes de indivíduos de tipos diferentes, e faz suposições sobre os modos com que estes indivíduos interagem.

Mais, um programa de pesquisa deve eventualmente ser exposto aos “fatos da vida real”. Os artigos de McGill (2003) e McGill, Maurer e Weiser (2006) evidenciam, talvez muito precocemente, que pelo menos para alguns dados, a teoria neutra tem resultados piores que o modelo nulo mais antigo e simples de log-normal. Porém se levarmos em conta que “nenhum experimento, relatório experimental, declaração de observação [...] pode levar por si só à falsificação. Pois não existe nenhuma falsificação antes do aparecimento de uma teoria melhor” (Lakatos 1970 *apud* Chave, 2004). Deste modo Chave (2004) considera que até agora os testes têm sido mais utilizados para melhorar a teoria ao invés de falsificá-la. Sendo assim, Nee e Stone (2003) afirmam de maneira otimista que os resultados conflitantes com os atuais modelos nulos não são o fim para teoria neutra: outrossim, são apenas o “fim do início”.

Novamente, citamos Lakatos (1970 *apud* Chave, 2004): “podemos avaliar programas de pesquisas mesmo depois de sua refutação, devido a seu poder heurístico:

quantos novos fatos elas produziram, quão grande foi sua capacidade para explicar as refutações no decorrer de sua acessão?” Não por considerarmos que a TNB já tenha sido refutada, apenas esperamos que ela esteja ressurgindo com uma modelagem mais robusta. Mais a título de fechamento desta seção, retomamos a questão do poder heurístico: o que dizer do incremento que elas proporcionaram à matemática ecológica? Com estes critérios, a teoria neutra emerge como uma das mais valiosas de nossos tempos.

### 2.3.5.1 Méritos

A teoria neutra ganha aderentes através de suas predições bem sucedidas, especialmente de distribuições de abundância de espécie e, em menos quantidade, substituição de espécies. Todavia, a teoria neutra pode proporcionar um resumo econômico, e talvez até um método executável de interpolação, para muitos tipos de dados de diversidade de florestas extensas, e ricas em número de espécie como a Amazônia. Estes sucessos, porém, dependem de parâmetros imensuráveis, como a taxa de especiação "v" e suposições não realistas como uma metacomunidade panmítica

A robustez fundamental e permanente das teorias neutras, contudo, é a grande simplicidade de suas suposições. Estas suposições simples permitem o desenvolvimento da teoria em assuntos como curvas de espécie-área, substituição de espécie e padrões filogenéticos, que por outro lado, não são precisos pelas teorias mecanicistas. A teoria neutra da substituição de espécies voltou sua atenção para como a origem local e dispersão finita de diferentes espécies de plantas contribuem para a substituição das espécies (Leigh *et al.*, 2004 *apud* Leigh, 2007).

No entanto, a teoria ecológica neutra ainda tem menos a contribuir, comparada a sua contraparte da genética de população, ao prover hipóteses nulas naturais e também testáveis para que se possa avaliar o significado da variedade nos processos biológicos (Leigh, 2007).

Finalmente, Polya (1954 *apud* Leigh, 2007) enfatizou a importância de resolver problemas mais simples como um degrau (*stepping stone*) para se resolver os mais difíceis a ele relacionados. A síntese neutra pode servir como este degrau para o desenvolvimento de uma teoria mais realista.

Norris (2003) e Alonso, Etienne e McKane (2006) demonstram entusiasmo em relação aos índices criticados por McGill, Maurer e Weiser (2006) por não serem definíveis *a priori*. Alonso, Etienne e McKane (2006) dizem que finalmente, após vários anos de índices estatísticos de diversidade com uso prático, mas de difícil interpretação dinâmica, a teoria neutra forneceu “o número fundamental de biodiversidade”, que tem uma interpretação sólida em termos de uma comunidade neutra. Norris (2003) acrescenta que diversidade e abundância são descritas no modelo neutro em termos desse parâmetro matemático único, que por sua vez, é uma função de somente duas variáveis: o número total de indivíduos na metacomunidade e a taxa ou probabilidade de especiação. Com estas duas informações, o modelo neutro faz previsões que são bastante semelhantes aos dados de abundância relativa de uma variedade de grupos de espécies, desde árvores tropicais até copepodes marinhos.

Alonso, Etienne e McKane (2006) afirmam que o mesmo pode ser dito sobre o número de dispersão fundamental como uma medida da limite de dispersão médio da comunidade local sob estudo e, conseqüentemente, estimativa de diversidade de beta. Estas medidas podem correlacionar-se bem com as quantidades reais que elas tentam representar e poder ser usadas para comparar diversidade e o grau de isolamento em diferentes áreas. Como existem métodos disponíveis para estimativa estas quantidades de dados de abundância, valerá a pena investigações adicionais neste assunto.

Resumindo, os três principais méritos da teoria neutra são:

“Primeiro, um mérito filosófico: a ciência (reducionista) está determinada em encontrar o conjunto mínimo de processos que podem explicar satisfatoriamente os fenômenos observados. A teoria neutra identifica um conjunto mínimo mas comum de mecanismos que atuam em todas as comunidades ecológicas funcionalmente homogêneas. Este conjunto comum de mecanismos pode estar progressivamente obscurecido por uma cascata de fatores ecológicos cada vez menos importante e mais dependentes do sistema/contexto. [...] Por essa razão, está sendo extensiva e prosperamente utilizada como um modelo nulo e ele deve continuar a sendo usada como tal. Segundo, um mérito prático: a teoria neutra fornece um método para avaliar diversidade de espécie de uma jeito potencialmente melhor do que fazem os índices de diversidade prévia. Terceiro, e mais importante, um mérito intelectual: a teoria neutra nutriu e nutre um rico debate sobre as estruturas das comunidades durante os últimos anos, desafiando as abordagens baseadas em nicho com uma combinação simples de neutralidade, estocasticidade, amostragem e dispersão.”(Alonso, Etienne e McKane, 2006)

### 2.3.5.2 Afrouxamento dos pressupostos e conciliações

Gotelli e McGill (2006) argumentam que as teorias de nicho deviam ser fundamentadas sobre um cenário de deriva, uma vez que uma das implicações levantadas com os desenvolvimentos da TNB é que a deriva provavelmente sempre está presente. Então uma pergunta interessante não é se a deriva acontece, mas se processos adaptativos acontecem também, e como dominam os padrões nas comunidades.

Gotelli e McGill (2006) ainda expõem que grande parte da ecologia, tem visto as relações entre a teoria neutra e a de nicho como um conflito ou escolha do tipo "ou uma teoria ou outra" ao invés de ver a teoria de nicho como um extensão e acréscimo à teoria neutra. O que nos parece estar em jogo neste tipo de interpretação, é a submissão das teorias de nicho, que são historicamente mais antigas, a um cenário cujo plano de fundo é dominado por estocasticidade. Conjecturamos que tal submissão não acontecerá em menos de uma geração de cientistas, pois esta questão ultrapassa a esfera de influência dos argumentos puramente racionais.

Gewin 2006 expressa um intento conciliador citando Harpole: "Não é o caso de escolher ou nicho ou neutras — ambas as coisas estão acontecendo. Trata-se de determinar a importância relativa da duas", também cita McPeck que diz "O que falta a cada teoria é o que tem na outra". Porém, ela esclarece que a suposição da neutralidade provavelmente será descartada em qualquer tentativa de fusão das duas teorias. "Uma vez você combina teorias, você tem que jogar fora o conceito de neutralidade, mas você não tem que jogar fora outros aspectos de teoria neutra como estocasticidade ou dispersão," diz Etienne.

Por outro lado, muitos teóricos acreditam que uma fusão é desnecessária. McGill (citado por Gewin, 2006) por exemplo, acredita que o legado da teoria neutra é o grande progresso matemático em desenvolvimento em torno do conjunto suposições neutras, através de tal progresso foram possíveis múltiplas e inovadoras predições.

Segundo Alonso, Etienne e McKane (2006) os futuros desenvolvimentos da teoria neutra sem dúvida relaxarão a suposição de neutralidade. Isto deverá ser feito de tal modo que neutralidade surja naturalmente como um caso limitante. Segundo eles é provável que as comunidades ecológicas freqüentemente não sejam neutras, mas elas também não são comunidades estritamente formadas por hierarquias competitivas (Tilman, 1994

*apud* Alonso, Etienne e McKane, 2006) Eles conjecturam (baseados em Etienne e Olff, 2004; Purves e Pacala, 2006) que dentro de uma comunidade maior, podem haver subcomunidades neutras relacionadas umas com as outras através de processos não neutros. Nestes cenários, as espécies seriam permutáveis dentro de cada subcomunidade e deste modo, ecologicamente e funcionalmente equivalentes.

Apesar de testes mais estritos das predições recentemente não têm corroborado a teoria neutra, sua abordagem sistemática forçou os ecólogos a explorar seus princípios. De fato, muitos ecólogos agora aceitam que as teorias não são mutuamente exclusivas. Tendo em mente o anteriormente exposto Gewin (2006) acredita que através das propostas de fusão das teorias nichistas e neutras os ecólogos estarão se esforçando para atingir maiores graus do poder preditivo o que exigirá um nível de rigor ainda não visto na ecologia.

A teoria neutra foi e ainda é considerada por muitos ecólogos como uma mudança radical das já estabelecidas teorias de nicho. Porém, para Chave (2004) as teorias de nicho e neutra são complementares, não contraditórias. Ele acrescenta que as tentativas para unificar estas duas teorias atualmente estão dificultadas não só por problemas matemáticos mas também por preconceitos psicológicos ...

Dentro dos problemas matemáticos citados por Chave, temos uma situação em que os testes de hipóteses nulas levam a uma familiar interpretação dicotômica de  $H_0$  contra não- $H_0$ . Mas Gotelli e McGill (2006) sugerem outro modo de testar os modelos neutros, como hipótese nula, ele sugere que uma possível abordagem seria “particionar a variância” e tenta avaliar a contribuição relativa de diferentes mecanismos que atuam simultaneamente nos padrões observados.

Mesmo Hubbell (2001) sugere que a unificação completa em uma teoria da biodiversidade deve incluir aspectos importantes das teorias do nicho, e que essa teoria ainda está para ser desenvolvida.

Etienne e Alonso (2007) apontam modelos neutros recentemente vêm permitindo variações no tamanho da metacomunidade, ou seja, já existem afrouxamentos na suposição de somatório zero (ex: He, 2005; Volkov *et al.*, 2003, 2005) . Um exemplo notável segundo esses autores, é o modelo de Volkov *et al.*(2003) que tem a propriedade curiosa de não respeitar a suposição de soma zero no nível regional, mas faz uso desta

suposição no nível local. Curiosamente, ambos os trabalhos de Volkov contam com a colaboração de Hubbell que em princípio argumentava em favor da necessidade da suposição de somatório zero.

### **2.3.5.3 Relações transversais**

Consideramos que atualmente existe a tendência interdisciplinar de procurar analogias e formulações matemáticas de outros campos do pensamento científico para tratar alguns problemas da TNB. Neste sentido 3 importantes contribuições estão vindo de fora da ecologia demográfica, a citar: Ecologia de ecossistemas, evolução molecular, e física estatística.

Conforme relata Gewin (2006) enquanto alguns ecólogos buscam fundir as teorias neutras e de nicho, Hubbell está tentando combinar teoria neutra com modelos ecológicos de alometrias metabólicas (ex: Kooijman 1986 e seu modelo dinâmico de orçamentos energéticos (*Dynamic Energy Budgets*); Brown, 2004 e sua Teoria Metabólica da Ecologia; para uma revisão crítica destas duas teorias metabólicas da ecologia ver Van der Meer 2006), que buscam explicar relações constantes ou previsíveis entre variáveis morfofisiológicas das espécies (tais como o tamanho de corpo e taxa metabólica) e variáveis demográficas (como tamanho e densidade populacional e taxas de reprodução, longevidade e mortalidade). Gewin (2006) acredita que usando esta abordagem, pode ser possível de ligar as variações de energia através do espaço e o tempo com o número de indivíduos de todas as espécies, além de conferir um elo adicional entre a física e a ecologia de comunidades.

Segundo Etienne e Alonso (2007) o modelo neutro com mutação de ponto é um exato análogo do modelo neutro de evolução molecular em genética de população, com as palavras indivíduos substituindo genes, espécies substituindo alelos e especiação substituindo mutação. Segundo eles, isso abre um grande conjunto de ferramentas matemáticas e estatísticas desenvolvidas na genética de população, para uso também na ecologia de comunidades.

Porém, para um olhar mais ponderado dessas analogias entre ecologia de comunidades e genética de populações, vejamos o que escrevem Nee e Stone (2003):

“embora os modelos neutros de evolução os da estrutura das comunidade compartilhem semelhanças, existem, diferenças claras entre ambos tanto em

relação aos processos subjacentes às mudanças quanto nos dados disponíveis para testá-los. Enquanto no modelo da evolução molecular os mesmos quatro nucleotídeos básicos já forneceram gigabytes de dados de seqüências e cuja evolução de cada locus é efetivamente independente.

Em contraste, nos modelos neutros de composição de comunidades envolvem um número extremamente maior de estados alternativos (o número de espécie), ligados por processos indefinidos de substituição. Isso faz os modelos específicos muito mais difíceis de definir, e atualmente existem menos dados disponíveis para testá-los. Além disso, na teoria neutra unificada da biodiversidade e biogeografia, cada comunidade é equivalente a um único loco: e não existe nenhuma possibilidade aqui de testar diferentes locos (comunidades) através de testes equivalentes.”(Nee e Stone, 2003)

Visto as diferenças entre os dois campos Nee e Stone (2003) sugerem que, diferente de alelos, árvores podem ter algumas propriedades que são ideais para estudar. Reformulando um resultado da genética de população (ex: Tavaré, 1984), a teoria neutra prediz que, se tomarmos uma amostra fortuita de árvores da floresta, a probabilidade que qualquer espécie particular seja a mais antiga, em termos de quando ela surgiu por especiação, é proporcional a sua frequência na amostra. Eles acreditam que esta estimativa de idade de uma espécie pode ser testada confrontando-a com as medidas de relógio molecular. O que para eles poderá desenvolver uma possível avaliação pela teoria neutra ecológica que de outro modo seria é mais difícil de implementar para alelos.

Etienne e Alonso (2007) acreditam que futuros avanços poderão ser realizados traçando-se paralelos entre a genética de populações e a teoria neutra da evolução molecular e que esta estratégia deve receber maior atenção, a medida que mais resultados matemáticos venham ser obtidos neste campo.

“Por exemplo, a teoria espacial coalescente pode ajudar a incorporar filogenia na ecologia de comunidades. A aplicação de ferramentas, conceitos, e idéias da física estatística na ecologia também merece estudos adicionais. Energia é um conceito chave em ambas física e ecologia. Em biologia evolutiva, analogias matemáticas com a física estatística também abrem portas para uma poderosa maquinaria estatística que pode render novas idéias na evolução quase-neutra. Nós creditamos que tentativas interessantes poderiam ser feitas para introduzir restrições enérgicas na modelagem estocástica usada para desenvolver a teoria neutra atual.”( Etienne e Alonso, 2007)

Uma das metas da física estatística é prever o comportamento de um sistema que consiste em um coletivo de partículas. Embora estas entidades individuais possam ter um comportamento supostamente complexo e próprio, normalmente suposições relativamente simples sobre suas dinâmicas microscópicas e suas interações são suficientes para obtermos as propriedades macroscópicas do sistema. A questão central

para Etienne e Alonso (2007) é compreender que suposições são essenciais no nível individual para explicar propriedades macroscópicas observadas no nível do sistema inteiro. Esta abordagem foi muito bem sucedida para física. Durante a última década ela tem sido aplicada a um número crescente de sistemas biológicos, e em particular, para ecologia de comunidades. A teoria neutra de comunidades é um exemplo claro desta abordagem da “mecânica estatística”.

A partir de suposições extraordinariamente simples sobre a dinâmica de morte e nascimento de indivíduos, uma grande variedade de implicações podem ser derivadas para diferentes propriedades das comunidades ecológicas, por exemplo, a forma de árvores filogenéticas para a distribuição geográfica de espécie no espaço e tempo (Etienne e Alonso, 2007) .

## 2.4 Conclusões

Como vimos na história dos estudos da biodiversidade, as pesquisas foram encaminhando-se para uma complexificação crescente de tal forma que ao final do século XX, existiam tantas explicações para os padrões de biodiversidade, tantas causas e fatores influenciado estes padrões que a comunidade científica ficou em dúvida se existiria a possibilidade de estudar a biodiversidades das comunidades, e a forma como elas estabeleciam-se (Ex: McGill, 2007 ver a designação de “fracasso científico coletivo” na p.55).

Para alguns filósofos como Lawton (1999 *apud* El-Hani, 2006) a ecologia de comunidades deveriam merecer menor atenção na agenda de pesquisa ecológica. Ele justifica que seria muito difícil encontrar leis na ecologia de comunidades devido ao número de contingência intratável nas escalas intermediárias das quais se ocupa a ecologia de comunidades. E então, tal agenda deveria ocupar-se de buscar e descrever leis ecológicas em áreas mais previsíveis como a ecologia de populações ou a macro ecologia.

Com base no exposto ao longo da segunda metade deste capítulo acreditamos que a teoria neutra trouxe, novo fôlego para a ecologia de comunidades. Críticos da neutralidade como Clark (2008) admitem que a teoria neutra contribuiu para o reconhecimento das limitações de modelos de nicho dimensionalmente baixos, mas não

ajudou solucioná-las. E acrescenta que mesmo este problema, já havia sido eloqüentemente descrito a quase meio-século atrás com o clássico trabalho de Hutchinson, “The paradox of the plankton”, publicado em 1961.

Consideramos, que muito além de apontar falhas na teoria tradicional, na pior das hipóteses, a TNB proporcionou uma revitalização do uso de modelos estatisticamente nulos para testar supostos mecanismos que de outra forma seriam considerados verdadeiros de antemão. Além disso, os modelos neutros fornecem testes das próprias suposições da neutralidade (e.i. equivalência e simetria), logo, teorias como a de Hubbell são valiosas pois, ao contrário das tautologias, elas podem falhar em alguns testes. Ao falhar, elas nos contarão sobre a importância dos mecanismos que elas em princípio consideravam falsos.

Levantando outra questão, Gewin (2006) pergunta: “Qual é o nível de precisão e acurácia devemos exigir de uma teoria?”. E argumenta que a teoria de Newton é uma aproximação da relatividade geral. Ela acredita que o que Hubbell quer com sua teoria é provocar rigor nos debates científicos da ecologia. E sugere em tom conciliador que, “de um ponto de vista filosófico, o modelo neutro pode ser uma primeira aproximação para estudarmos a estrutura macroscópica das comunidades, e posteriormente, pode-se inserir elementos relevantes tirados da teoria de nicho.”

Sustentamos um ponto de vista levemente diferente de Gewin, pois acreditamos que não se trata apenas de melhorar o poder preditivo das teorias existentes utilizando-se modelos neutros como plano de fundo. Modelos neutros têm valor preditivo por si só, principalmente situações complexas, pois, “estocasticidade e ordem são relevantes para o comportamento do sistema complexo” (Mazzocchi, 2008).

Colocamo-nos completamente contra a opinião de Clark, segundo qual a teoria neutra representa uma distração teórica que está tirado o enfoque dos processos há muito conhecidos. Se assumirmos uma posição teórica onde considerarmos todos as inferências do passado como se estivessem tão bem fundamentadas que questioná-las constitui uma perda de tempo, então ciências bastante preditivas como a mecânica estariam muito próximas de encerrar suas atividades de pesquisa.

Clark também argumenta que a teoria neutra está tirando atenção e financiamentos das ciências da conservação. Nós por outro lado acreditamos que a ecologia aplicada, e

mais especificamente a área da pesquisa em conservação, recebeu um incremento nos investimentos, principalmente com a recente revigoração do ambientalismo. Neste ínterim, acreditamos que as ciências da conservação não estão entre as disciplinas científicas mais carentes de financiamento. E preferimos adotar uma visão pluralista de ciência, para a qual o desenvolvimento da pesquisa científica está aberto a toda possibilidade de pesquisa (desde que respeite os limites éticos e possibilite estudo sistemático testável empiricamente). Sendo assim, as disciplinas científicas não devem “digladiar-se” com argumentos de cunho financeiro quando estão tratando do mérito de suas idéias.

Contudo, compartilhamos da opinião acautelada de Hull e Falcucci (1999) sobre o uso de modelos em ecologia. Eles afirmam:

“Lotka e Volterra têm uma mensagem para ecólogos. Fundamentalmente, sugerem que o ecólogo aceite as ferramentas matemáticas [e por extensão os modelos] como formalizações necessárias. E então, quando as perguntas originais se tornarem irrelevantes e surgirem novas perguntas, devemos mudar as ferramentas. Apesar do modelo de Lotka-Volterra ter seu valor originalidade, ele não explicava as relações estruturais e as variações temporais. Seu determinismo e reducionismo não se fizeram suficientes, mas sem ter estudado seus casos, não teríamos sabido disto.” Hull e Falcucci (1999)

Encerramos nossas conclusões com nossa visão do que esperamos de um Modelo, para no próximo capítulo sugerirmos a aplicação de modelos neutros para as teorias da sucessão. Nas palavras de Harte (2003):

“Talvez os ecólogos algum dia desenvolvam uma teoria cujas simplificações se assemelham ao suposição dos gases ideais na termodinâmica e na física estatística: uma suposição aparentemente absurda (moléculas pontuais, em colisões puramente elásticas) mas que resultou em previsões incrivelmente precisas para uma multidão de fenômenos. Nenhum físico diria que, porque PV não é exatamente igual nRT, termodinâmica clássica está errada. Vamos esperar que os ecólogos prestem a atenção nesta mensagem.” (Harte, 2003)

### **3 CONSIDERAÇÕES FINAIS: CONTRIBUIÇÕES DA TEORIA NEUTRA DA BIODIVERSIDADE PARA OS ESTUDOS DA SUCESSÃO**

*“O pensamento complexo não rejeita, de maneira alguma, a clareza, a ordem, o determinismo, mas os sabe insuficientes”*

*Edgar Morin*

Antes de expormos nossas sugestões e recomendações de como a teoria pode contribuir para a teoria da biodiversidade cabe respondermos uma questão fundamental concernente à consistência entre os pressupostos destas duas teorias.

#### **3.1 É possível uma teoria neutra da sucessão ecológica?**

De um modo bastante conformado com o papel exercido pela Teoria Neutra da Biodiversidade Bell (2002) afirma que ela “é uma teoria sobre diversidade; não uma teoria de processos como a sucessão ecológica, da mesma maneira que a teoria neutra da genética de população não é uma teoria de adaptação”. Mas após expor esta limitação, expõe que “dentro de seu domínio limitado, porém, é muito bem sucedida, e apresenta a impressionante habilidade de explicar padrões que, por um século, têm embaraçado ecólogos e que ainda não haviam sido tão desafiados”.

A pesar de tratar de temas comuns à sucessão, tais como: “dominância”, raridade, densidade e abundância de indivíduos, número de espécies em uma área, a teoria neutra tem apresentado questões bastante diferentes das propostas para estudos de sucessão. Por exemplo, a teoria neutra importa-se com a as proporções da abundância de indivíduos das espécies mais freqüentes, porém não determina explicitamente que espécies ou tipos de espécies devem estar com as maiores freqüências em um

determinado lugar e período durante o processo da sucessão. Ela também não foi originalmente desenvolvida para tratar de outras variáveis presentes em estudos de sucessão, como biomassa, produção primária, ciclagem de nutrientes, relações ecológicas (predação, parasitismo, polinização) e estrutura de redes tróficas.

Além disso, a teoria neutra assume equivalência funcional ao nível da comunidade inteira, para Hubbell (2005) isto é muito mais geral do que é tipicamente admitido pelos ecofisiologistas e ecólogos de ecossistema quando eles agrupam espécies semelhantes em grupos funcionais (por exemplo Reich, Walters e Ellsworth 1997). Hubbell 2005 também ressalta que não existe nenhuma dicotomia clara das histórias da vida, separando as síndromes em grupos funcionais. De fato, ele supõe que existe um contínuo e espécies intermediárias entre os extremos de características da história de vida, e que também existe um contínuo em outras características as demográficas como taxas de fecundidade, mortalidade, e crescimento, tamanhos de população, distribuições de classe de espessura de caule, e densidade de madeira.

Hubbell (2005) explica que reconhecer grupos funcionais implica aceitar que as diferenças de nicho entre estes grupos importa para (e pode determinar) a composição, estabilidade e poder de recuperação das comunidades sobre perturbação. Contudo ele argumenta que essa importância continua bastante controversa. Horn (1974) já alertava que o aumento assintótico da riqueza das comunidades ao longo da sucessão poderia ser resultado trivial da colonização e portanto a independente do efeito das adaptações específicas para determinados estádios. Mais, para Horn as adaptações de status sucessional podiam ter efeito na **velocidade** recuperação.

Utilizaremos a frase de Norris, abaixo citada, para observar outros dois pontos conflitantes entre a TNB e os estudos de sucessão. A teoria neutra emerge de uma descrição matemática da deriva ecológica de **somatório zero** funcionando sobre **muitas gerações** (Norris, 2003; grifo nosso). Primeiro, os estudos de sucessão geralmente estudam comunidades que, ao menos no primeiro momento após a perturbação, estão aumentando ou diminuindo o número total de indivíduos, mesmo que só num curto período inicial, o que claramente não é condizente com a suposição de somatório zero. Consideramos este conflito menos importante pois conforme discutido na seção sobre o pressuposto da saturação e somatório zero (p. 64), até Hubbell já não considera esta suposição tão crucial para sua teoria e diversos modelos vêm sendo desenvolvidos

eliminando tais suposições (EX; Volvok, 2003). Já o segundo ponto, que trata do longo tempo exigido para análises neutras, é bastante preocupante para as possíveis aplicações da TNB à sucessão. Também é freqüente vermos nas fórmulas de modelos neutros o limite temporal das equações diferenciais tendendo ao infinito ( $t \rightarrow \infty$ ).

Acreditamos que no futuro com o aumento do uso de modelagem espacialmente explícita e o desenvolvimento de melhores estimativas de taxa de especiação, venha desaparecer ou amenizar esse problema decorrente da suposição “rápido-lento” que, como vimos na seção 2.3.1.3 sobre a metacomunidade (p. 65), foi gerada pelo uso de modelagens espacialmente implícitas. Parte desta tendência a escalas de tempo e espaço maiores que as da sucessão é dada pelo intento unificador da teoria de Hubbell para analisar não só as dinâmicas de comunidades locais como também a biogeografia.

Ainda assim concordamos com a recomendação de McGill, Maurer e Weiser (2006) para a redução dos intervalos de tempo utilizados para teste de modelos neutros. Todavia, acreditamos que a meta de condução de pesquisas de sucessão por prazos mais longos deve ser melhor valorizada e perseguida. Uma outra forma, para tentar resolver essa questão está em modelagens neutras um pouco mais processuais, as quais poderão auxiliar-nos na compreensão do processo de estruturação das comunidades. Esta linha de pesquisa já teve uma boa contribuição em 2004 com o trabalho de Etienne e Olf. Tal trabalho traz uma abordagem genealógica para teoria neutra e considera simultaneamente tempo e espaço retomando as mesmas propriedades ergódicas dos processos de Markov usadas por Sale na década de 70.

Ainda sobre esse tipo de modelo neutro processual, Leigh (2007) considera que suas previsões para mudanças ao longo do tempo freqüentemente servem como boas hipóteses nulas, porque falsificá-las, diferentemente da maioria das falsificações das previsões de teorias não-neutras *had hoc* sobre a distribuições de abundância de espécie, freqüentemente sugerem hipóteses alternativas que podem elucidar o processo de organização das florestas.

A estado atual do desenvolvimento das duas teorias permite concluir que são muitos os pontos contrastantes entre a TNB e as Teorias da Sucessão Ecológica. Porém nem tudo diverge entre estas duas teorias, conforme vimos no final da seção 1.3.4 sobre biodiversidade na sucessão (p. 29) já existem na sucessão estudos experimentais e observações de redundância funcional correlatos à equivalência funcional (ao menos em

pequenos grupos de espécies, não em toda “comunidade trófica” como propõe Hubbel, 2001).

Dado o exposto, e tendo como ponto de partida as tendências históricas desenvolvidas nas décadas de 70 e 80 para a sucessão, conforme visto no primeiro capítulo, podemos identificar três vieses epistemológicos construídos ao longo da história recente das teorias da sucessão ecológica, a citar: A) Reduccionismo – onde os elementos da base (populações) desenvolvem a dinâmica que explica o sistema (comunidade); B) Mecanicismo de causas eficientes – que busca explicar a composição da comunidade por mecanismos e causas subjacentes com cunho nichista/adaptacionista ou interacionista/selecionista; C) Negação da teleologia ou do equilíbrio - considera várias possibilidades de clímax que não atingem um só estado de equilíbrio composicional determinável a partir das condições iniciais; também considera-se que o clímax não precisa ter uma composição invariável de espécies.

Primeiro cabe ressaltar que a TNB, como apresenta-se atualmente, está desenvolvida na tradição reducionista da ciência moderna. Para explicar as “propriedades macroscópicas” da comunidade a TNB substituiu o enfoque nas “**propriedades específicas das**” ou “**relações entre as**” partes componentes da comunidade, no caso populações, e passou para a focar no comportamento médio da dinâmica intrínseca e estocástica dos elementos de menor nível de complexidade, os indivíduos. Esta estratégia pode refletir uma mudança maior na biologia, que para Daniel Simberloff (1980) na ecologia, só veio a acontecer meio século depois de ter se iniciado na genética de populações<sup>41</sup> e na biologia evolutiva por influências de disciplinas científicas como a termodinâmica (a transformação da “clássica” á “estatística”). Para ele estamos presenciando uma revolução materialista-probabilística onde “deixamos de enfatizar as semelhanças entre comunidades diferentes e passamos a procurar diferenças entre elas, partimos de análises de grupos de populações para populações individuais...” - lembre-se que o artigo foi escrito em 1980 - e enfim, “enfocando em entidades materiais e observáveis ao invés de construtos ideais”.

---

<sup>41</sup> Está deixando de explicar a evolução dos fenótipos baseada na entidade metafórica dos genes e passa agora a estudá-la por seqüências nucleotídicas (ver: Keller, 2001; El-Hani, 1995).

Um argumento a favor desta virada metodológica é que a modelagem neutra para padrões macro-ecológicos (de comunidades a domínios biogeográficos) proporcionou o acréscimo de um método de tratamento amostral robusto e inovador. Acreditamos que tal método poderá possibilitar um melhor tratamento das questões da dispersão, que como vimos nas conclusões do primeiro capítulo, foram bastante negligenciadas pelos estudos sucessionais reducionistas até a década de 80. Sendo assim podemos observar que tanto as teorias da biodiversidade quanto as teorias da sucessão estão seguindo a mesma tendência ao reducionismo.

Outro viés epistemológico é a aceitação do não equilíbrio, que reporta ao problema do clímax. Botelho (2007) explica que originalmente as Teorias de Composição de Nichos previam que as comunidades deveriam possuir uma estrutura estável que foi historicamente moldada por “competição entre” e “adaptações de” espécie diferentes às condições microclimáticas locais (ver Whittaker, 1975). Se um evento disponibiliza recursos, o equilíbrio é restabelecido. Mais recentemente, com o desenvolvimento dos estudos de dinâmica de clareiras tanto a idéia de um clímax dinâmico retomou parte do espaço perdido a estabilidade quanto a estocasticidade retoma seu papel frente às explicações tradicionais que ainda compartilham características nichistas. Todavia, ainda resta dentre os “ecólogos de clareiras” aqueles que insistem em usar classificações de especificidades funcionais das espécies, denominando-as de “espécies de clareira”. Como alternativa a tradição estabelecida Botelho (2007) esclarece que a TNB não tem esperado que a estrutura seja estável, mas dinâmica. Cada vez que recursos são disponibilizados, ocorre uma "deriva ecológica" e uma nova estrutura é estabelecida.

Vimos também que já existem alguns modelos estocásticos para dinâmicas da vegetação (Processos de Markov e loteria de espaços). Todavia, Van Hulst (1992) discorre que na ausência de uma estrutura teórica de suporte para interpretação dos resultados dos modelos estocásticos de dinâmicas vegetacionais, a estocasticidade tornou-se, uma explicação minoritária e posterior a escolha dos outros modelos, ao invés de uma parte essencial da modelagem vegetacional.

Em virtude do que foi mencionado, propomos que a teoria neutra da biodiversidade não destoa completamente das tendências recentes dos estudos sucessionais. E acreditamos que no futuro esta teoria poderá agregar as diferentes abordagens

estocásticas em um corpo teórico melhor sedimentado para dessa forma a deriva poder retomar seu espaço eclipsado pelo determinismo.

### **3.2 Por uma teoria sistêmica da sucessão ecológica quase-neutra**

É crescente o número de publicações que se destinam a fazer uma abordagem sistêmica nas mais diferentes áreas da ciência. Uma grande parte delas aborda assuntos como “caos determinístico”, “fractais”, “matemática não linear”, “diagrama de bifurcação”, “autômatos celulares”, “redes fora de escala”, “redes livres de escala” ... atribuindo a alguma porção destas ferramentas os rótulos de pesquisa, abordagem, visão ou pensamento sistêmicos.

Também é raro ouvir alguém declara-se firmemente *contra* "uma abordagem de sistemas" o que para Checkland (1984) provavelmente indica não a força da idéia mas sim a debilidade carregada por estas palavras. Checkland explica que essa expressão é tão livremente usada, e significa tantas coisas diferentes para pessoas diferentes, que muitos potenciais oponentes provavelmente considerariam "uma abordagem de sistemas" não como invencível mas como uma idéia que não vale a pena atacar. Manson (2001) acrescenta que a natureza exata da pesquisa complexa é difícil de estimar devido à ampla gama de idéias surgida nas múltiplas disciplinas em que elas estão sendo tratadas. Buscaremos ao longo desta seção tornar bastante clara nossa visão das teorias sistêmicas.

Manson (2001) considera que na prática, a teoria da complexidade não é nada simples, pois não há nenhuma teoria da complexidade identificável. Outrossim, o que há é um número de teorias comprometidas com sistemas complexos agregadas sob o rótulo genérico de pesquisa da complexidade. Em seguida Manson passa a listar uma série de metodologias abrangentes usadas na pesquisa atribuindo a elas o rótulo da complexidade (ex: complexidade algorítmica, complexidade de agregados...).

Utilizaremos uma paráfrase de Ison e Schindwein (2006) para descrever como se constroem as pesquisa sistêmica em nossa perspectiva: “ao desenvolvermos nossas crenças e teorias estamos inserindo-nos em tradições. Uma tradição é uma cadeia de preconceitos (ou pré-entendimentos), pressupostos que fornecem respostas e estratégias possíveis para ação.” Assim como Ison e Schindwein acreditamos que os pressupostos

de uma matriz de pesquisa produzem uma melhor caracterização de sua tradição, ao invés de descrevê-las através das ferramentas que elas usam.

Ison e Schindwein acrescentam que “tradições não são só modos de ver e agir mas um caminho para ocultar outros modos; elas surgem no fazer e constituem a base de práxis. Portanto, tradições não devem ser vistas apenas como rótulos para modos de ação.” Para ter uma breve noção de como se estrutura a matriz da pesquisa sistêmica, examinaremos os pressupostos sistêmicos e sua epistemologia tendo como base as revisões de Vasconcellos (2002) e Mazzocchi (2008). Mas antes porém, para facilitar a compreensão, começarei por descrever seu contraponto, a tradição simplificadora ou Newtoniana.

### 3.2.1 A tradição newtoniana.

Desde dos tempos de Newton, e sobre influências filosóficas do positivismo, a mecânica clássica vem sendo considerada como a fundação de pesquisa científica.

Ulanowicz (1999) sumariza a abordagem newtoniana e enumera cinco argumentos da metafísica newtoniana:

- determinismo (conhecendo-se condições iniciais saberemos a trajetória futura),
- fechamento causal (não existem forças externas além das prescritas pela teoria),
- reversibilidade temporal (conhecendo-se todas as condições atuais podemos descobrir os processos do passado),
- atomismo (possibilidade de decomposição dos corpos em níveis menores),
- universalidade (as leis são aplicáveis em qualquer lugar, a qualquer tempo e em qualquer escala).

Segundo Mazzocchi (2008), os cientistas, inclusive muitos dos ecólogos, adotaram o reducionismo, principalmente em dois níveis: no ontológico - em termos de sua concepção do mundo e as coisas das quais é feito, assume que tudo que existe na natureza é constituído por um conjunto de elementos unitários que comportam-se em uma maneira regular e previsível; e no nível epistemológico - em termos de sua abordagem para compreensão das coisas, argumenta que os conceitos fundamentais, leis e teorias

de um nível dados de organização pode ser derivada (ou extrapolada) de conceitos, leis e teorias pertencendo a um nível mais baixo.

Parte da crítica ao reducionismo epistemológico está relacionada à exposição da inadequação dos métodos de seleção causal para a compreensão de alguns processos biológicos. Segundo El-Hani: “este procedimento metodológico constitui o fundamento da explicação dos fenômenos por meio de um conjunto restrito de fatores selecionados da totalidade das relações que conformam os sistemas complexos. É mais plausível, no entanto, que os próprios sistemas complexos sejam a melhor explicação de seus produtos, de modo que o entendimento das relações entre o sistema como um todo e suas partes constituintes deveria ser a base dos modelos explicativos dos fenômenos biológicos e sociais.”

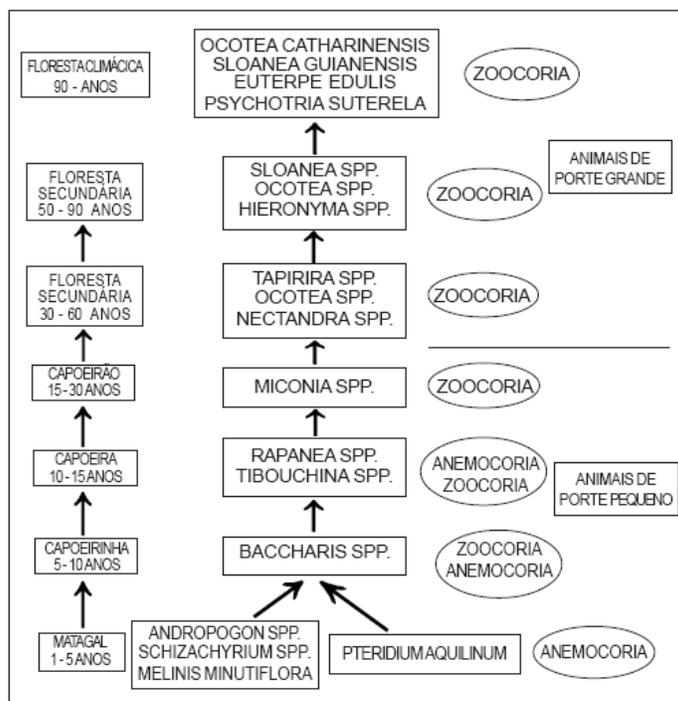
Recentemente em ecologia, surgiram muitas críticas também ao reducionismo ontológico as quais alertam para as limitações de suas explicações, sendo o principal argumento, é que o elas simplificam excessivamente a natureza. Esse é o mesmo argumento dos nichistas em relação à TNB. Todavia, questionamos a legitimidade das críticas nichistas através da descrição de um método simplificador, contida em um trecho do livro “Pensamento sistêmico” de Vasconcellos (2002):

“O método de análise simples começa por retirar o objeto de estudo de seu contexto inicial. Para tanto, o ponto de partida é a separação das partes, esta operação lógica é chamada disjunção. Com base nas disjunções estabelecem-se categorias que em seguidas poderão passar por uma classificação, o passo final é de natureza ontológica e pode acontecer quando o cientista passa a considerar que a natureza de tal separação é real e/ou objetiva”. (Vasconcellos, 2002)

Consideramos que a descrição acima aplica-se também para as explicações baseadas em classificação de espécies (nichistas), sejam as classificações feitas em grupos funcionais, requisitos de recursos e/ou condições ambientais ou sobre estratégias de vida. Justificamos esta afirmação, pois ao fazer uma classificação estamos utilizando inerentemente o processo de disjunção. Além disso, e considerando a riqueza destas classificações (ver a tabela de Piña-Rodrigues, Costa e Reis, 1980 *apud* Reis, 1993 em anexo), acreditamos que a disjunção pode estar muito freqüentemente sendo usado de maneira acrítica.

Na figura 8 (retirada de Reis, 1999) vemos um exemplo de abordagem simplificadora da sucessão florestal. Na coluna da direita observa-se o processo de disjunção sendo usado para separar o tempo do processo sucessional em intervalos discretos. No centro

temos o enfoque nos elementos principais, no caso as espécies, e só uma rota unidirecional, o que denota uma tendência a um estágio final (quicá mais estável), veremos na seção 3.2.2.2 sobre o pressuposto sistêmico da “Complexidade estrutural” (p. 116) que o foco dos estudos sistêmicos está nas relações entre esses elementos, e está aberto a múltiplas rotas e múltiplas alternativas de clímaxes dinâmicos. Vale contextualizar que na terceira coluna (a da direita) temos a menção da relação ecológica da dispersão, logo, este trabalho não é um exemplo padrão, que de outra forma deveria não conter nenhuma relação entre os elementos além da semelhança adotada para a disjunção. Por fim, na mesma na coluna à direita podemos interpretar o enfoque na forma de dispersão como uma seleção causal.



**Figura 8:** Exemplo de estudo sobre sucessão secundária da mata atlântica aparentemente inserido em uma tradição bastante simplificadora. (Adaptado de Klein 1979-1980<sup>42</sup> *apud* Reis, 1999).

42 No trabalho de Klein o enfoque nas espécies ainda está evidente, na maioria das vezes existe também uma convergência para um só clímax, porém ele apresenta múltiplas rotas que são determinadas (i.e. por seleção causal) pelas circunstâncias edáficas (ou seja também considera o contexto).

A partir das metafísica newtoniana várias tradições em outras disciplinas científicas, incluindo-se a ecologia, desenvolveram suas visões tendo como ponto de partida ou a negação ou a defesa destes argumentos, quer isoladamente ou em conjunto. Em ecologia, por exemplo os estocásticos colocaram-se contra determinismo e a favor do reducionismo e da universalidade na maioria das vezes. Já o mecanicismo, muitas vezes, mostrou-se afeito ao reducionismo e determinismo; e no início do século os organicistas adotaram um ponto de vista determinista e universal com sua idéia de tendência ao clímax único, mais eram contra o atomismo.

### **3.2.2 A visão sistêmica**

Segundo Hull e Falcucci (1999) “os sistemas naturais mostraram o erro na prática de separar variáveis únicas, já que o processo inteiro requer a compreensão de ambos o todo, os elementos e as interconexões”. E afirmam que “não estudamos ecologia de uma maneira ecológica...”. eles explicam que “o pensamento de sistemas surgiu visando responder à impotência do reducionismo face de grande complexidade.”

As idéias de sistemas são bastante remotas, por exemplo, o filósofo grego Aristóteles (384–322 aC) já havia descrito o fenômeno de emergência<sup>43</sup> em seu tratado *Metafísica* como, “O todo é mais que a soma de suas partes.” Checkland (1984) conta que historicamente não surpreende o fato deste tipo de pensamento ter sido desenvolvido - antes de serem alterados para descrever entidades de qualquer tipo - pelos denominados “biólogos organicistas” (Woodger. Haldane. Lloyd Morgan. Henderson. Canon. Bertalanffy ) que duvidavam que o organismo biológico podia ser adequadamente investigado pelos métodos puramente reducionistas da ciência de suas épocas. Mas o desenvolvimento consciente das idéias e linguagem para expressar os sistemas só originaram-se no fim da década de 40 e foi por volta da década de 1960, graças ao advento de computadores mais eficientes e técnicas matemáticas mais refinadas que a modelagem de sistemas estabeleceu-se.

---

43 A noção de emergência está também associada com a idéia que o mundo natural consiste em níveis hierárquicos de organização que variam das partículas subatômico até moléculas, ecossistemas e além (De Haan, 2006). Cada nível é caracterizado e regido por leis, [comportamentos, processos] emergentes que não aparecem nos níveis mais baixos de organização.

Em contraste com a metafísica newtoniana, Ulanowicz propõe uma metafísica ecológica que substitui os pressupostos mecanicistas do fechamento, determinismo, universalidade, reversibilidade e atomismo pelas assunções de abertura, no sentido de que indeterminação surge sempre, em todas as escalas; contingência, na medida em que processos bióticos estão vinculados a propensões, não a forças newtonianas; granularidade, no sentido de que a magnitude do efeito de eventos em um nível hierárquico diminui à medida que subimos numa hierarquia de níveis, em virtude dos efeitos da restrição e seleção que níveis superiores exercem sobre níveis inferiores (determinação descendente); historicidade; e organicismo, respectivamente. (El-Han, 2006)

Vasconcellos (2002) desenvolve uma caracterização do pensamento sistêmico, como contrapondo a três idéias que segundo ela estão associadas ao pensamento simplificador:

<b>Pressupostos Simplificadores</b>	<b>Pressupostos Sistêmicos</b>
Objetividade	Intersubjetividade
Simplicidade	Complexidade
Estabilidade	Instabilidade

Organizaremos as próximas seções tratando os pressupostos sistêmicos, na a ordem exposta acima, estabelecendo paralelos entre o pensamento sistêmicos e a teoria neutra da biodiversidade, e expondo nossas sugestões e recomendações para estudos da sucessão que sejam ao mesmo tempo quase-neutros<sup>44</sup> e sistêmicos.

### **3.2.2.1 Inters-subjetividade e contextualização teórica**

Para Vasconcellos (2002) no pensamento sistêmico sabe-se que “o conhecimento é relativo às condições de observação, o cientista não tem um conhecimento objetivo do objeto/fenômeno analisado, o que tem é uma interpretação do objeto/fenômeno no estado e contexto em que foi descrito/produzido.”

É preciso que ao assumir um modo de pensamento neutro, o cientista admita seus modelos apenas como modelos, entendendo que os padrões e processos simples e previsíveis por eles apontados são insuficientes para refletir o comportamento complexo

---

<sup>44</sup> Usamos este termo em analogia com o uso deste mesmo termo por Tomoko Ohta em sua Teoria quase-neutra da evolução molecular, publicada em 1992.

da sucessão. Segundo a noção do observador, os cientistas deviam estar mais cientes que o conhecimento científico é sempre desenvolvido sob o limite de restrições (Mazzocchi, 2008). Tendo isso em mente, o cientista da neutralidade estará um passo a frente, e poderá melhor subsidiar a complexificação de sua teoria pois estará contribuindo para a clareza dos métodos utilizados.

Neste sentido, É desejável também o retorno do observador a sua observação para desta forma delimitar as condições que levaram a sua interpretação particular. Portanto consideramos que Hubbell, exceto pelo problema palavra unificada no título de seu trabalho, mostrou-se epistemologicamente bem preparado para a complexificação de sua teoria, uma vez que, apesar de demonstrar firmeza na escolha dos pressupostos da TNB, não é rígido quanto a esses pressupostos chegando, por diversas vezes, a admitir a falsidade dos mesmos. É essencial que nas futuras reinterpretações da TNB mantenhamos a noção de modelo presente nas palavras de Hubbell.

Na introdução do trabalho de Caswell (1976) podemos ver que, longe de desconsiderar a importância de tais interações entre as espécies, ele se propôs a testar sua importância: Vejamos alguns trechos:

“Função e estrutura (fisiologia e morfologia, crescimento e forma, operação e padrão) são aspectos duais de qualquer sistema. Um sistema, em quaisquer das definições comumente encontradas, é (1) uma coleção de entidades que, (2) influenciam mutuamente o comportamento umas das outras.” (Caswell, 1976)

“Existem uma “dependência mútua de estrutura e função” que permeia o pensamento biológico em todos os níveis, e grande parte da biologia tenta entender os sistemas vivos através da elucidação e da interdependência entre estrutura e função.” (Caswell, 1976)

“A ecologia, em particular, já foi definida como o estudo da estrutura e função de ecossistemas.” (Caswell, 1976)

Caswell (1976) já propôs seu modelo deliberadamente para examinar o pressuposto, de que a estrutura de comunidades é baseada em interações ecológicas. Ele reconhece que seu modelo era neutro para tais interações (*i.e.* desconsidera sua influência sobre os padrões).

Consideramos a TNB muito mais clara e franca, que as teorias nichistas (que por exemplo utilizam explicações *ad hoc* contudo, muitas vezes sem admiti-las), tanto em relação às implicações do seu método de estudo por modelagem (expostas no parágrafo anterior) quanto às limitações de suas inferências. Como exemplo de tal franqueza temos no trabalho de Hubbell trechos onde admite de suas simplificações: “Existem muitos aspectos de organização de comunidade que atualmente fogem do âmbito da TNB, como

a organização trófica de comunidades, ou o que controla o número de níveis tróficos, ou ainda como biodiversidade à um nível trófico afeta diversidade em outros níveis tróficos.”(Hubbell, 2001)

É exatamente sobre estes aspectos mencionados por Hubbell que trataremos na próxima seção.

### 3.2.2.2 Complexidade estrutural

Conforme exposto na seção anterior, para os modelos neutros o efeito das interações entre espécies é nulo, então devemos considerar essa limitação da TNB, pois da forma como foi construída, cria-lhe uma incompatibilidade com a teoria da complexidade. Vasconcellos expõe que “para a teoria dos sistemas complexos “perceber um [sistema] complexo significa perceber que suas partes constitutivas se comportam, umas em relação às outras, de tal ou qual modo que não podemos nem imaginar um objeto a não ser em conexão com os outros” (Wittgenstein 1921 *apud* Vasconcellos, 2002). Neste mote, visando incrementar a TNB, apoiamos sua associação com modelos desenvolvidos dentro da “Teoria de Assembléia de Comunidades” (TAC), pois como veremos adiante a TAC faz estudos de modelagem estocástica de invasão biológica em comunidades representadas por redes tróficas, isso poderá oferecer à TNB um pouco mais de complexidade e realismo, devido a natureza relacional abordada pelas assembleias. Porém devemos atentar para o fato da teoria de assembleia de comunidades (por invasão) também fazer parte das abordagens reducionistas, porém, diferentemente da TNB, o reducionismo aplicado no tipo de modelo de assembleia de comunidades é feito ao nível de trofoespécies.

Esclarecemos que o escopo deste trabalho não permite tratar das muitas variações das “Teorias de Assembléia de Comunidades”, que diferem quanto alguns pressupostos e previsões, então estaremos tratando todas sob o mesmo rótulo. A título de ilustração Hang-Kwang e Pimm (1993) listaram algumas das características que variam entre os diversos modelos:

“Os detalhes dos modelos são muitos e envolvem muitas suposições. Os modelos de assembleia de comunidades requerem e podem diferir conforme algumas escolhas como: a forma das equações, as regras que estabelecem as interações entre espécies, maneiras de gerar coeficientes de interação, e métodos numéricos para integrar as equações conforme a comunidade acrescenta e/ou perde espécies.” (Hang-Kwang e Pimm 1993).

Discussões mais extensas sobre as diferentes suposições da TAC podem ser encontradas em Drake (1990), Post & Pimm (1983) e Pimm (1991). Abaixo explicamos alguns dos aspectos dessa Teoria.

No livro de Roger Lewin (1993) sobre a complexidade ele rotula o modelo de Pimm como um exemplo de abordagem complexa, talvez pela capacidade do modelo gerar padrões complexos a partir de regras aparentemente simples e de certa forma aleatórias, vejamos o trecho do livro em que ele descreve de modo bem compreensível o modelo:

“Tudo começou quando Pimm e Mac Post tentaram construir comunidades ecológicas num modelo de computador. Eles acrescentaram uma espécie de cada vez (planta, herbívoros e carnívoros), cada uma definida matematicamente com um pequeno conjunto de comportamentos[equações], tais como o tamanho do território exigido tipicamente por indivíduo, e que outras espécies poderiam ser sua presa ou seu predador. Algumas espécies tiveram sucesso em penetrar no ecossistema em desenvolvimento, enquanto outras fracassaram.”(Lewin, 1993)

As comunidades são formadas por espécies de diferentes níveis tróficos em interação que “desenvolvem-se através de um processo de assembléia de comunidades, no qual cada espécie pode invadir, persistir, ou tornar-se extinta, desde que seja troficamente viável”<sup>45</sup> (Hang-Kwang e Pimm, 1993). Eles explicam que “cada momento em que a observação da composição de espécies é realizada é denominado estado, cada estado é uma combinação sem igual de presença ou ausência da espécie e a assembléia é uma sucessão de estados.” (Hang-Kwang e Pimm, 1993). O processo de assembléia de comunidade é formado por uma seqüência de estados de comunidades com composição de espécies diferentes.

Alguns dos modelos de assembléia contêm muitos elementos fortuitos tanto na escolha dos parâmetros de interação quanto na seqüência em que as espécies são testadas (inseridas na comunidade) para sua habilidade de invadir. O sucesso de invasão de uma espécie é dependente de quais as outras espécies que estão presentes no momento da invasão. Porém é importante relatar que, ao menos nos primeiros modelos da TAC, o que diferencia uma espécie da outra é suas relações tróficas (são

---

45 Por exemplo um animal herbívoro é inviável em uma comunidade que não tenha sido invadida anteriormente por espécies vegetais não podem invadir na ausência de plantas.

trofoespécies) e não especificidades no aproveitamento dos recursos ambientais (nicho clássico). Nos testes de invasão, os programas (baseados em modelos teóricos de assembléia) devem repetir varias vezes as dinâmicas de invasão para deduzir os parâmetros qualitativos das comunidades possíveis, formadas a partir do “estoque regional” de espécies. O que os programas tem obtido é que a cada rodada de invasão a comunidade final torna-se mais estável, ou seja, as espécies obtêm menos êxito, a medida que a comunidade amadurece. Na dinâmica assembléia com os sucessos e fracassos das várias espécies cada vez que altera-se uma espécie de um determinado estado da assembléia, toda a composição futura da assembléia pode mudar de rota resultando em uma comunidade climácica bastante alterada. Então, as comunidades são extremamente sensíveis às contingências, porém, resilientes quanto às as propriedades de nível superior. Existem múltiplos estados alternativos de clímax, mais a sua estabilidade quase<sup>46</sup> sempre.

Antes mesmo da, publicação dos primeiros modelos de assembléia de comunidades Levins e Lewontin (1980) já afirmavam tacitamente “existem muitas configurações no nível das populações que se preservam as mesmas propriedades qualitativas em diferentes comunidade. Isso permite considerar uma comunidade como persistente apesar de ela estar constantemente mudando as proporções de suas espécies”. E já legitimavam tal abordagem da seguinte forma “a noção de múltiplos estados alternativos nas comunidades é uma consequência natural do reconhecimento da complexidade biológica, não um improviso feito *ad hoc* em um paradigma em declínio.”

Vimos que estudos de assembléia de comunidades (ex: Post e Pimm, 1983; Drake, 1985, 1988, 1990; Mithen e Lawton, 1986; Robinson e Dickerson, 1987; Robinson e Valentine, 1979; e Tregonning e Roberts, 1978, 1979) fornecem explicações para propriedades qualitativas no nível das comunidades ecológicas (como estabilidade, resistência à invasão ... ) através de simulações computacionais, e já existem experimentos de microcosmos para comunidades de microorganismos que corroboram os dados previstos pelos modelos da TAC.

---

<sup>46</sup> Utilizo quase sempre pois existem situações onde a comunidade regride, diminuindo em número de espécies drasticamente, em eventos ditos críticos.

Este tipo de estudo também possui relevante interesse para nosso trabalho, não só pela natureza estocástica de seus modelos, mais também por tratar de parâmetros temporais composição e estruturação das comunidades, bem como, por gerar inferências parâmetros qualitativos sobre as comunidades (ex: estabilidade e resiliência). Logo defendemos que eles demonstram boa aplicação para sucessão ecológica.

Já dentro da linha mecanicista da sucessão ecológica, O'Neill *et al* (1986 *apud* Van Andel, *et al.*, 1993) propõem o reconhecimento de uma hierarquia dupla, representada por uma abordagem de populações/comunidade (relacionando as histórias de vida e com a evolução) e por processos/funções (relacionando as ciclagens de nutrientes e energia). Eles sugerem que “é muito possível e até razoável manter um conceito individualista (Glensonian) da comunidade e um conceito holístico das funções dos ecossistemas”. E acrescentam que, “o que chamamos de mecanismos depende do nível de organização do estudo. De fato, o que consideramos mecanismo em um nível pode ser determinado como efeito em outro (Pickett, *et al.*, 1987 *apud* Van Andel, *et al.*, 1993) e os mecanismos por si só podem ser classificados como causas eficientes (*sensu* Aristóteles)”.

Levins e Lewontin (1980) reforçam a idéia de que “a comunidade é um “todo” contingente surgido das interações recíprocas entre os níveis inferiores(indivíduos e populações) e superiores (ecossistemas e biosfera), mas não são completamente determináveis por ambos.” Acreditamos que seja necessário um melhor tratamento ontológico para os chamados “níveis de complexidade” e do fenômeno de emergência Isso será essencial para trazer credibilidade para os estudos sistêmicos, pois de outra forma poderemos cair nas armadilhas de considerar agrupamentos arbitrários e propriedades de modelos como se fossem reais.

### **3.2.2.3 A imprevisibilidade**

Storch e Gastón (2005) justificam sua afirmativa de que “as comunidades ecológicas e ecossistemas são bons exemplos de sistemas complexos”. Da seguinte forma:

“Elas compreendem números grandes de entidades interagindo, em muitas escalas de observação, e sua dinâmica são freqüentemente não-lineares (as causas não são proporcionais às conseqüências). Isso leva à imprevisibilidade e até aparente estocasticidade . Não é possível predizer ou avaliar com precisão as trajetórias de desenvolvimento da comunidade e a dinâmica de população, mesmo sobre as características de uma comunidade particular. (Storch e Gaston, 2005)

Isto não significa que tudo em ecologia de comunidade é impossível de prever ou caótico. Apenas estamos defendendo que com as atuais técnicas de mensuração e processamento matemático, ainda, não é possível prever com precisão o comportamento futuro das comunidades quanto a composição e ao arranjo espacial das espécies.

Reitsma (2002) faz uma importante diferenciação entre teoria do caos determinístico e a dinâmica dos sistemas complexos:

“A teoria do caos lida com sistemas dinâmicos simples, com mudanças não lineares, e fechados. Eles são extremamente sensíveis para condições iniciais, sendo que qualquer diminuta diferença ou perturbação resulta em respostas caóticas mas que são determináveis se tivermos conhecimento da estrutura e relações entre as suas partes.

Já o enfoque da Teoria da complexidade atua em sistemas dinâmicos complexos, com mudanças não lineares, mas que são sistemas abertos. Os sistemas complexos respondem a perturbação por auto-organizando de forma emergente e que não pode ser predita de uma compreensão de suas partes.” (Reitsma, 2002)

Diferentemente de Storch e Gastón, Vasconcellos (2002) interpreta a complexidade de um sistema natural da seguinte forma: “as noções de simples e complexo [e acreditamos que da mesma forma estocástico ou determinístico] não são propriedades intrínsecas das coisas, mas dependem fundamentalmente das condições lógicas e empíricas em que tomamos conhecimento dessas coisas” (Atlan 1984 *apud* Vasconcellos, 2002).

Reitsma (2002) explica “que as evidências de dinâmicas caóticas para processos biológicos envolvem sistemas isolados simples (como moléculas)”. E que “o caos só pode ser encontrado nas idealizações ou modelos sobre sistemas reais, mas não é evidente nos próprios sistemas [biológicos]”. Tal observação reforça as críticas feitas por Clark (2008) expostas na seção 2.2.3 sobre as “Reações da comunidade científica” à TNB (p. 54). Portanto defendemos que as comunidades devem ser interpretadas não como sistemas caóticos (fechados), mais sim como sistemas complexos longe do equilíbrio. Vejamos o que diz Vasconcellos (2002) sobre estes sistemas:

“Em um sistema longe do equilíbrio em que suas partes também estejam bastante relacionadas(ou seja um sistema complexo), uma flutuação ocorrida em uma pequena parte poderia invadir todo sistema amplificando seus efeitos e alterando o funcionamento de todo sistema. A este momento em que um processo quase improvável pode acontecer em todo sistema, a flutuação contingente pode ser amplificada pela energia e estrutura do sistema e tomar todo sistema de maneira inesperada, a este fenômeno dá se o nome de ponto de bifurcação. É importante ressaltar que a flutuação em si não causaria nada, ela depende da amplificação oportunizada pelo sistema.”(Vasconcellos, 2002)

Sendo assim, aparentemente Storch e Gaston reconhecem o fenômeno de auto-organização das comunidades com a seguinte frase. “A imprevisibilidade e indeterminação do destino das comunidades não são causadas somente pela da imensidão de fatores que afetam as histórias da vida de indivíduos e populações, mas também por causa das propriedades inerentes à sua própria dinâmica — **processos mesmo que simples podem levar a padrões complexos.**” (Storch e Gaston, 2005. grifo nosso).

A teoria de assembléia de comunidades é um exemplo de teoria que prevê em um processo simples e aleatório o surgimento de padrões complexos e propriedades macroscópicas do sistema (i.e. a resiliência e a resistência da comunidade). Porém defendemos que, se admitirmos a meta de complexificar as teorias ecológicas, para caso da Teoria de Assembléia devemos admitir a deriva também no clímax, como previsto na teoria neutra, pois o foco na estabilidade torna a TAC incompatível com o pressuposto da instabilidade.

### 3.3 Considerações finais

Segundo Vasconcellos (2002) “nenhum ponto de vista pode abarcar o objeto como um todo. Diferentes visões podem complementar-se mas também não são capazes de dar conta da totalidade do real.” Então ela explica que cientista que adota o pensamento sistêmico resgata e integra as diferentes faces da ciência tradicional, e sente-se livre para usar as técnicas, recursos e métodos desenvolvidos na tradição simplificadora, quando acha necessário; porém, usá-los-á de modo muito diferente de como o fazia antes ... Vimos ao longo deste trabalho que a teoria neutra da biodiversidade desenvolveu seus estudos, em um primeiro momento obtendo boas previsões para a distribuição de abundância de espécies e também para a relação entre a quantidade de espécies e a área. Este êxito inicial recentemente passou a ser contestado, e de um modo geral o enfoque nestas previsões afastou a TNB dos estudos da sucessão ecológica, tornando as “problemáticas analisadas” quase como incomensuráveis. No entanto alguns trabalhos, sobre a sucessão e sobre a TNB têm utilizado métodos semelhantes (ex: modelos de loteria/carrossel e abordagens genealógicas para modelos neutros usam cadeias de Markov) ou têm corroborado (ex: as demonstrações de redundância podem corroborar o pressuposto neutro da equivalência funcional). E por considerar que em uma visão

epistemológica mais aberta a teoria neutra e as recentes teorias da sucessão compartilham muitas semelhanças. Então, sugerimos a possibilidade de desenvolvimento de uma matriz teórica da sucessão (quase-) neutra que seria integrada sob um olhar sistêmico.

Vimos por fim que a teoria neutra da biodiversidade possui algumas limitações que poderiam incompatibilizar tal empreendimento. Então, expusemos nossas propostas para uma complexificação da TNB e consideramos que ainda é muito cedo para abandonar a Teoria Neutra da Biodiversidade pelo fato de ela ser reducionista. Muito pelo contrário, a TNB poderá passar a compor as estratégias de explicação sistêmicas para processos dinâmicos das comunidades, pois sistemas complexos podem possuir tanto processos contingentes que geram uma deriva de difícil previsão (talvez até imprevisível), quanto tendências previsíveis as quais não devem ser estudadas limitando-se a poucas causas.

Visando evitar falsas expectativas sobre as abordagens e práticas da pesquisa sistêmica, consideremos a ponderação, sistêmica da frase de El-Hani:

“Não se deve esperar, no entanto, que as abordagens sistêmicas dos processos biológicos e sociais resultem em descrições plenas da série de interações que são necessárias para a produção de um fenômeno complexo. A proposição de que o objeto de estudo das ciências biológicas e sociais deve ser a relação entre parte e todo, que é responsável pela dinâmica dos sistemas evolutivos, implica não só uma crítica ao reducionismo, mas também ao próprio holismo. Uma abordagem sistêmica deve investigar os fenômenos numa escala compatível com as capacidades humanas...”(El-Hani, 1995)

Segundo Vasconcellos (2002), só um mundo concebido como ordenado, em que há repetição de e invariabilidade dos elementos básicos, constância, onde as relações entre as variáveis são altamente prováveis, pode ser descrito por meio de leis e princípios explicativos [pertencentes a uma matriz teórica universal]. No caso da TNB os elementos básicos são indivíduos equivalentes, a constância está na regra do somatório-zero, e as relações entre as variáveis seguem o modelo da deriva estocástica.

Visto desta forma, poderíamos pensar que a TNB é um retrocesso para uma meta sistêmica da ecologia. Mas considerando pequena analogia com a física, foi preciso haver a termodinâmica clássica (que agrupa as moléculas em conjuntos distintos por suas propriedades macroscópicas) para haver a termodinâmica estatística (que analisa o comportamento de partículas regulares com movimentos estocásticos, mais que em conjunto, seguem todas a mesma “lei dos grandes números”) e finalmente, foi preciso desenvolver-se a termodinâmica estatística para que cientistas como Prigogine

desenvolvessem a termodinâmica distante do equilíbrio que trata energeticamente os sistemas complexos. Esperamos que uma transformação teórica como esta possa ocorrer na ecologia.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AB'SABER, Aziz Nacib; TUNDISI, José Galizia; FORNERIS, Liliana; MARINO, Marilza Cordeiro; ROCHA, Odete; TUNDISI, Takako; SCHAEFFER-NOVELLI, Yara; VUONO, Yara Strufaldi de; WATANABE, Shigueo, ed. Sucessão. In: Academia de Ciências de Estado de São Paulo. **Glossário de Ecologia**. 2 ed. São Paulo: ACIESP, 1997. p. 221-222.

ACOT, Pascal; BLANDIN, Patrick; DROUIN Jean-Marc, HAMM, B. P. 1999 **The European Origins Of Scientific Ecology: (1800-1901)**, 2 vols., Amsterdam: Overseas Publishers Association, 1998.

ALONSO, David; ETIENNE, Rampal S.; MCKANE, Alan J. The merits of neutral theory. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 8, p. 451-457. Aug., 2006 (<http://www.sciencedirect.com/science/article/B6VJ1-4K5HW6R-2/2/26a8b43dc440a79f536c8ca323d30b64>)

BILTHAUER, Marisa Inês. 2007 **Imagens e Argumentos Ecológicos nos Livros Didáticos**: que educação ambiental é construída? Dissertação (Mestrado em Educação) – Programa de Pós-Graduação em Educação para a Ciência e o Ensino de Matemática, Universidade Estadual de Maringá. Maringá-PR, 2007

BOTELHO, João Francisco (Codinome usado “Chico”) Deriva ecológica. In: **Núcleo Decênio**: para la discucion y deleite de la biologia evolutiva. Tópico criado em 24 julho 2007. (<http://nucleodecenio.blogspot.com/search/label/deriva%20ecol%C3%B3gica>) Acesso em: 04 mar 09.

BOWLER, Peter J. **Historia Fontana de las Ciencias Ambientales**. Trad: ELIER, Robert. Carretera-México: Fondo de Cultura Económica, 1998 p. 369-406.

CASSEMIRO, Fernanda A. S.; PADIAL André A. Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia: aspectos teóricos, impactos na literatura e perspectivas. **Oecologia Brasiliensis**, v. 12, p. 706-719, 2008.

CASWELL, Hal. Community Structure: a neutral model analysis. **Ecological Monographs**: v. 46, n. 3, p. 327-354. Jul., 1976.

CHAVE, Jérôme. Neutral theory and community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, p. 241-253. 2004.

CLARK, James S. Beyond neutral science. **Trends in Ecology & Evolution**: Amsterdam, Elsevier, v. 24, n. 1, p. 8-15. Nov., 2008.

CHECKLAND Peter. Rethinking a Systems Approach In: TOMLINSON, Rolfe e KISS Istvan. **Rethinking the Process of Operational Research and Systems Analysis**. Pergamon: Nova York. 1984.

CLEMENTS, Frederic. Preface to Plant Succession: an analysis of the development of vegetation. Washington, 1916. In: Keller, David. R. & Golley, Frank. B. **The Philosophy of Ecology**: from science to synthesis. Atenas: The University of Georgia Press, 2000. p. 35-42.

CONNELL, Joseph H; SLATYER, Ralph O. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. **The American Naturalist**, Chicago, v. 111, n. 982, p.1119-1144, Nov/Dez., 1977.

DAVIS, Mark, A; PERGL, Jan; TRUSCOTT, Anne-Marie; KOLLMANN, Johannes; BAKKER, Jan P; DOMENECH, Roser; PRACH, Karel; PRIEUR-RICHARD, Anne-Hélène; VEENEKLAAS, Roos M.; PYSEK, Petr; Del MORAL, Roger; HOBBS, Richard J.; COLLINS, Scott L.; PICKETT, Steward T. A.; REICH, Peter B. Vegetation change: a reunifying concept in plant ecology. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 7, n. 1, p. 69-76. Mar., 2005.

DE MARCO JR, Paulo. Um Longo Caminho até uma Teoria Unificada para a Ecologia. **Oecologia Brasiliensis**, v. 10 p.120-126. 2006.

DEL MORAL, Roger. Plant Succession on Pumice at Mount St. Helens, Washington. **American Midland Naturalist**, Londres, v. 141, p. 101-114. Jan., 1999. Disponível em: ([http://www.bioone.org/doi/full/10.1674/0003-0031\(1999\)141%5B0101%3APSOPAM%5D2.0.CO%3B2](http://www.bioone.org/doi/full/10.1674/0003-0031(1999)141%5B0101%3APSOPAM%5D2.0.CO%3B2))

EL-HANI, Charbel N. . Generalizações Ecológicas. **Oecologia Brasiliensis**, v. 10, p. 17-68, 2006.

EL-HANI, Charbel N. 1995. 195 p. **O Insustentável Peso dos Genes**: a persistência do determinismo genético na mídia e na literatura científica. Dissertação (Mestrado em Educação) - Mestrado em Educação da Universidade Federal da Bahia – UFBA, Salvador-BA, 1995.

ENQUIST, B. J.; SANDERSON, J.; WEISER, Michael. D.; Modeling Macroscopic Patterns in Ecology. **Science**, v. 295, n. 5561, p. 1835-1837, Mar., 2002. Disponível em: (<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/295/5561/1835c>)

ETIENNE, Rampal S.; ALONSO, David. Neutral Community Theory: how stochasticity and dispersal-limitation can explain species coexistence. **Journal of Statistical Physics**, v. 128, n. 1/2, p. 485-510. Jul., 2007

FATH Brian D.; PATTEN, Bernard C.; CHOI, Jae S. Complementarity of Ecological Goal Functions. **Journal of Theoretical Biology** v. 208, p. 493-506. 2001

FINEGAN, Bryan. Forest Succession. **Nature**, Londres, v. 312, 109-114, Nov., 1984.

GEWIN, Virginia. Beyond Neutrality Ecology Finds Its Niche. **PLoS Biology**, v. 4, n. 8 p. 1306–1310, Aug., 2006

GLEASON, H.A. Further Views on the Succession-Concept. **Ecology**, v. 8, n. 3, p. 299-326, Jul., 1927. Disponível em: (<http://www.jstor.org/stable/1929332>).

GLENN-LEWIN, D.C.; PEET, R.K.; VEBLEN, T.T. **Plant Succession: theory and prediction**. 1. ed. Londres: Chapman & Hall, 1992.

GOTELLI, N. J.; MCGILL, Brian J. Null Versus Neutral Models: What's The Difference? **Ecography**, v. 29, n. 5, p. 793-800, 2006. Disponível em: (<http://dx.doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04714.x>)

GUARIGUATA, Manuel; OSTERTAG, Rebecca. Neotropical Secondary Forest Succession: change in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, n. 1/3, p. 185-206, Jul., 2001

HANG-KWANG, Luh; PIMM, Stuart L. The Assembly of Ecological Communities: A Minimalist Approach. **Journal of Animal Ecology**, British Ecological Society. v. 62, n. 4, p. 749-765, Oct., 1993. Disponível em: (<http://www.jstor.org/stable/5394>)

HARTE, John. Tail of death and resurrection. **Nature**, Londres, 424:1006–1007. 2003.

HERAULT, Bruno. Reconciling Niche and Neutrality Through the Emergent Group Approach. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 9, n. 2, 11, p. 71-78, Dec., 2007. Disponível em: (<http://www.sciencedirect.com/science/article/B7GVV-4R1FJ5V-1/2/49409af855ed09013341083925dc6d78>)

HUBBELL, Stephen P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional Ecology**, v. 19, p.166-172, Fev., 2005.

HUBBELL, Stephen P. **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton e Oxford: Princeton University Press, 2001.

HULL, Vincent; FALCUCCI, Margherita. The Influence of Classic Sciences on Ecology and Evolution of Ecological Studies. **Annals of the New York Academy of Sciences**. v. 829 n.1 p. 312-319, Jun., 1999. Disponível em: (<http://www3.interscience.wiley.com/cgi-bin/fulltext/120754915/HTMLSTART>)

ISON, R. L.; SCHLINDWEIN, S. L. . History repeats itself:: current traps in complexity practice from a systems perspective. In: **The 12th Australia New Zealand Systems Society Conference**. Mansfield, USA: ISCE Publishing, 2006.

KEYMER, Juan E.; FUENTES, Miguel A.; MARQUET, Pablo A. **Diversity Emerging**: from competitive exclusion to neutral coexistence in ecosystems. Trabalho não publicado. Feb., 2008. Disponível em Disponível em: (<http://www.santafe.edu/research/publications/workingpapers/08-03-008.pdf>)

LEIBOLD, Matthew A. The Niche Concept Revisited: mechanistic models and community context. **Ecology**, v. 76, n. 5, p. 1371-1382, Jul., 1995. Disponível em: (<http://www.jstor.org/stable/1938141>)

LEIGH JR, E. G. Neutral Theory: a historical perspective. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 20, n. 6, p. 2075-2091, 2007. Disponível em: (<http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01410.x>)

LEVINS, Richard.; LEWONTIN, Richard. Dialectics and Reductionism in Ecology In: Keller, David. R. & Golley, Frank. B. **The Philosophy of Ecology**: from science to synthesis. Atenas: The University of Georgia Press. 2000. p. 218-225.

MANSON, S. M., Simplifying complexity: a review of complexity theory. **Geoforum**, v. 32 n. 3, p. 405-414, Aug., 2001.

MANSSON, B.A.; MCGLADE, J.M. Ecology, thermodynamics and H.T. Odum's conjectures. **Oecologia**, v. 93, p. 582-596, 1993.

MATTHES, Luiz A. F.; MARTINS, Fernando R. Conceitos em sucessão ecológica. **Revista Brasileira de Horticultura Ornamental**, v. 2, n. 2, p. 19-32, 1996.

MAZZOCCHI, Fulvio. Complexity in Biology: exceeding the limits of reductionism and determinism using complexity theory. **EMBO Reports**, v. 9, n. 1, p. 10-14. 2008

MCGILL, Brian J.; MAURER, Brian A. and WEISER, Michael D. Empirical Evaluation of Neutral Theory. **Ecology**, v. 87, n. 6, p. 1411-1423. Jun., 2006.

MCGILL, Brian J., MAURER, Brian A., WEISER, Michael D. Empirical Evaluation of Neutral Theory. **Ecology**, v.87, p.1411- 1423, 2006.

NEE, Sean, STONE, Graham. The end of the beginning for neutral theory. **Trends in ecology & evolution**, v. 18 n. 99 p. 433-434. 2003.

NORRIS, Scott. Neutral Theory: a new unified model for ecology. **BioScience**, v. 53 p. 124–129. 2003.

PETERS, Robert H. Tautology in Evolution and Ecology. **The American Naturalist**, v. 110 n. 971 p 1-12, Jan/Feb., 1976.

PRADO, Paulo I. K. L. Para Além dos Índices: caracterização da diversidade por meio de modelos de distribuição de abundâncias. In: XVIII Simpósio de Mirmecologia. **O Biológico**, v. 69, s. 2, p. 241-242, 2007.

REIS, Ademir. 1993. **Manejo e conservação das florestas catarinenses**. Trabalho apresentado para o concurso publico de professor titular no Centro de Ciências Biológicas, na Universidade Federal de Santa Catarina. Florianópolis, 1993.

REIS, Ademir.; ZAMBONIM, R.M.; NAKAZONO, E.M. **Recuperação de Áreas Florestais Degradadas Utilizando a Sucessão e as Interações Planta-Animal** In: José Pedro de Oliveira Costa [Ed.]. Série Cadernos da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica nº14. 1999. Disponível em: (<http://www.sectma.pb.gov.br/comites/rbma/pdf/cad14.pdf>)

REITSMA, F. A response to 'simplifying complexity'. **Geoforum**, v. 34, p.13-16, 2003.

SCHORN, Lauri A. 2005 **Estrutura e dinâmica de estágios sucessionais de uma Floresta Ombrófila Densa em Blumenau, Santa Catarina**. Tese de Doutorado em Ciências Florestais da Universidade Federal do Paraná, Curitiba-PR, 2005. Disponível em: (<http://hdl.handle.net/1884/2214>)

SOUZA, Gustavo. M.; BUCKRIDGE, Marcos. S. . Sistemas Complexos: novas formas de ver a Botânica. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 3, p. 407-419, 2004.

STORCH, David; GASTON, Kevin J. Untangling Ecological Complexity on Different Scales of Space and Time. **Journal of Experimental Biology**, v. 208, p. 1749-1769, Apr., 2005.

ULANOWICZ, Robert E. Life after Newton: an ecological metaphysic, **Biosystems**, v. 50, n. 2, p. 127-142, May., 1999. Disponível em: (<http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T2K-3W788SH-3/1/1dbedc619abdd6e2264803b2b68e9d74>).

VAN ANDEL, Jelte; BAKKER, Jan. P.; GROOTJANS A. P. Mechanisms of Vegetation Succession: a review of concepts and perspectives. **Acta botanica neerlandica**, v. 42, n. 4, p. 413-433, Dec., 1993.

VAN DER MEER, Jaap. Metabolic theories in ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, n. 3, p. 136–140. Mar., 2006.

VASCONCELLOS, Maria José Esteves de. **Pensamento Sistêmico: o novo paradigma da ciência**. 6 ed. Campinas-SP: Papyrus, 2002. 268 p.

VOLTOLINI, Julio C., EBLE, Gunther Jensen. Uma Crítica à Metafísica da Teoria da Evolução: reavaliando o neo-darwinismo. In: **XX Congresso Brasileiro de Zoologia**. Rio de Janeiro. 24 a 29 jul. 1994. p. 1-15

## ANEXOS

Terminologia	Definição	Autores
Pioneiras	Intolerantes à sombra Germinam somente em claros e necessitam de luminosidade, pelo menos parte do dia. Plântulas e arboretos não sobrevivem fora dos claros.	BUDOWSKI (1965) SWAINE & WHITMORE (1988) WHITMORE (1989) VIANA (1989) KAGEYAMA & VIANA (1989)
Pioneiras grandes	Necessitam de claros para germinar e sobrevivem debaixo do dossel	SWAINE & HALL (1983)
Intolerantes à sombra	Indivíduos jovens são incapazes de sobreviver na sombra	HARTSHORN (1980) BROKAW (1985)
Secundárias precoces	Intolerantes à sombra	BUDOWSKI (1965) VÁSQUEZ-YANES & SADA (1985)
Especialistas em claros grandes	Germinam em claros grandes são intolerantes à sombra	DENSLOW (1980)
Emergentes	Rápido crescimento, procurando ocupar os claros	VÁSQUEZ-YANES & SADA (1985)
Secundárias	Alta capacidade de regeneração vegetativa após distúrbio	VÁSQUEZ-YANES & SADA (1985)
Secundária tardia	Tolerantes à sombra em estágios juvenis	BUDOWSKI (1965)
Especialistas em claros pequenos	Germinam na sombra, mas necessitam de claros para alcançar o dossel	DENSLOW (1980)
Espécies persistentes	Tolerantes à sombra, crescendo quando queda de árvores	COLEY (1980) FORSTER & BROKAW (1982)
Parcialmente tolerantes à sombra	Sobrevivem abaixo do dossel, mas crescem vigorosamente quando da retirada da cobertura	SCHULZ (1960)
Oportunísticas	Conseguem sobreviver em condições de sombra, mas dependem dos claros para crescer	VIANA (1989) KAGEYAMA & VIANA (1989)
Tolerantes à sombra	Não necessitam de claros para germinar e crescer	HARTSHORN (1980)
Tolerantes à sombra	Crescem em florestas maduras	WHITMORE (1982)
Espécies primárias	Germinam e sobrevivem abaixo do dossel, crescendo após a abertura	BROKAW (1985)
Espécies clímax	Tolerantes à sombra nas etapas juvenis	WHITMORE (1982)
Clímax	Germinam na sombra e as plântulas e indivíduos juvenis vivem por alguns anos debaixo do dossel	SWAINE & WHITMORE (1988) WHITMORE (1989)
Especialista em sub-bosque	Não necessitam de claros para germinar e crescer	DENSLOW (1980)
Reprodutoras à sombra	Completam todo o seu ciclo de vida em condições de sub-bosque	VIANA (1989)

Compilação de classificações de espécies baseadas em atributos vitais das espécies da sucessão.  
(fonte: Piña-Rodrigues, Costa e Reis, 1980 *apud* Reis, 1993)