

¿Nicho, teoría neutral, o una alternativa emergente?

ALEJANDRO PALMA^{1,2} ✉

1. Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Pontificia Universidad Católica de Chile.

2. IFICC Instituto de Filosofía y Ciencias de la Complejidad.

RESUMEN. Uno de los temas de mayor interés en Ecología ha sido predecir y entender la diversidad y la composición específica de la comunidad en el espacio y el tiempo. A lo largo de la historia se han propuesto dos modelos: el de diferenciación de nichos, basado principalmente sobre las diferencias de las especies para utilizar los recursos, y el neutral de biodiversidad, en el que las similitudes entre las especies (no las diferencias) explicarían la diversidad elevada de muchos sistemas naturales. Si bien ambos modelos predecían patrones muy similares, surgió una corriente de pensamiento tendiente a unificarlos. El camino para lograrlo parecía ser la inclusión de los procesos de introducción de nuevas especies en un lugar dado mediante dispersión y/o especiación. Sin embargo, al poco tiempo se propuso el modelo cercano al neutral, que si bien parece presentar un buen ajuste a los datos empíricos, contradice los modelos anteriores pues las especies coexisten en una misma comunidad no "debido a", sino "a pesar de" sus diferencias ecológicas. No obstante los esfuerzos realizados, las controversias en los supuestos fundamentales de estos modelos (e.g., la importancia de la dispersión) y su relación con la evidencia empírica podría hacer necesaria su reevaluación. Esta revisión sugiere que la extensión de los modelos actuales, o la eventual propuesta de uno nuevo, al incluir los efectos de nuevos componentes (e.g., el tamaño corporal, el recambio de especies) y de aquellos incluidos en los modelos actuales (e.g., la dispersión), permitirá entender y predecir con mayor precisión la diversidad y la composición comunitaria, así como su variación o persistencia en el tiempo y en el espacio.

[Palabras clave: diversidad específica, modelos teóricos, estructura comunitaria]

ABSTRACT. Niche theory, neutral theory, or an emergent alternative?: One of the major interests of ecology is to understand and predict species diversity in a community. Two models have historically been proposed: the niche assembly theory, based mainly on the differences of the species use of resources; and the neutral theory of biodiversity, where similarities between species, not their differences, explain the high diversity of many natural systems. There was later on a momentary agreement between scientists when it was considered that both models could generate similar patterns and intermediate models were proposed unifying both approaches. A recent proposal indicate that unification might be justified by simply considering the process of the introduction of new species by dispersion and/or speciation. Nevertheless, shortly afterwards, a close to the biodiversity neutral model was proposed, where species co-occur in a community not because, but in spite of, ecological differences, and which seems to be the best predicting approach considering existing empirical data. Despite these efforts, controversies on the basic concepts of current models and their relationship with empirical evidence make necessary their re-evaluation, to include other important components like species turnover. This revision suggests that extension of the current models or new proposals (if necessary), including and assessing the impact of new components in current models, will allow us to understand and predict more accurately diversity and community composition, its maintenance and changes over time and spatial scale.

[Keywords: diversity, theoretical models, community structure]

✉ IFICC Instituto de Filosofía y Ciencias de la Complejidad. Los Alerces 3024, Santiago, Chile.
alpalma@gmail.com

Recibido: 9 de junio de 2009; Fin de arbitraje: 7 de agosto de 2009; Revisión recibida: 4 de noviembre de 2009; Aceptado: 30 de enero de 2010

INTRODUCCIÓN

Entender y predecir la variación y persistencia de la diversidad de especies y de la composición de la comunidad en el espacio y en el tiempo es una pregunta central en Ecología (Hutchinson 1959; Pacala & Tilman 1993; Brown 1995; Chesson 2000; Gaston 2003). En un principio, se desarrollaron para este fin dos modelos teóricos: el de diferenciación de nichos y el neutral de la biodiversidad. El primero, de mayor tradición y peso histórico, se basa en particular sobre las diferencias de las especies para utilizar los recursos (Tilman 1982). Estas diferencias permitirían la coexistencia de especies en la escala local. A través de la selección natural, las especies se adaptan de manera tal de ocupar una posición particular (i.e., un lugar donde se desenvuelven) dentro del ecosistema. Sin embargo, la teoría de nicho no ha logrado explicar de forma convincente ni predecir de manera precisa por qué las comunidades tienen muchas especies raras y pocas especies abundantes. Más aun, pocos estudios (e.g., Silvertown 2004, en plantas) han tenido éxito en cuantificar su importancia a fin de explicar la diversidad que se observa en las comunidades naturales. El modelo neutral de biodiversidad y biogeografía provee una explicación elegante que une procesos evolutivos y ecológicos. Este modelo, en contraste con la teoría de nicho, propone que las especies son equivalentes en términos ecológicos (Bell 2000, 2001; Hubbell 2001), y que son las similitudes entre las especies, y no sus diferencias, las que explicarían la alta diversidad de muchos sistemas naturales. Este modelo supone que todas las especies son idénticas en su aptitud o adecuación biológica ("fitness") y en el efecto que tienen unas sobre otras. Propone que los individuos de todas las especies de un determinado nivel trófico tienen idénticas probabilidades en sus tasas demográficas de natalidad, mortalidad, especiación y migración (dispersión limitada). Esta teoría predice que se establecerá un equilibrio entre la extinción estocástica y la aparición de nuevas especies a través de especiación o inmigración, según la escala espacial considerada (pues como se ha señalado, uno de los supuestos es que la

capacidad de dispersión es limitada). En un comienzo, esta teoría pareció predecir de manera adecuada la diversidad de especies de numerosas comunidades observadas, y de forma más precisa que la de nicho (McGill 2003; Volkov et al. 2003; He 2005), si bien poco a poco fueron surgiendo evidencias inconsistentes con las predicciones de esta teoría (Adler 2004; Chase 2005; Wootton 2005; Dornelas et al. 2006).

El surgimiento de la teoría neutral como una alternativa a la teoría de diferenciación de nichos ha estimulado nuevas formas de pensar y de modelar la diversidad, aun cuando su soporte empírico es limitado y se debate si las observaciones son consistentes con dicha teoría. Los estudios realizados para evaluar en forma empírica este modelo se enmarcan principalmente en (i) los que se enfocan en poner a prueba las predicciones del modelo neutral sobre los patrones de diversidad de especies (e.g., Bell 2000, 2003; Chave et al. 2002; Condit et al. 2002; Clark & McLachlan 2003; McGill 2003; Volkov et al. 2003; McGill et al. 2006), y (ii) los que investigan la validez de los supuestos fundamentales de la teoría (e.g., Zhang & Lin 1997; Yu et al. 1998; Enquist et al. 2002; Ricklefs 2003, 2006; Chave 2004; Loreau 2004; Chase 2005; Hubbell 2005, 2006). Sin embargo, aun cuando la hipótesis de equivalencia ecológica es un supuesto básico y fundamental de la teoría neutral, sólo en raras ocasiones ha sido evaluada a través de estudios empíricos (Zhou & Zhang 2008).

EL NICHOS Y LA TEORÍA NEUTRAL SE UNEN

Durante algún tiempo, la comparación de los dos modelos mostró que ambos podían predecir patrones muy similares (Chave et al. 2002; Chave 2004; Bell 2005; Volkov et al. 2005). Si bien algunos autores señalaron que la teoría neutral era un modelo nulo de la teoría de nicho (Harte 2004; Gaston & Chown 2005), en los últimos años, una corriente de pensamiento intermedio comenzó a tomar fuerza entre los ecólogos (Chave et al. 2002; Tilman 2004; Volkov et al. 2005; Gewin 2006; Gravel et al. 2006; Holt 2006; Liebold & McPeck

2006; Stanley & Tilman 2006; Adler et al. 2007; Walker 2007). A modo de ejemplo, Stanley & Tilman (2006) han propuesto que no opera una u otra teoría, sino que los procesos considerados por ambas teorías suceden a la vez, y que es necesario determinar la importancia relativa de cada teoría. En paralelo, Gravel et al. (2006) publicó "el modelo de la hipótesis continua", y propusieron que ambos modelos forman un "continuo" que abarca desde la exclusión competitiva a la estocástica.

En sintonía con la idea que sostiene que la controversia nicho/neutralidad no sería resuelta sólo a través del análisis de patrones de abundancia de especies, Adler et al. (2007) propusieron una secuencia de tres análisis empíricos basados sobre tasas de crecimiento poblacional, y usaron la teoría de coexistencia (Chesson 2000) para analizar el debate en términos de mecanismos estabilizadores (nicho) y de equivalencia del "fitness" (neutral). Estos mecanismos controlarían de manera complementaria la dinámica de la diversidad de especies en las comunidades. El primer análisis consiste en cuantificar la fuerza de los procesos estabilizadores, comparando los efectos intra- e interespecíficos en tasas vitales tales como germinación, crecimiento o sobrevivencia para varias especies que co-ocurran (los mecanismos estabilizadores tienen como consecuencia que los efectos intraespecíficos sean más negativos que los interespecíficos para las poblaciones). El segundo análisis consiste en cuantificar las diferencias en "fitness" y compararlo con la estabilización, usando por ejemplo el modelo de coexistencia de Chesson (2000). El tercer análisis se basa en la manipulación de la frecuencia-dependencia en el crecimiento poblacional (i.e., remover la estabilización), haciendo que las especies más frecuentes no se limiten a sí mismas más que a otras especies. En general, la frecuencia-dependencia de una especie es casi siempre el producto de la denso-dependencia. El problema es que la denso-dependencia surgirá en cualquier sistema con recursos limitados, pero sólo se transformará en frecuencia-dependencia negativa si las especies más frecuentes se limitan a sí mismas más que a otras especies. Para evitar esto último se

debe lograr de forma experimental que los efectos intra- e interespecíficos sean iguales para cada especie, con el importante requisito de haber realizado y cuantificado los dos primeros análisis. Entonces, si los procesos estabilizadores son muy importantes (nicho), la diversidad en esos sitios experimentales debería decrecer mucho más rápido que en los sitios no manipulados (controles). Por el contrario, si las especies tienen un "fitness" promedio similar (neutral), la diversidad debería mantenerse relativamente alta aún en ausencia de los procesos estabilizadores.

NUEVAS EXPLICACIONES

Según propone una nueva idea, la teoría de nicho tiene poca utilidad para predecir la diversidad de una comunidad dada, y la teoría neutral posee una capacidad de predicción que no guarda relación con la neutralidad en sí misma, sino que radica en los procesos de introducción de nuevas especies mediante dispersión y/o especiación (Zillio & Condit 2007). Esta incorporación de nuevas especies determinaría la diversidad y el número de especies abundantes y raras, mientras que las diferencias o similitudes entre especies serían irrelevantes. Así, el debate parece retomar el hilo de otra controversia algo más antigua: la importancia de los procesos a escala local y regional, que fueron muy estudiados por Ricklefs (1987), Zobel (1997), Leibold et al. (2004) y Holyoak et al. (2005), entre otros. Lo cierto es que a pesar de las interacciones locales, muchas especies se mantienen en el tiempo debido a la introducción constante de nuevos individuos, manteniendo la diversidad más o menos estable. En efecto, Magurran & Henderson (2003), Ulrich & Ollik (2004) y Ulrich & Zallewski (2006) proponen la teoría de la especie turista, que considera que el gran número de especies raras en una comunidad (relativa a una distribución log-normal) está dada por especies que no son típicas de la comunidad sino pasajeras (ocasionales), con una persistencia temporal corta en el lugar. Por otro lado, y de manera reciente, se ha propuesto el "modelo cercano al neutral", o "Nearly Neutral Model of Biodiversity" (Zhou & Zhang 2008), en el que se extiende

el modelo neutral de Hubbell (2001) y se le incorpora la fecundidad "per capita", una diferencia en habilidades competitivas que el modelo original no consideraba. Los autores demuestran que este modelo se ajusta mucho mejor a los datos empíricos que el modelo neutral, al predecir cuáles especies resultarán abundantes y cuáles raras, cosa que el modelo neutral no puede hacer. Al igual que en el modelo neutral, las interacciones entre los organismos no son importantes en el mantenimiento de la diversidad, sino sólo las diferencias en la fecundidad "per capita". Aun diferencias pequeñas en fecundidad pueden reducir de manera considerable el tiempo de extinción de los competidores, incluso cuando el tamaño comunitario sea suficientemente grande y la dispersión en el espacio esté limitada. Si esta diferencia en fecundidad sucediera bajo un modelo neutral, la predicción sería que la riqueza de especies se vería muy reducida, y produciría, además, diferencias marcadas en la abundancia de las distintas especies.

En cambio, este nuevo modelo propone que las especies coexisten en la comunidad no "debido a" sino "a pesar de" sus diferencias ecológicas. Esto explicaría que las especies más competitivas (i.e., con mayor fecundidad) tiendan a tener mayores abundancias, tanto en las metacomunidades como en las comunidades locales. Una diferencia importante que presenta este modelo respecto al resto es que la dispersión no sería el mecanismo que permite la coexistencia de las especies ante diferencias en otras habilidades competitivas, sino que la coexistencia radicaría principalmente en el tamaño comunitario (mientras más grande, mayor coexistencia y diversidad).

ENTONCES, ¿DÓNDE ESTAMOS?

Esta revisión muestra que cada modelo invoca distintos componentes para explicar la diversidad en una comunidad natural. Los modelos sugieren que sólo dos factores, la tasa de crecimiento de una población y su dispersión, controlarían de forma complementaria la dinámica comunitaria de

la diversidad y de la coexistencia de especies en un lugar, aun cuando no necesariamente se encuentren ambos explícitos en los modelos descritos. Para evaluar ambos factores podemos suponer dos posibles escenarios: en el primero, si todas las especies "tienen equivalencia en el fitness" y otros efectos están ausentes o son muy débiles (e.g., estocasticidad ambiental, interacciones bióticas), entonces el factor determinante en la dinámica comunitaria es la estocasticidad demográfica o "deriva ecológica". Sin embargo la deriva sola produciría, al final, una reducción en la diversidad local, lo que no difiere de lo que sucedería en presencia de factores físicos y bióticos. En ese caso, la dispersión sería el factor responsable de mantener una cierta diversidad mediante la llegada de nuevas especies, o manteniendo a aquellas ya presentes y que no se sostienen por sus tasas de natalidad y mortalidad locales. En el segundo escenario, "si existen diferencias en el fitness" se hace necesario que actúen otros mecanismos estabilizadores para que no se produzca una disminución en la diversidad. Por ejemplo, que las especies competitivamente superiores se limiten a sí mismas más de lo que limitan a las demás, o que las especies competitivamente inferiores presenten mayor capacidad de dispersión para colonizar ambientes vacantes y aptos para su crecimiento (e.g., ambientes disturbados).

A pesar de que la dispersión tiene un rol muy importante en el modelo neutral, en un modelo de nicho o en uno no-neutral la dispersión limitada puede contribuir de igual manera a una coexistencia estable, como ya se ha mencionado. Esto puede suceder cuando la dispersión tiene lugar en ambientes heterogéneos en el espacio o interactúa con la estocasticidad demográfica, una competencia asimétrica fuerte, o con mecanismos no relacionados a ambientes espacialmente variables (como en un compromiso competencia-colonización), o si existe un efecto de almacenamiento/acumulación (Adler et al. 2007). En este sentido, la propuesta de Zillio & Condit (2007) parecería ser la más acertada para entender y predecir la diversidad de un lugar (i.e., sólo mediante dispersión y/o especiación), por ser la más simple y de mejor capacidad predictiva.

PROYECCIONES FUTURAS

A pesar de los esfuerzos descriptos por encontrar modelos con mayor capacidad de predicción, todavía parece necesario reevaluar los modelos actuales, tanto en sus supuestos fundamentales como en las predicciones de los patrones de diversidad que estos supuestos invocan. Tal vez se deba prescindir de componentes que resulten innecesarios y/o agregar otros componentes importantes cuando no hayan sido considerados, como, por ejemplo, el tamaño corporal, el recambio de especies, el tiempo y el espacio. En relación con el tamaño corporal ha tenido lugar un debate intenso acerca de la similitud limitante de los tamaños corporales de especies que, se supone, compiten entre sí. Por ejemplo, en su famoso "Homage to Santa Rosalia", G. E. Hutchinson (1959) propuso que el cociente de los tamaños corporales de especies de un mismo género no podía ser menor a 1.3 (es decir, la especie más grande tenía que tener un tamaño corporal al menos 1.3 veces más grande que la especie más chica). Si bien esto ha sido descartado, nuevas aproximaciones podrían aportar a la predicción de la diversidad (e.g., Brown 1995). Lo interesante es que dada la existencia de herramientas más modernas, y a la luz de nuevos conocimientos, es posible pensar en incorporar parte de ello a algún modelo, o descartarlo al demostrar su inutilidad.

Por otra parte, el modelo neutral considera la dimensión temporal y la espacial (Ulrich 2008). Existe una evidencia empírica abundante de que los factores temporales, principalmente evaluados en trabajos de sucesión comunitaria, son importantes en la tasa de recambio de especies. Este punto en particular ha sido mencionado como la mayor falla de la teoría neutral (e.g., Gilbert & Lechowicz 2004), pero no fue considerado en los demás modelos. El recambio de especies es un proceso determinante y fundamental de la diversidad de especies en la escala regional, por lo que cualquier intento de entender la estructura de las comunidades y su diversidad debe considerar el rol del recambio de especies y los factores que la influyen. Esto puede llegar a ser particularmente sensible si,

por ejemplo, se mantiene la diversidad y se intercambia una especie por otra con diferentes preferencias tróficas. Por último, el espacio involucra dos subcomponentes: el área y la conformación espacial. La diversidad aumenta con el tamaño del área (Rosenzweig 1995) y la conformación geométrica de una metacomunidad depende del grado de conectividad y del tamaño de los parches (Economu & Keitt 2008). Conformaciones geométricas diferentes (e.g., lineal tipo cadena, tipo estrella, aleatoria, o totalmente conectada) presentarán diferencias importantes en las posibilidades de dispersión de cada especie y, por lo tanto, en el mantenimiento de la diversidad.

En definitiva, parece necesario evaluar el rol de la dispersión, a la luz de la controversia que ha comenzado a generarse (e.g., Zillio & Condit 2007; Zhou & Zhang 2008). Sobre todo, para evaluar si efectivamente la diversidad y la composición de la comunidad se ven afectadas por la distancia, o si la dispersión no tiene mayor incidencia en la diversidad, y el factor principal es el tamaño comunitario. Si este fuera el caso (como señala el modelo cercano al neutral), entonces la conformación espacial de los parches sería irrelevante y sólo importaría el área, bajo el supuesto de que un mayor tamaño de área soporta tamaños comunitarios mayores.

CONCLUSIÓN

Resolver qué determina la diversidad de un lugar (temporal y espacial), qué permite la coexistencia y por qué las comunidades tienen muchas especies raras y pocas abundantes no ha resultado fácil, y hasta hoy se evidencian dificultades para ello. Si bien en el último tiempo se han logrado avances importantes en la comprensión y predicción de la diversidad de manera más precisa, se hace necesario evaluar cada uno de los modelos propuestos tanto en sus supuestos fundamentales como en las predicciones de los patrones de diversidad que invocan. Esta evaluación permitirá apreciar si resulta necesario prescindir de algunos componentes ya incorporados a los modelos e/o incorporar algunos nuevos,

de manera de obtener predicciones más ajustadas; sin embargo, quizás el camino inevitable sea la elaboración de un modelo nuevo. A pesar de todo, quizás la deuda mayor vaya por un camino paralelo: obtener evidencia empírica abundante y completa que permita evaluar lo que realmente sucede con la coexistencia y la diversidad de especies en las comunidades naturales, obteniendo un cuadro completo de lo que sucede en la naturaleza, y así poder apreciar qué modelo ajusta mejor a la diversidad real.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea agradecer a CONICYT por el apoyo financiero en la realización de una estadía de Postgrado, y a aquellos colegas que ayudaron en el mejoramiento del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ADLER, P. 2004. Neutral models fail to reproduce observed species-time and species-area relationships in Kansas grasslands. *Ecology*, **85**: 1265-1272.
- ADLER, P; J HILLERISLAMBERS & JM LEVINE. 2007. A niche for neutrality. *Ecol. Lett.*, **10**:95-104.
- BELL, G. 2000. The distribution of abundance in neutral communities. *Am. Nat.*, **155**:606-617.
- BELL, G. 2001. Neutral macroecology. *Science*, **293**: 2413-2418.
- BELL, G. 2003. The interpretation of biological surveys. *Proc. Roy. Soc. B.*, **270**:2531-2542.
- BELL, G. 2005. The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. *Ecology*, **86**:1757-1770.
- BROWN, JH. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- CHASE, JM. 2005. Toward a really unified theory for metacommunities. *Funct. Ecol.*, **19**:182-186.
- CHAVE, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecol. Lett.*, **7**:241-253.
- CHAVE, J; HC MULLER-LANDAU & S LEVIN. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *Am. Nat.*, **159**:1-23.
- CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **31**:342-366.
- CLARK, JS & JS McLACHLAN. 2003. Stability of forest biodiversity. *Nature*, **423**:635-638.
- CONDIT, R; N PITMAN; EG LEIGH; J CHAVE; J TERBORG ET AL. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**:666-669.
- DORNELAS, M; SR CONNOLLY & T HUGHES. 2006. Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. *Nature*, **440**:80-82.
- ECONOMO, EP & TH KEITT. 2008. Species diversity in neutral metacommunities: a network approach. *Ecol. Lett.*, **11**:52-62.
- ENQUIST, BJ; J SANDERSON & MD WEISER. 2002. Modeling macroscopic patterns in ecology. *Science*, **295**:1835-1837.
- GASTON, KJ. 2003. The how and why of biodiversity. *Nature*, **421**:900-901.
- GASTON, KJ & ST CHOWN. 2005. Neutrality and the niche. *Funct. Ecol.*, **19**:1-6.
- GEWIN, V. 2006. Beyond neutrality - Ecology finds its niche. *PLoS Biology*, **4**:1306-1310.
- GILBERT, B & MJ LECHOWICZ. 2004. Neutrality, niches and dispersal in a temperate forest understory. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, **101**:7651-7656.
- GRAVEL, D; CD CANHAM; M BEAUDET & C MESSIER. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecol. Lett.*, **9**:399-409.
- HARTE, J. 2004. The value of null theories in ecology. *Ecology*, **85**:1792-1794.
- HE, F. 2005. Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamic. *Funct. Ecol.*, **19**:187-193.
- HOLT, RD. 2006. Emergent neutrality. *Trends Ecol. Evol.*, **21**:531-533.
- HOLYOAK, M; MA LEIBOLD & RD HOLT. 2005. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. The University of Chicago Press.
- HUBBELL, SP. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton Univ. Press.
- HUBBELL, SP. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Funct. Ecol.*, **19**:166-172.
- HUBBELL, SP. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, **87**:1387-1398.
- HUTCHINSON, GE. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.*, **104**:501-528.
- LEIBOLD, MA; M HOLYOAK; N MOUQUET; P AMARASEKARE; J CHASE ET AL. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.*, **7**:601-613.
- LEIBOLD, MA & MA McPEEK. 2006. Coexistence of

- the niche and neutral perspective in community ecology. *Ecology*, **87**:1399-1410.
- LOREAU, M. 2004. Does functional redundancy exist? *Oikos*, **104**:606-611.
- MAGURRAN, A & P HENDERSON. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, **422**:714-716.
- MCGILL, BJ. 2003. A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature*, **422**:881-885.
- MCGILL, BJ; BA MAURER & MD WEISER. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, **87**:1411-1423.
- PACALA, SW & D TILMAN. 1993. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environment. *Am. Nat.*, **143**:222-257.
- RICKLEFS, RE. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**: 167-171.
- RICKLEFS, RE. 2003. A Comment on Hubbell's zero-sum ecological drift model. *Oikos*, **100**:185-192.
- RICKLEFS, RE. 2006. The unified neutral theory of biodiversity: Do the numbers add up? *Ecology*, **87**:1424-1431.
- ROSENZWEIG, ML. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge, University Press.
- SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol. Evol.*, **19**:605-611.
- STANLEY, HW & D TILMAN. 2006. Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecol. Lett.*, **9**:15-23.
- TILMAN, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- TILMAN, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, **101**:10854-10861.
- ULRICH, W. 2008. Species abundance distributions in space and time. *Ecological Questions*, **9**:15-20.
- ULRICH, W & M OLLIK. 2004. Frequent and occasional species and the shape of relative-abundance distributions. *Diversity and Distribution*, **10**:263-269.
- ULRICH, W & M ZALLEWSKI. 2006. Abundance and co-occurrence patterns of core and satellite species of ground beetles on small lake island. *Oikos*, **114**: 338-348.
- VOLKOV, I; JR BANAVAR; SP HUBBELL & A MARITAN. 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, **417**:480-481.
- VOLKOV, I; JR BANAVAR; F HE; SP HUBBELL & A MARITAN. 2005. Density dependence explain tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature*, **438**:658-661.
- WALKER, SC. 2007. When and why do non-neutral metacommunity appear neutral? *Theo. Pop. Biol.*, **71**:318-331.
- WOOTTON, JT. 2005. Field-parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity. *Nature*, **433**:309-312.
- YU, DW; J TERBORGH. & MD POTTS. 1998. Can high tree species richness be explained by Hubbell's null model? *Ecol. Lett.*, **1**:193-199.
- ZHANG, D & K LIN. 1997. The effects of competitive asymmetry on the rate of competitive displacement: how robust is Hubbell's community drift model? *J. Theo. Biol.*, **188**:361-367.
- ZHOU, S & D ZHANG. 2008. A nearly neutral model of biodiversity. *Ecology*, **89**:248-258.
- ZILLIO, T & R CONDIT. 2007. The impact of neutrality, niche differentiation and species input on diversity and abundance distributions. *Oikos*, **116**:931-940.
- ZOBEL, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends Ecol. Evol.*, **12**:266-269.