

UM LONGO CAMINHO ATÉ UMA TEORIA UNIFICADA PARA A ECOLOGIA

Paulo De Marco Júnior

Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese – Departamento de Biologia Geral,
Universidade Federal de Goiás, Campus Samambaia, Centro – CEP: 74001-970. Goiânia, GO - Brasil
E-mail: pdemarco@icb.ufg.br

RESUMO

Os cientistas buscam continuamente a generalização de seus achados e teorias que unifiquem modelos teóricos particulares. Nesse texto busco apresentar de forma mais didática alguns aspectos da teoria neutra da biodiversidade de Hubbell (2001) com ênfase em uma análise de seus pressupostos e uma discussão de seu papel sobre a nossa visão sobre a estruturação de comunidades biológicas. Com base nisso, discuto uma agenda de temas interessantes para pesquisa que emergem da discussão desse tipo de teoria.

Palavras-chaves: Generalizações, Paradigmas, Princípios gerais, Neutralidade.

ABSTRACT

A LONG WAY UNTIL A THEORY UNIFIED FOR ECOLOGY. The scientists continuously search the generalization of its findings and theories that unify particular theoretical models. In this paper I search to present of more didactic form some aspects of the neutral theory of the biodiversity of Hubbell (2001) with emphasis in an analysis if it's estimated and a discussion of its paper on our vision on the structural of biological communities. Based in this, I argue a list of interesting subjects for research that emerge of the discussion of this type of theory.

Key words: Generalizations, Paradigms, General principles, Neutrality.

APRESENTAÇÃO

Nos últimos anos um conjunto de pesquisadores tem defendido a idéia de terem encontrado uma teoria unificada para a diversidade de espécies (Hubbell 1997, Bell 2000, Hubbell 2001, McGill 2003, Chave 2004, Maurer & McGill 2004, Chase 2005, Hubbell 2005, Hubbell 2006), um dos temas que atravessa toda a história do conhecimento em ecologia. Essas idéias têm sido intensamente influentes sobre os cientistas na área, os quais têm se esforçado tanto no sentido de demonstrar a validade dessas assertivas, quanto naquele de demonstrar o quão falhas elas podem ser.

Como o estudo da diversidade das espécies é central em teoria de ecologia e também um assunto de interesse prático relacionado às escolhas de áreas e estratégias para a conservação, esse tema é sempre atual e sempre polêmico. Meu objetivo nesse texto será revisar as idéias sobre uma teoria unificada da diversidade, mas buscando avaliar com maior distanciamento o significado epistemológico da busca dessas generalizações em ecologia. Para isso, vamos primeiro rever algumas visões sobre o papel das

generalizações em nossa área de pesquisa e depois tratar de avaliar a estrutura conceitual das ditas teorias unificadas. No geral, esse é um texto muito mais “esquemático” que busca tornar um pouco mais didática a teoria e facilitar sua compreensão e teste em situações reais.

O PAPEL DAS “GENERALIZAÇÕES” E “LEIS” EM ECOLOGIA

Generalizar é prever o comportamento de um sistema maior a partir do comportamento de uma parte ou subsistema. Em geral, buscamos generalizações simples (fáceis de entender) que se mantêm poderosas (tem grande poder preditivo) e robustas (não são muito dependentes de pequenas mudanças em seus pressupostos). Estamos sempre pedindo muito, não é?

Na forma mais simples, as “generalizações são as hipóteses testáveis que os ecólogos usam para investigar processos particulares” (Vepsäläinen & Spence 2000). Nesse sentido, as generalizações são “ferramentas conceituais” que “usamos” para manejar as informações disponíveis sobre sistemas particulares

e nos permitem avaliar que processos podem estar ocorrendo: se aqueles que geraram a generalização proposta ou se outros não incluídos na teoria que embasa a generalização utilizada.

Seguindo as idéias gerais de Kuhn (1987), as hipóteses seriam generalizações simples sobre sistemas particulares, muitas vezes facilmente testáveis imediatamente por experimentos, enquanto paradigmas são generalizações em escalas muito mais altas, que permitem a construção de hipóteses e que não podem ser descartadas com um experimento isolado. A variação de escala e a confusão que esse processo parece gerar na concepção de ciência de muitos ecólogos é ressaltada nesse extrato do texto de Vepsalainen & Spence (2000):

“Perhaps the words ‘hypothesis’ and ‘theory’ have been worshipped too much by scientists in general. A main point of this essay is that these are only generalizations about nature that lie somewhere along a continuum of abstraction.”¹

O processo de compreensão de sistemas complexos, interativos e multi-níveis, precisa basear-se em sistemas de generalizações que também respeitam um sistema de escalas e que também são interligados. Há uma corrente de abstrações cujos elos são generalizações e que vão da hipótese ao paradigma.

Dada a diversidade da vida, é esperado que qualquer generalização seja “limitada” e que falhe fora desses limites. Em alguns aspectos, a natureza hierárquica da diversidade estabelece limites para as generalizações à medida que tomamos conjuntos cada vez maiores de formas vivas (e.g., ramos mais basais de um relacionamento filogenético). Como conseqüência imediata disso, é muito fácil aceitar que os fenômenos observados relativos à diversidade sejam resultados de múltiplas causas e que nenhum fator único isolado possa explicar a complexidade que observamos. Essa concepção é radicalmente contrária à existência de uma teoria unificada para a biodiversidade. Será?

Por outro lado, durante o processo de desenvolvimento e amadurecimento de qualquer ciência e, a Ecologia não é exceção, alguns princípios gerais ou relações amplas tendem a surgir e a se estabelecer. A *Unificação* desses princípios, demonstrando sua relação com uma teoria mais ampla, é sempre perseguida como a estratégia mais lógica para chegar a uma teoria realmente geral.

Princípios gerais em ecologia podem ser resultado da “tirania” dos cientistas com maior capacidade vocal ou mais abundantes, sugerindo que determinados “princípios gerais” parecem apenas funcionar para “aves, borboletas e plantas com flores” (Vepsalainen & Spence 2000). O vício “taxonômico” dos estudos ecológicos e a disparidade de quantidade de informações sobre detalhes da organização da diversidade biológica entre sistemas temperados e tropicais, no mínimo limitam a possibilidade de testes acurados para algumas generalizações. Mesmo assim, quais seriam os princípios gerais, bem embasados em informações empíricas, para o estudo da biodiversidade?

PRINCÍPIOS E RELAÇÕES GERAIS

Existem muitas relações que podem ser consideradas gerais em ecologia e que foram cuidadosamente avaliadas com informações de campo. Na Tabela I apresento algumas delas com suas principais predições. A lista não é completa, mas exemplifica algumas das idéias mais influentes sobre o comportamento dos ecólogos quando vão a campo buscar dados.

Se partirmos de uma definição ampla de ecologia como o “estudo da distribuição e abundância das espécies” (Andrewartha & Birch 1954), todos os exemplos de teorias gerais apresentadas na Tabela I têm expectativas testáveis sobre abundância local e distribuição, com conseqüência direta para a diversidade local de espécies em uma comunidade.

Dada a generalidade com que são observados, uma unificação desses conceitos da Tabela I geraria um sistema conceitual realmente importante para explicar a biodiversidade. Essa foi exatamente essa a proposta de Hubbell (2001), buscando unificar a teoria de Preston sobre distribuição e abundância com a teoria de equilíbrio de Biogeografia de Ilhas de MacArthur e Wilson. No entanto, um potencial “desconforto” que essa teoria apresenta é que Hubbell a descreve como uma teoria “neutra” da biodiversidade. Vamos entender os princípios para a unificação, seus pressupostos e o que pode significar a neutralidade nesse contexto.

Tabela I. Exemplo de alguns princípios e teorias gerais para a biodiversidade e que são bem aceitas.

Princípio/Teoria	Predições mais importantes	Citações
Nicho/Distribuição/Abundância	Espécies de nicho amplo são abundantes localmente e de distribuição ampla.	Darwin (1859), Brown (1984)
Exclusão competitiva	Espécies com nicho muito similar não co-ocorrem.	Gause (1934), Hardin (1960)
Distribuição de abundância lognormal	A distribuição de abundância entre espécies em uma comunidade segue a distribuição lognormal.	Preston (1948, 1962, 1980)
Biogeografia de Ilhas	Riqueza aumenta com área da ilha e diminui com a distância de fontes.	MacArthur & Wilson (1963, 1967)

ESTRUTURA E PREDIÇÕES DA TEORIA NEUTRA UNIFICADA

Hubbell argumenta que é possível integrar as teorias de Preston e de MacArthur-Wilson partindo de alguns pressupostos básicos:

- a) Todos os indivíduos dentro de uma comunidade são “iguais” com respeito à probabilidade *per capita* de ter filhotes, morrer, migrar e de especiar (verbo estranho esse... mas caro leitor, um dos modelos de que Hubbell trata assim a possibilidade de especiação em um único passo como pode ocorrer por hibridação e poliploidia .
- b) O sistema é regido por uma regra geral de limitação de recursos: o “somatório-zero” significa que uma espécie não pode aumentar sem que esse efeito seja contrabalançado com a diminuição da abundância de outras espécies presentes. O total de indivíduos por unidade de área é constante.
- c) Deriva ecológica. Processos estocásticos comandam as variações de abundâncias das espécies sob a restrição da limitação de recursos sob o critério acima. Como os indivíduos são equivalentes, o que se estabelece é um processo de “random walk” que determina a riqueza de espécies local.

Parte considerável dos argumentos e, principalmente, as deduções matemáticas necessárias

à construção dessa teoria foram tomadas emprestado da Teoria Neutra de Evolução Molecular de Kimura (1983). Muitas das deduções necessárias envolvem um esforço analítico árduo e os resultados, previamente atingidos para aquele campo da genética e evolução, se mostraram adequados e encurtaram muito dos caminhos.

Visto dessa forma, um pesquisador que tenha andado um pouco por ambientes naturais e observado as interações locais de espécies com certeza se sentirá desconfortável:

- 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 e plantas.

No entanto, com base nos pressupostos apresentados, Hubbell deduz uma teoria unificada que é capaz de produzir previsões sobre uma vastíssima gama de fenômenos biológicos desde padrões de distribuição, filogenia, abundância local, regional, riqueza de espécies e dinâmica metapopulacional. Algumas previsões interessantes e que podem ser exploradas empiricamente são:

- a) A dedução de uma distribuição de abundâncias para as comunidades locais generalizada: a distribuição multinomial de somatório zero (“zero-sum multinomial distribution”). A característica importante que confere generalidade a essa distribuição é que ela pode apresentar um padrão igual ao da série geométrica, log-série e lognormal de acordo com alguns de seus parâmetros;
- b) O mecanismo que gera diferenças entre os tipos de padrão de distribuição que podem ser observados está ligado ao grau de isolamento de áreas fonte e, portanto, fortemente influenciado pelas taxas de dispersão;
- c) No processo de dedução da teoria surge um parâmetro adimensional de diversidade q , que é igual a duas vezes a taxa de especiação vezes o tamanho da metacomunidade. Esse número tem valor central em toda teoria aparecendo nos modelos de distribuição de abundância e controlando o padrão de distribuição biogeográfica em todas as escalas;
- d) A teoria prediz que as relações espécie área tem forma dependente da escala espacial considerada. Na escala local, curvas espécie-área devem ser sensíveis à abundância relativa local e aparecer curvilíneas em gráficos log-log. Na escala regional a relação seria linear em gráficos log-log. A inclinação dessa reta deve ser uma função de q e das taxas de dispersão;
- e) A teoria prediz que espécies endêmicas ou raras são recentes na filogenia e que espécies mais abundantes e amplamente distribuídas são mais antigas.

Esses resultados têm uma grande importância, não apenas para a estrutura teórica da ecologia, mas por discutir fenômenos biogeográficos, da filogenia e da abundância das espécies, afetam diretamente as propostas para conservação da biodiversidade. A assertiva sobre endemismo, raridade e filogenia têm

profundo efeito na nossa concepção de estratégias de conservação, já que, para muitos de nós, o endemismo ou raridade é uma característica intrínseca da espécie e que afeta sua probabilidade de extinção. Muitos estudos inclusive demonstram uma relação entre essas características e as características bionômicas em grupos de espécies (Hubbell & Foster 1986, Arita *et al.* 1990, Arita 1993, Gillespie 2000).

SOBRE NEUTRALIDADE

A neutralidade, definida no nível do indivíduo, tem consequências importantes sobre nossa visão do conceito de nicho ecológico e seu papel para a compreensão dos processos no nível da comunidade. Gotelli & McGill (2006) observam que

“Neutral models posit that consistent niche differences are not present and that community structure can be accounted for by random colonization, migration, and extinction.”²

O modelo neutro coloca uma possibilidade de estrutura de comunidade “baseada na dispersão” em contraposição em uma estrutura baseada em regras de assembléia “baseadas no nicho”. Direta ou indiretamente ele coloca em xeque muito do que se percebe sob a estrutura de comunidades naturais resultado da aplicação de um modelo de assembléias deterministicamente organizadas por “compatibilidade” de nicho (Grant 1966, Grant 1972, Diamond 1975, Diamond 1978), ou apenas fracamente afetada por fatores históricos (Ricklefs & Schluter 1993). Apesar de Hubbell dedicar um capítulo de seu livro a buscar reunir as teorias baseadas em dispersão e em nicho, é claro que a concepção neutra de comunidade é radicalmente nova e abala alguns alicerces importantes de nossa visão dos sistemas naturais.

Um caso particular que é importante ressaltar, para evitar confusões, é a distinção entre neutro e nulo. Os modelos nulos são estratégias para identificar componentes interativos de sistemas naturais, construindo uma distribuição condicional para parâmetros da estrutura de comunidades, mas mantendo *alguns componentes não modificados*. Os modelos nulos mantêm algumas propriedades que dão realismo biológico, como muitos aspectos básicos do nicho das espécies, no intuito de identificar se os processos interativos são realmente importantes para estruturar essa comunidade. Essas propriedades são

descartadas nos modelos neutros (Gotelli & McGill 2006).

ALGUM ESPAÇO PARA UMA TEORIA BIONÔMICA?

Nesse ponto coloco uma questão: é o fim da bionomia? Será desnecessário observar diferenças sutis entre indivíduos e marcantes diferenças entre espécies, moldadas pela seleção natural, se buscamos prever os padrões de distribuição e abundância entre espécies? Seria a diversidade total, e a maioria dos padrões observáveis em comunidades naturais, regidos por um parâmetro transcendental ? relacionado ao tamanho da comunidade e à taxa de especiação?

Sou obrigado a admitir que em um primeiro momento essa possibilidade me fascina. Identificar um valor único, unificado, com o mesmo poder do 'p' para a geometria euclidiana é algo de uma simetria estética profundamente atraente. No entanto, algo na minha experiência no campo me sugere que apesar de muitos resultados parecerem adequados, ainda falta algo importante.

Minha principal crítica ao modelo é a sua base mais profunda: a equivalência entre indivíduos. Em nenhum momento sequer das 346 páginas de texto do livro de Hubbell o tema "tamanho corporal" aparece. Em nenhuma das mais de 300 citações do livro se trata explicitamente do efeito do tamanho corporal sobre os padrões de abundância de espécies. Essa também é uma teoria geral, que não parece estar unificada ao modelo apresentado.

Hubbell (2001) em seu capítulo sobre a reconciliação entre as teorias de dispersão e as teorias de nicho na estrutura das comunidades argumenta que a equivalência entre indivíduos pode ser mais simples de ser observado do que se espera. Seu argumento é que se existe uma tendência de diferenciação de nicho dentro de comunidades levaria a valores equivalentes de adaptabilidade *per capita*. A idéia é que, a longo prazo, as espécies que tendem a persistir na comunidade tendem a ter uma taxa de crescimento igual a zero. Essa equivalência, a longo prazo, seria uma evidência de igualdade entre espécies e indivíduos dentro das comunidades.

Não é por acaso, que para evidenciar a idéia expressa acima, como na maior parte dos momentos

cruciais de discussão do livro, Hubbell lança mão de exemplos de comunidades de árvores. Não é difícil imaginar que o sucesso de estabelecimento entre plantas possa estar ligado a um processo de somatório zero (devido a restrições de espaço) e que são fortemente afetados por processos de deriva ecológica resultado de colonização e dispersão. Um modelo de autômato celular pode descrever bem uma comunidade de plantas com muitas das condições neutras da teoria. Plantas são animais muito parados...

Por outro lado, comunidades de felinos em florestas tropicais (variando de tamanho corporal de um gato mourisco a uma onça parda) ou de insetos aquáticos (variando de pequenos Ephemeroptera detritívoros a grandes Megaloptera) não parecem tão claramente seguir as premissas desse modelo.

CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS

As principais perspectivas de discussão sobre um tema tão interessante como esse são os DADOS. 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. Na verdade, existem mais artigos discutindo teoricamente aspectos da teoria neutra (Volkov *et al.* 2003, Chave 2004, Fuentes 2004, Alonso & Mckane 2004, Hubbell & Borda-De-Agua 2004, Maurer & McGill 2004, Hubbell 2006; Hu *et al.* 2006) do que artigos tentando avaliar com dados suas predições (Mcgill 2003, Dornelas *et al.* 2006, Thompson & Townsend 2006).

Um exemplo importante de teste de um aspecto central da teoria é o ajuste à distribuição multinomial de somatório zero feita por McGill (2003). Naquele estudo, no entanto, utilizando dados de levantamento de aves, não se apresentou nenhuma evidência de que a distribuição predita pela teoria neutra teria um melhor ajuste a dados de campo. Na verdade, a distribuição lognormal se mostrou mais eficiente nos ajustes em 95% dos casos.

Considerando as perspectivas apenas do ponto de vista dos testes empíricos da teoria eu listaria 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;

b) Avaliar a premissa da equivalência entre indivíduos em diferentes assembleias de espécies. Uma maneira de fazer isso é avaliar se a abundância permanece constante por unidade de área no mesmo tipo de assembleia 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. Essa hipótese pode ser testada com grupos com filogenia mais estabelecida e com bons dados de distribuição. Talvez alguns grupos de insetos (libélulas e abelhas) e a maioria dos vertebrados satisfaçam essas condições.

Ao fim, vale a pena considerar que o próprio Hubbell (2001) sugere que a unificação completa para uma teoria de biodiversidade deve incluir aspectos importantes da teoria do nicho, e que essa teoria ainda está para ser desenvolvida. Algumas tentativas teóricas já estão em andamento e apresentam resultados promissores (Chase 2005). Nesse contexto o grau com que a diferenciação de nicho pode aumentar a equivalência ecológica dentro de uma comunidade é um pressuposto importante que pode servir de bases para uma unificação mais ampla, mas que não foi até agora tratado convenientemente.

Agradecimentos - Esse trabalho é parte do programa de minha bolsa de pesquisa no CNPq. As discussões teóricas no Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese da UFG com os professores José Alexandre F. Diniz-Filho e Luís Maurício Bini, são a base de muitos dos meus interesses atuais. Flávia Lima ajudou a revisar e a discutir pontos confusos de uma versão inicial desse trabalho.

NOTAS

¹ Talvez as palavras “hipótese” e “teoria” tenham sido excessivamente veneradas por cientistas em geral. Um ponto central nesta discussão é que estas são apenas generalizações sobre a natureza que se apóiam em algum lugar ao longo de um *continuum* de abstração”. (N. E.).

² “Modelos neutros sugerem que diferenças consistentes de nicho não existem e que a estrutura da comunidade pode ser explicada por colonização, migração e extinção aleatórias”. (N. E.).

REFERÊNCIAS

- ALONSO, D., McKANE, A.J. 2004. Sampling Hubbell's neutral theory of biodiversity. *Ecology Letters* 7:901-910.
- ANDREWARTHA, H.G. & BIRCH, L.C. 1954. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- ARITA, H.C. 1993. Rarity in neotropical bats: correlations with phylogeny, diet, and body mass. *Ecological Applications* 3:506-517.
- ARITA, H.T., ROBINSON, J.G. & REDFORD, K.H. 1990. Rarity in Neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conservation Biology* 4:181-192.
- BELL, G. 2000. The distribution of abundance in neutral communities. *American Naturalist* 155:606-617.
- BROWN, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* 124:255-279.
- CHASE, J.M. 2005. Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology* 19:182-186.
- CHAVE, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7:241-253.
- DARWIN, C.R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or, the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Murray, London.
- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of Species Communities. Pp 342-444. In: M.L. Cody, J.M.C.P. Diamond (eds) *Ecology and Evolution in Communities* Harvard University Press VL.
- DIAMOND, J.M. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *American Scientist* 66:322-331.
- DORNELAS, M., CONNOLLY, S.R. & HUGHES, T.P. 2006. Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. *Nature* 440:80-82.
- FUENTES, M. 2004. Slight differences among individuals and the unified neutral theory of biodiversity. *Theoretical Population Biology* 66:199-203.
- GAUSE, G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- GILLESPIE, T.W. 2000. Rarity and conservation of forest birds in the tropical dry forest region of Central America. *Biological Conservation* 96:161-168.
- GOTELLI, N.J. & MCGILL, B.J. 2006. Null versus neutral models: What's the difference? *Ecography* 29:793-800.
- GRANT, P.R. 1966. Ecological compatibility of bird species on islands. *The American Naturalist* 100:451-462.
- GRANT, P.R. 1972. Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of the Linnean Society* 4:39-68.

- HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131:1291-1297.
- HU, X.S., HE, F.L. & HUBBELL, S.P. 2006. Neutral theory in macroecology and population genetics. *Oikos* 113:548-556.
- HUBBELL, S.P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16:S9-S21.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- HUBBELL, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19:166-172.
- HUBBELL, S.P. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87:1387-1398.
- HUBBELL, S.P. & BORDA-DE-AGUA, L. 2004. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography: Reply. *Ecology* 85:3175-3178.
- HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1986. Commonness and rarity in a Neotropical forest: implications for tropical tree conservation. Pp 205-231. In: M.E.C.P. Soule (ed) Conservation biology: the science of scarcity and diversity Sinauer Associates.
- KARR, J.R. & JAMES, F.C. 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. Pp 258-291. In: J.M. Diamond, M.L.C.P. Cody (eds) Ecology and Evolution of Communities Harvard University Press VL.
- KIMURA, M. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KUHN, T. 1987. *A estrutura das revoluções científicas*. Editora Perspectiva, São Paulo.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17:373-387.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MAURER, B.A., MCGILL, B.J. 2004. Neutral and non-neutral macroecology. *Basic and Applied Ecology* 5:413-422.
- MCGILL, B.J. 2003. A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature* 422:881-885.
- PRESTON, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254-283.
- PRESTON, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43:185-215.
- PRESTON, F.W. 1980. Noncanonical distributions of commonness and rarity. *Ecology* 61:88-97.
- 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 The University of Chicago Press, Chicago.
- THOMPSON, R. & TOWNSEND, C. 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology* 75:476-484.
- VEPSALAINEN, K. & SPENCE, J.R. 2000. Generalization in ecology and evolutionary biology: From hypothesis to paradigm. *Biology & Philosophy* 15:211-238.
- VOLKOV, I., BANAVAR, J.R., HUBBELL, S.P. & MARITAN, A. 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature* 424:1035-1037.