

Abordagem teórica na ecologia: uma visão do mundo através de modelos

Theoretical approach in ecology: a worldview through models

Camila Yumi Mandai

Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil

Contato do autor: cayumandai@gmail.com

Resumo. A aplicação de abordagens teóricas se dá por meio da proposta de modelos. Os modelos são, na maior parte, quantitativos, e podem ser vistos como descrições simplificadas do mecanismo de atuação dos processos estudados. Por explicitarem e isolarem o processo de interesse, um dos objetivos de se trabalhar com modelos é a produção de cenários teóricos que podem ser contrapostos aos dados observados. As discrepâncias entre esperado e observado são utilizadas, então, para rejeitar a teoria subjacente ou refinar premissas. Nesta revisão, eu apresento um exemplo de aplicação da abordagem teórica em uma área da biologia - no caso a ecologia - e discuto de que forma a abordagem influenciou o entendimento dos padrões observados em diversas escalas dentro da disciplina em questão.

Palavras-chave. *Teoria; Biologia; Padrões; Processos.*

Abstract. The application of the theoretical approach is driven by the proposition of different mathematical models. Currently, such models are mostly quantitative, and can be viewed as a simplified description of the mechanisms underlying the processes in focus. One goal of working with models is to produce expected theoretical scenarios that can be contrasted with empirical data. The discrepancies between the pattern generated by these models and the empirical data can be used to reject the underlying theory or refine the assumptions. In this article, I present an example of application of a theoretical approach in an area of biology, in this case ecology, and I discuss how it influenced the understanding of the empirical patterns in many scales within the area.

Keywords. *Theory; Biology; Patterns; Processes.*

Recebido 15fev12

Aceito 23jul12

Publicado 30jul14

Introdução

Enquanto cientistas empíricos estudam sistemas reais em laboratório ou em campo, cientistas teóricos estudam sistemas idealizados (Wilson, 2000), em uma imitação simplificada dos sistemas reais (Vincenot et al., 2011). Essa simplificação se dá ao considerar apenas os processos que se acredita serem os determinantes para a construção do cenário observado, assumindo que outros fatores indesejados e/ou não-controlados não o influenciam. Tal representação teórica do mundo real é denominada modelo e é por meio da construção desses modelos que a abordagem teórica na biologia é aplicada. No caso da biologia, os principais modelos propostos, além de conceituais, são também quantitativos (May, 2004), que é uma forma de tradução ou transformação das abstrações de uma teoria para uma linguagem que permita a aplicação e o teste das mesmas (Sheiner e Willig, 2011).

Como exemplos de aplicação de modelos quantitativos em áreas da biologia, podemos citar: a construção dos modelos de dinâmica de populações (Gotelli, 2007) e comunidades (May, 1975); modelos em genética de populações com base na teoria qualitativa de Darwin (Fisher,

1958), e modelos epidemiológicos na previsão e controle de epidemias (Nowak e May, 2000). As previsões desses modelos podem ser comparadas a dados empíricos, cujas divergências são utilizadas no aprimoramento dos modelos e das teorias de origem (Hardin, 1960). O refinamento dos modelos se dá a partir da alteração das premissas dos mesmos (Gotelli, 2007).

O objetivo das propostas de modelos, porém, pode ir além dos testes experimentais de suas previsões. Eles são importantes também na construção dos possíveis cenários biológicos que os processos de interesse podem produzir. O estudo desses cenários permite explorar uma variedade de “mundos possíveis”, provocando *insights* pouco intuitivos que trazem maior organização de pensamento e raciocínio (May, 2004), e, acelerando, portanto, o progresso das diferentes áreas do conhecimento em que os modelos são aplicados.

Esses modelos quantitativos podem ser grosseiramente separados em duas grandes categorias: (1) analíticos e (2) estocásticos. Os modelos analíticos são os mais tradicionais e são frequentemente baseados na formulação dos sistemas em termos de equações diferenciais, que permitem a realização de análises de estabilidade e busca de

pontos de equilíbrio, resultando em representações gráficas, dos possíveis cenários do sistema. Por esse motivo, os modelos analíticos são comumente chamados de modelos determinísticos, porque o intuito é poder prever a trajetória do sistema em questão, independente das condições iniciais. Entretanto, os modelos analíticos representam uma visão muitas vezes simplificada demais da realidade, em que apenas poucos processos podem ser considerados. Isto porque, ao se considerar simultaneamente um número grande de processos, os modelos se tornam matematicamente intratáveis, tornando a construção das previsões impossível ou muito dependentes das condições iniciais.

Muitos dos sistemas biológicos, entretanto, não são tão previsíveis e apresentam um componente estocástico importante. Os eventos estocásticos, por definição, são aqueles que estão associados a uma probabilidade de ocorrência. Neste sentido, eles podem ou não ocorrer dependendo desta probabilidade, o que é o oposto a um evento em um modelo determinístico, em que o acaso nunca exerce qualquer papel. Processos biológicos inerentemente estocásticos são, por exemplo, as taxas de nascimentos: o fato de os indivíduos de uma população terem, em média, 3 filhos por ano não significa que cada um dos indivíduos gerarão exatamente 3 filhos em um ano.

Em vista do papel fundamental que os modelos quantitativos têm no avanço conceitual em muitas áreas da biologia, alguns autores têm destacado a necessidade de um incremento de disciplinas quantitativas nos currículos de graduação em biologia (Nowak e Sigmund, 2004). Gotelli (2007) reforça a ideia para os ecólogos em seu livro *A primer to ecology* e diz que, apesar da reconhecida repugnância dos biólogos em relação aos métodos quantitativos, para atuar na área de ecologia é necessário encarar um pouco de matemática, uma vez que esta é uma aliada essencial para entender os processos ecológicos. Neste artigo, pretendo mostrar de que maneira modelos quantitativos podem ser aplicados à biologia, utilizando como exemplo modelos tradicionais estudados na ecologia, cujas concepções modificaram e criaram a ecologia como a conhecemos atualmente.

Exemplo de abordagem teórica na biologia

Um dos principais objetivos da ecologia de populações é identificar: (1) o que determina a abundância média das espécies; (2) o que gera as flutuações ao redor deste número e (3) qual o papel das interações entre as espécies na regulação das populações (May e McLean, 2007). A abundância de uma espécie em um estudo de populações é, portanto, a variável-chave a ser modelada (Gotelli, 2007), ou seja, aquela sobre a qual as leis serão aplicadas para prever sua dinâmica (i.e. variação no tempo).

Entre os modelos matemáticos mais simples e tradicionais na biologia estão os modelos de dinâmica populacional, em que o intuito é descrever a variação do número de indivíduos nas populações biológicas com a inclusão de alguns processos, como por exemplo, competição e predação (Renshaw, 1991). Tais dinâmicas são, em geral, descritas por equações diferenciais que retornam valores previstos para a variação nas abundâncias em um curto

intervalo de tempo. A solução das equações diferenciais descrevem, portanto, a variação da abundância da população de interesse no tempo contínuo.

A proposta de um desses modelos foi crucial para formalizar uma das constatações observacionais/experimentais mais fundamentais da ecologia: o princípio da exclusão competitiva, também conhecida como Lei de Gause, em referência ao primeiro autor a obter uma corroboração experimental do princípio (Gause, 1934). O princípio diz que uma população de uma espécie tende a crescer rapidamente quando sua abundância é pequena, e conforme ela aumenta, por competição de indivíduos da própria espécie (i.e. competição intraespecífica), seu crescimento é freado até que sua abundância atinja um valor máximo (Figura 1), limitada pelo suprimento alimentar. Esse tipo de crescimento é previsto pelo modelo de crescimento logístico. Além disso, se indivíduos de duas espécies consumirem o mesmo recurso limitante e ocuparem o mesmo local, e por isso competirem entre elas (i.e. competição interespecífica), aqueles que pertencerem à espécie que for uma competidora superior sempre prevalecerão e suprimirão a outra espécie até a extinção (Grinnell, 1904). O modelo matemático que previu tal observação entre seus cenários foi o denominado modelo de competição de Lotka-Volterra, cujo processo subjacente é a competição.

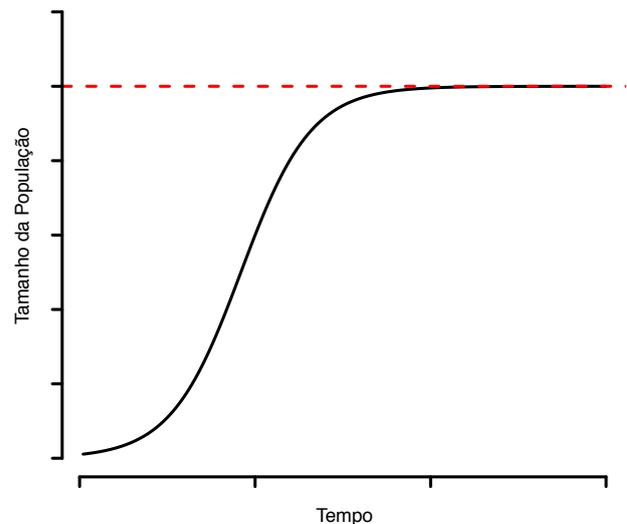


Figura 1. Crescimento populacional segundo o previsto pelo modelo de crescimento logístico com apenas uma espécie. No período inicial em que a abundância é baixa, o crescimento é rápido (i.e. inclinação da curva é maior). À medida que o tamanho da população aumenta, a taxa de crescimento reduz até chegar a zero, quando a população atinge o tamanho máximo que o ambiente suporta (- - -). A esse tamanho máximo dessa população, suportado pelo ambiente, é dado o nome de capacidade de suporte do ambiente, conhecido na literatura pela letra K.

O modelo de competição de Lotka-Volterra é o que há de mais simples para descrever interações competitivas em forma de equações (Gotelli, 2007). Este prevê a variação nas abundâncias de duas espécies competidoras, em que cada espécie é limitada pela abundância da outra espécie, que é sua única competidora, e também pela sua própria abundância. Logo, tanto a competição interespe-

cífica quanto a intraespecífica são consideradas, respectivamente. O modelo é composto por um sistema de duas equações, uma para cada espécie, em que, na ausência da espécie competidora, a outra cresce até atingir um limite (capacidade de suporte do ambiente), e vice-versa. Na presença da competidora, entretanto, o crescimento da espécie diminui com o aumento da outra espécie sob uma certa taxa. Essa taxa pode ser compreendida como uma medida do efeito competitivo de uma espécie sobre a outra. Assim, se uma espécie A suprime o crescimento de uma espécie B com uma taxa maior do que a espécie B suprime A, então a primeira espécie pode ser considerada uma competidora superior.

Na maior parte dos cenários previstos pelo modelo, uma espécie exclui a outra, sobretudo quando as duas espécies são muito parecidas, ou então, muito assimétricas competitivamente. Neste último caso, a espécie que apresenta a maior medida de efeito competitivo (i.e a espécie melhor competidora) prevalece enquanto a espécie pior competidora é extinta (Figura 2). Neste modelo, a coexistência só é possível quando a razão entre a capacidade de suporte de uma espécie e o efeito competitivo da outra espécie sobre ela for maior que a capacidade de suporte da espécie competidora. Essa relação deve valer para ambas as espécies para que haja coexistência.

Embora o princípio da exclusão competitiva tenha surgido de padrões observados na natureza, o seu estabelecimento se deu apenas após a proposta do modelo matemático, uma vez que ele incorporou o processo atuante e gerou previsões condizentes com as observações. Em vista dessa concordância do previsto com o observado, Gause (1934) reconheceu seu experimento como uma mera constatação empírica da teoria dos dois autores independentes: Vito Volterra (1926) e Alfred Lotka (1932).

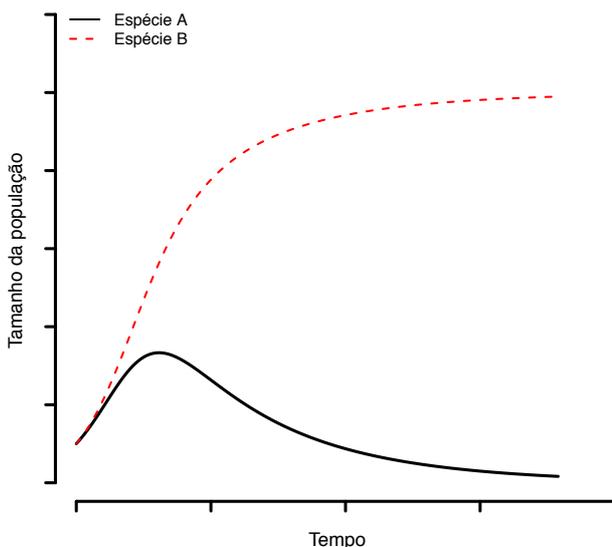


Figura 2. Uma das previsões do modelo de competição de Lotka-Volterra entre duas espécies (A e B), que prevê o Princípio da exclusão competitiva. Neste cenário, a princípio, quando as abundâncias são baixas, ambas as espécies aumentam. Depois, a espécie competitivamente inferior vai decaindo até ser extinta.

Consequências dos modelos populacionais na escala da comunidade

O princípio de exclusão competitiva entre populações leva ao raciocínio de que as comunidades deveriam ser formadas por uma única espécie superdominante, uma vez que esta excluiria as demais (Dybzinski e Tilman, 2009). Entretanto, nas comunidades, em geral, há muitas espécies coexistindo no mesmo ambiente, embora utilizem um mesmo recurso limitado. Tal contradição entre as previsões do modelo e o observado levou os biólogos a se fazerem a seguinte pergunta: *Assumindo que em quase todos os ambientes os recursos são limitados, de que modo, então, poderia haver coexistência entre espécies competidoras?* A teoria predominante seguiu a escola clássica de Hutchinson (1959), utilizando como ponto de partida o conceito de nicho ecológico (MacArthur e Levins, 1967), o qual estabeleceria os limites de condições ambientais necessárias para a persistência de uma espécie em um determinado local. A partir dessa propriedade específica, Hutchinson (1959) e MacArthur e Levins (1972) atribuíram a possibilidade de coexistência à diferenciação de nicho. Isso ocorreria quando duas espécies utilizam o mesmo recurso, porém de formas distintas, de modo que a competição é reduzida. Assim, a coexistência de espécies pela diferenciação de nichos se daria da mesma maneira que as peças de um quebra-cabeça se encaixam em um enquadramento limitado, em que para formar o desenho, cada peça tem seu próprio e único espaço (Gotelli, 2007).

Nesta lógica, as comunidades seriam capazes de comportar muitas espécies que utilizam os mesmos recursos limitantes porque cada uma tem seu nicho, o que diminuiria a pressão competitiva entre elas, evitando, consequentemente, a exclusão competitiva. Dado que a partilha de nichos é resultado da competição, as espécies melhores competidoras seriam mais abundantes, enquanto as competitivamente inferiores seriam raras (May, 1975). Assim, no quebra cabeça imaginário, as peças teriam diferentes tamanhos, cujas medidas são proporcionais às suas habilidades competitivas. No contexto de que abundâncias maiores seriam definidas pelo potencial competitivo da espécie, um padrão bastante curioso foi observado nas comunidades: a maior parte das espécies são raras e poucas são abundantes (i.e. um padrão de alta dominância, Figura 3), independente do ambiente, seja terrestre ou aquático, temperado ou tropical (Magurran, 2004).

Tal padrão estimulou a proposição de vários modelos teóricos que descrevem processos que estruturariam as comunidades com poucas espécies dominantes (e.g. modelos de partição de nicho de Motomura, 1932, e da vara quebrada de MacArthur, 1957). E foi utilizando-se dos conceitos de nicho e da competição como processo subjacente que foram propostos os modelos teóricos na escala da comunidade. A ideia básica por trás desses modelos é a de que nas comunidades há um único recurso limitante que deve ser partilhado entre as espécies, e a fração que cada espécie utiliza esse recurso determina sua abundância (May, 1975). A fração de recurso destinada a cada espécie é determinada pela ordem de chegada das espécies, sendo que a variação entre os modelos propostos refere-se

basicamente a diferenças entre o tipo de relação estabelecida entre a ordem de chegada e a fração destinada do recurso (para mais detalhes, ver May, 1975). Esses modelos simples, com apenas a competição como processo estruturador das comunidades, resultaram em previsões de comunidades com alta dominância e, por isso, se mostraram satisfatórios para descrever o padrão observado. Assim, a competição, mais uma vez, foi colocada como o principal processo que estruturava as comunidades (Tilman, 2004).

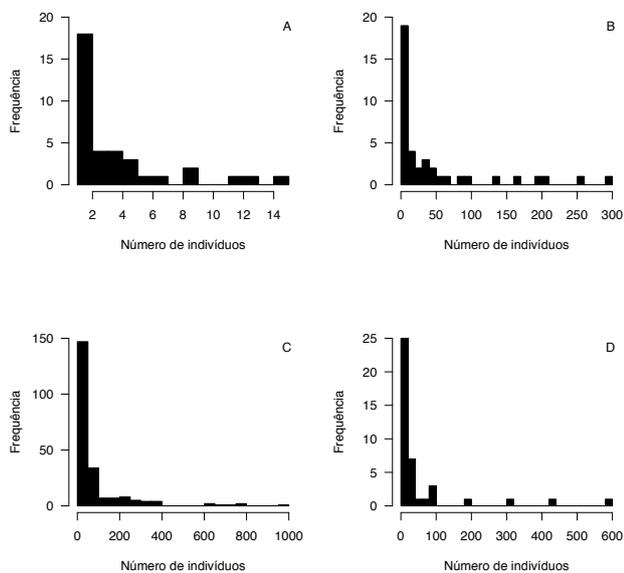


Figura 3. Distribuições de frequência de número de espécie por classe de abundância em amostras de (A) Aves capturadas por redes de neblina em um fragmento de 92 hectares da Mata Atlântica - SP (Banks 2010); (B) Besouros Scarabaeinae capturados em armadilhas de queda na Serra do Japi/ SP (Hernández e cols. 2009); (C) Árvores com DAP > 10 cm em 50 parcelas permanentes de um hectare na Ilha de Barro Colorado, Panamá (Condit e cols. 2002); (D) Larvas de Chironomidae (Diptera) coletadas em substrato artificial, em um gradiente de complexidade estrutural, em sistema lótico em Mimoso de Goiás, GO (Gustavo Rincón Mazão, com. pes.).

Apesar da competição ser capaz de gerar o padrão de alta dominância, ainda estava incerto se, de fato, as espécies na comunidade estavam competindo. A competição pode ser bastante difícil de ser detectada, porém uma vez que ela teoricamente força a diferenciação entre nichos, a medição das diferenças entre nichos seria uma evidência essencial, e de mais fácil acesso, de que haveria ou já houve competição (Begon et al., 2007). Assim, era esperado que, nas comunidades, as espécies apresentassem nichos diferenciados. Porém, em medições de nicho em comunidades megadiversas, como florestas tropicais (Wills et al., 2006) e ambientes aquáticos (Hutchinson, 1961), foram encontrados nichos muito similares (Hubbel, 2001). Tal contradição ficou conhecida como o “paradoxo do plâncton”, termo cunhado por Hutchinson em seu trabalho clássico de 1961, no qual ele observou uma diversidade muito grande de espécies em comunidades de plâncton ocupando aparentemente o mesmo nicho (mais detalhes em Hutchinson, 1961).

Na época, Hutchinson assumiu que a coexistência era permitida principalmente por perturbações ambien-

tais periódicas e estocásticas que impediriam as comunidades de atingirem o equilíbrio previsto pelo modelo. Seria como se as tais variações estocásticas influenciassem o valor de um ou mais parâmetros, como, por exemplo, a capacidade de suporte do ambiente quando há uma entrada ou saída súbita de nutrientes. Assim, era necessário alterar algumas premissas do modelo relacionadas a estabilidade ambiental e temporal. Entretanto, incluir variáveis temporais e ambientais em modelos ecológicos que consideram a competição os tornaram matematicamente intratáveis, levando alguns autores a procurar soluções mais simplificadas, entre elas a exclusão da competição interespecífica e a inclusão de alguns processos estocásticos.

Modelos teóricos alternativos surgiram, então, assumindo que a coexistência seria mediada não pela diferenciação das espécies, mas pela similaridade entre elas, descartando, assim a competição interespecífica. Esses modelos são ditos modelos neutros, pois assumem igualdade competitiva entre as espécies. Desta maneira, a comunidade é estruturada por uma dinâmica estocástica de nascimentos e mortes, cuja diversidade seria gerada e mantida apenas pelos processos de imigração e de especiação (e.g. Caswell, 1976, Hubbel, 2001). Tais modelos neutros parecem descrever satisfatoriamente as abundâncias das espécies em diversas comunidades e têm sido vastamente testados empiricamente (Condit et al., 2002, McGill et al., 2006, Ricklefs, 2006). E, embora os modelos neutros e de nicho tivessem sido colocados como hipóteses mutuamente excludentes, atualmente há um consenso de que tanto a dinâmica neutra quanto a de nicho devem atuar nas comunidades, seja em estágios distintos ou simultaneamente (Tilman, 2004, Adler et al., 2007, Cadotte, 2007).

Discussão e Conclusão

O objetivo da abordagem teórica é expor, na forma de leis básicas, como os fenômenos naturais podem funcionar. Diferente do que estamos acostumados a lidar na biologia, que tem um caráter fortemente experimental, o produto da abordagem teórica não são observações de padrões ou resultados experimentais, mas sim ideias. A aplicação da abordagem teórica na biologia é baseada na observação inicial de padrões, que, por fim, induzem a perguntas sobre os processos geradores, cujas tentativas de explicação são o que denomina-se teorias.

Neste contexto, a abordagem teórica na biologia é, atualmente, aplicada com o uso de modelos que são frequentemente formalizados quantitativamente (May, 2004) para descreverem os processos estudados. Desta forma, os resultados esperados provenientes dos modelos podem então ser comparados com o observado ou testados experimentalmente. No seu artigo “Use and Abuses of Mathematics in Biology”, May (2004) avalia de que forma Darwin poderia ter se beneficiado quando propôs a teoria da evolução, em 1859, caso tivesse desdobrado matematicamente os resultados obtidos por Mendel em 1865, cujo trabalho lhe é contemporâneo. Segundo May, se Darwin tivesse um embasamento teórico mais sólido, ele teria sido capaz de rebater as principais críticas ao seu trabalho, re-

lacionadas a necessidade da variabilidade individual nas populações para que a seleção natural pudesse atuar. Isso porque, na sua época, o consenso geral era de que a hereditariedade se dava com a mistura das características maternas e paternas, e que por isso a variabilidade não poderia persistir a longo prazo, uma vez que a tendência era a homogeneização após algumas gerações. A crítica à manutenção da variabilidade entre indivíduos persistiu por quase meio século e só foi rebatida em definitivo após a retomada dos trabalhos de Mendel, sob uma abordagem teórica (Hardy, 1908).

No exemplo de aplicação teórica na ecologia apresentado aqui, destaquei um modelo que deu origem a várias hipóteses que constituem o corpo teórico da ecologia moderna. Isso porque o modelo em questão tornou possível descrever o mecanismo de um processo biológico que produziu cenários esperados condizentes com as observações. Tais processos estimularam a proposição de hipóteses em outra escala (i.e. comunidade), que, por fim, deram origem a novos modelos teóricos. Nesta abordagem, então, é possível testar a validade dos supostos processos atuantes. Porém, para avaliar se o processo estudado é o que está criando os cenários observados são necessários, sobretudo, os estudos experimentais. Assim, biólogos experimentais, em geral, são - ou deveriam ser - biólogos teóricos, uma vez que em estudos experimentais ou observacionais, a teoria é fundamental para os delineamentos experimentais e para escolha das hipóteses a serem testadas e geradas; em um ciclo teoria-observação-teoria.

Agradecimentos

Agradeço ao professor José Guilherme Chaui-Berlink pelo convite para participar dessa edição da Revista da Biologia, à Julia Astegiano e ao Gustavo Requena pela leitura crítica e valiosas sugestões, ao Gustavo Rincón Mazão pelos dados de abundância de larvas de Chironomidae (Diptera); à Paula Condé pela referência e organização dos dados de besouros, e à Tatiana Kawamoto, Tiago Carrijo e Carlos E. D. Sanhudo pela leitura crítica.

Referências

- Adler PB, Hillerislambers J, Levine JM. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10: 95–104.
- Banks-Leite C. 2010. Conservação da comunidade de aves de sub-bosque em paisagens fragmentadas da Floresta Atlântica. Tese (Doutorado). Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2007. *Ecologia de Indivíduos a Ecossistemas*. Porto Alegre: Artmed.
- Cadotte MW. 2007. Concurrent niche and neutral processes in the competition-colonization model of species coexistence. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 274:2739–2744.
- Caswell H. 1976. Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs* 46:327–354.
- Condit R, Pitman N, Leigh EG, Chave J, Terborgh J, Foster RB, Núñez PV, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau H, Losos E, Hubbell SP. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666– 669.
- Darwin C. 1859. *The origin of species (by means of natural selection)*. London: John Murray.
- Dybszinski R, Tilman D. 2004. Competition and coexistence in plant communities. In: Levin SA, editor. *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press p186–195.
- Fisher RA. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. New York: Dover Publications.
- Gause GF. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore: The Williams & Wilkins company.
- Gotelli NJ. 2007. *Ecologia*. Londrina: Editora Planta.
- Grinnell J. 1904. The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee. *Auk* 21: 364–382.
- Hardin G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131:1292–1297.
- Hardy GH. 1908. Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28:49–50.
- Hernández MIM, Vaz-de-Mello FZ. 2009. Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 53(4): 607–613.
- Hubbell SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- Hutchinson GE. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 245–249.
- Hutchinson GE. 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist* 95: 137–145.
- Magurran AE. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Science.
- MacArthur R, Levins R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101(921): 377–385.
- MacArthur RH. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of National Academy of Science* 43:293–295.
- May RM. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: Cody ML, Diamond JM, editors. *Cambridge: Harvard University Press* p81–120.
- May RM. 2004. Uses and abuses of mathematics in biology. *Science* 303: 790–793.
- May RM, Mclean A. 2007. *Introduction in theoretical ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- McGill BJ, Maurer BA, Weiser MD. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology* 87(6): 1411–1423.
- Motomura I. 1932. A statistical treatment of associations. *Jpn. J. Zool.* 44: 379–383.
- Nowak MA, May RM. 2000. *Virus Dynamics: Mathematical Principles of Immunology and Virology*. Oxford: Oxford University Press.
- Nowak MA, K Sigmund. 2004. Evolutionary dynamics of biological games. *Science* 303: 793–799.
- Scheiner SM, Willig MR. 2011. A general Theory of Ecology. In: Scheiner SM, Willig MR, editors. *The Theory of Ecology*. The University of Chicago Press p3–18.
- Renshaw E 1991. *Modelling Biological Populations in Space and Time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ricklefs RE 2006. The unified neutral theory of biodiversity: Do the numbers add up? *Ecology* 87(6):1424–1431.
- Tilman D 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceeding of the National Academy of Science* 101:10854–10861.
- Wills C, Harms KE, Condit R, King D. 2006. Nonrandom processes maintain diversity in tropical forests. *Science* 311: 527–531.
- Wilson W. 2000. *Simulating ecological and evolutionary systems in C*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Vincenot CE, Giannino F, Rietkerk M, Moriya K, Mazzoleni S. 2011. Theoretical considerations on the combined use of System Dynamics and individual-based modeling in ecology. *Ecological Modelling* 222(1): 210–218.