

TEORIA NEUTRA DA BIODIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA: ASPECTOS TEÓRICOS, IMPACTOS NA LITERATURA E PERSPECTIVAS

Fernanda A.S. Cassemiro^{1,2} & André Andrian Padial^{2}*

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília (UnB), Brasília, DF, Brasil.

²Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese – Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Goiás, Campus Samambaia, CEP: 74001-970, Goiânia, GO – Brasil.

*E-mail: aapadial@gmail.com

RESUMO

Nesse trabalho exploramos os aspectos teóricos da Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia (TNB) proposta por Hubbell (2001), apresentando juntamente um estudo cienciométrico sobre o impacto dessa teoria na comunidade científica, seus avanços, principais críticas e algumas perspectivas. A TNB pode facilitar o desenvolvimento de hipóteses nulas testáveis principalmente em comunidades nas quais características espaciais explícitas desempenham um papel marcante, representando uma importante ferramenta conceitual e analítica. A premissa mais provocativa da TNB é que os organismos de todas as espécies têm propriedades ecológicas idênticas. Isso choca com a visão clássica de organização das comunidades por nicho ecológico e até mesmo com a teoria da evolução pela seleção natural. O livro no qual Hubbell apresentou a TNB teve (e ainda tem) grande repercussão na literatura científica. Até os dias atuais, essa publicação foi citada por 1.128 artigos, em 239 periódicos científicos, classificados em 21 diferentes categorias de assuntos diferentes. Apesar do impacto em diferentes áreas do conhecimento, Hubbell (2001) foi mais discutido entre ecólogos e biólogos da conservação. As críticas contra a TNB são abundantes, principalmente acerca de seu principal axioma (a equivalência ecológica das espécies). A despeito das críticas, e do fato de que TNB tenha sido refutada em vários estudos, pesquisas recentes corroboram suas previsões, apresentando avanços teóricos e novas ferramentas analíticas. Ademais, até mesmo os críticos consideram a TNB uma teoria elegante, facilmente testável e útil para o desenvolvimento teórico na ecologia.

Palavras-chave: Modelos Neutros, Metacomunidades, Dispersão, Especiação, Deriva Ecológica.

ABSTRACT

THE NEUTRAL THEORY OF BIODIVERSITY AND BIOGEOGRAPHY: THEORETICAL ASPECTS, IMPACTS AND PROSPECTS. In this paper, we explore the theoretical aspects of Hubbell's Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (NTB), showing the results of a scientometric survey about the impact of this theory on the scientific community, its developments, critiques and perspectives. The NTB can contribute to developing null hypotheses and provides a strong conceptual and analytical tool in ecology, especially for the understanding of communities in which some clear spatially-structured mechanisms play an important role. The most provocative premise of NTB is that individuals from different species are ecologically equivalent. This poses a contrary view to the classical niche theory to explain the structure of biological communities, and refutes the theory of evolution by natural selection. The book in which Hubbell presented the NTB has had up to date a high impact over scientific literature. Hubbell's book was cited by 1,128 scientific articles belonging to 239 scientific journals over 21 different subject categories. NTB impacted several scientific fields, but was debated mainly by ecologists and conservation biologists. Criticism against NTB is frequent, mainly direct at its main axiom, the ecological equivalence of the species. In spite of that and of the fact that NTB was refuted in many papers, there are papers giving support to its predictions, and presenting theoretical advances and new analytical tools. Even the opposers of the NTB consider it an easily testable elegant theory that was a major contribution to ecology.

Keywords: Neutral models, Metacommunities, Dispersion, Speciation, Ecological drift.

INTRODUÇÃO

Um dos objetivos da ecologia é entender as regras de assembléias ecológicas de comunidades naturais em escalas local e global (Zhou & Zhang 2008). Ecólogos têm realizado significativos progressos em pequenas escalas espaciais e temporais, principalmente usando abordagens reducionistas (Hubbell 2001). Contudo, importantes questões teóricas e empíricas em grandes escalas espaciais ainda permanecem sem respostas. Por exemplo, a distribuição e a abundância entre espécies, a relação entre distribuição e abundância, a variação da diversidade entre ambientes e o aumento da diversidade com a área são objetos de constantes pesquisas, porém ainda há muito que ser elucidado (Ricklefs & Schluter 1993). Todas essas relações partem do campo da macroecologia (Brown 1995), a qual se preocupa em descrever e interpretar amplos padrões ecológicos e evolutivos. Esses padrões geralmente são reflexos dos processos e mecanismos subjacentes e inerentes a cada espécie. Nesse caso, em um determinado contexto ambiental, algumas espécies são comuns e outras raras, ou algumas são especialistas e outras generalistas (Bell 2001). Dessa forma, a observação dos padrões ecológicos pode ser usada para inferir acerca da natureza de processos ecológicos, respeitando as características de abundância, distribuição e diversidade de espécies.

Recentemente, predições com modelos neutros têm sido corroboradas com dados empíricos, nos quais todos os indivíduos têm propriedades demográficas idênticas (Hubbell 2001). O comportamento desses modelos de comunidade neutra tem nos forçado a revisar procedimentos de análises comparativas em ecologia e reconsiderar uma grande parte da ecologia clássica (Bell 2001).

Além disso, os processos que governam a geração e manutenção da diversidade biológica são complexos e variados. Esses vão desde processos genéticos até processos geológicos em escalas globais. A vasta quantidade de detalhes que seriam necessárias para descrever toda essa complexidade pode ser imensurável e difícil de analisar. Como consequência, é necessário encontrar alguma maneira de sumarizar essa complexidade para facilitar nosso entendimento da diversidade global (Maurer & McGill 2004).

Tradicionalmente, os ecólogos tentam explicar padrões observados na natureza baseados primor-

dialmente em processos em micro-escala espacial que refletem as características adaptativas das espécies. Por outro lado, biogeógrafos se preocupam com processos em macro-escala espacial, no qual a dispersão, área de distribuição, especiação e extinção das espécies assumem um papel crucial e as características adaptativas têm menos importância para explicar tais padrões (Hubbell 2001). Tentando aliar essas duas perspectivas, Hubbell (2001) propôs a “Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia” (TNB), construída com base nos fundamentos da teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson 1967) e nos conceitos estabelecidos sobre abundância relativa das espécies (May 1975, Volkov *et al.* 2003). Segundo Hubbell (2001) a TNB é uma teoria geral da biodiversidade que tenta explicar padrões observados na natureza baseados principalmente em restrições na dispersão de indivíduos. Nesse sentido, Hubbell (2001) acredita que processos probabilísticos na colonização e extinção dos indivíduos nos habitats podem explicar as diferenças de composição e abundância relativa das espécies. Para isso, a teoria neutra assume que não há nenhuma diferença entre indivíduos em termos de taxa de vida per capita ou em suas respostas às forças básicas agindo na comunidade (Hu *et al.* 2006; Zhou & Zhang 2008). Em alguns casos, a TNB pode ser considerada uma hipótese nula (porém, veja a distinção entre neutro e nulo em Gotelli & McGill 2006, De Marco Jr 2006). Nesse sentido, uma das principais vantagens da TNB é facilitar o desenvolvimento de hipóteses nulas testáveis em ecologia de comunidades, biogeografia e biologia da conservação, principalmente em comunidades nas quais características espaciais explícitas (i.e. gradiente ambiental espacialmente estruturado) ou barreiras físicas desempenham um importante papel (Maurer & McGill 2004).

A macroecologia neutra fornece *insights* nos processos ecológicos e evolutivos que controlam a assembléia e a dinâmica de metacomunidades e comunidades locais, incluindo o papel da dispersão, deriva (*drift*) ecológica e especiação. Na TNB, a metacomunidade é uma unidade biogeográfica evolutiva na qual indivíduos se originam, vivem e se extinguem. O modelo de Hubbell diferencia-se dos trabalhos prévios por tentar descrever um mecanismo específico de população e estendê-lo às escalas espaciais mais amplas para explicar como a

diversidade biológica muda no espaço e no tempo (Maurer & McGill 2004).

Há um grande impacto da TNB na comunidade científica (veja Alonso *et al.* 2006, McGill *et al.* 2006, Leigh 2007; Zhou & Zhang 2008), em que muitos trabalhos questionam os fundamentos da teoria e outros a corroboram com evidências empíricas ao testar o modelo neutro, causando considerável debate no campo científico. Por exemplo, De Marco Jr (2006) apresenta a TNB de uma maneira didática e discute aspectos sobre a generalização de teorias para explicar a diversidade biológica, além de discutir como a neutralidade afeta as interpretações sobre processos ecológicos, causando um choque na visão clássica de organização das comunidades por nicho ecológico, e as suas implicações para a biologia da conservação.

Diante do exposto, é importante fazer um levantamento na literatura e uma síntese dos principais aspectos teóricos da TNB, analisando as características que levam à divergência de opiniões a respeito da TNB. Nessa perspectiva, pretendemos explorar, de forma mais aprofundada, os aspectos teóricos da TNB, além de apresentar um estudo cienciométrico sobre o impacto dessa teoria na comunidade científica, explicitando seus avanços, as principais críticas e algumas perspectivas. Além disso, fizemos um levantamento dos artigos que corroboram e refutam as principais predições da TNB.

ORIGEM E ASPECTOS TEÓRICOS DA TEORIA NEUTRA DA BIODIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA

Em Hubbell (2001), o modelo neutro das dinâmicas de biodiversidade usa a mesma estrutura matemática da teoria neutra da genética de populações para populações finitas (Kimura & Ohta 1971, Karlin & Nevo 1976, Ewens 1979), que postula que eventos aleatórios afetam a frequência de alelos em uma população. Analogamente, a abundância das espécies de uma comunidade poderia também seguir um padrão puramente probabilístico. Dessa forma, o processo de população postulado por Hubbell (2001) é baseado em dois pressupostos (Maurer & McGill 2004). O primeiro é que todos os organismos de todas as espécies têm propriedades ecológicas idênticas. Dessa forma, cada indivíduo pode ser considerado

uma réplica independente das interações ecológicas envolvendo fatores bióticos e abióticos dentro de uma dinâmica de comunidades.

O segundo pressuposto crucial à teoria é que cada comunidade local em uma paisagem está saturada e que não há mudanças no número de indivíduos dentro da comunidade com o tempo. As dinâmicas das populações são governadas pela seqüência temporal dos deslocamentos dos indivíduos que morrem a cada período de tempo no processo (Figura 1). Já que todos os indivíduos de todas as espécies são idênticos, não há vantagem que qualquer organismo de qualquer espécie tenha acesso aos recursos deixados pelo indivíduo morto na comunidade. Esses dois processos combinados levam o que Hubbell chama de “deriva ecológica”, o equivalente matemático da “deriva genética”.

Dessa forma, a teoria neutra considera que os indivíduos em uma comunidade são simpátricos e troficamente semelhantes, competindo potencialmente pelos mesmos ou recursos similares (Hubbell 2001). Ao contrário do conceito de nicho multidimensional de Hutchinson (1957), a TNB considera uma dimensionalidade mínima possível que é requerida para caracterizar uma determinada comunidade ecológica a um desejado nível de realismo e precisão. A hipótese da equivalência funcional é a principal característica da TNB, pois ao considerar que as espécies são troficamente semelhantes, há uma melhor aproximação demográfica em nível *per capita* em relação às suas taxas de nascimento, morte, dispersão e especiação. Desse modo, Hubbell costuma denominar espécies com essas características de simétricas, pois são equivalentes funcionais.

Matematicamente, o processo de Hubbell modela a abundância de uma única espécie ao longo do tempo. Suponha que uma determinada comunidade tenha recursos suficientes para suportar exatamente J indivíduos. Se N_i é a abundância de uma determinada espécie, consideremos espécie i , assim as possíveis posições são $N_i=0, N_i=1, N_i=2, \dots, N_i=J$; na qual a posição é definida como o número de indivíduos em um determinado ponto no tempo. Portanto, há $J + 1$ possíveis posições que a espécie pode ocupar. A abordagem de Hubbell define um conjunto inicial de condições que leva a um conjunto específico de equações para as probabilidades de transições de uma posição à próxima. Depois de escrever essas probabilidades de

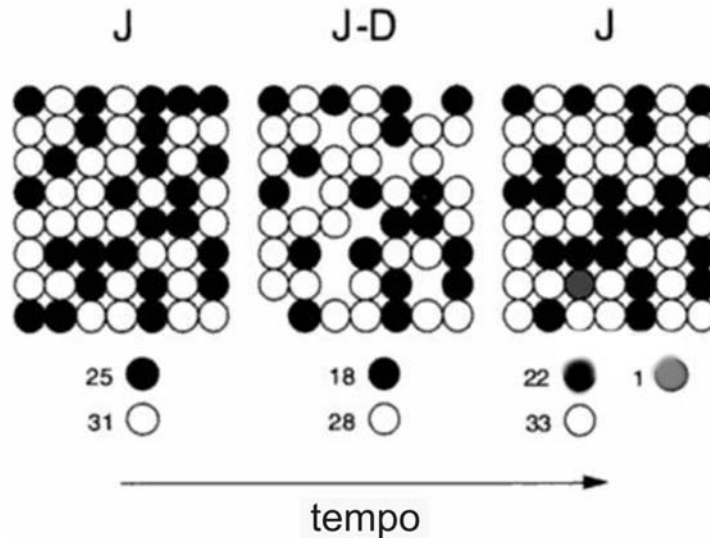


Figura 1. Esquema (modificado de Hubbell 2001, p. 77) mostrando a dinâmica neutra de uma comunidade local J após um distúrbio D. A comunidade local J antes do distúrbio é composta por 25 indivíduos da espécie “círculo preto” e 31 indivíduos da espécie “círculo branco”. Após o distúrbio (J-D), alguns indivíduos de ambas as espécies morrem. Durante o preenchimento dos “espaços vazios”, a chance de re-colonização, segundo os pressupostos da Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia, é a mesma para os indivíduos das duas espécies (dessa mesma localidade ou vindo de comunidades vizinhas), podendo também haver colonização de uma terceira espécie (“círculo cinza”) oriunda de outra localidade.

Figure 1. Schematic representation (modified from Hubbell 2001, p. 77) illustrating the neutral dynamics in a local community (J) after some disturbance D. Community J is composed of 25 individuals of the “black circle” species and 31 individuals of the “white circle” species. After the disturbance D, individuals of both species die. During the occupation of the “vacant places”, the chance of re-colonization is the same to all individuals of both species (belonging to this community or coming from adjacent localities) according with the Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography assumption. Also another species (be it “grey circle”) from another locality has also the chance to colonize.

transições em forma de matriz, Hubbell derivou os autovetores associados com a matriz de transição. Os autovetores da matriz de transição dão probabilidades assintóticas de uma espécie ocupar uma possível posição, pois como cada espécie é idêntica à outra, o autovetor pode também representar a frequência da distribuição das abundâncias de todas as espécies dentro de uma assembléia.

Dessa forma, a comunidade local sempre terá o mesmo número de indivíduos ao longo do tempo, o pressuposto da TNB chamado *zero-sum assumption*. Em outras palavras, para cada indivíduo removido da comunidade, um único indivíduo é escolhido, de uma distribuição uniforme entre todas as espécies, como substituto (veja também Figura 1 para uma clara definição conceitual da TNB para a dinâmica de comunidades locais). Esse simples cenário resulta em um interessante processo, no qual uma única espécie sobrevive e todas as outras se extinguem (Hubbell 2001). Cada vez que o processo recomeça, a distribuição da frequência do número de vezes em que cada espécie sobrevive converge em uma distribuição uniforme, a qual segue o pressuposto que todas as espécies são equivalentes ecológicas.

A fixação de uma única espécie na comunidade ocorre rapidamente em comunidades pequenas, mas o tempo de fixação aumenta com o aumento do tamanho da comunidade local. Esse cenário é claramente inadequado, já que prediz que todas as comunidades locais serão dominadas por uma única espécie e que a espécie que venha dominar qualquer comunidade local é completamente arbitrária. Esse resultado é independente da distribuição original da abundância entre as espécies. Se uma espécie não tem probabilidades iguais de ser escolhida depois que um indivíduo morre, então a distribuição da frequência do número de vezes que cada espécie é a única sobrevivente, convergirá na distribuição da abundância relativa entre espécies (Hubbell 2001).

Como o processo fundamental da deriva ecológica é um processo de absorção, deve haver um processo adicional que substitua as espécies que vão se extinguir, se a diversidade é para ser mantida dentro da comunidade local. A maneira mais simples de fazer isso é assumir que a comunidade local é aberta, então ocasionalmente, indivíduos de fora da comunidade são introduzidos (veja também a Figura 1). Sobre esse cenário, quando um indivíduo é removido da

comunidade, há uma pequena probabilidade de ele ser substituído por um imigrante. O imigrante pode ser um membro de qualquer espécie dentro da comunidade regional. Os imigrantes vêm de uma metacomunidade em que todas as espécies são igualmente aptas a dispersar. A comunidade local produzida por esse processo retém mais do que uma espécie indefinidamente.

O número de espécies presentes em uma posição estável e suas abundâncias são relacionados à taxa de imigração. Uma alta taxa de imigração resulta em mais espécies na comunidade. As abundâncias das espécies não são uniformes dentro da comunidade local. Quando o cenário é replicado um grande número de vezes, cada réplica tem diferentes espécies que são dominantes (Engen & Lande 1996, Bell 2000). Isso significa que a espécie comum em alguma comunidade local não será dominante em outro lugar e pode ser extinta em algumas comunidades.

Nesse contexto, as freqüências relativas das espécies na metacomunidade são derivadas das freqüências acumulativas de cada espécie ao longo de toda a comunidade local (Bell 2001). Tal processo eventualmente levará a um decréscimo na diversidade de espécies já que há uma probabilidade das espécies se extinguirem globalmente. Nesse sentido, Hubbell (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 pontual (*point mutation mode*) que origina uma nova espécie a partir de mutações genéticas de outras espécies já presentes no *pool* regional ou (ii) subdivisão de espécies alopátricas através de vicariância (*random fission mode*). Nesse último caso, a área de distribuição de uma espécie é dividida devido a extinções locais que inibem a troca de indivíduos entre comunidades espacialmente separadas. Dessa forma, duas espécies diferentes são originadas com o passar do tempo. Entretanto, Hubbell (2001) apenas 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 Críticas à Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia).

O produto do tamanho da metacomunidades e da taxa de especiação é uma constante que Hubbell (2001) chamou de “número da biodiversidade fundamental” (θ), pois ele mostra em expressões as

freqüências relativas das espécies nas comunidades locais. Para ajustar os dados a esse modelo, nem a taxa de especiação nem o tamanho da metacomunidade precisa ser estimado. O modelo que é ajustado aos dados inclui somente a taxa de imigração e o número de biodiversidade. O que acontece em uma comunidade local influencia o que acontece em outras comunidades, pois essas comunidades não são réplicas independentes do mesmo processo. Ou melhor, uma única réplica independente inclui todas as comunidades locais. Entretanto, o número de biodiversidade fundamental θ também pode ser teoricamente relacionado com a taxa de especiação (v) e a área (A_M) ocupada pela metacomunidade (Equação 1), apesar de Hubbell (2001) afirmar que pouco se sabe sobre esses parâmetros:

$$\theta = 2 \times \rho \times A_M \times v \quad (\text{Equação 1})$$

No qual ρ é a densidade média de indivíduos por unidade de área.

McGill *et al.* (2006) ressalta as dificuldades de definir o tamanho de uma metacomunidade e de medir a taxa de especiação. Além disso, a taxa de imigração, fundamental para a estimativa da taxa de especiação, pode não refletir o fluxo gênico real de uma metacomunidade, o chamado paradoxo dispersão-fluxo gênico, observado frequentemente em metacomunidades aquáticas (De Meester *et al.* 2002). Dessa forma, ainda é difícil ajustar um modelo neutro elegante a dados empíricos.

A TNB também prediz que a mudança na composição das espécies, através da comunidade, variará através do espaço principalmente devido à limitação da dispersão, esta, por sua vez, assegura que a composição das espécies e a estrutura das comunidades locais divergirão como consequência da deriva ecológica. Como a deriva ecológica é contínua, diferentes espécies irão dominar diferentes comunidades locais em um determinado período. Comunidades locais são preditas pela teoria para seguir um padrão único da dinâmica da comunidade e decresce em similaridade com o passar do tempo. Por esta razão, a variação espacial na estrutura da comunidade pode ser gerado na ausência de qualquer requerimento de hábitat único ou com diferenças ecológicas entre espécies.

Como já mencionado acima, a questão fundamental

da teoria neutra é a equivalência ecológica das espécies na comunidade (Hubbell 2005). A variação espacial na estrutura da comunidade é uma consequência de chances de eventos que acumulam ao longo do tempo e espaço, ao invés de um resultado da heterogeneidade ambiental acoplado com adaptações ecológicas únicas de diferentes espécies. Isso levanta uma interessante questão a respeito da escala espacial na qual a teoria neutra é aplicável.

A suposição inicial é que a teoria neutra deva ser aplicada às escalas espaciais relativamente pequenas (Maurer & McGill 2004). Contudo, a teoria requer eventos de especiação para manter a diversidade da comunidade local em face à deriva ecológica e, na maioria das comunidades, a especiação deve ocorrer através de grandes regiões do espaço geográfico (considerando, portanto, grandes metacomunidades) e em longos períodos do tempo ecológico. Dessa forma, a teoria neutra faz duas importantes previsões. Primeiro, ela prevê que haverá um declínio na diversidade de espécie ao longo do tempo. A taxa desse decréscimo depende da taxa de dispersão dos indivíduos de fora da comunidade e, raramente, da taxa na qual novas espécies se originam dentro da comunidade local. Segundo, a teoria neutra prevê que haverá um declínio (quantitativamente estimável) na similaridade da comunidade ao longo do espaço. A similaridade da comunidade em amostras em dois diferentes tempos decai com o tempo entre o aumento das amostras, pois espécies se extinguirão e ocasionalmente serão substituídas por imigrantes de outras espécies. Mais importante, a teoria neutra pode ser usada para fazer previsões quantitativas a respeito da taxa na qual a diversidade de espécies e a similaridade da comunidade decaem no espaço e no tempo (Chave 2004), além de fornecer uma base para estimar a diversidade beta, considerando as taxas de extinção e especiação numa comunidade (Munoz *et al.* 2008).

Como o estudo da biodiversidade tem se tornado cada vez mais central na ecologia e também tem chamado muita atenção para questões práticas como, por exemplo, escolhas de áreas prioritárias para conservação, a TNB pode representar uma importante ferramenta conceitual e analítica. A teoria ao buscar entender padrões de biodiversidade, gera muitas previsões com desdobramentos no contexto de conservação, além disso, suas bases chocam propostas anteriormente muito sedimentadas, como a importância

do nicho. Portanto, há uma grande repercussão dessa teoria na literatura científica, na qual avanços teóricos têm sido propostos e críticas têm sido feitas. Discutimos esses pontos nos tópicos a seguir.

IMPACTOS NA LITERATURA CIENTÍFICA

A TNB trouxe uma nova perspectiva acerca da dinâmica de comunidades naturais, sendo considerada um paradigma na ecologia de comunidades por alguns autores (por exemplo, Vanpeteghem *et al.*, 2008). A repercussão na comunidade científica dessa teoria foi gigantesca (Alonso *et al.* 2006). Como já dito no tópico anterior, a TNB usa mesma estrutura matemática da teoria neutra da genética de populações para populações finitas (Kimura & Ohta 1971). Ao contrário desta teoria, a TNB teve uma repercussão muito maior na literatura científica, tornando o livro no qual o Hubbell apresentou formalmente a TNB (Hubbell 2001) um *best seller* na ecologia (Leigh 2007). De fato, uma busca no portal virtual Scopus revelou que Hubbell (2001) já foi citado 1.128 vezes desde 1999 (quando alguns autores já o citavam como “no prelo”) até 03 de junho de 2008, segundo o site de busca Scopus (<http://www.scopus.com>). Esse número é altamente expressivo em ecologia. 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.

Segundo Garfield (1992), um *hot paper* é um trabalho científico que se destaca em relação a outros publicados no mesmo periódico científico. Apesar da TNB ter sido apresentada em um livro, (portanto, o conceito de *hot paper* não se aplica a esse tipo de publicação), o livro do Hubbell apresenta características de uma publicação que atraiu muita atenção. Primeiro, o número de citações cresceu de forma conspícua entre 1999 até 2007 (Figura 2), não apresentando nenhuma estabilização que poderia ser interpretada como meia-vida das citações (Moed *et al.* 1998). Isso sugere que essa publicação ainda está repercutindo no meio científico.

Em segundo lugar, quando comparado com as citações de todos os artigos dos últimos 30 anos nos periódicos com maior expressão em ecologia (22 periódicos classificados nas categorias de assunto “ecology” e “biodiversity conservation” do banco

de dados do *Thompson-ISI* (<http://www.scientific.thomson.com>) com fator de impacto maior do que três, calculado pelo JCR-2006, Tabela I), o livro do Hubbell, mesmo que publicado somente em 2001, está entre os trabalhos mais citados (Figura 3). Nesse caso, somente nove artigos foram mais citados (Tabela II). Além da qualidade e inovação desses artigos, o maior número de citações deve estar relacionado com duas

características intrínsecas que afetam a citação dessas nove publicações: (i) esses artigos são mais antigos (Tabela II) e; (ii) trabalhos metodológicos (cinco desses nove, ver Tabela II) devem ser mais citados do que trabalhos conceituais, pois apresentam uma maior aplicação em diferentes campos de pesquisa.

Essa comparação não é totalmente adequada devido ao fato de que um livro deve ter padrão de

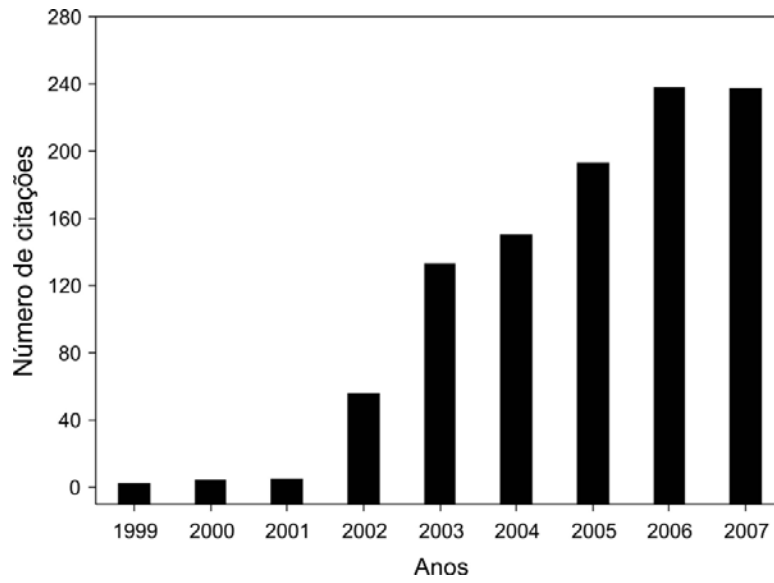


Figura 2. Número de trabalhos que citaram Hubbell (2001) desde 1999 até 2007.

Figure 2. Number of articles citing Hubbell (2001) from 1999 to 2007.

Tabela I. Os 22 periódicos classificados nas categorias de assunto “ecology” e “biodiversity and conservation” do banco de dados do *Thompson-ISI*, <http://www.scientific.thomson.com>, com fator de impacto maior do que três, segundo o JCR-2006.

Table I. The 22 journals included in the “ecology” and “biodiversity and conservation” subject categories of the *Thompson-ISI* database, <http://www.scientific.thomson.com>, presenting impact factors higher than 3 (JCR-2006).

Periódicos	Número de artigos entre 1978 e 2008	Fator de Impacto (JCR-2006)
<i>American Naturalist</i>	3.202	4,66
<i>Annual Review of Ecology and Systematics</i>	291	9,78
<i>Behavioral Ecology</i>	1.675	3,06
<i>Conservation Biology</i>	3.073	3,76
<i>Ecography</i>	1.100	3,34
<i>Ecology Letters</i>	1.153	7,61
<i>Ecological Monographs</i>	513	7,10
<i>Ecological Applications</i>	2.188	3,47
<i>Ecology</i>	6.344	4,78
<i>Evolution</i>	4.077	4,29
<i>Functional Ecology</i>	2.099	3,42
<i>Global Ecology and Biogeography</i>	521	3,31
<i>Global Change Biology</i>	1.561	4,34
<i>Journal of Animal Ecology</i>	2.292	3,39
<i>Journal of Applied Ecology</i>	2.481	4,53
<i>Journal of Ecology</i>	2.225	4,24
<i>Journal of Paleolimnology</i>	1.140	3,02
<i>Limnology and Oceanography</i>	3.006	3,29
<i>Molecular Ecology</i>	3.786	4,83
<i>Oecologia</i>	8.914	3,33
<i>Oikos</i>	4.909	3,38
<i>Trends Ecology and Evolution</i>	2.399	14,13

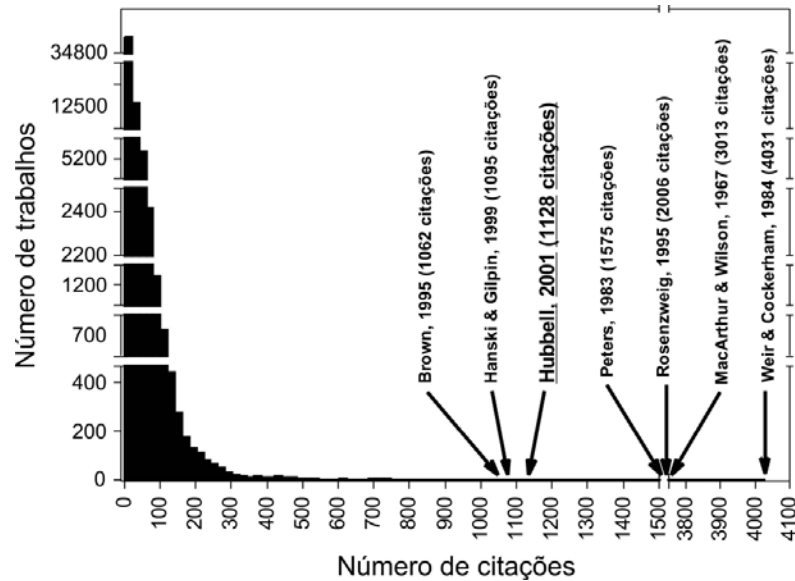


Figura 3. Histograma mostrando a distribuição de citações de 56.709 artigos publicados nos periódicos com maior expressão em ecologia (22 periódicos com fator de impacto maior do que 3, Tabela I) nos últimos 30 anos. Cada barra representa classes de citação de tamanho 20 (1° classe: 0-20 citações; 2° classe: 21-40 citações, assim por diante). As setas mostram o número de citações do artigo mais citado (Weir & Cockerham 1984, ver Tabela II) e de alguns livros que apresentaram novos conceitos na Ecologia (ver Tabela III).

Figure 3. Histogram of the frequency distribution of citations to 56,709 articles that were published in highly-visible ecological journals (with impact factor higher than 3, see Table I) over the last 30 years. Vertical bars represent citation classes with 20 citations (1st class: 0-20 citations; 2nd class: 21-40 citations, and so on). Arrows indicate citations to the most cited articles (Weir & Cockerham 1984, see Table II) and to books presenting new concepts in Ecology (see Table III).

Tabela II. Os nove trabalhos publicados nos principais periódicos de ecologia (22 periódicos com fator de impacto maior do que três, ver Tabela 1) nos últimos 30 anos que foram mais citados do que Hubbell (2001).

Table II. Nine published articles of leading ecological journals (with impact factor higher than 3, see Table I) over the last 30 years that were cited more times than Hubbell (2001).

Título do trabalho	Autores	Ano de publicação	Periódico	Número de citações	Tipo de trabalho
<i>Estimating F-statistics for the analysis of population structure</i>	B.S. Weir & C.C. Cockerham	1984	<i>Evolution</i>	4.031	Metodológico
<i>Phylogenies and the comparative method</i>	J. Felsenstein	1985	<i>American Naturalist</i>	2.120	Metodológico
<i>Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis</i>	C.J.F. ter Braack	1986	<i>Ecology</i>	1.528	Metodológico
<i>The problem of pattern and scale in ecology</i>	S.A. Levin	1992	<i>Ecology</i>	1.522	Conceitual
<i>Sources, sinks and population regulation</i>	H.R. Pulliam	1988	<i>American Naturalist</i>	1.439	Conceitual
<i>TCS: A computer program to estimate gene genealogies</i>	M. Clement, D. Posada & K. A. Crandall	2000	<i>Molecular Ecology</i>	1.251	Metodológico
<i>Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies</i>	J.D. Lebreton, K.P. Burnham, J.C. & D.R. Anderson	1992	<i>Ecological Monographs</i>	1.235	Metodológico
<i>Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review</i>	D.A. Saunders, R.J. Hobbs & C.R. Margules	1991	<i>Conservation Biology</i>	1.179	Conceitual
<i>Spatial scaling in ecology</i>	J.A. Wiens	1989	<i>Functional Ecology</i>	1.132	Conceitual

citações diferente do que artigos. Dessa forma, para efeito de comparação, os números de citações de alguns livros (Tabela III) que tiveram grande repercussão na comunidade científica e que também apresentam novos conceitos estão mostrados na Figura 3. Obviamente, quanto mais antigo o livro, maior o número de citações. Isso pode explicar parte do alto número de citação nos livros “*The ecological implications of body size*” (Peters 1983), “*The Theory of Island Biogeography*” (MacArthur & Wilson 1967) e “*Species Diversity in Space and Time*” (Rosenzweig 1995), em relação ao livro sobre TNB. Entretanto, apesar de ser mais recente, Hubbell (2001) apresenta mais citações do que os livros “*Macroecology*” (Brown 1995) e “*Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*” (Hanski 1999) (Figura 3, Tabela III). Isso reforça a suposição que o livro do Hubbell apresentou (e ainda apresenta) alta repercussão entre os ecólogos.

Uma outra forma de avaliar o impacto da TNB é analisar as características dos artigos que citaram o livro do Hubbell (1.128 artigos até 03 de junho de 2008, segundo o site *Scopus*, <http://www.scopus.com>). Esses artigos foram publicados em 239 diferentes periódicos científicos, classificados em 21 categorias de assuntos diferentes, segundo classificação do site *Scopus*. Isso sugere que a TNB teve impacto não somente na ecologia, mas em outros campos da ciência. Obviamente, seu maior impacto foi entre os ecólogos e conservacionistas, como mostrado na Figura 4. Essa figura revela que 11 dos 15 periódicos nos quais mais artigos citaram Hubbell (2001) têm um enfoque exclusivo para ecologia ou conservação da biodiversidade. Os outros quatro periódicos apresentam um enfoque multidisciplinar.

Além disso, esses 15 periódicos apresentam alto fator de impacto (apenas um apresenta um fator de impacto menor do que três, ver Figura 4). Esses são bem maiores do que a mediana dos fatores de impacto dos periódicos indexados no banco de dados *Thompson-ISI* classificados nas categorias de assunto “*ecology*” e “*biodiversity conservation*”, segundo o JCR-2006 (mediana = 1,67).

Esses resultados demonstram inequivocamente o grande impacto da TNB na comunidade científica, principalmente na ecologia. De acordo com Leigh (2007), a ecologia ainda busca uma teoria sintética para explicar os padrões de diversidade em ambientes naturais. A exclusão competitiva mediada pela seleção natural não é tão boa para explicar os padrões ecológicos quanto é para explicar os padrões evolutivos (Leigh 2007). Nesse sentido a TNB seria uma alternativa e razoavelmente plausível para explicar alguns padrões em ecologia e, por isso, teria se tornado tão popular entre os ecólogos. Além disso, apesar dos axiomas da TNB terem sido pouco aceitos pelos ecólogos, os adeptos dessa teoria simplesmente tentam, na maioria das vezes, explicar os padrões sem a pretensão de identificar os processos que o geraram. Além disso, Leigh (2007) também ressalta que a TNB constitui, muitas vezes, uma hipótese nula altamente útil para identificar os processos importantes na manutenção da diversidade nos ecossistemas.

A despeito disso, poucos esforços empíricos para validar a TNB foram realizados. Em uma meta-análise, avaliando os resultados dos 1.018 trabalhos que citaram Hubbell (2001) desde sua criação até 2007 segundo a base de dados *Scopus* (<http://www.scopus.com>), observamos que 18 trabalhos refutam e 35 corroboram TNB em estudos empíricos formais.

Tabela III. Alguns livros que apresentaram conceitos novos na Ecologia, juntamente com seus números de citações e anos de publicação.
Table III. Some books presenting new concepts in Ecology along with their current number of citations and publication years.

Título do Livro	Autores	Ano de publicação	Número de citações
<i>The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography</i>	S.P. Hubbell	2001	1.128
<i>The ecological implications of body size</i>	R.H. Peters	1983	1.575
<i>The Theory of Island Biogeography</i>	R.H. MacArthur & E.O. Wilson	1988	3.013
<i>Species Diversity in Space and Time</i>	M.L. Rosenzweig	1995	2.006
<i>Macroecology</i>	J.H. Brown	1995	1.062
<i>Metapopulation Biology, Ecology, Genetics, and Evolution</i>	I. Hanski & M. Gilpin	1999	1.095

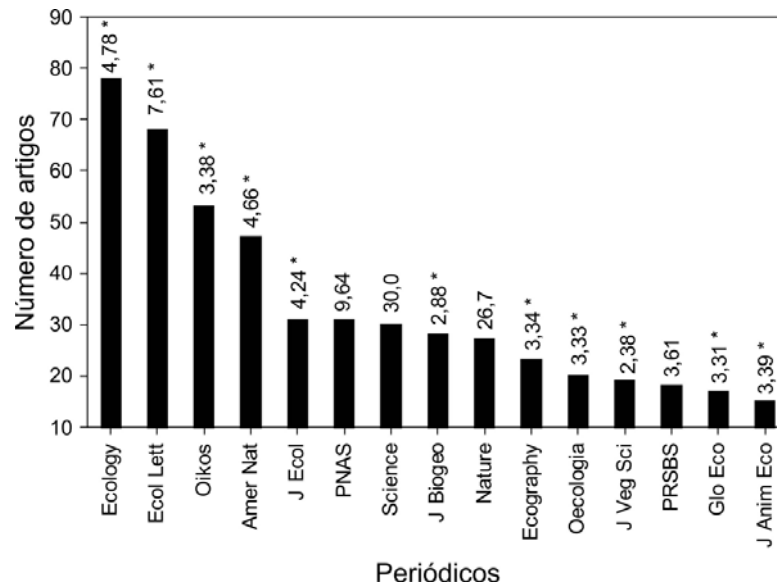


Figura 4. Os 15 periódicos que publicaram artigos que mais citaram Hubbell (2001). Os números acima das barras indicam os fatores de impacto dos periódicos. * indica quais periódicos têm enfoque para ecologia ou conservação da biodiversidade. Os outros periódicos têm enfoque multidisciplinar. Ecol Lett = Ecology Letters; Amer Nat = American Naturalist; J Ecol = Journal of Ecology; PNAS = Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America; J Biogeo = Journal of Biogeography; J Veg Sci = Journal of Vegetation Science; PRSB = Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences; Glo Eco = Global Ecology; J Anim Eco = Journal of Animal Ecology.

Figure 4. Fifteen journals that published articles citing Hubbell (2001) many times. Numbers above the vertical bars indicate the impact factor of the journals. Asterisks indicate journals focused on ecology and conservation of biodiversity. Other journals are multidisciplinary. Ecol Lett = Ecology Letters; Amer Nat = American Naturalist; J Ecol = Journal of Ecology; PNAS = Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America; J Biogeo = Journal of Biogeography; J Veg Sci = Journal of Vegetation Science; PRSB = Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences; Glo Eco = Global Ecology; J Anim Eco = Journal of Animal Ecology.

Também é possível observar um crescimento dos estudos que concordam com a TNB, enquanto que os que refutam não apresentam padrão temporal claro (Figura 5). Isso pode indicar que os pesquisadores estão encontrando predições condizentes com a TNB na maioria dos estudos. Entretanto, outros estudos devem ser realizados para esclarecer em quais condições a TNB é válida para explicar os padrões de biodiversidade. Por exemplo, Gravel *et al.* (2006) defende que na verdade a teoria de nicho e a teoria neutra não são mutuamente exclusivas.

AVANÇOS DA TEORIA NEUTRA DA BIODIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA

Alonso *et al.* (2006) ressalta que a TNB tem muitos méritos e é altamente relevante, pois significa uma tentativa de aproximação à realidade. A TNB é uma teoria básica que tem as ferramentas necessárias para o desenvolvimento de pressupostos mais complexos (Alonso *et al.* 2006). Por exemplo, os trabalhos avaliando a TNB comumente utilizam modelos espacialmente implícitos (por exemplo, Volkov

et al. 2003, Etienne 2005), ou seja, modelos que consideram o espaço, mas não utilizam a localização das populações ou comunidades locais. Nesse caso, as populações ou comunidades locais teriam o mesmo tamanho e seriam equidistantes. Nesse contexto, uma nova fórmula de amostragem com limitação de dispersão, proposta por Etienne (2005) é um grande avanço à TNB (Alonso *et al.* 2006). Essa fórmula estima a distribuição espécie-abundância para avaliar o *pool* regional de espécies. Ela apresenta avanços visto que é mais simples e rápida do que a fórmula de Ewens (1972). Além disso, essa nova fórmula pode ser usada em métodos de máxima verossimilhança para estimação de parâmetros, usando a informação dos dados e para comparações entre modelos. Isso serviria para avaliar se o *pool* regional de espécies é determinado por extinção e especiação, como proposto pela TNB.

Poucos trabalhos também utilizam modelos espacialmente explícitos (que consideram as distâncias entre populações ou comunidades) na avaliação da TNB (por exemplo, Chave & Leigh, 2002). A utilização em si desses modelos já pode ser considerada

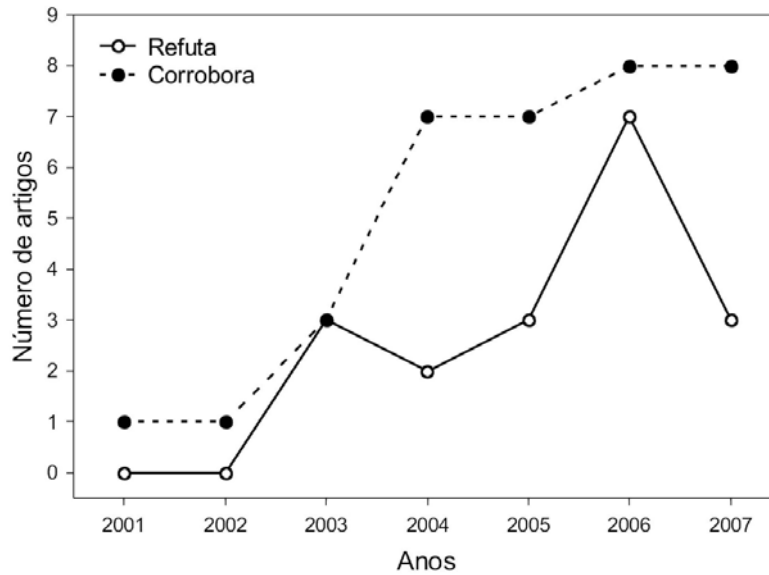


Figura 5. Número de artigos que refutam e corroboram a TNB em testes empíricos desde a publicação do livro de Hubbell (Hubbell 2001) até 2007.
 Figure 5. Number of articles attacking and supporting NTB based on experimental results since the publication of the book by Hubbell (2001).

um avanço à TNB. Por exemplo, com modelos espacialmente explícitos, o papel de processos estocásticos explicando padrões macroecológicos da riqueza de espécies pode ser testado (Rangel & Diniz-Filho 2005). Utilizando modelos espacialmente explícitos em florestas tropicais úmidas, Condit *et al.* (2002) não obteve nenhum resultado conclusivo acerca das previsões da TNB. Em contrapartida, Alonso *et al.* (2006) concluiu que as comunidades ecológicas se comportam de uma maneira neutra apenas em algumas escalas espaciais.

CRÍTICAS À TEORIA NEUTRA DA BIODIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA

Apesar de apresentar vários avanços, essa teoria tem sido duramente criticada por muitos autores. Além disso, algumas evidências empíricas refutam a TNB (por exemplo, McGill *et al.* 2006, Dornelas *et al.* 2006). A principal crítica à TNB é em relação ao seu principal axioma: as espécies são adaptativamente equivalentes, contrariando o conceito de divergência adaptativa dos caracteres de Darwin (Leigh 2007). As diferentes espécies de fato respondem diferentemente as mudanças ambientais (Condit *et al.* 1996) e, portanto, são adaptadas a diferentes habitats (Fine *et al.* 2004). Essas diferenças representam inequivocamente divergências adaptativas entre as espécies. Isso é consenso na comunidade científica (Leigh 2007), e até mesmo Hubbell concorda que a existência de nichos ecológicos entre

espécies do mesmo nível trófico não deve ser questionada (Hubbell 2005). A despeito disso, alguns autores questionam o impacto desse pressuposto falho para as previsões da TNB (Chave 2004). 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. Apesar do pressuposto falho, 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).

A despeito disso, as previsões da TNB não têm sido corroboradas em vários estudos. Por exemplo, McGill *et al.* (2006) afirma que as duas previsões centrais da TNB são pouco corroboradas em testes empíricos. Entretanto, encontramos mais trabalhos que corroboram a TNB (ver Figura 1). McGill *et al.* (2006) mostraram que a distribuição das abundâncias é mais robustamente modelada pela estratégia tradicional, através de uma curva log-normal, do que a previsão da TNB, chamada de *zero sum assumption*. Da mesma forma, a previsão que a composição de comunidades muda ao longo do tempo de acordo com limitações na dispersão, gerando uma autocorrelação espacial na composição de espécies (segundo pressuposto da

TNB) também não tem sido comprovada na maioria dos estudos (McGill *et al.* 2006).

Além disso, Ricklefs (2006) 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 (ao contrário da TNB, que não considera essa taxa). 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) refuta a TNB.

Finalmente, McGill *et al.* (2006) questiona Hubbell (2001) acerca do fato que esse autor considera a TNB como uma “teoria unificada da biodiversidade e biogeografia”, ou seja, uma teoria aplicável a todos os organismos e em todas as escalas. Segundo McGill *et al.* (2006), o caráter universal da TNB não é adequado e é possível que essa teoria seja apenas aplicável em alguns grupos taxonômicos e em escalas espaciais intermediárias (em pequenas escalas certos indivíduos de uma espécie respondem a fatores ambientais, e em macro-escala, características climáticas definem biomas). Além disso, o tamanho populacional também pode afetar a validade da TNB, refutando ainda mais sua “universalidade”.

O FUTURO DA TEORIA NEUTRA DA BIODIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA

Segundo Leigh (2007), TNB pode ser considerada uma pedra fundamental para uma teoria sintética mais realista na ecologia. A teoria neutra pode facilitar o desenvolvimento de hipóteses nulas testáveis na ecologia de comunidades, biogeografia e biologia da conservação, particularmente em comunidades nas quais as características espaciais explícitas ou barreiras geográficas desempenham um papel importante (Hu *et al.* 2006). 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.

Nesse sentido, um grande avanço na ecologia é a utilização de inferências a partir de comparação entre modelos, ao invés da utilização de hipóteses nulas. Platt (1964) afirma que esse processo leva a uma inferência robusta quando comparada aos testes clássicos de hipóteses alternativas e nulas de Fisher. Nesse caso, modelos baseados na teoria neutra seriam diretamente comparados a modelos baseados no nicho, no intuito de avaliar qual é o melhor para explicar um conjunto de dados. Para tal, ferramentas baseadas na teoria da informação (Burnham & Anderson 2004, Johnson and Omland 2004, Stephens *et al.* 2007) e em estatística Bayesiana (Ellison 1996, 2004) estão disponíveis aos ecólogos. Essas permitem testar simultaneamente múltiplas hipóteses (Johnson and Omland 2004), o que poderia revelar se o modelo neutro é mais adequado que modelos baseados em nicho para explicar os padrões na natureza. Até o momento, poucos estudos utilizaram essa abordagem (McGill *et al.* 2006) e esse ainda é um caminho longo a ser trilhado.

Adicionalmente, testes empíricos podem ser valiosos para identificar quais organismos mostram neutralidade, e em quais escalas espaciais (McGill *et al.* 2006). De fato, uma teoria neutra espacialmente explícita, elegante e geral, pode proporcionar uma base essencial para testes empíricos e desenvolvimento teórico na ecologia, assim como um melhor entendimento da conservação das dinâmicas espacial e temporal da biodiversidade.

AGRADECIMENTOS: Agradecemos as valiosas sugestões do Dr. J.A.F. Diniz-Filho e de dois revisores anônimos durante as primeiras versões desse manuscrito. F.A.S. Cassemiro e A.A. Padial recebem bolsas de doutorado da CAPES e são gratos a essa agência.

REFERÊNCIAS

- ALONSO, D.; ETIENNE R.S. & MCKANE A.J. 2006. The merits of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 451-457.
- BELL, G. 2000. The distribution of abundance in neutral communities. *American Naturalist*, 155: 606-617.
- BELL, G. 2001. Neutral macroecology. *Science*, 293: 2413-2418.
- BROWN, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago. 284p.

- BURNHAM, K.P. & ANDERSON, D.R. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33: 261-303.
- COCKERHAM, C.C. & WEIR, B.S. 1984. Covariances of relatives stemming from a population undergoing mixed self and random mating. *Biometrics*, 40: 157-164.
- CHAVE, J. & LEIGH, E.G. 2002. A spatially-explicit model of betadiversity in tropical forests. *Theory in Population Biology*, 62: 153-168.
- CHAVE, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7: 241-253.
- Condit, R.P.; Hubbell, S.P.; Lafrankie, J.V.; Sukumar, R.; Manokaran, N.; Foster, R.B. & Ashton, M. S. 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: A comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology*, 84: 549-562.
- CONDIT, R.P.; PITMAN, N.; LEIGH, E.G.; CHAVE, J.; TERBORGH, J.; FOSTER, R.B.; NÚÑEZ, P.; AGUILAR, S.; VALENCIA, R.; VILLA, G.; MULLER-LANDAU, H.C.; LOSOS, E. & HUBBELL, S.P. 2002. Beta diversity in tropical forest trees. *Science*, 295: 666-669.
- DE MARCO JR, P. 2006. Um longo caminho até uma teoria unificada para a Ecologia. *Oecologia Brasiliensis*, 10: 120-126.
- DORNELAS, M.; CONNOLLY, S.R. & HUGHES, T.P. 2006. Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. *Nature*, 440: 80-82.
- ELLISON, A.M. 1996. An introduction to Bayesian inference for ecological research and environmental decision-making. *Ecological Applications*, 6: 1036-1046.
- ELLISON, A.M. 2004. Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters*, 7: 509-520.
- ENGEN, S. & LANDE, R. 1996. Population dynamics models generating species-abundance distributions of the gamma type. *Journal of Theoretical Biology*, 178: 331-355.
- ETIENNE, R.S. 2005. A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters*, 8: 253-260.
- EWENS, W. 1972. The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theory in Population Biology*, 3: 87-112.
- EWENS, W. 1979. Testing the generalized neutrality hypothesis. *Theory in Population Biology*, 15: 205-216.
- FINE, P.V.A.; MESONES, I. & COLEY, P.D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in amazonian forests. *Science*, 305: 663-665.
- GARFIELD, E. 1992. Contract research services at ISI – citation analysis for governmental, industrial, and academic clients. *Essays for Informatic Sciences*, 15: 75-83.
- GOTELLI, N.J. & MCGILL, B.J. 2006. Null versus neutral models: What's the difference? *Ecography* 29: 793-800.
- GRAVEL, D.; CANHAM, C.D.; BEAUDET, M. & MESSIER C. 2006. Reconciling niche and neutrality: The continuum hypothesis. *Ecology Letters*, 9: 399-409.
- HANSKI, I.A. & GILPIN, M.E. 1997. *Metapopulation biology, ecology genetics and evolution*. Academic Press, San Diego. 512p.
- HU, X.S.; HE, F.L & HUBBELL, S.P. 2006. Neutral theory in macroecology and population genetics. *Oikos*, 113: 548-556.
- HUBBELL, S.P. 2005. The neutral theory of biodiversity and biogeography and Stephen Jay Gould. *Paleobiology*, 31: 122-132.
- HUBBELL, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. *Princeton University Press*, New Jersey. 396p.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Population studies – animal ecology and demography – concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- JOHNSON, J.P. & OMLAND, K.S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 101-108.
- KARLIN, S. & NEVO, E. 1976. *Population Genetics and Ecology*. Academic Press, New York. 832p.
- KIMURA, M. & OHTA, T. 1974. On Some Principles Governing Molecular Evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71: 2848-2852.
- LEIGH, E.G. 2007. Neutral theory: a historical perspective. *Journal of Evolutionary Biology*, 20: 2075-2091.
- LEVIN, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73: 1943-1967.
- MACARTHUR, R.R. & WILSON, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, New Jersey. 224p.
- MAURER, B.A. & MCGILL, B.J. 2004. Neutral and non-neutral macroecology. *Basic and Applied Ecology*, 5: 413-422.
- MAY, R.M. Patterns of species abundance and diversity. In Cody, M.L & Diamond, J.M. *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 81-120p.
- MCGILL, B.; MAURER, B.A & WEISER, M.D. 2006. Empirical evaluation of neutral theory ecology. *Ecology*, 8: 1411-1423.
- MOED, H.F.; VAN LEEUWEN, T.N. & REEDIJK, J. 1998. A new classification system to describe the ageing of scientific journals and their impact factors. *Journal of Documentologia*, 54: 387-419.
- MUNOZ, F.; COUTERON, P. & RAMESH, B.R. 2008. Beta Diversity in Spatially Implicit Neutral Models: A New Way to assess Species Migration. *American Naturalist*, 172: 116-127.

- PLATT, J.R. 1964. Strong inference. *Science*, 146: 347-353.
- PETERS, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, New York. 329p.
- RANGEL, T.F.L.V.B. & DINIZ-FILHO, J.A.F. 2005. Neutral community dynamics, the mid-domain effect and spatial patterns in species richness. *Ecology Letters*, 8: 783-790.
- RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D. 1993. Species diversity: regional and historical influences. Pp 350-363. *In*: R.E. Ricklefs & D. Schluter, (eds.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago. 432p.
- RICKLEFS, R.E. 2006. The unified neutral theory of biodiversity: do the numbers add up? *Ecology*, 87: 1424-1431.
- ROSENZWEIG, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. New York. 451p.
- STEPHENS, P.A.; BUSKIRK, S.W.; HAYWARD, G.D. & DEL RIO, C.M. 2007. A call for statistical pluralism answered. *Journal of Applied Ecology*, 44: 461-463.
- VANPETEGHEM, D.; ZEMB, O. & HAEGEMAN, B. 2008. Dynamics of neutral biodiversity. *Mathematical Biosciences*, 212: 88-98.
- VOLKOV, I.; BANAVAR, J.R.; HUBBELL, S.P. & MARITAN, A. 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424: 1035-1037.
- ZHOU, S. & ZHANG, D. 2008. Neutral theory in community ecology. *Frontiers of Biology in China*, 3: 1-8.

Submetido em 20/08/2008.

Aceito em 17/11/2008.