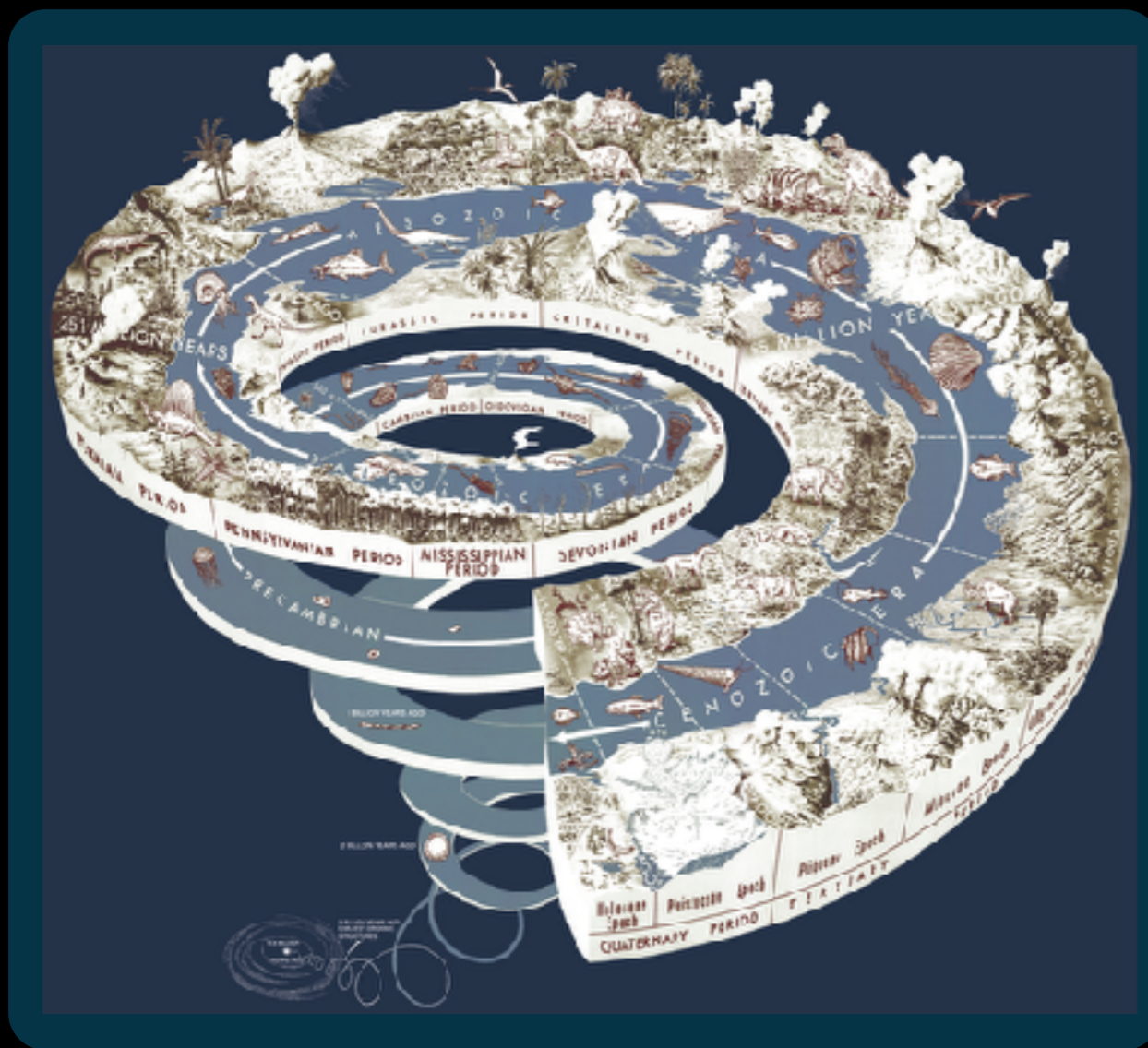


Bloco II: Interações ecológicas e diversidade no tempo geológico

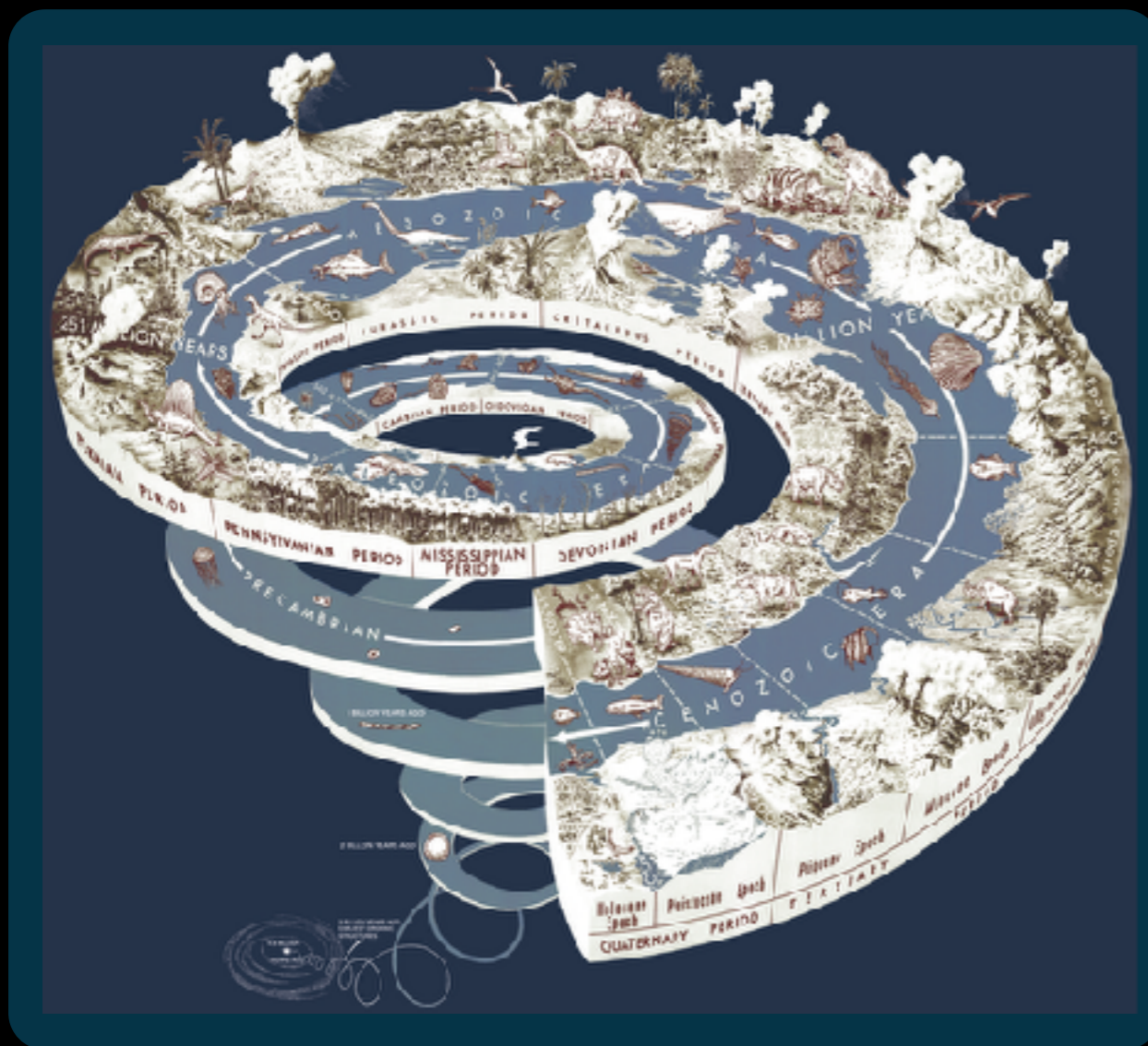


Tiago B Quental

sala: 335

email: tbquental@usp.br

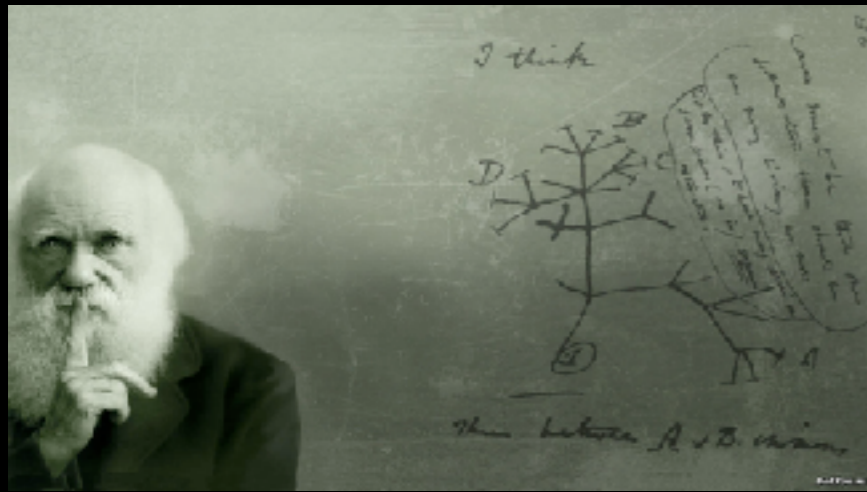
Bloco II: Interações ecológicas e diversidade no tempo geológico



Estrutura das aulas

Leituras

Artigos para seminários



Bloco II: Interações ecológicas e diversidade no tempo geológico

18/10	11. Aula Tiago 1: Biogeografia de Ilhas / Aula prática <u>Biog_ Ilha</u>
25/10	12. Aula Tiago 2: Diversidade no Tempo Geológico I / Aula prática Fósseis 1
1/11	13. Aula Tiago 3: Diversidade no Tempo Geológico II / Aula prática Fósseis 2
8/11	14. Aula Tiago 4: Interações ecológicas no Tempo Geológico I / Aula prática Filogenia
15/11	15. não haverá aula – Feriado
22/11	16. Aula Tiago 5: Interações ecológicas no Tempo Geológico II / Exercícios
29/11	17. PROVA 2
6/12	18. SEMINÁRIOS 2

Biogeografia de Ilhas



Aula de hoje:



- Apresentar 3 padrões que motivaram a teoria:
 - A relação entre o número de espécies e a área de uma ilha.
 - O efeito do isolamento geográfico na riqueza de espécies.
 - A rapidez com que ilhas são colonizadas e a importância das taxas de "turn-over".
- "Construir" passo a passo a Teoria de Biogeografia de Ilhas.
- Verificar como podemos testa-la e o que aprendemos quando a teoria falha!!.

O efeito do tamanho de uma ilha



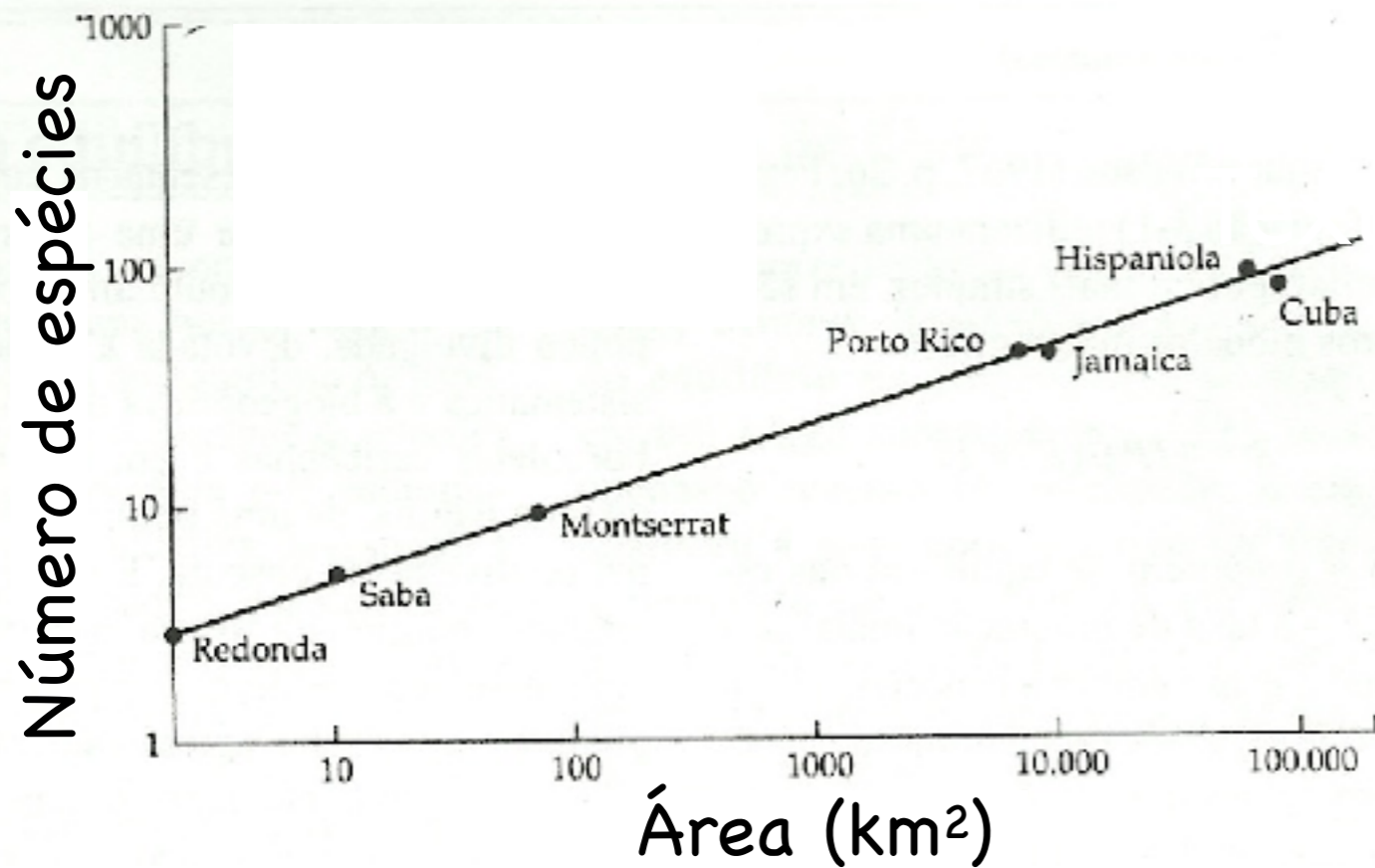
Intuição: ilhas maiores suportam mais espécies do que ilhas menores!!



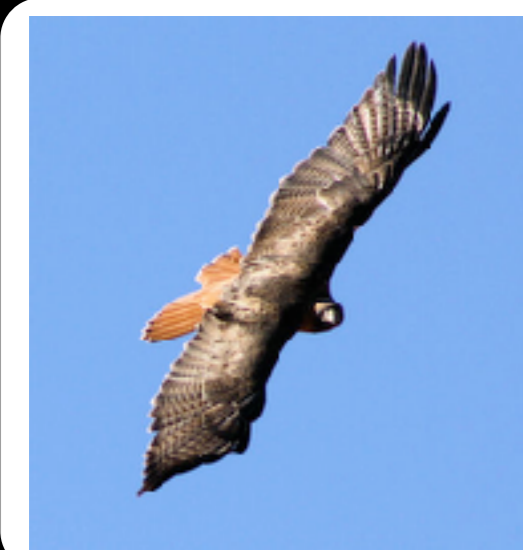
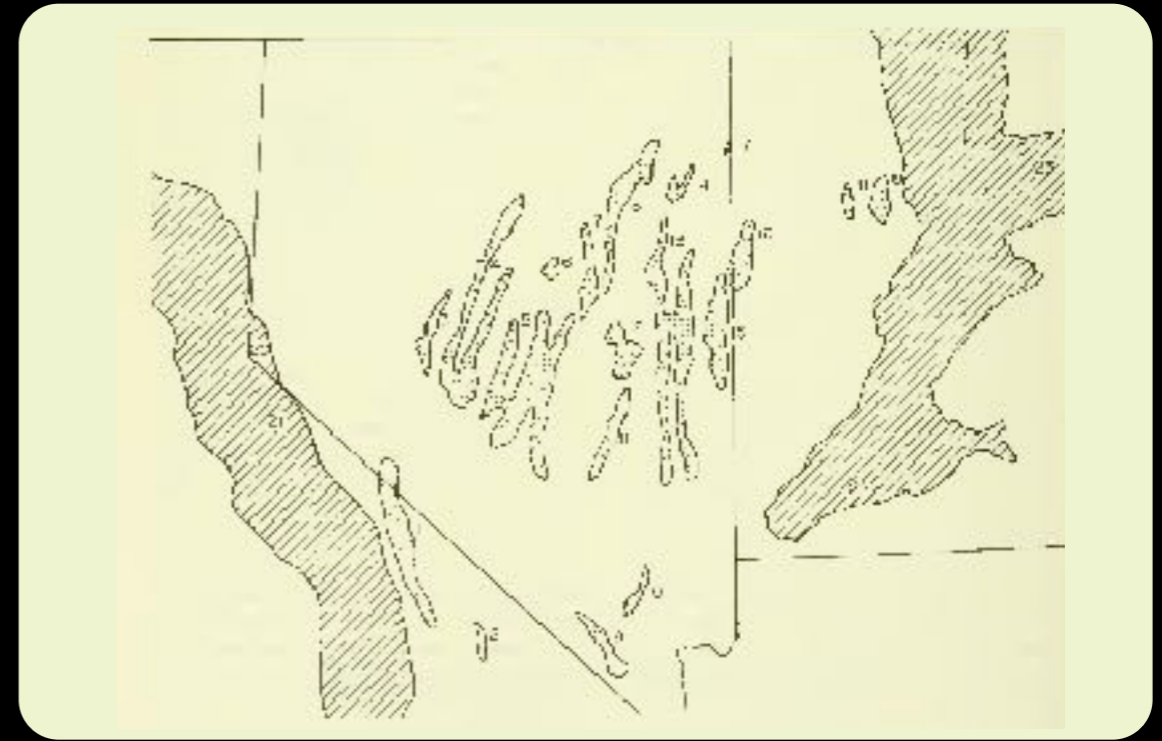
1 Padrão: Relação área vs riqueza de espécies



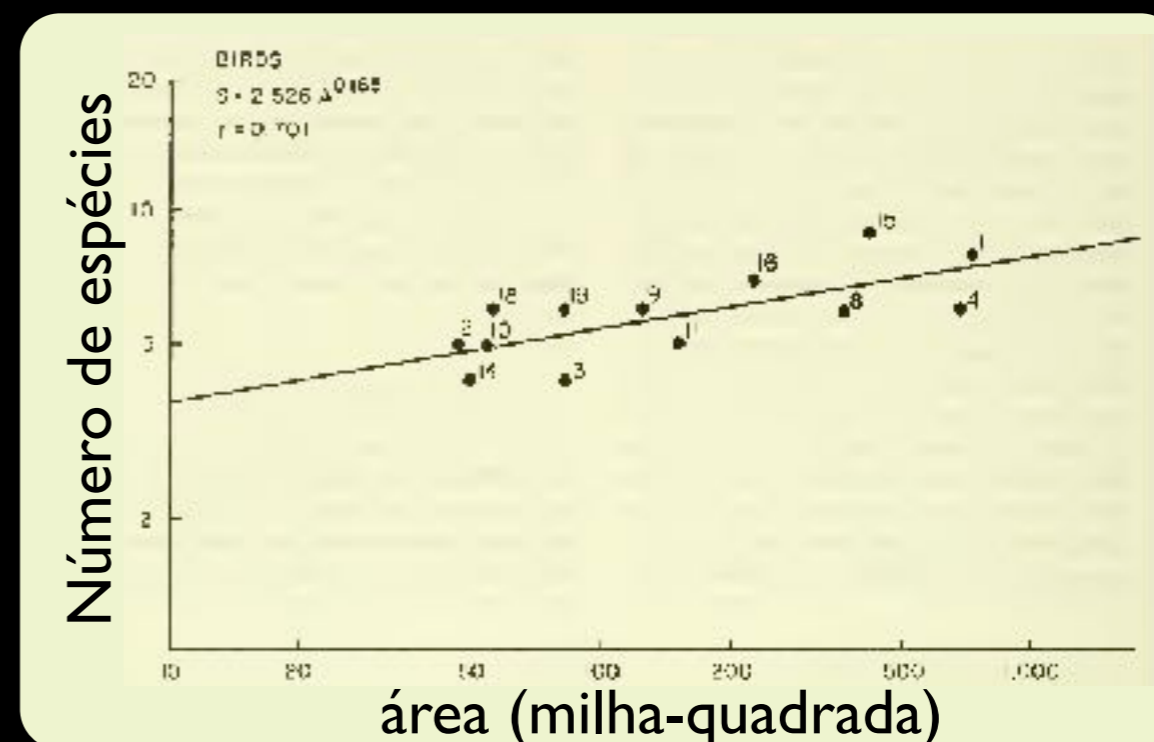
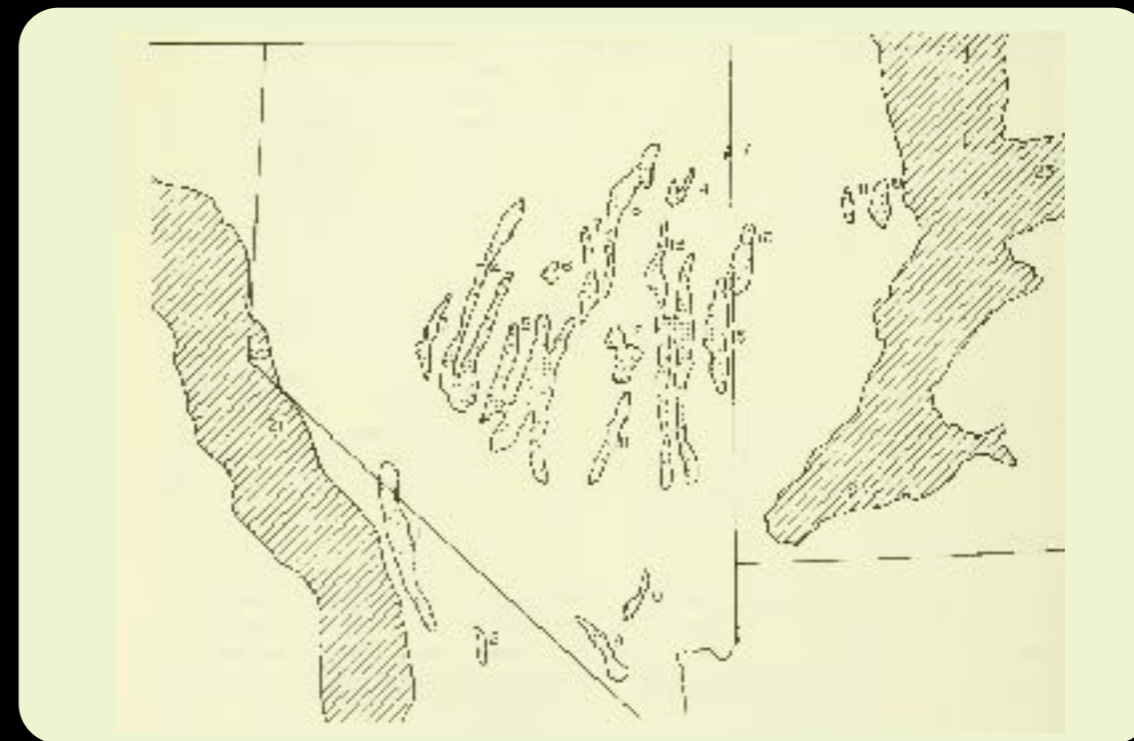
1 Padrão: Relação área vs riqueza de espécies



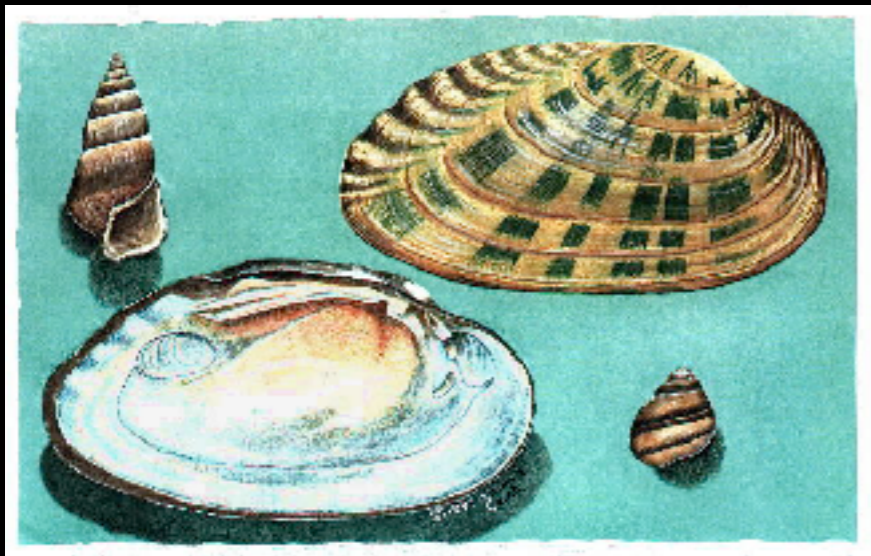
Ilhas de topo de Montanha na região de Utah nos EUA



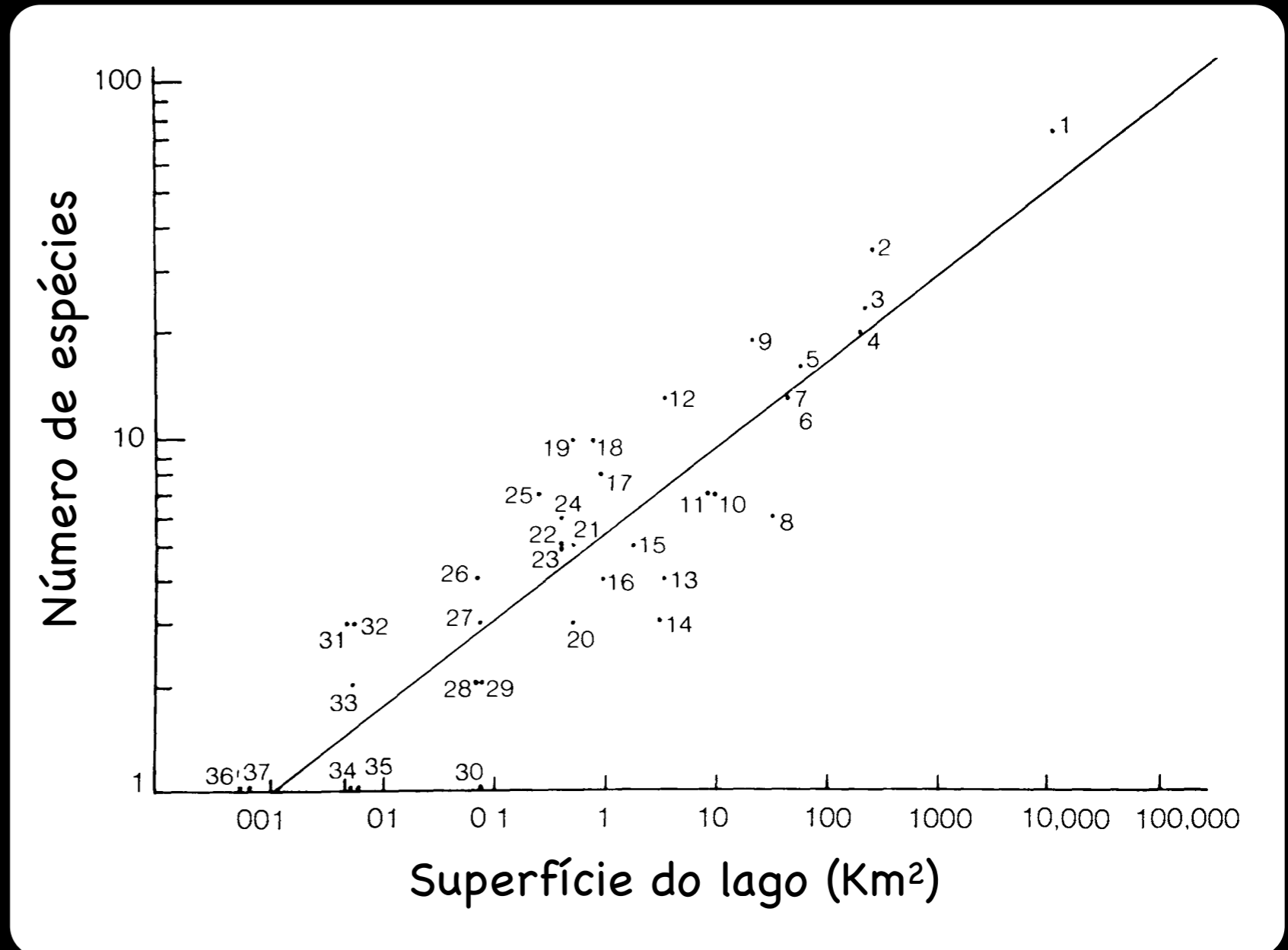
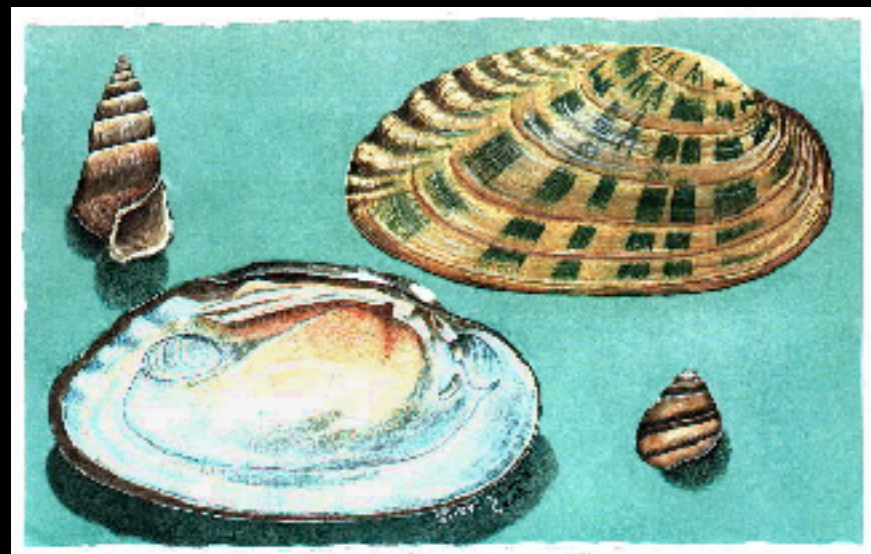
Ilhas de topo de Montanha na região de Utah nos EUA



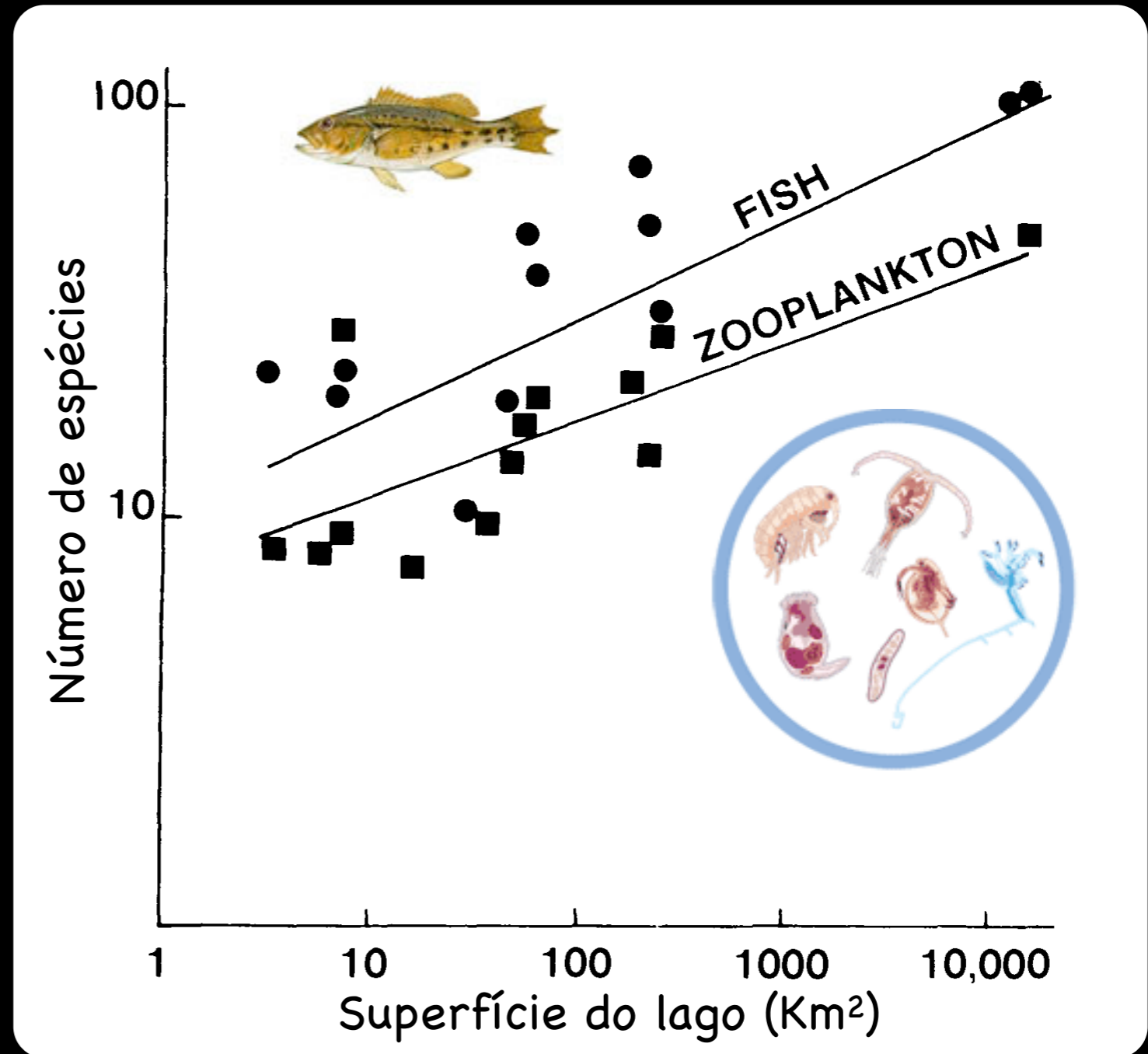
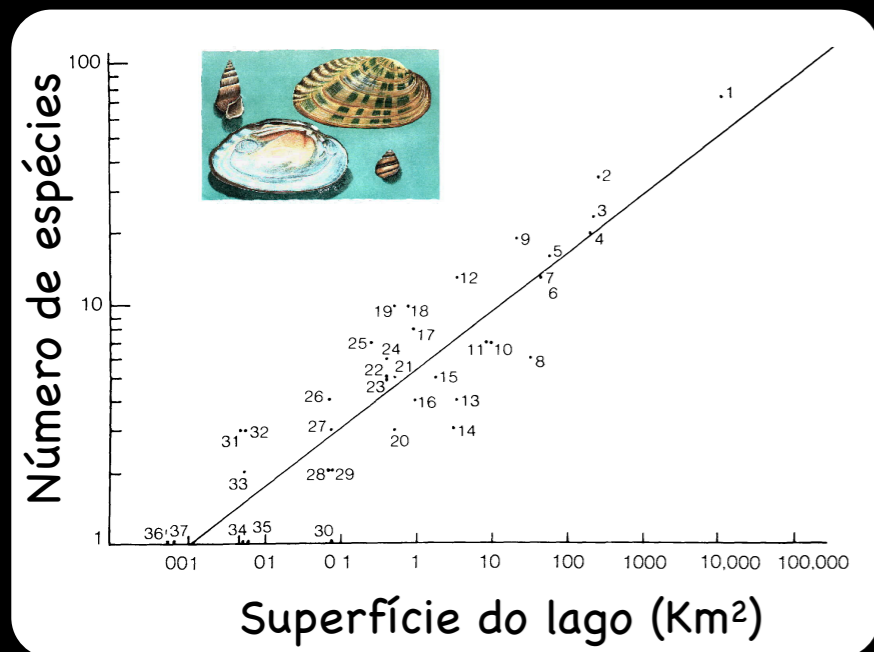
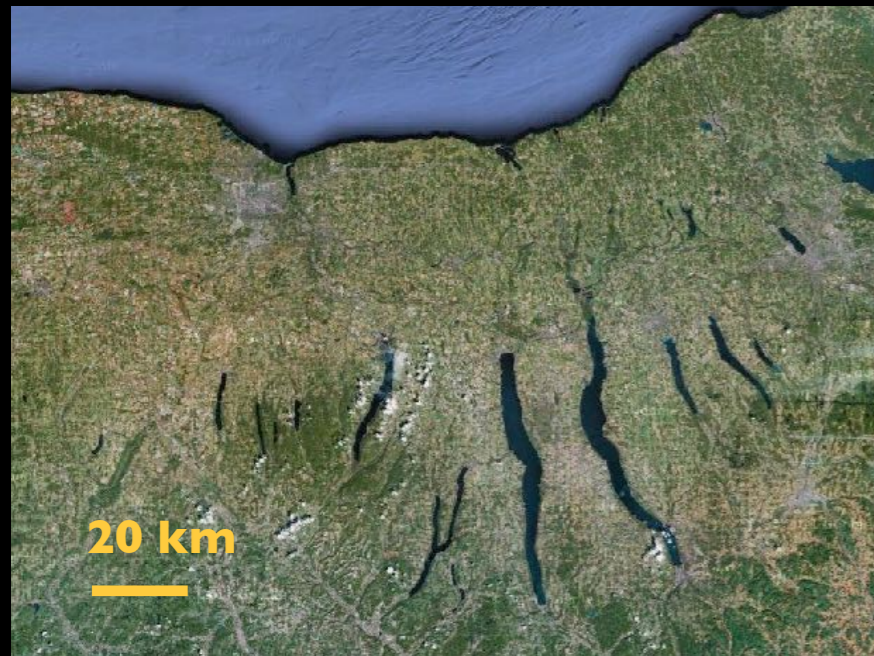
Lagos como ilhas



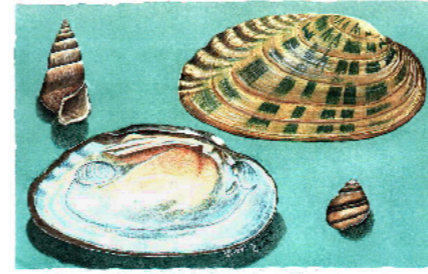
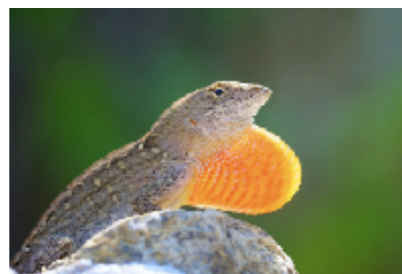
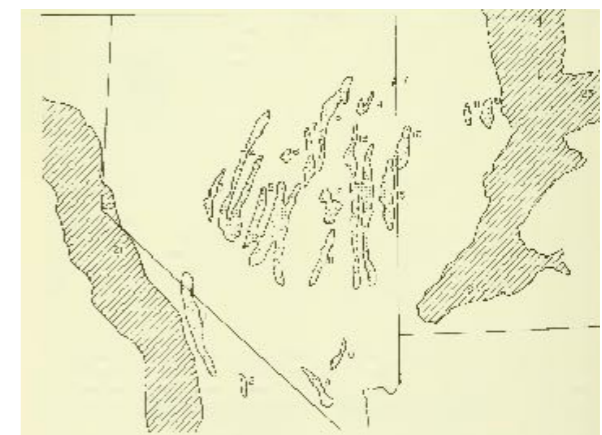
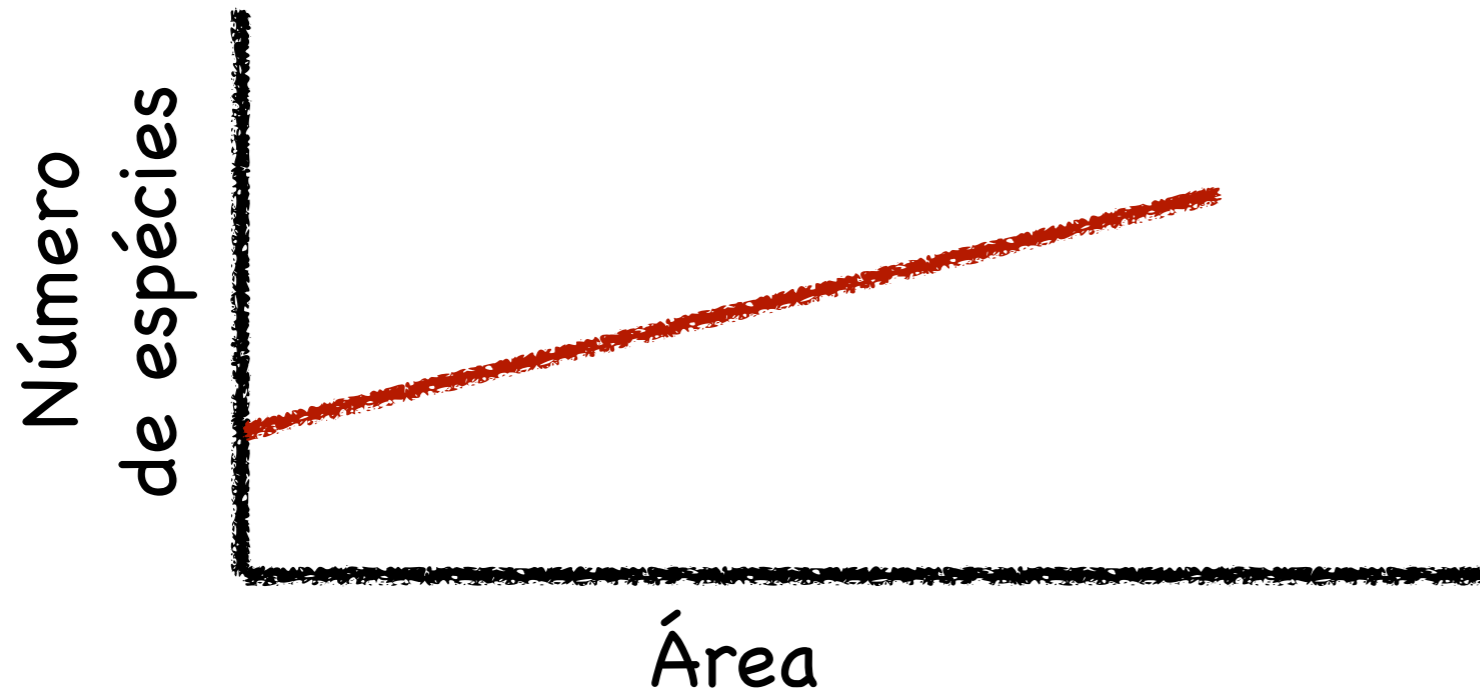
Lagos como ilhas



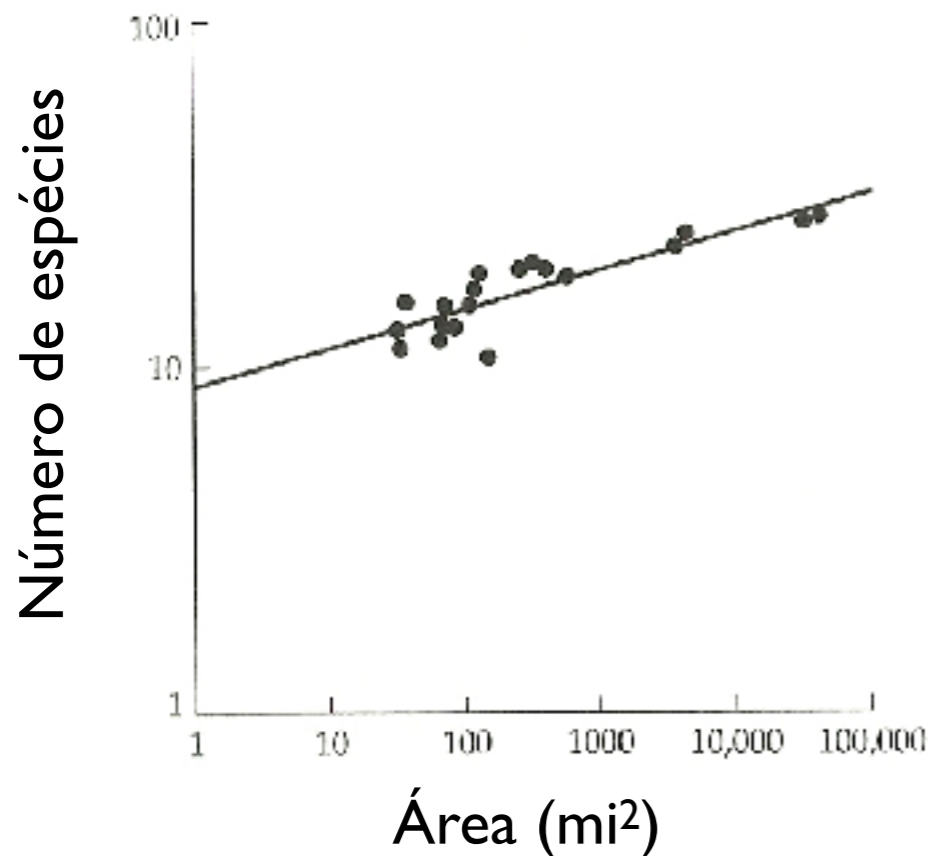
Lagos como ilhas



Relação área vs riqueza de espécies é uma relação universal



Como descrever
matematicamente esta
relação?



Lei de Potência

$$S = cA^z$$

onde:

S= número de espécies

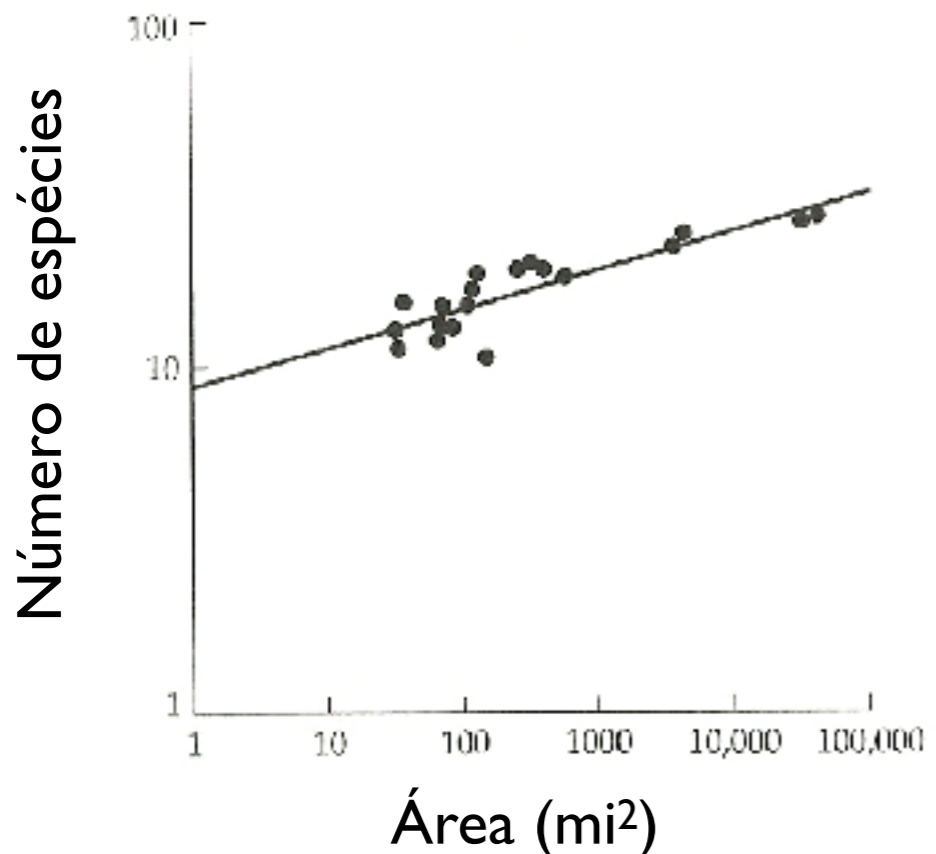
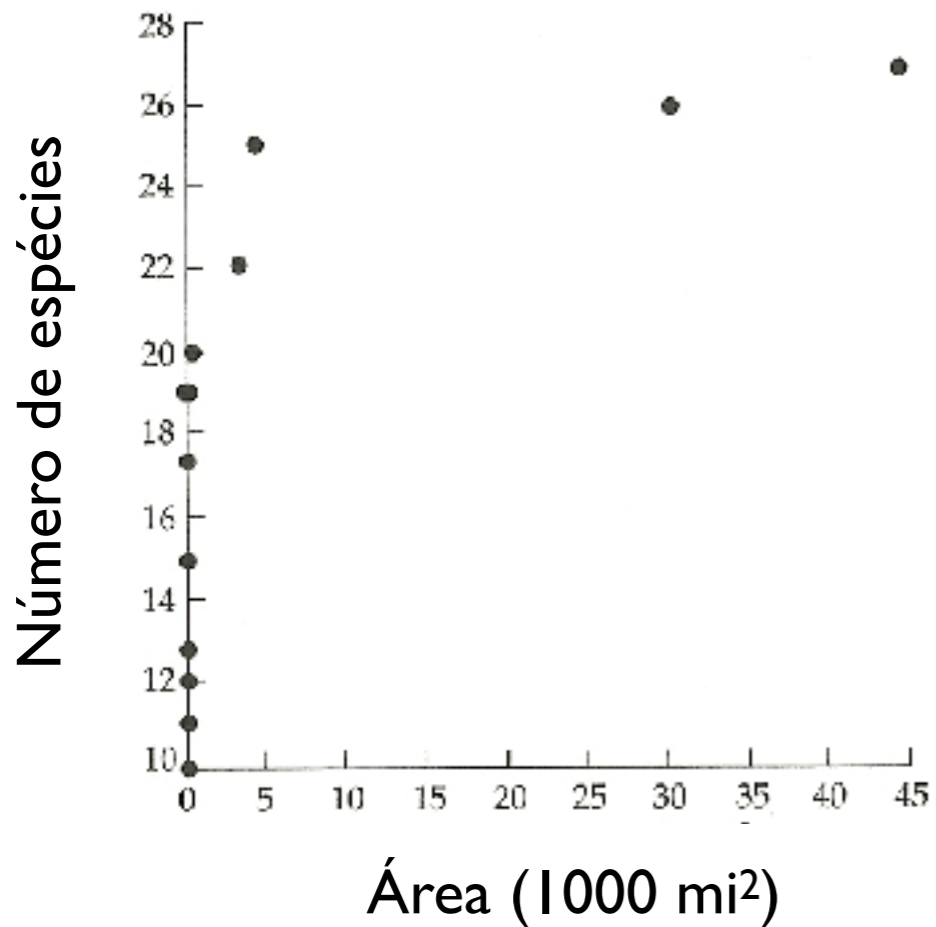
c = constante

A = área da ilha

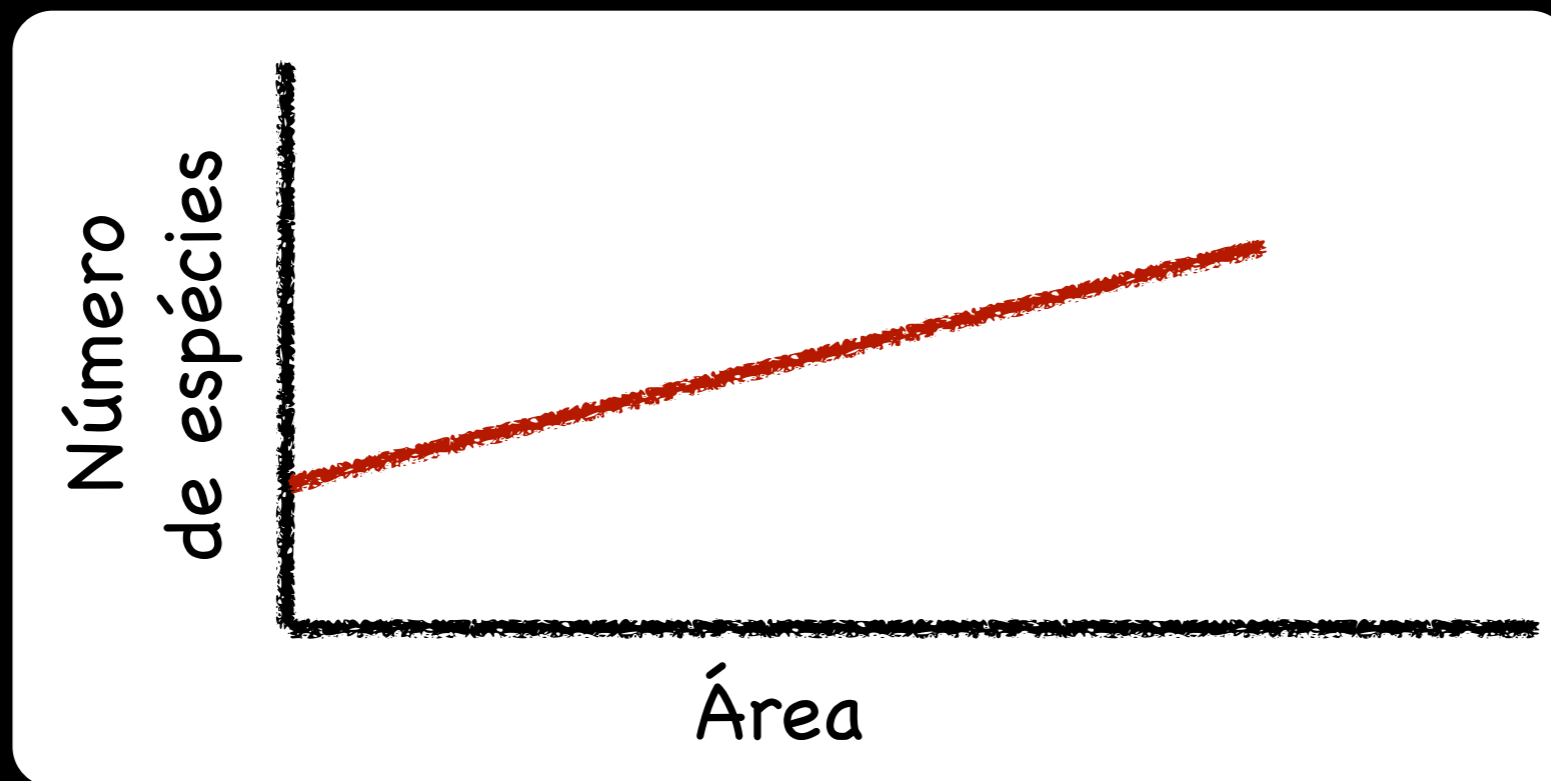
z = constante

$$\log(S) = \log(c) + z * \log(A)$$

$$y = a + b * x$$



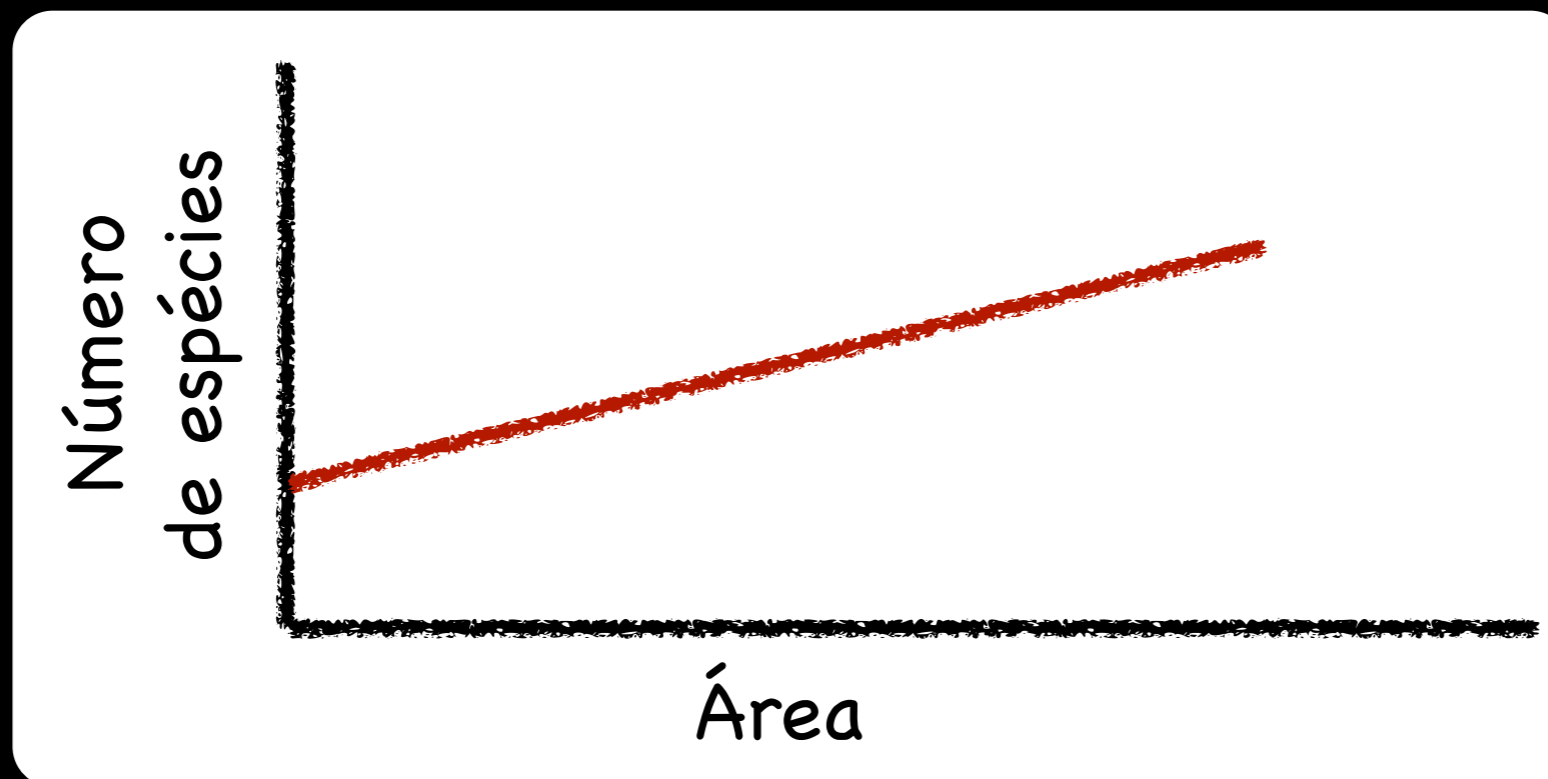
Cuidados que devemos tomar ao usar este modelo para interpretar a relação área vs riqueza



$$\log(S) = \log(c) + z \log(A)$$

$$y = a + b^*x$$

Cuidados que devemos tomar ao usar este modelo para interpretar a relação área vs riqueza



$$\log(S) = \log(c) + z \log(A)$$

“z” é a inclinação da reta acima (log) e não da relação entre “S” e “A” no espaço linear.

Na natureza "c" parece variar mais do "z".

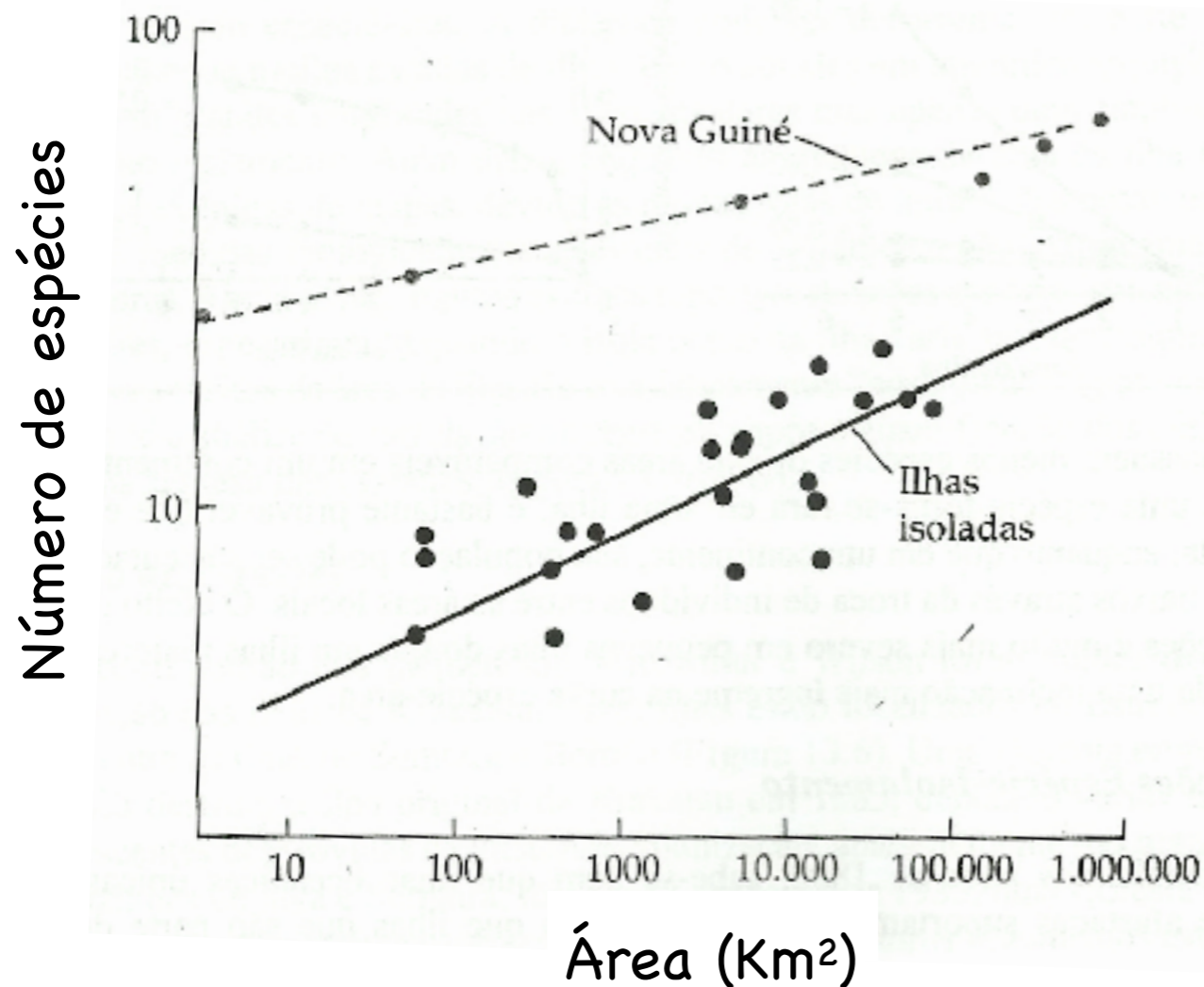
Author	\bar{X} Area (km ²)	Intercept	Slope
Near archipelagoes			
(24) Diamond (1972)*	7667.7	1.932	.232
(39) MacArthur & Wilson (1967)	67638.7	.553	.371
(60) Watson (1964)	38823.2	-.171	.351
(75) Schoener (1976)	794.9	.878	.320
(78) Schoener (1976)	30.2	.721	.322
(79) Simberloff (1970)	30.8	.778	.311
(81) Simberloff (1970)	12201.9	.900	.243
Isolated archipelagoes			
(3) Abbot (1974)	1132.2	.127	.025
(14) Carrick & Ingham (1970)	2105.4	.817	.127
(15) Simberloff (1970)	982.6	1.150	.122
(27) Greenslade (1968)	1411.4	.906	.271
(46) Hamilton & Armstrong (1965)	757.9	.371	.440
(64) Harris (1973)	521.3	.870	.157
(74) Terborgh (1973)	12218.6	.979	.187
(89) Ricklefs & Cox (1972)	7447.0	.965	.184
(JA) Juvik & Austring (1979)†	840.0		.242
Habitat islands			
(59) Vuilleumier (1970)	842.7	.540	.296
(21) Cook (1974)	240.2	1.508	.052

* Numbers in parentheses represent the study number designated by Connor and McCoy (1979).

† Not included in the analysis by Connor and McCoy (1979).

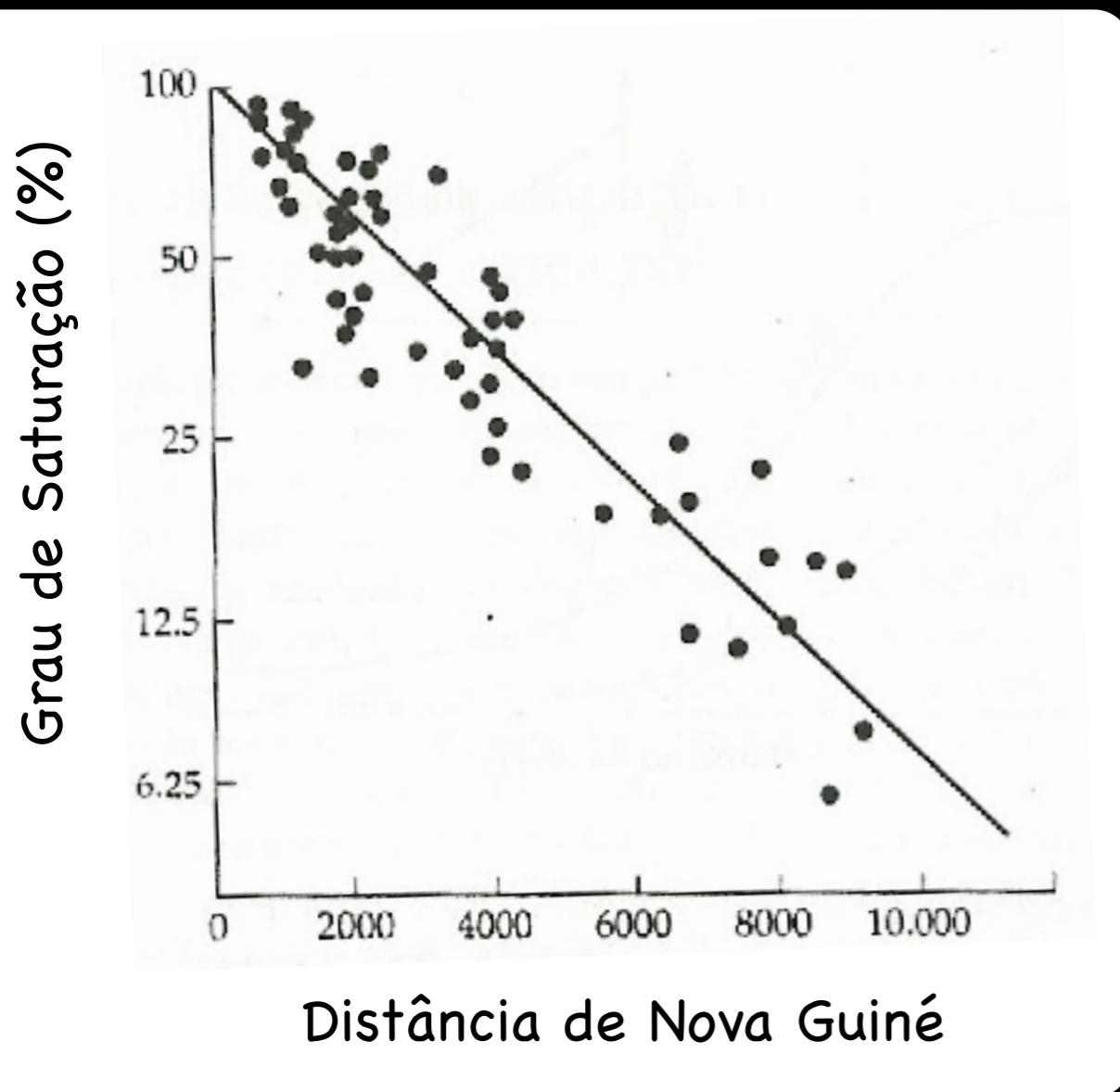
2 Padrão: O efeito do isolamento na riqueza de espécies

Formigas da família Ponerinae

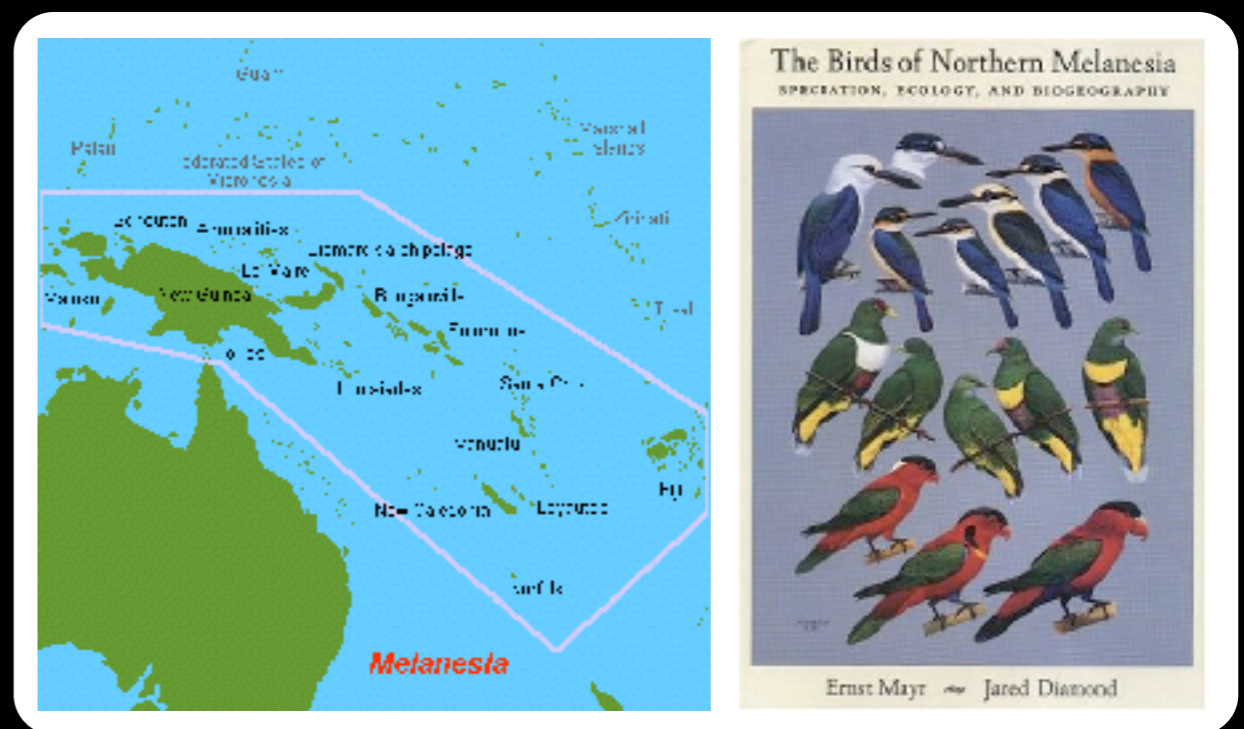


Nos continentes as populações poderiam se manter em baixas densidades sem se extinguirem devido a imigração entre áreas adjacentes

2 Padrão: O efeito do isolamento na riqueza de espécies



Pássaros do arquipélago de Melanésia e das Ilhas Molucas

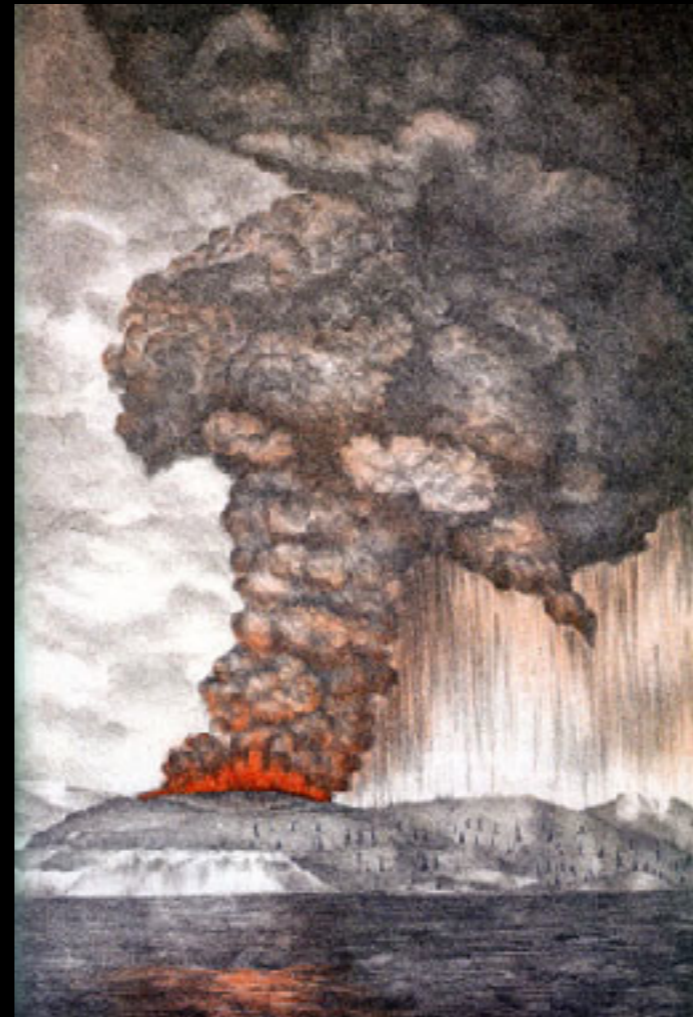


3 Padrão: Colonização de espécies e as taxas de "turn-over"



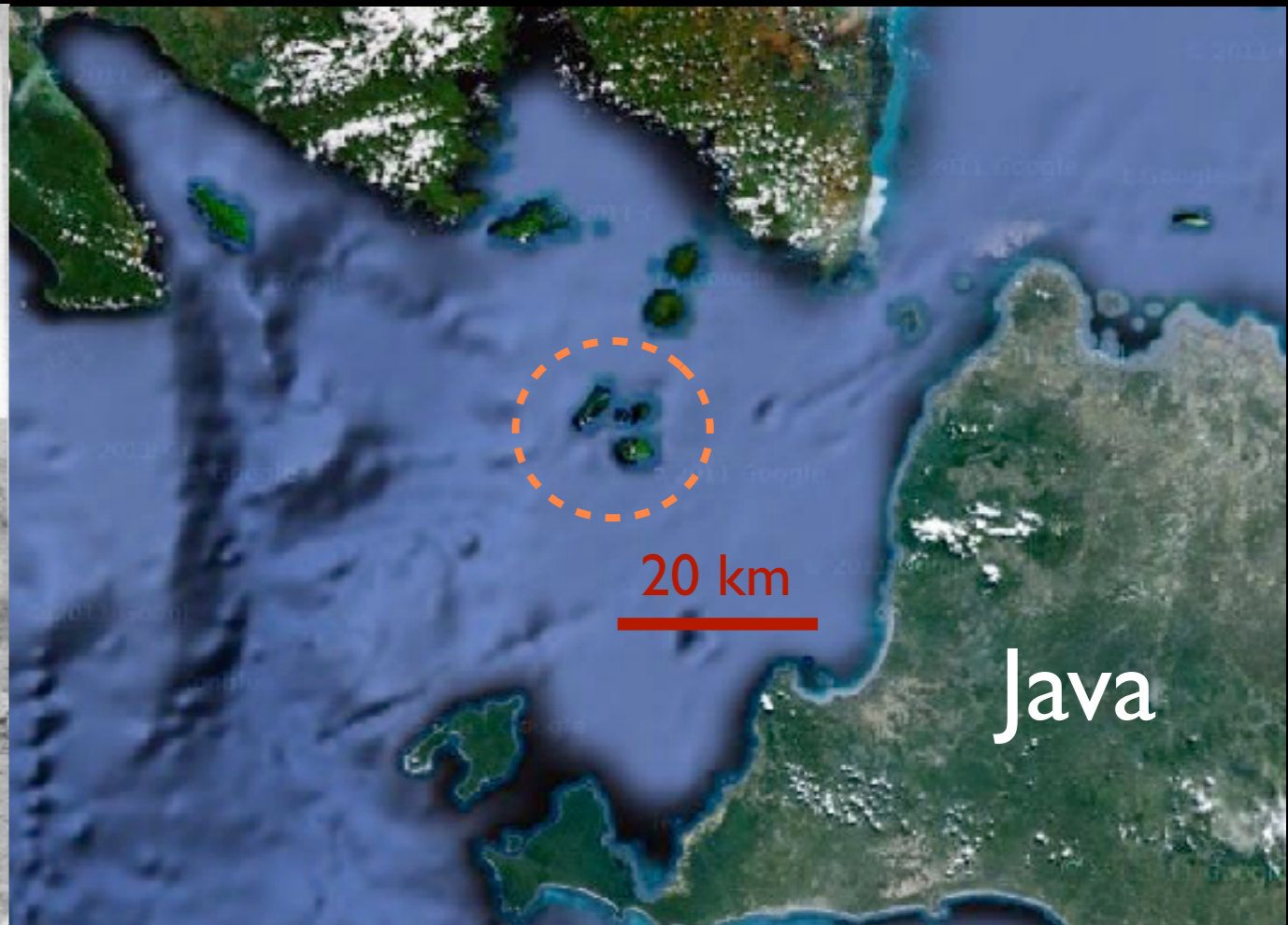
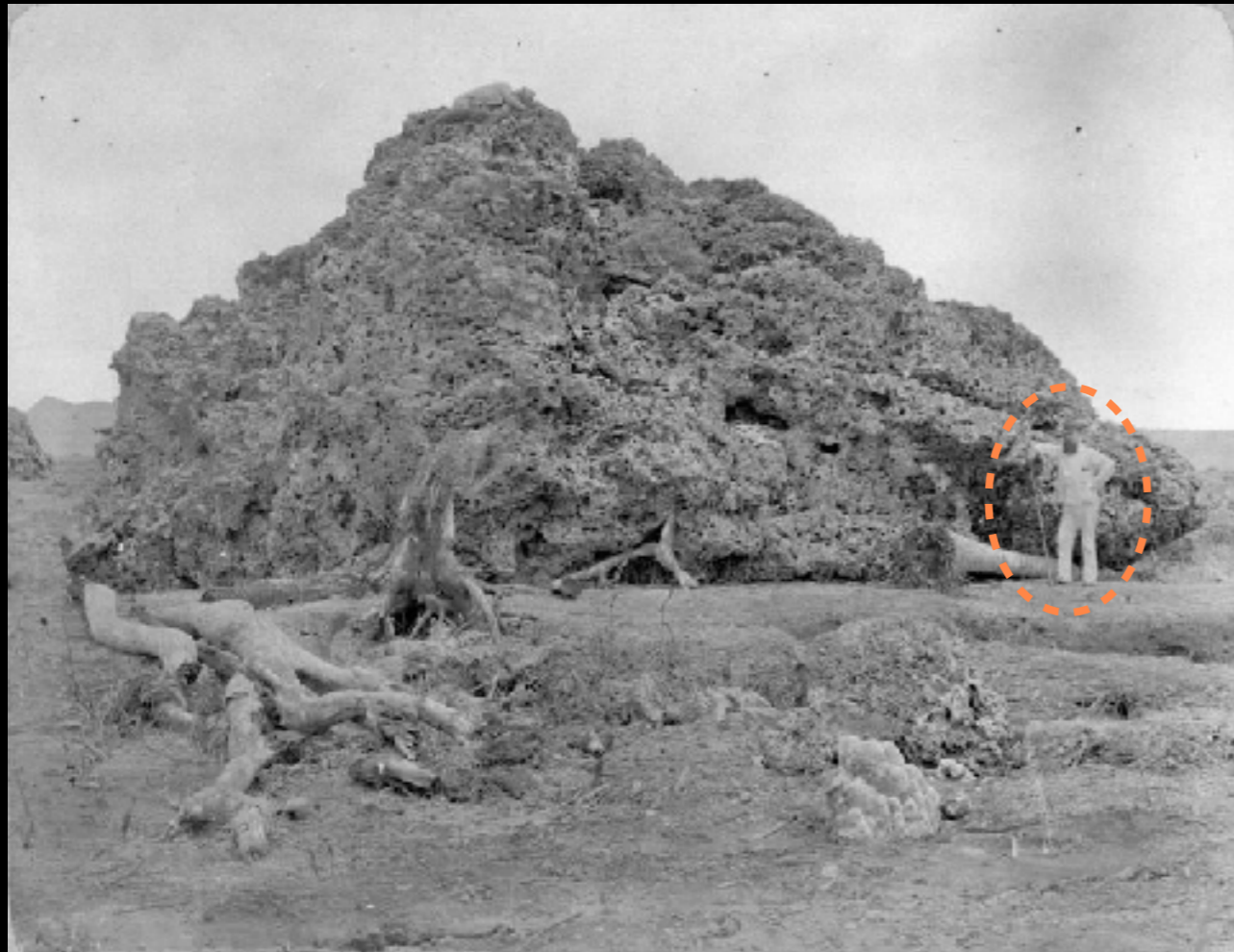
Ilhas de Krakatau

Ilhas de Krakatau



Sertung, Panjang, e Rakata: remanescentes de uma única ilha que sofreu uma explosão vulcânica em 1883.

Ilhas de Krakatau



Sertung, Panjang, e Rakata: remanescentes de uma única ilha que sofreu uma explosão vulcânica em 1883.

Rápida re-colonização de espécies de pássaros

Formação das ilhas em 1883



Rakata

	Total
1908	13
1919-1921	31
1932-1934	30

Sertung

	Total
1908	1
1919-1921	29
1932-1934	34

Sertung Panjang

Anak Krakatau

Rakata

"Turnover" de espécies

Rakata

	Total
1908	13
1919-1921	31
1932-1934	30

	Extinções	Colonizações
1908 a 1919-1921	2	20
1919-1921 a 1932-1934	5	4

Sertung

	Total
1908	1
1919-1921	29
1932-1934	34

	Extinções	Colonizações
1908 a 1919-1921	0	28
1919-1921 a 1932-1934	2	7

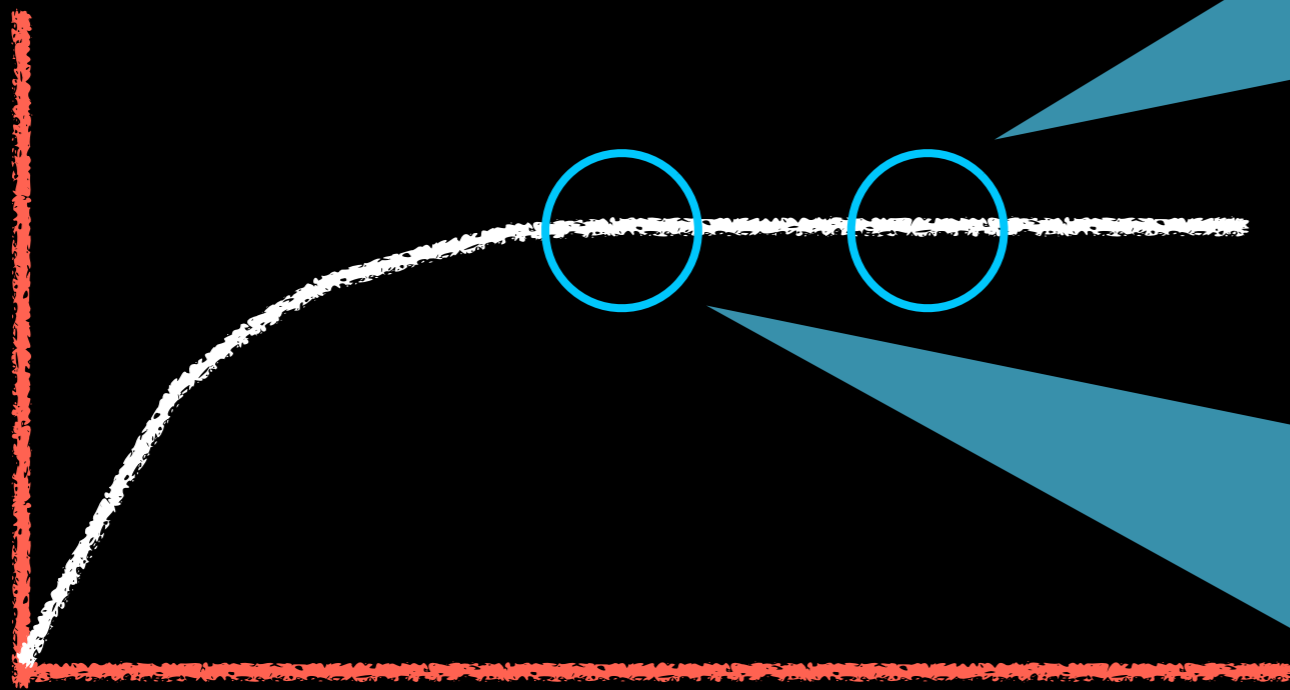
Sertung Panjang

Anak Krakatau

Rakata

"Turnover" de espécies

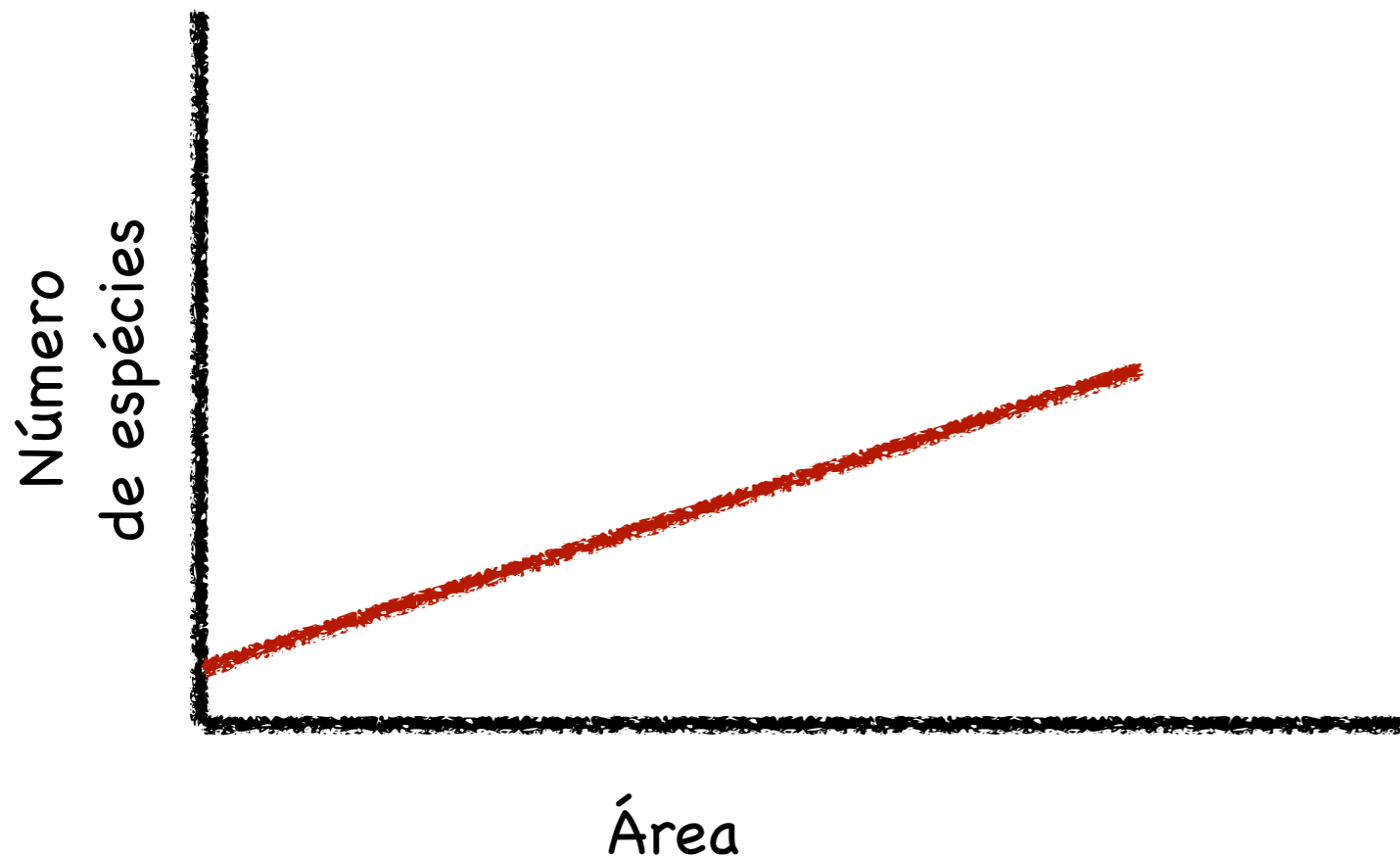
Número de espécies



Tempo

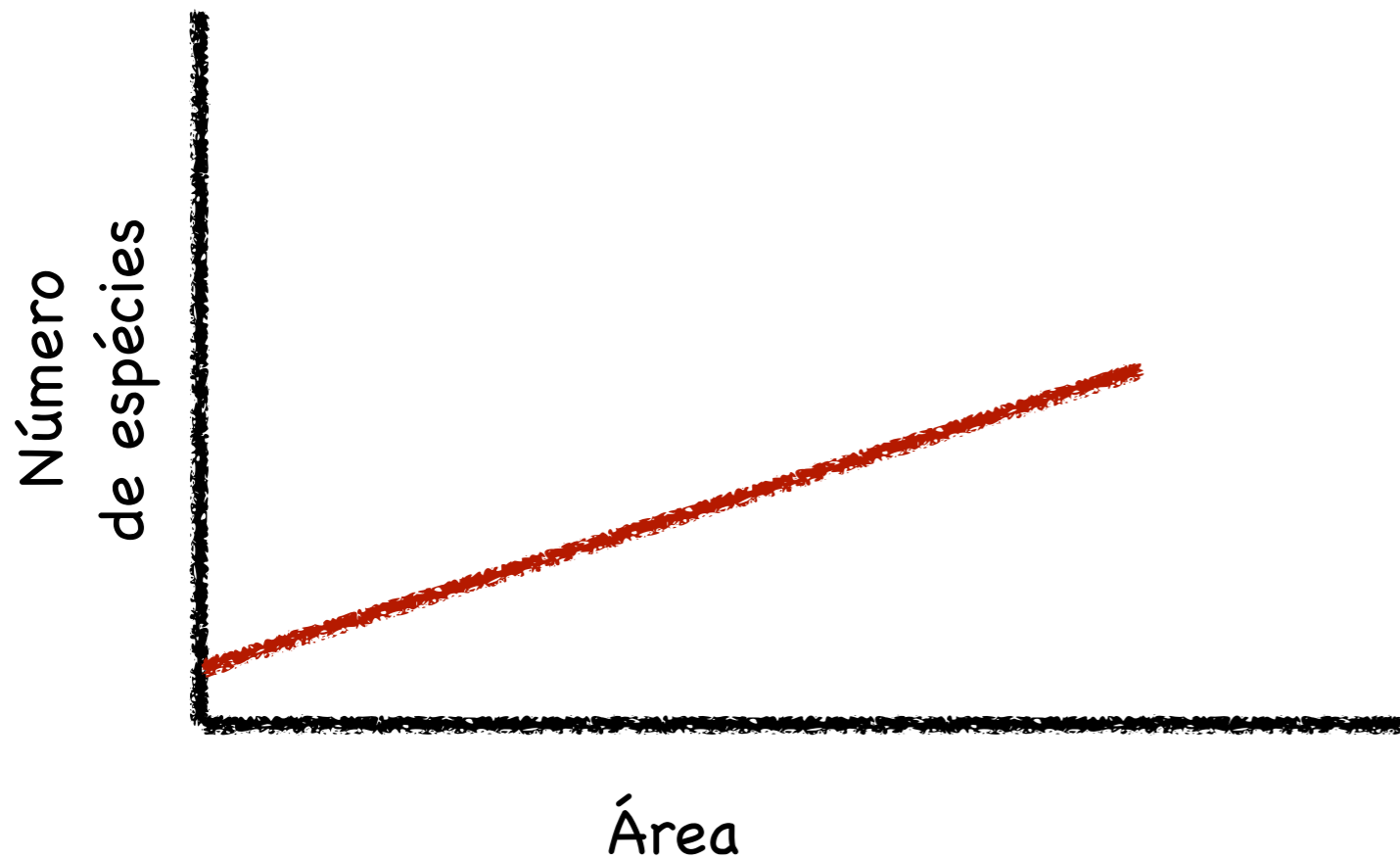


Padrões que motivaram uma nova Teoria



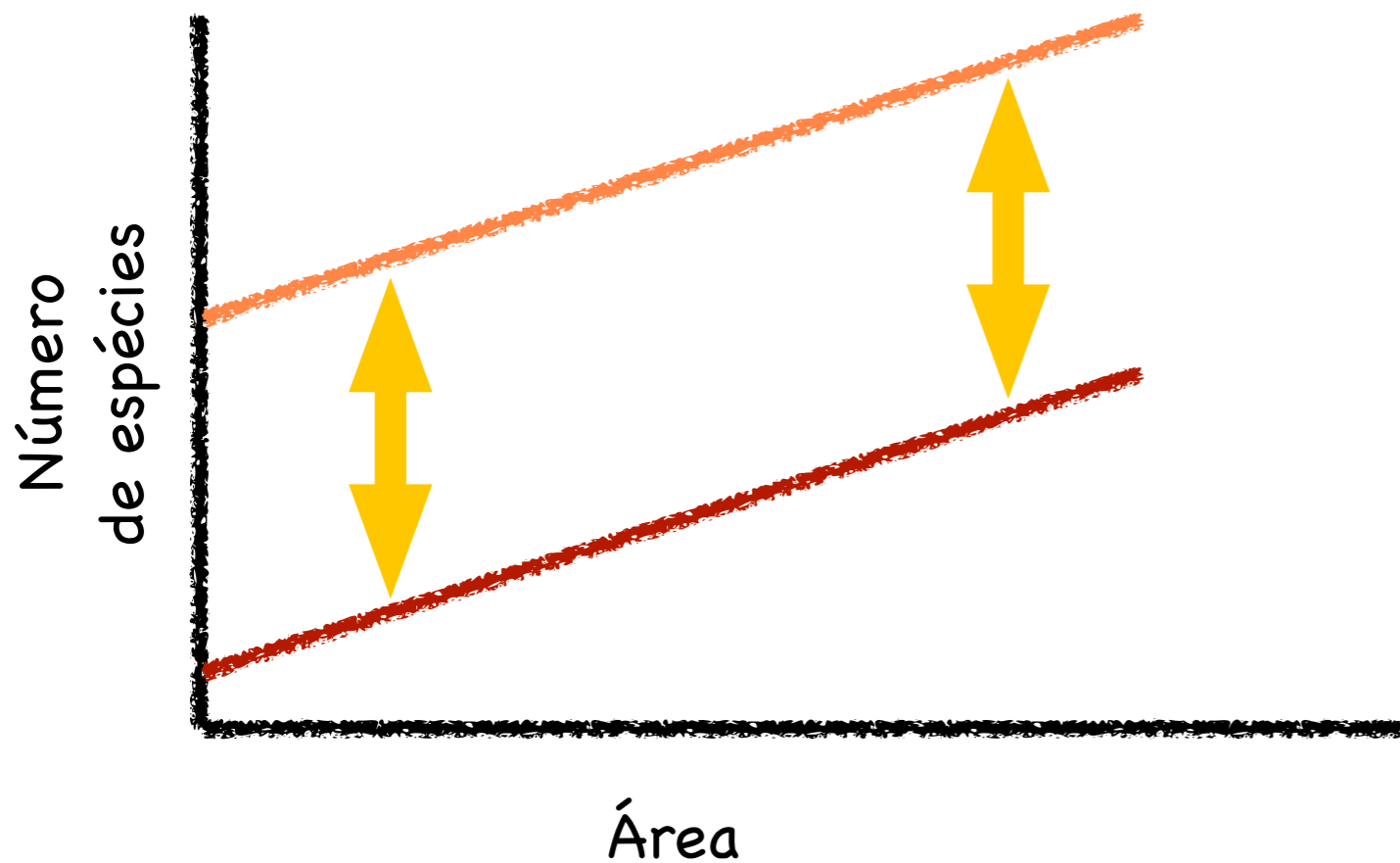
1 - Relação espécie area é universal.

“Uma das poucas leis da ecologia de comunidades.” Schoener (1976)



1 - Relação espécie área é universal.

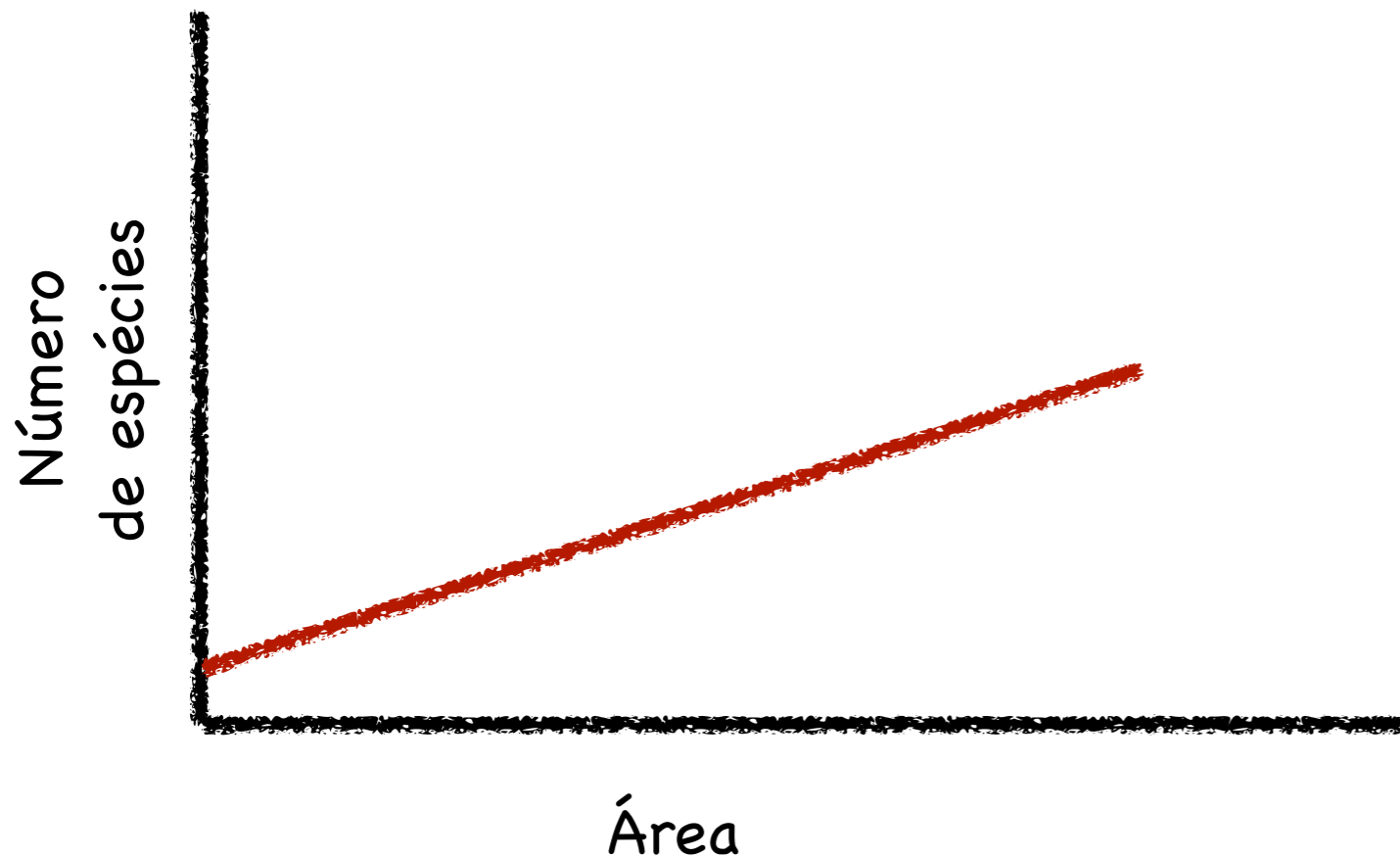
Padrões que motivaram uma nova Teoria



1 - Relação espécie área é universal.

2- Efeito do isolamento.

Padrões que motivaram uma nova Teoria

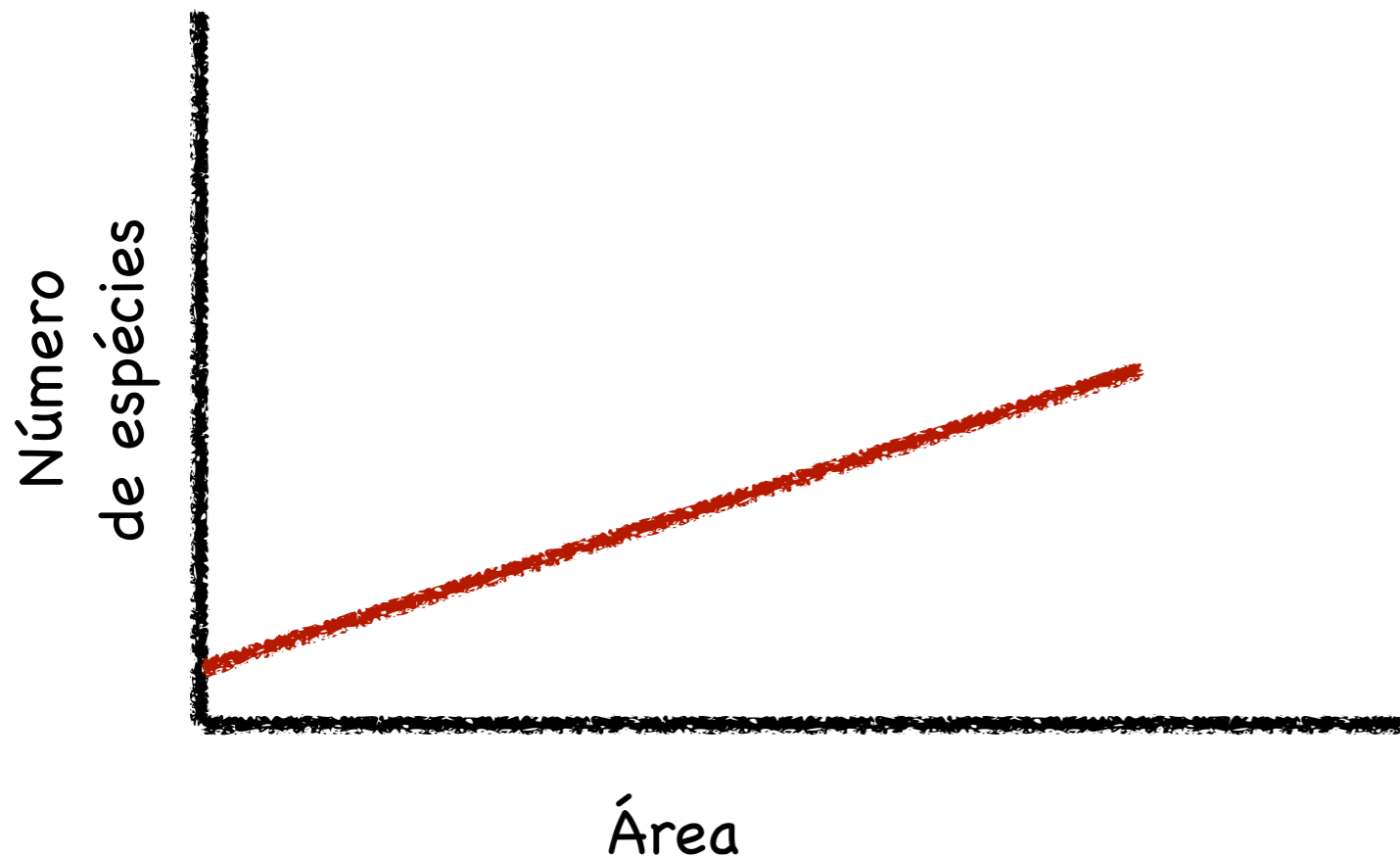


1 - Relação espécie área é universal.

2- Efeito do isolamento.

3- Riqueza parece se estabilizar rapidamente, apesar de continuarem ocorrendo imigrações e extinções

Precisamos de uma teoria para explicar!!!

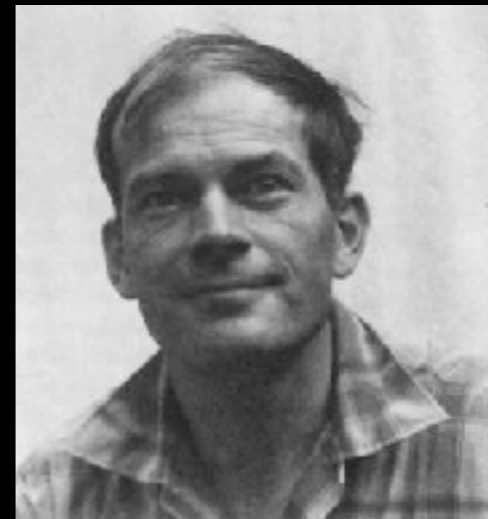
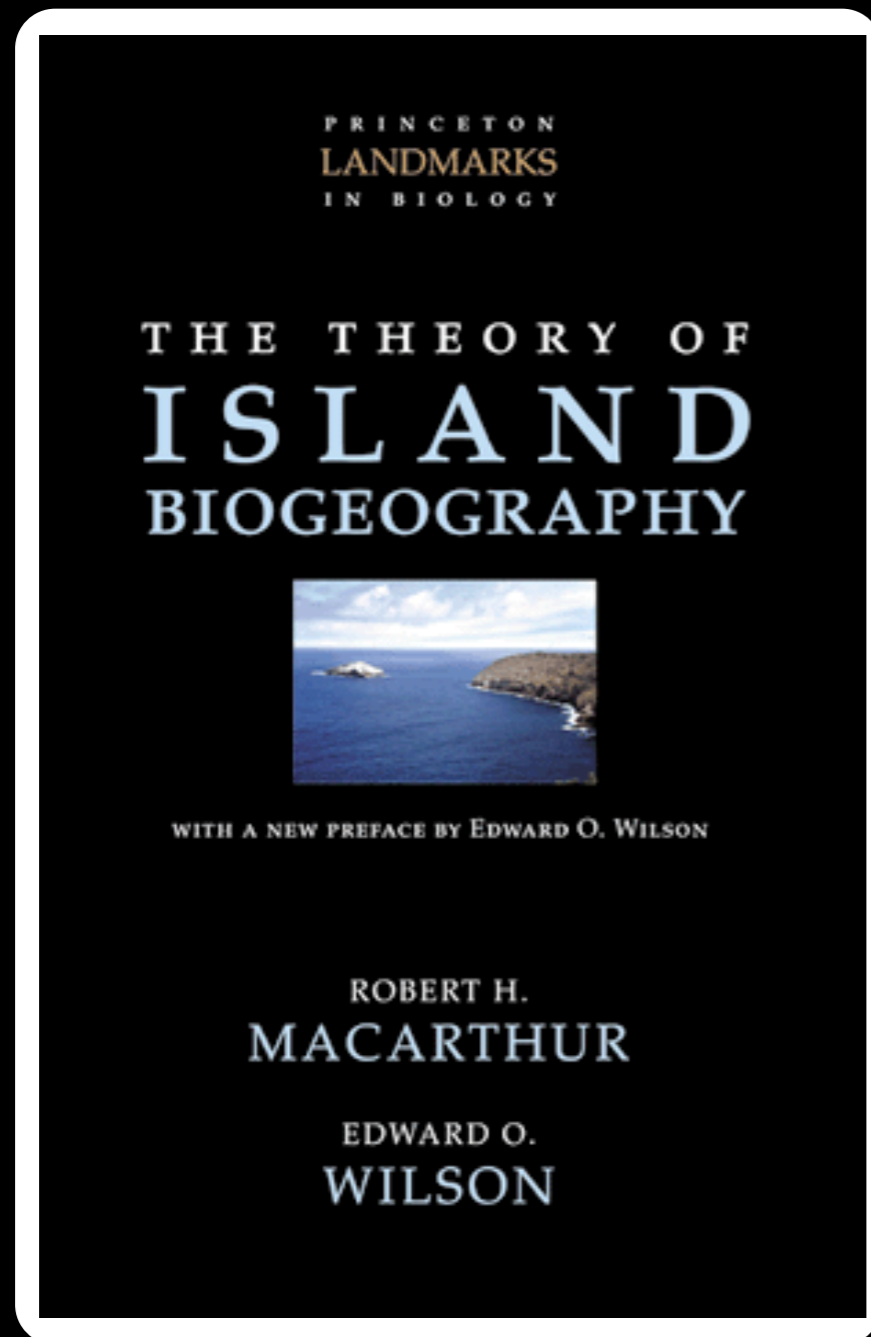


1 - Relação espécie área é universal.

2- Efeito na distância.

3- Riqueza parece se estabilizar rapidamente, apesar de continuarem ocorrendo imigrações e extinções

Teoria de Biogeografia de Ilhas



Robert H. MacArthur



Edward O. Wilson

1967

Teoria de Biogeografia de Ilhas

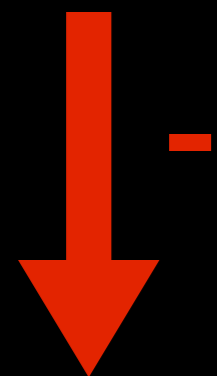
Ilha



Fonte de espécies



Número de imigrantes



Espécies que se extinguem

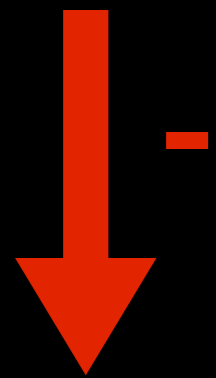
= Número de espécies

Teoria de Biogeografia de Ilhas

Ilha



Fonte de espécies



$$\frac{dS}{dt} = i_s - e_s$$

i_s = taxa de imigração

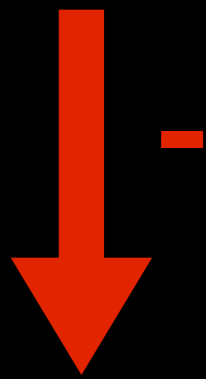
e_s = taxa de extinção

Definições

Ilha



Fonte de espécies



Taxa de imigração (i_s): taxa de chegada de espécies ainda não presentes na ilha por unidade de tempo

Taxa de extinção (e_s): taxa de perda de espécies já existentes em uma ilha por unidade de tempo

Teoria de Biogeografia de Ilhas



**KEEP
CALM
AND**

**Faça você
mesmo!**

Teoria de Biogeografia de Ilhas



KEEP
CALM
AND

Faça você
mesmo!

- Formular como a taxa de **imigração** varia de acordo com o número de espécies.
- Formular como a taxa de **extinção** varia de acordo com o número de espécies.
- Ser capaz de prever o equilíbrio de diversidade
- Ser capaz de explicar a relação entre número de espécies e a área de uma ilha

Taxa de imigração (i_s): taxa de chegada de espécies ainda não presentes na ilha por unidade de tempo



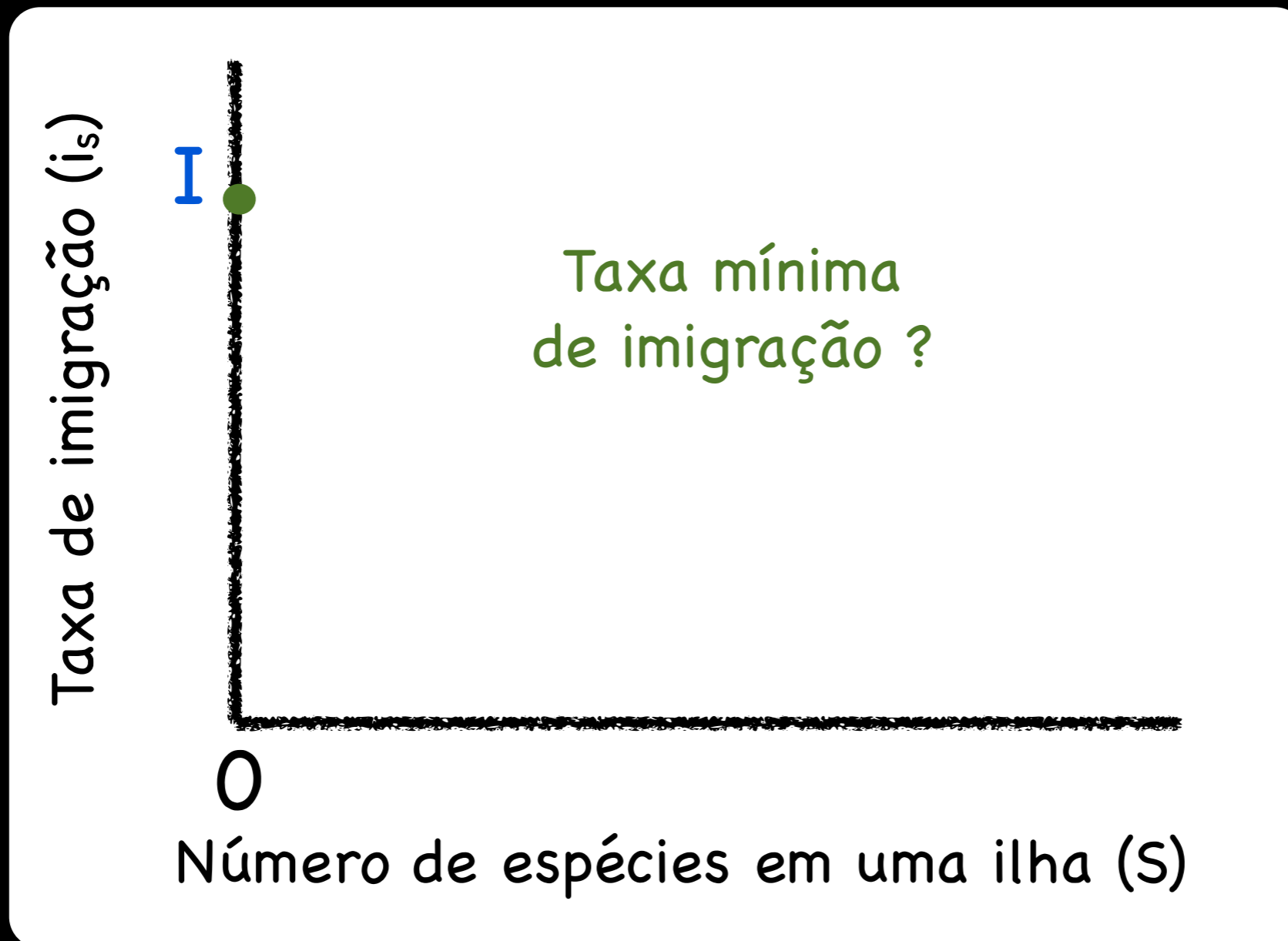
I = Taxa máxima de imigração

Taxa de imigração (i_s): taxa de chegada de espécies ainda não presentes na ilha por unidade de tempo



I = Taxa máxima de imigração

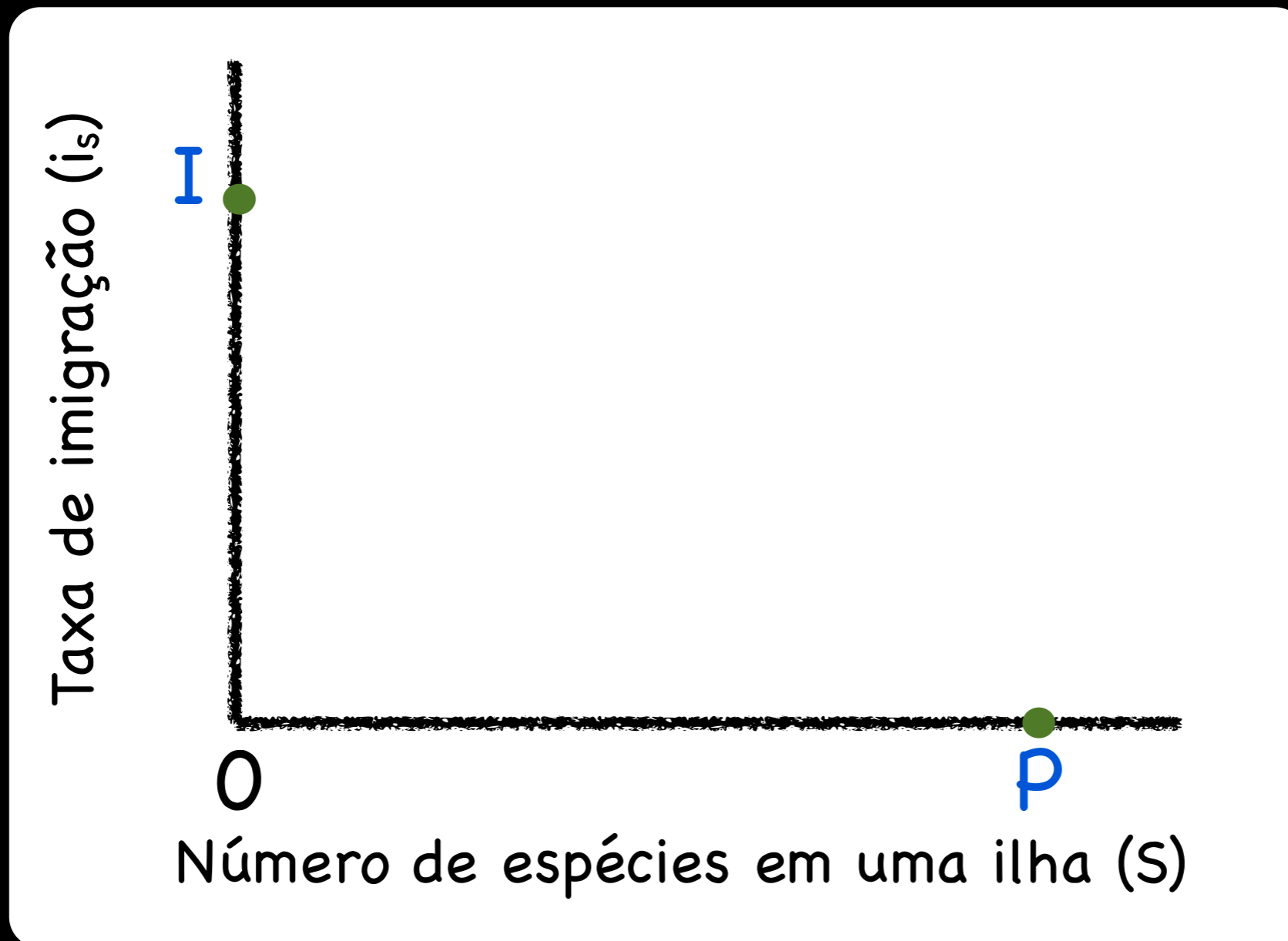
Taxa de imigração (i_s): taxa de chegada de espécies ainda não presentes na ilha por unidade de tempo



I = Taxa máxima de imigração

P = taxa mínima de imigração

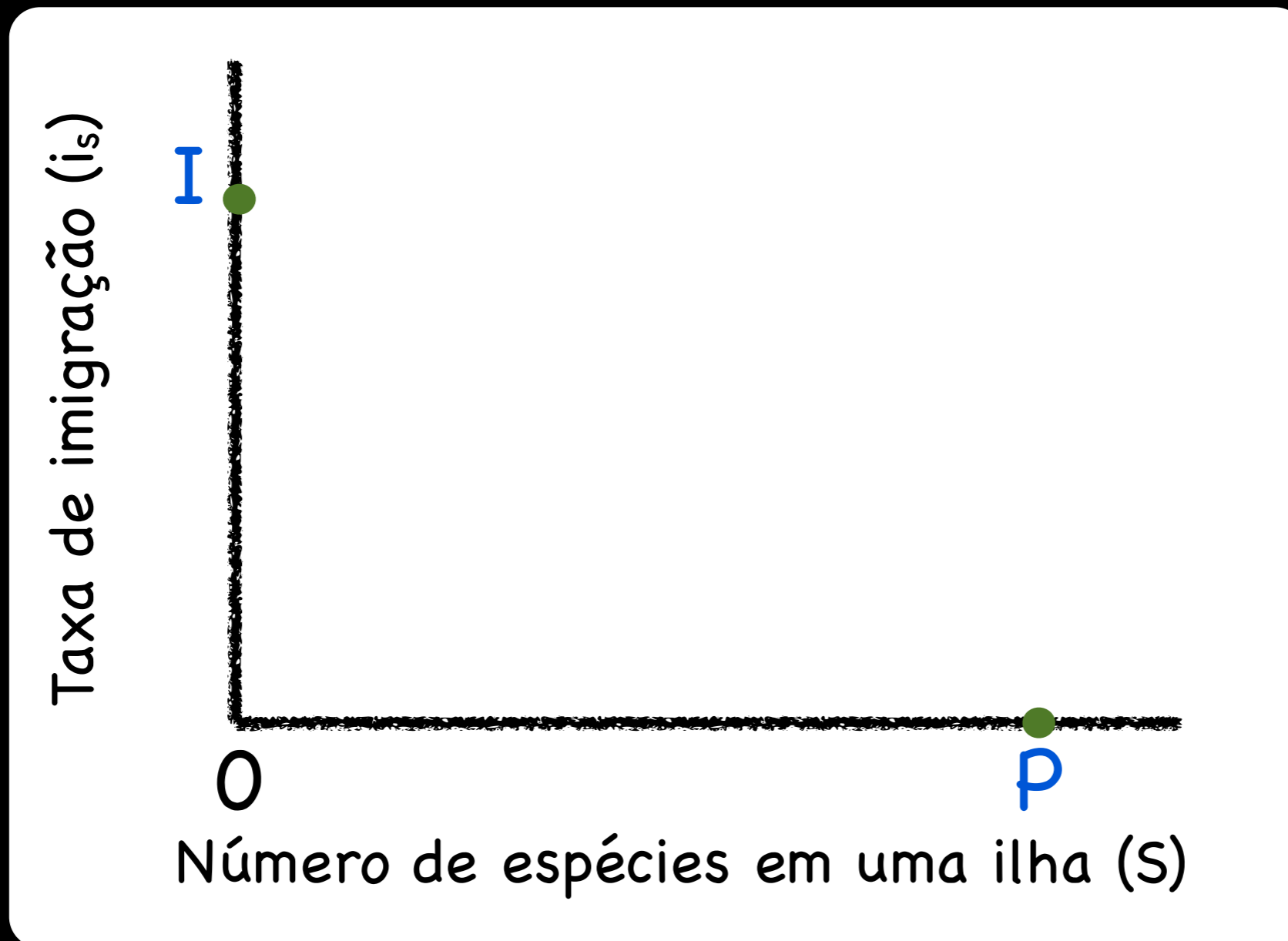
Taxa de imigração (i_s): taxa de chegada de espécies ainda não presentes na ilha por unidade de tempo



I = Taxa máxima de imigração

P = ?

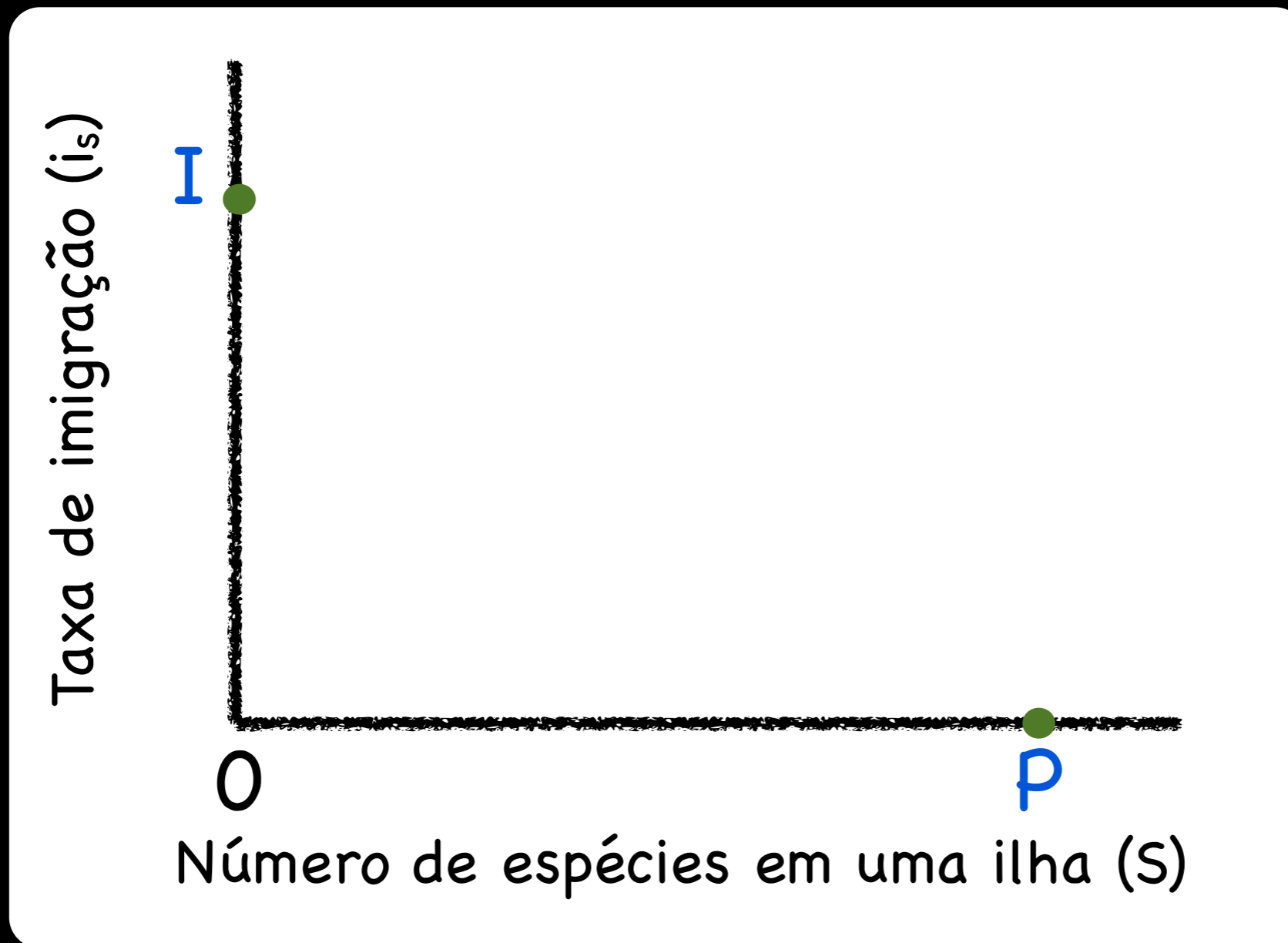
Taxa de imigração (i_s): taxa de chegada de espécies ainda não presentes na ilha por unidade de tempo



I = Taxa máxima de imigração

P = Número de espécies na "fonte"

Qual seria a forma mais simples de descrever a relação entre taxa de imigração e o número de espécies em uma ilha?

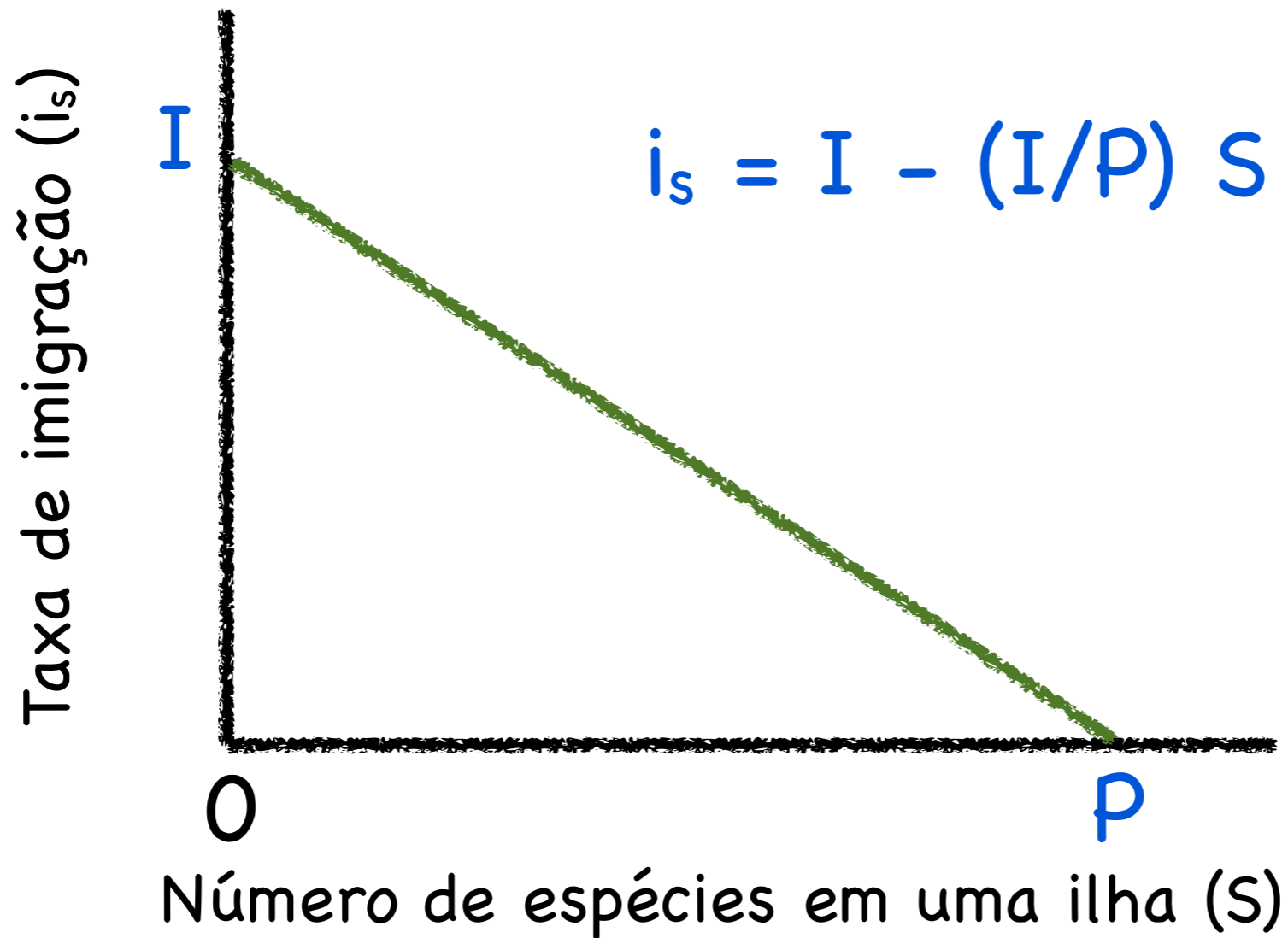


I = Taxa máxima de imigração

P = Número de espécies na "fonte"

Taxa de Imigração

$$y = a - b x$$



I = Taxa máxima de imigração

P = Número de espécies na "fonte"

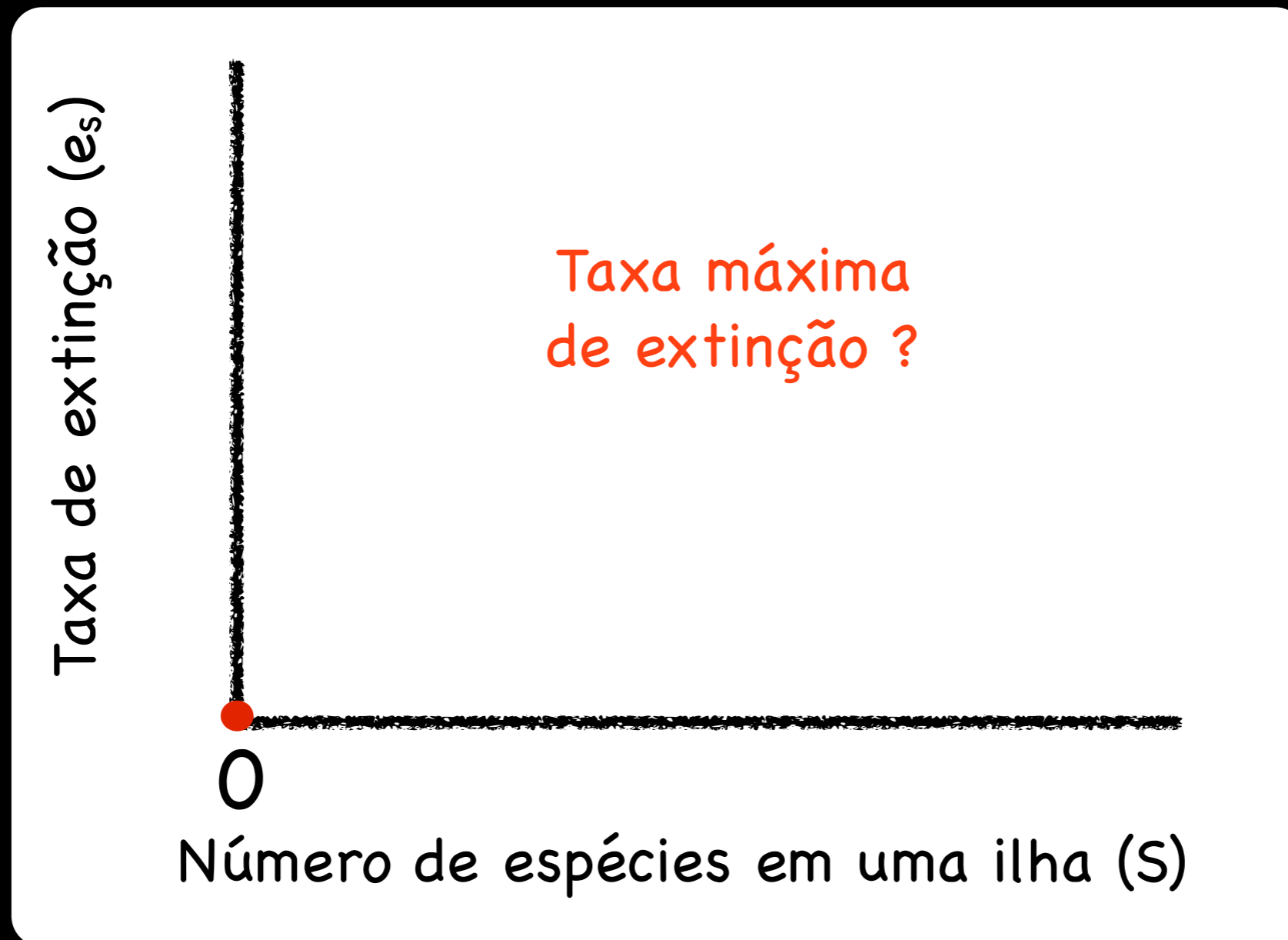
Taxa de extinção (e_s): taxa de perda de espécies já existentes em uma ilha por unidade de tempo



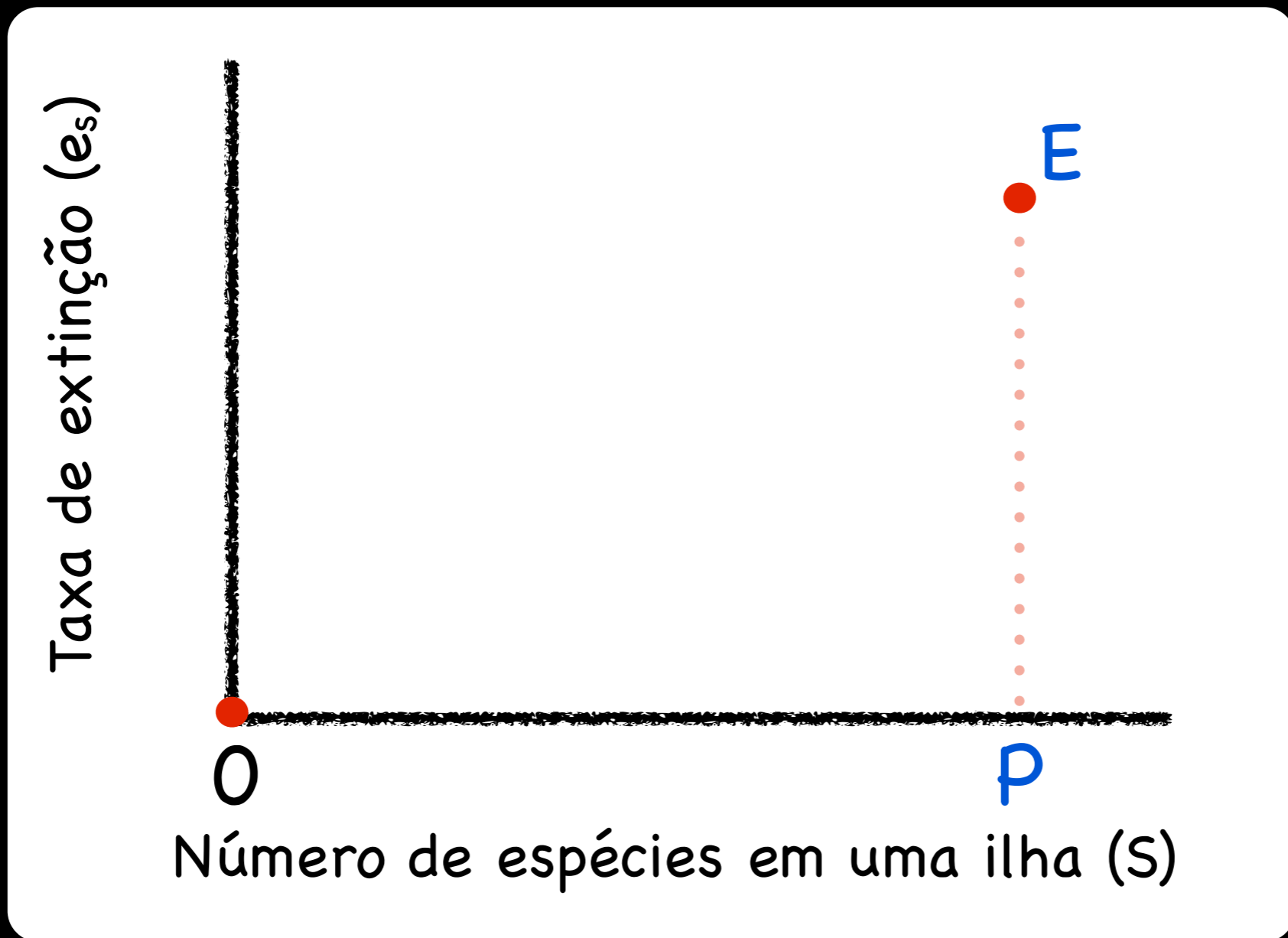
Taxa de extinção (e_s): taxa de perda de espécies já existentes em uma ilha por unidade de tempo



Taxa de extinção (e_s): taxa de perda de espécies já existentes em uma ilha por unidade de tempo



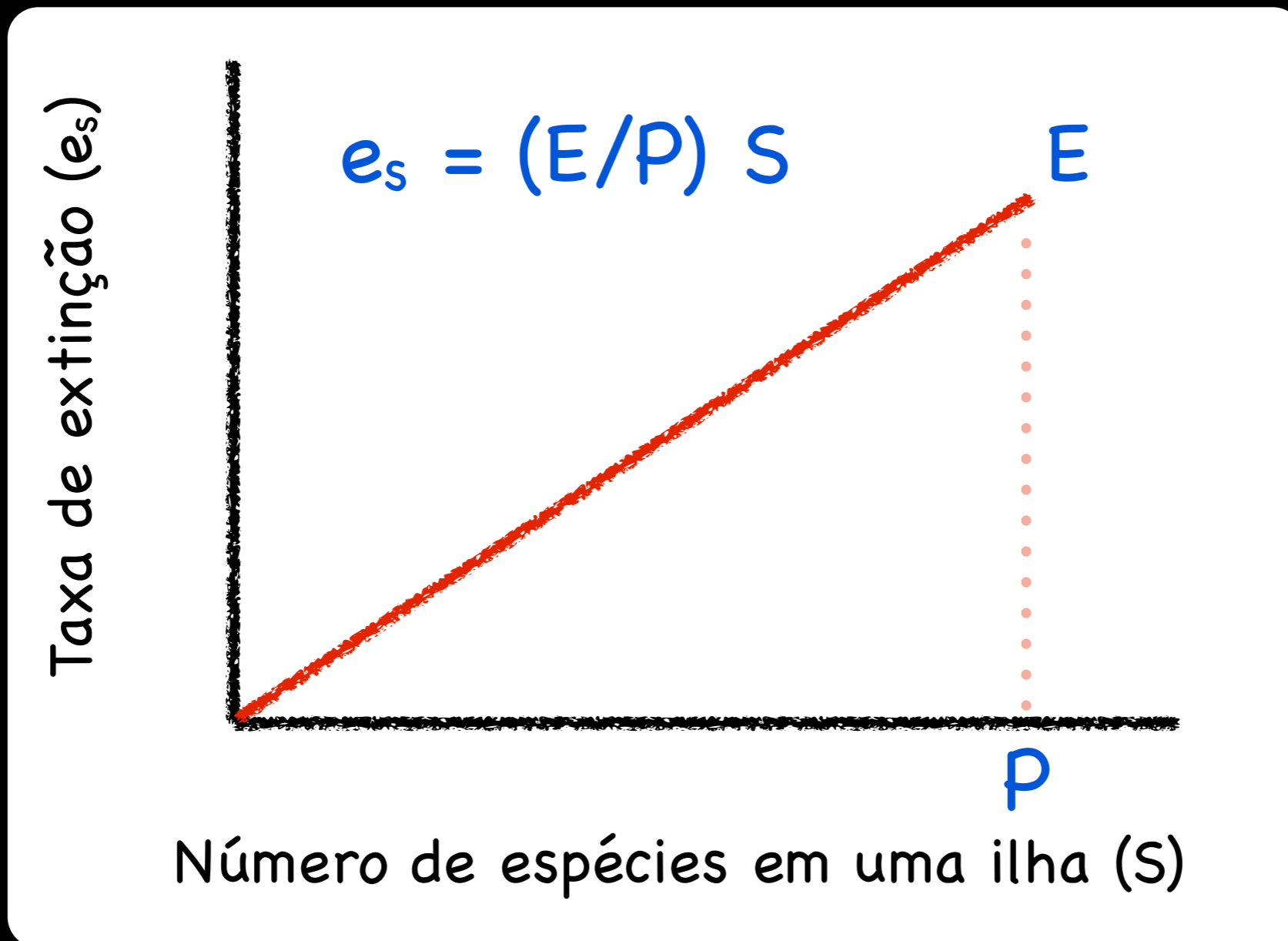
Taxa de Extinção



E = Taxa máxima de extinção

P = Número de espécies na "fonte"

Taxa de Extinção



E = Taxa máxima de extinção

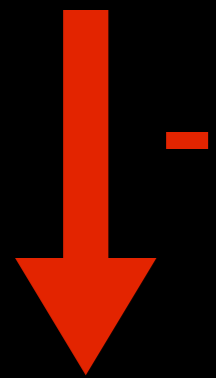
P = Número de espécies na "fonte"

Teoria de Biogeografia de Ilhas

Ilha



Fonte de espécies



$$\frac{dS}{dt} = i_s - e_s$$

i_s = taxa de imigração

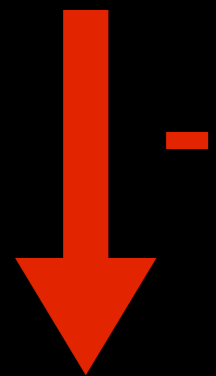
e_s = taxa de extinção

Teoria de Biogeografia de Ilhas

Ilha



Fonte de espécies



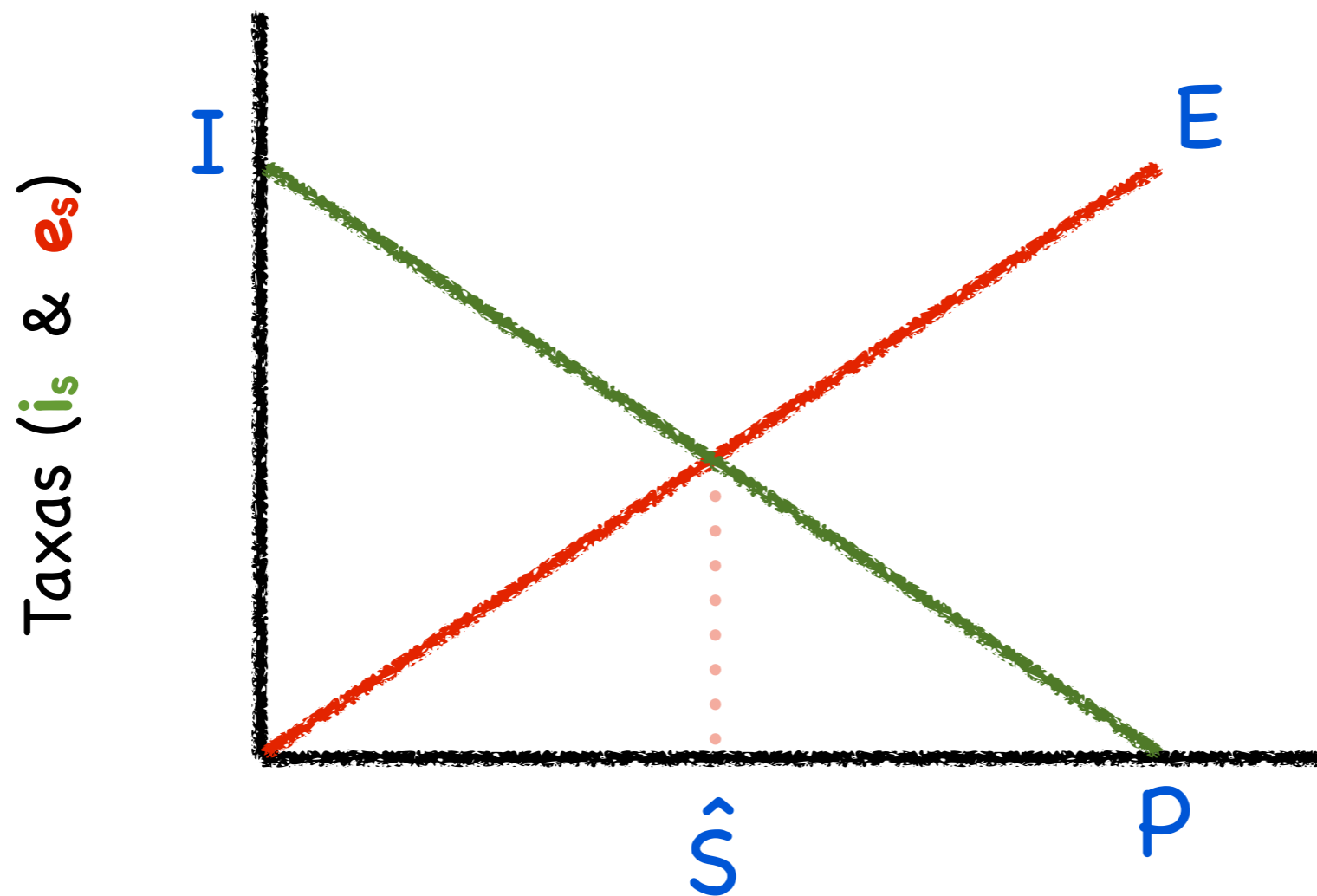
$$0 = i_s - e_s$$

$$i_s = e_s$$

i_s = taxa de imigração

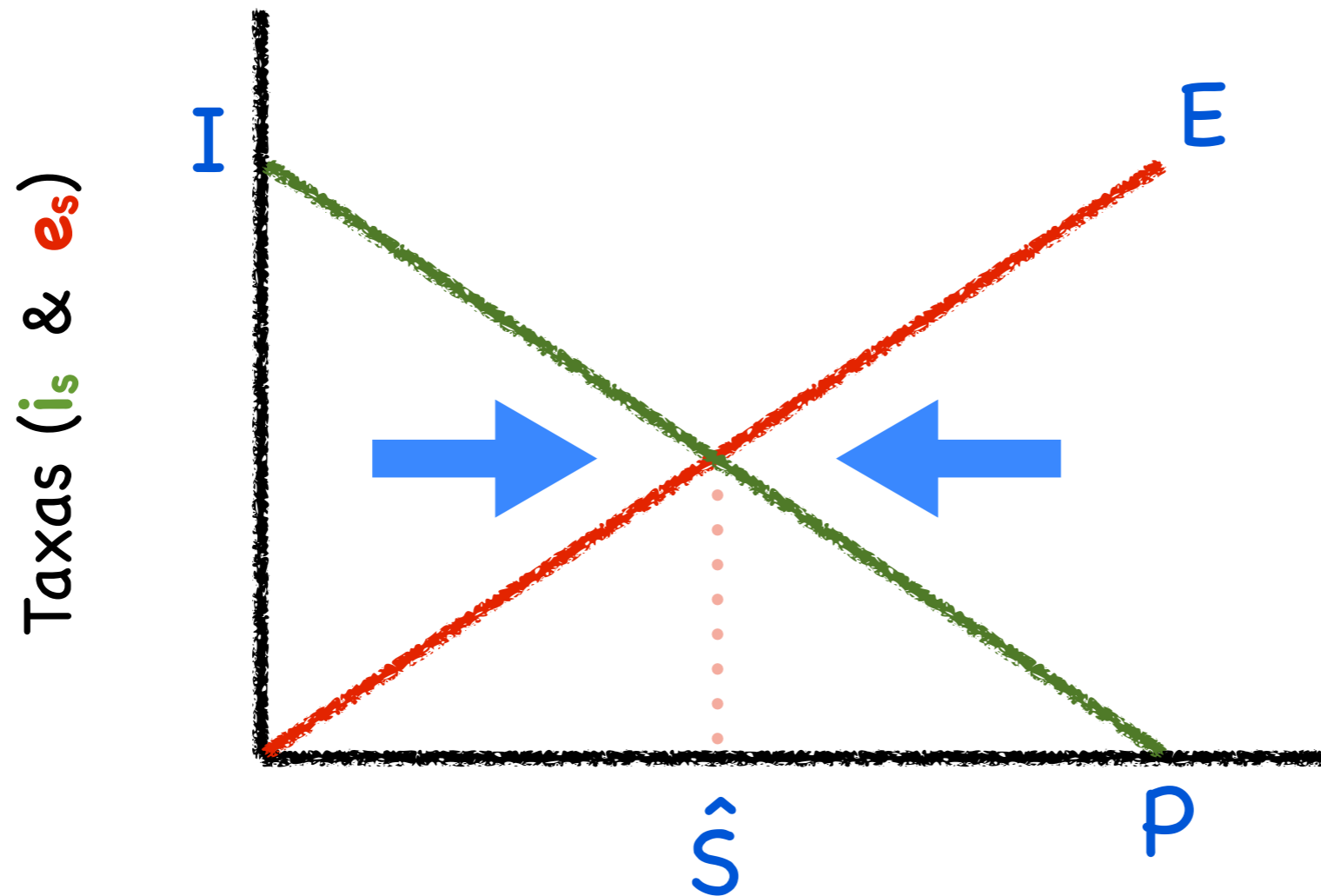
e_s = taxa de extinção

Equilíbrio de riqueza



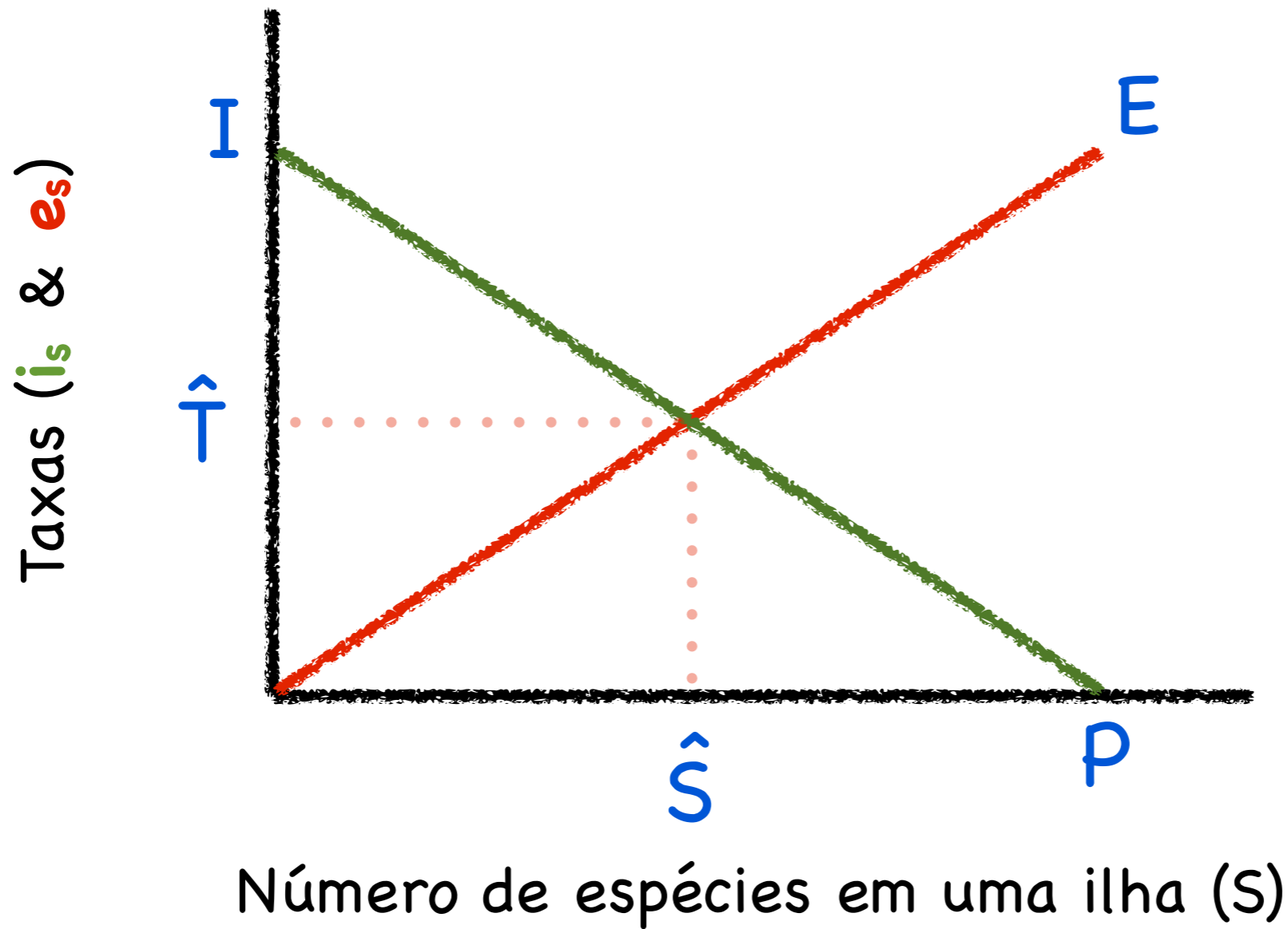
Número de espécies em uma ilha (S)

Equilíbrio Estável

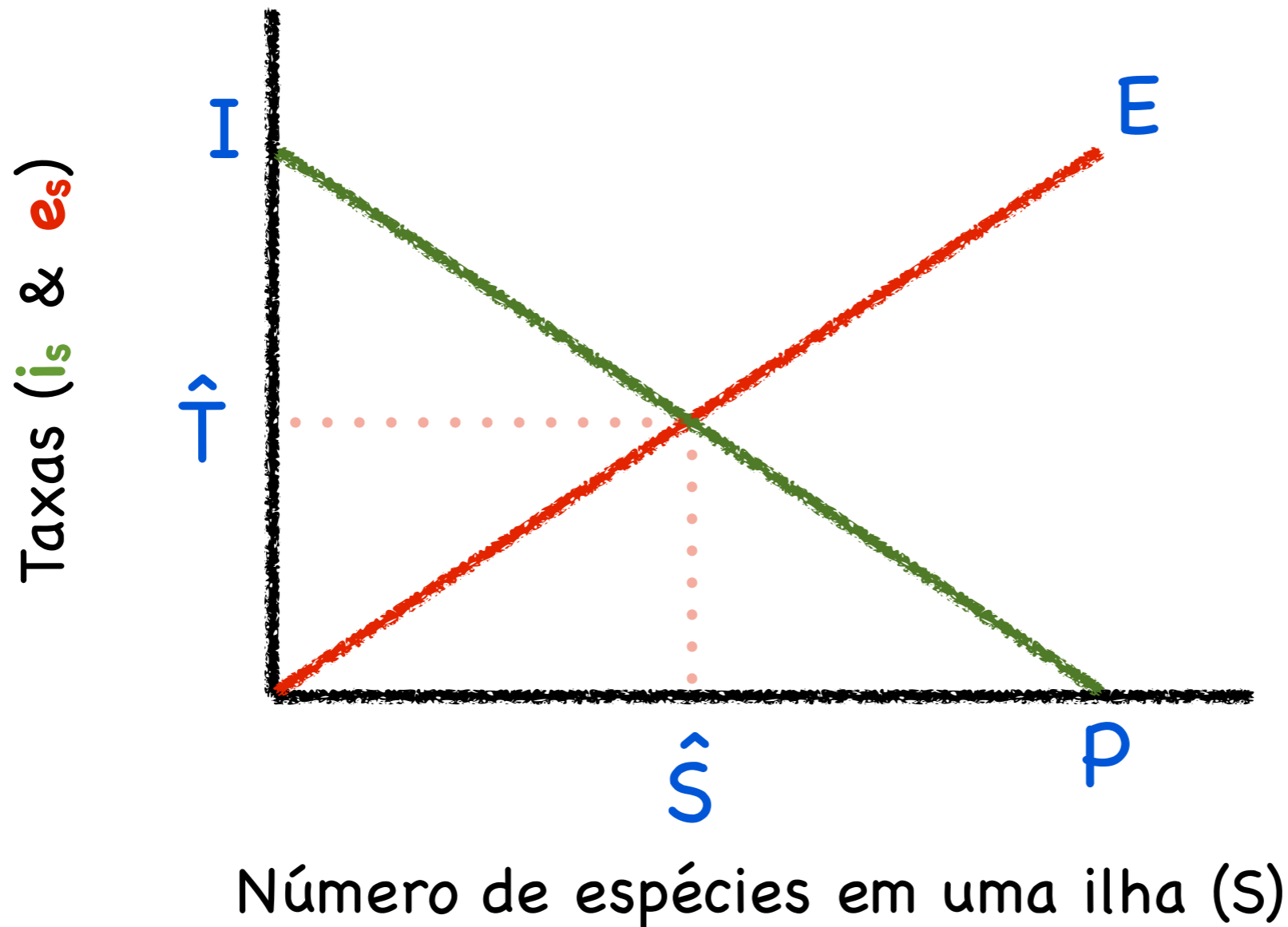


Número de espécies em uma ilha (S)

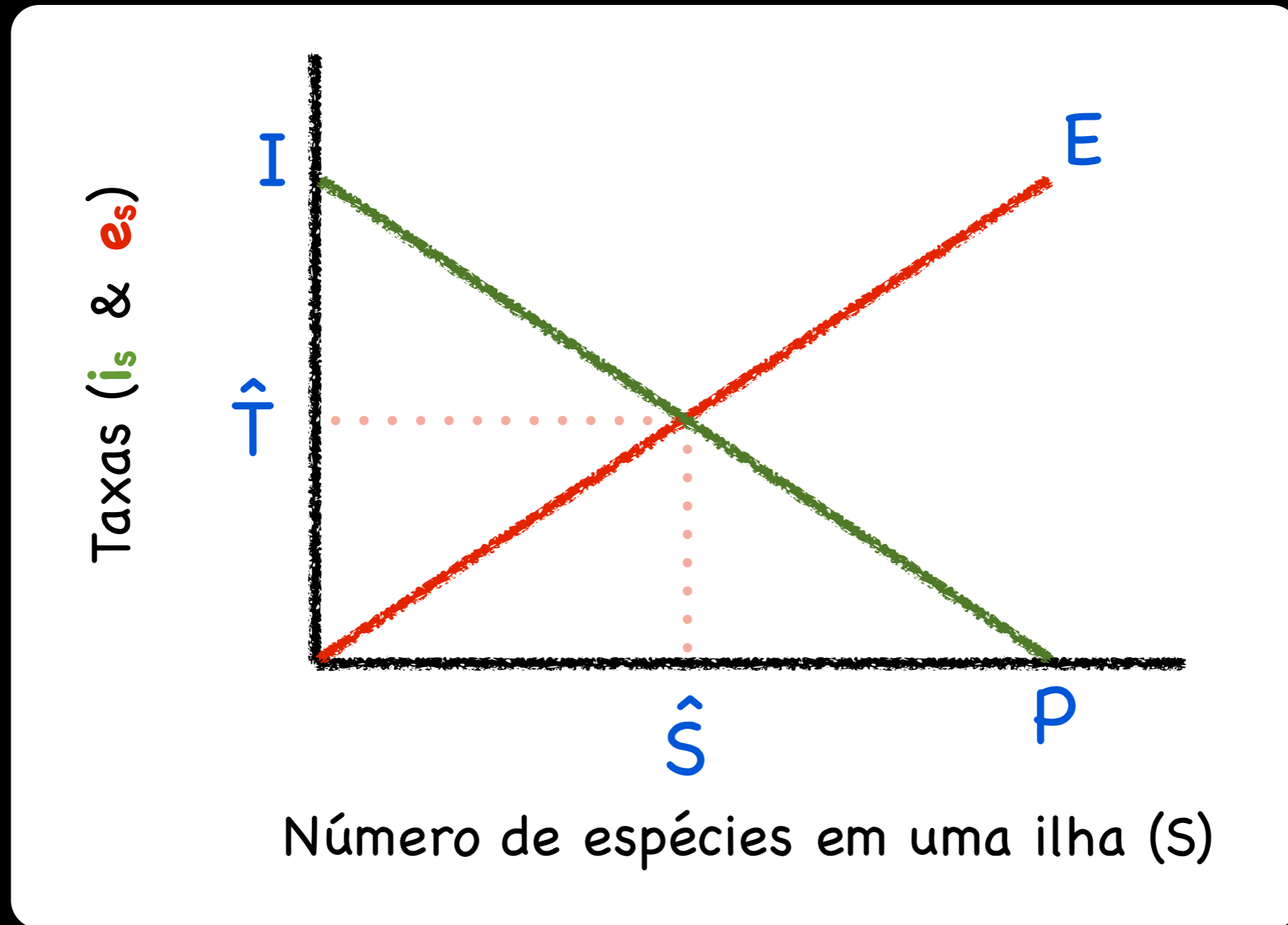
Equilíbrio de riqueza e Taxa de "Turnover"



Taxa de "Turnover": número de espécies chegando (ou desaparecendo) por unidade de tempo quando em equilíbrio

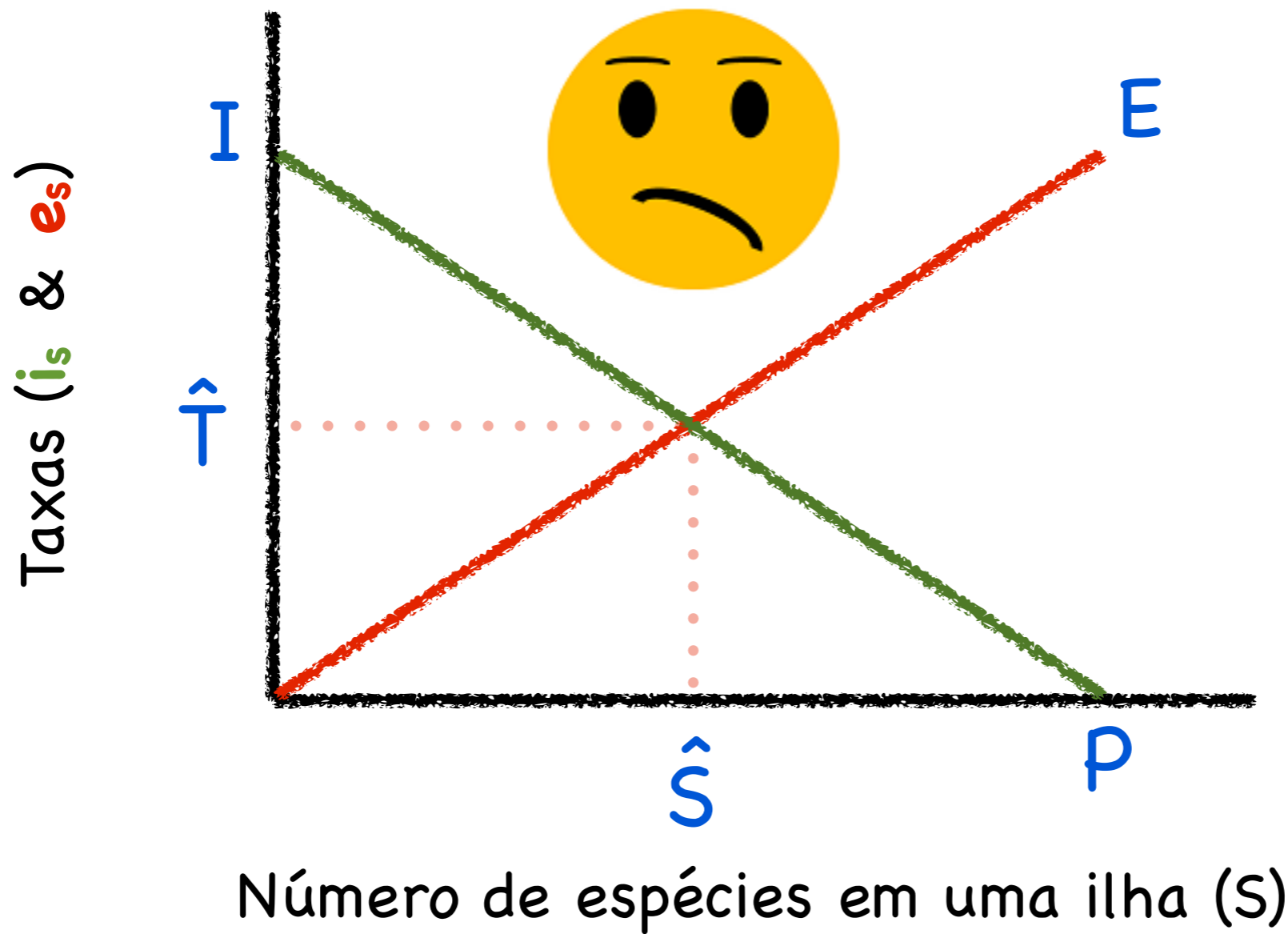


Equilíbrio dinâmico

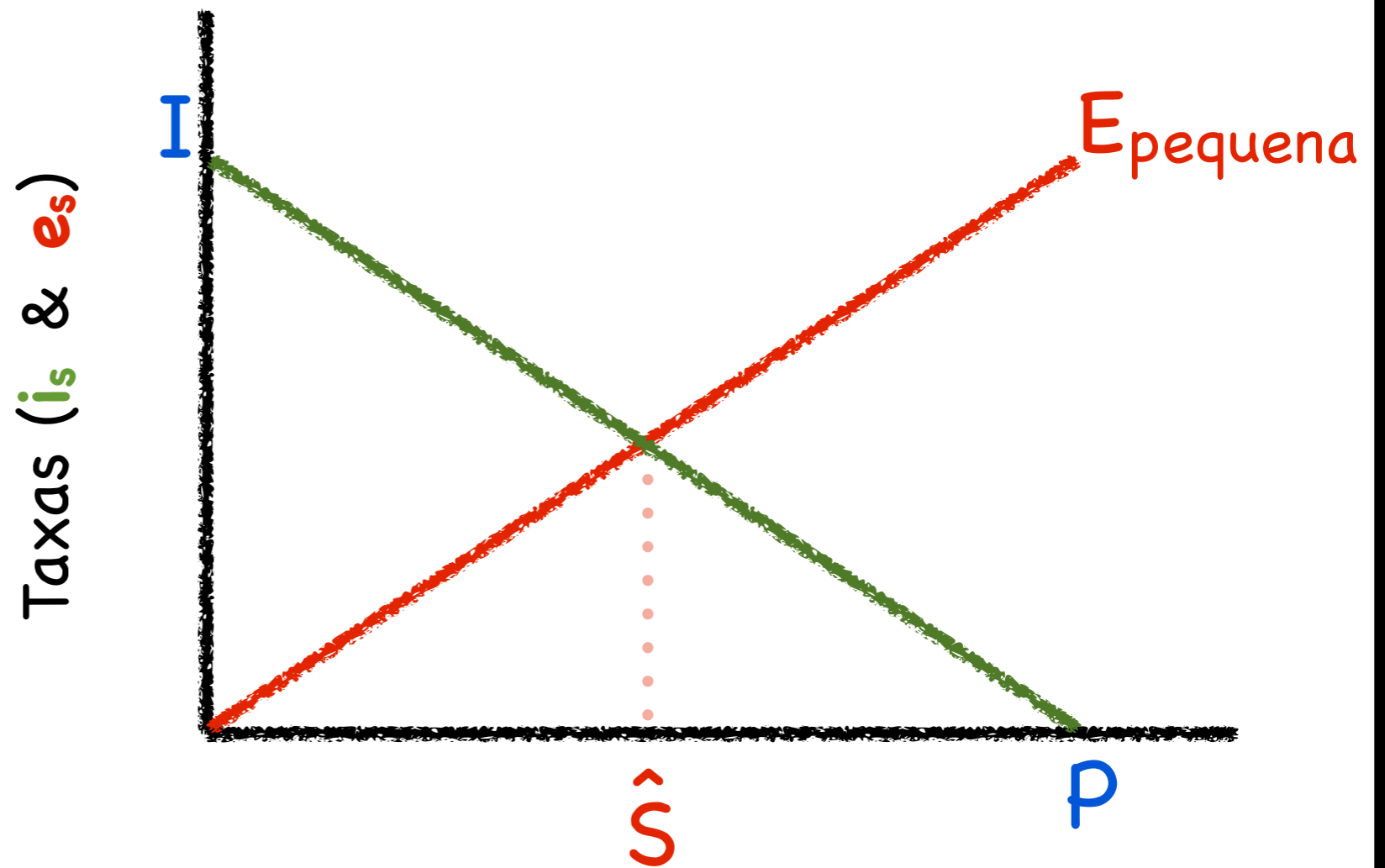


Equilíbrio chamado de dinâmico pois o balanço entre taxas de extinção e imigração geram um equilíbrio no número de espécies apesar da a composição de espécies se modificar continuamente. Continuam ocorrendo extinções e imigrações !!!

Mais ainda não explicamos a relação
entre área e riqueza!!!!

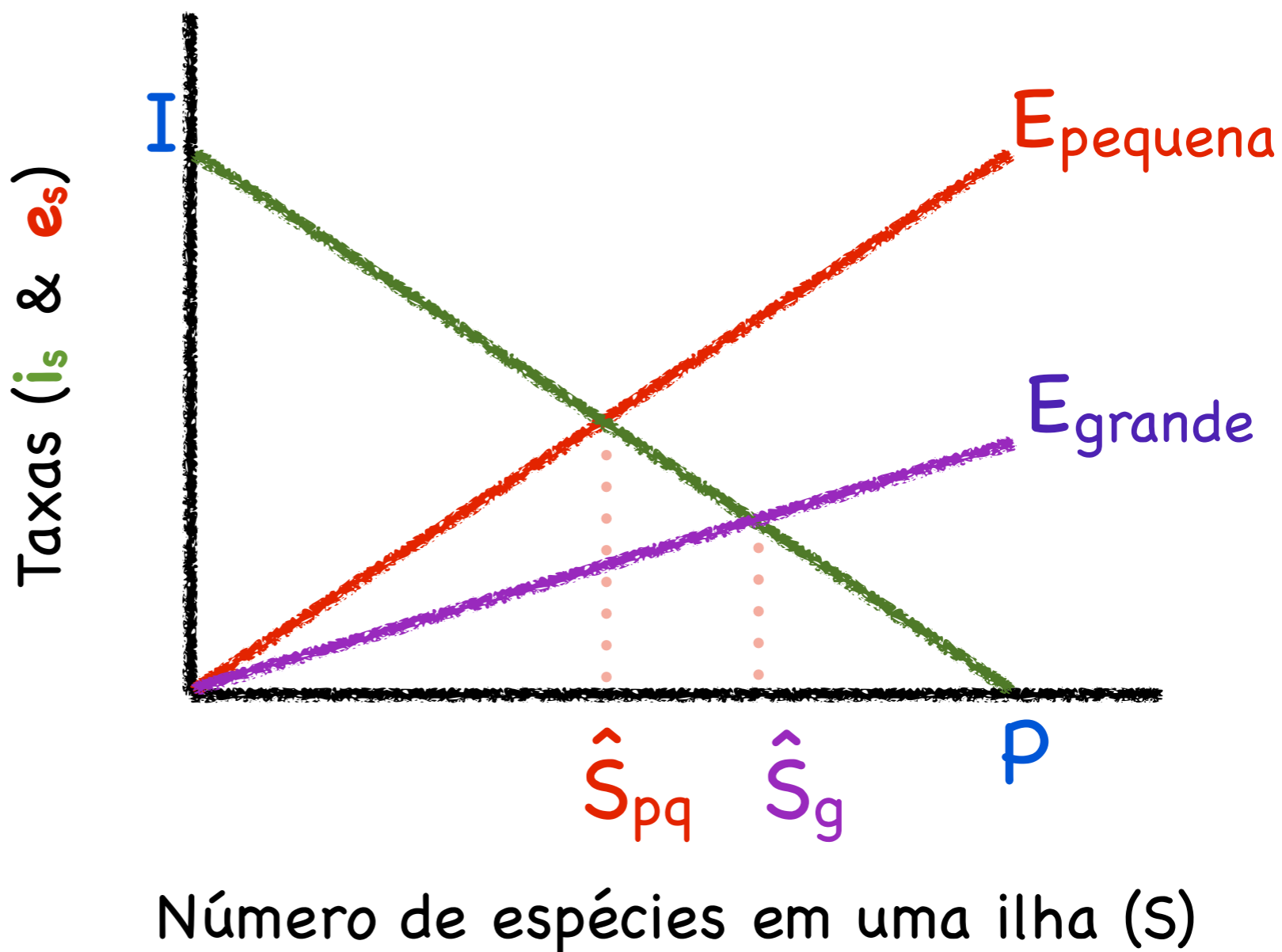
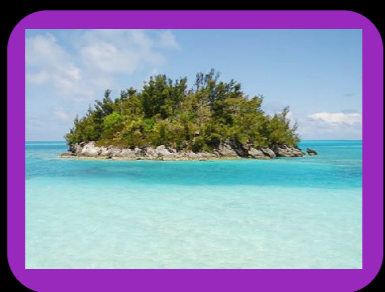


Efeito da Área



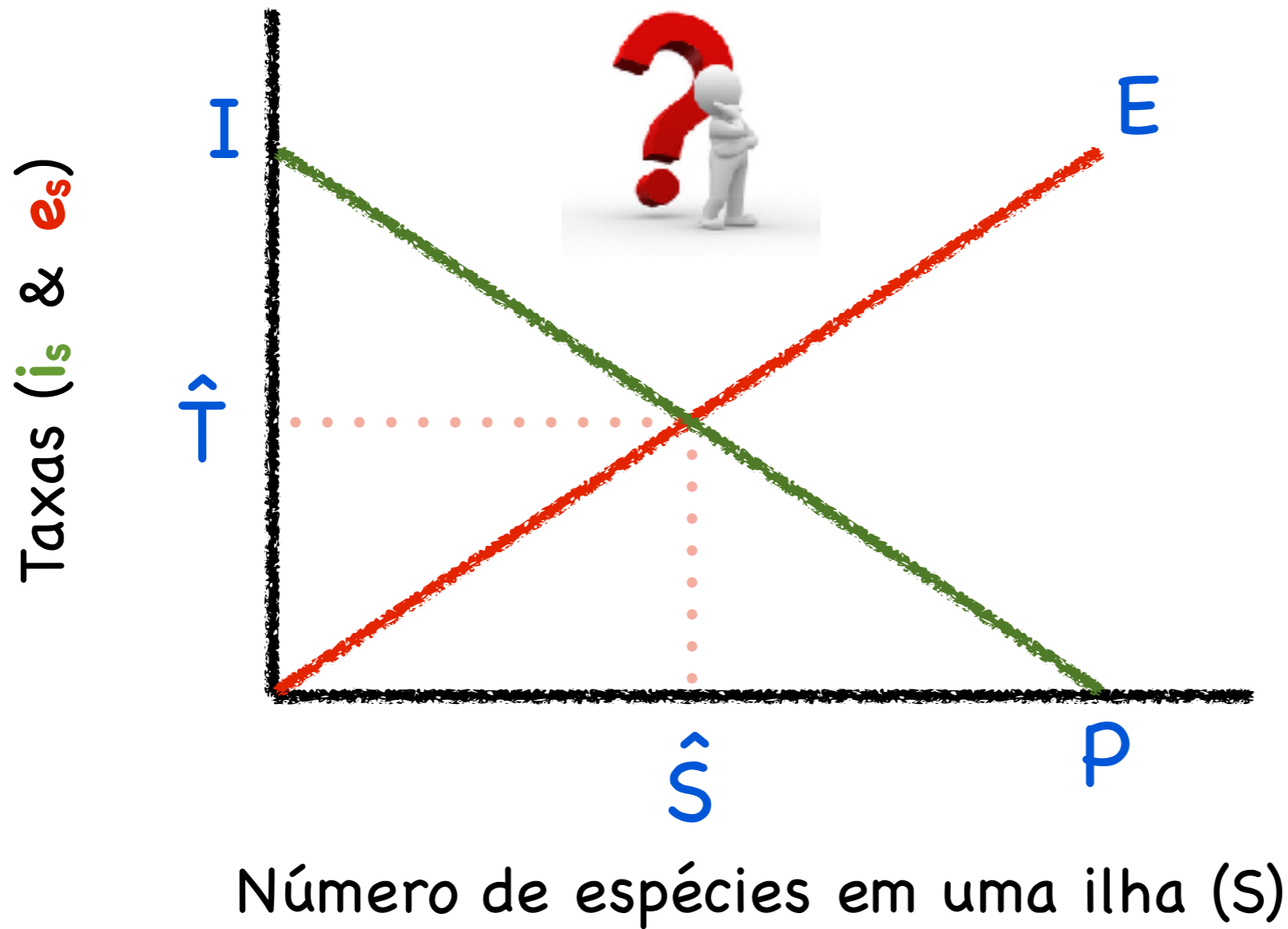
Número de espécies em uma ilha (S)

Efeito da Área

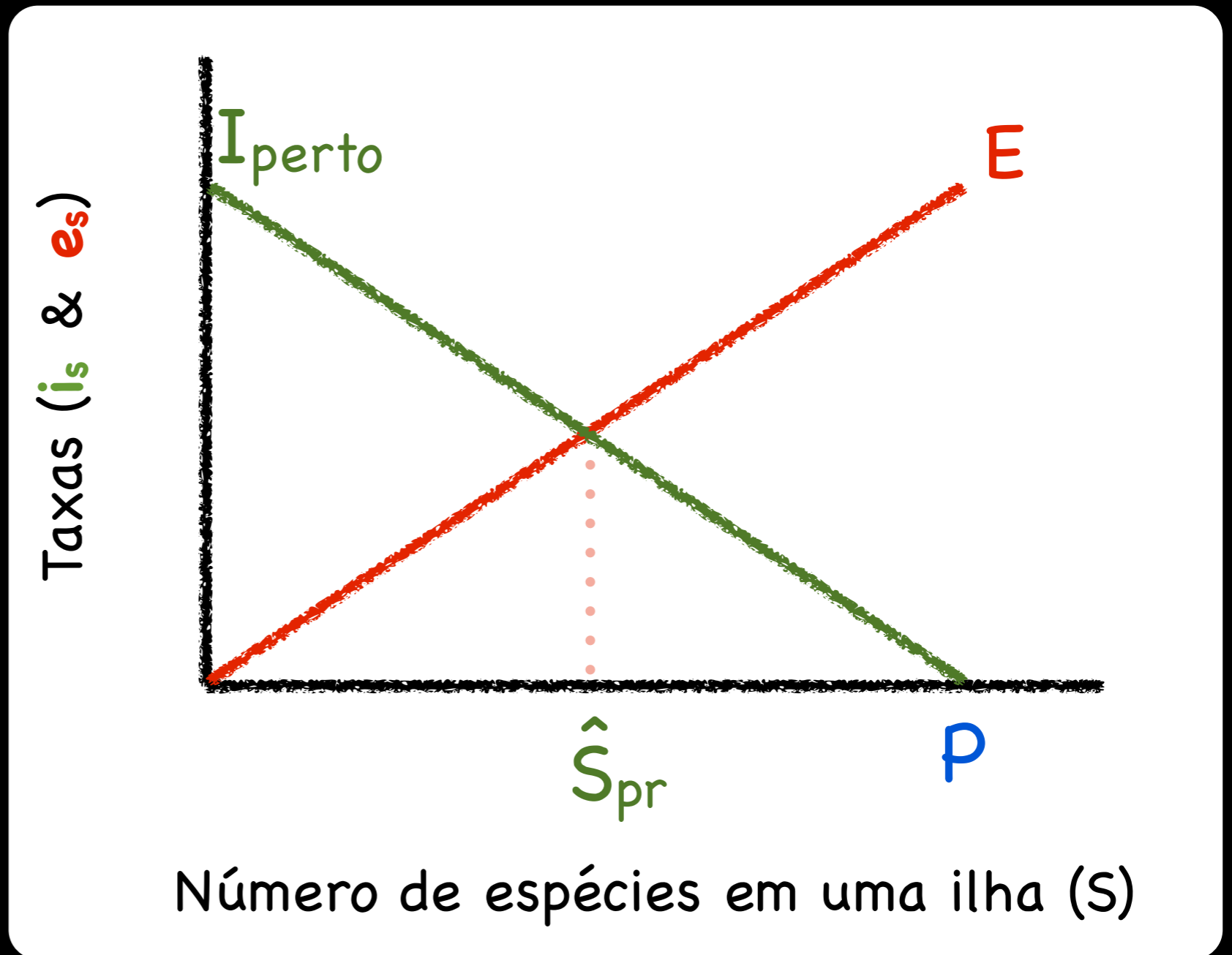


Ilhas menores tem populações menores e portanto maiores probabilidades de extinção.

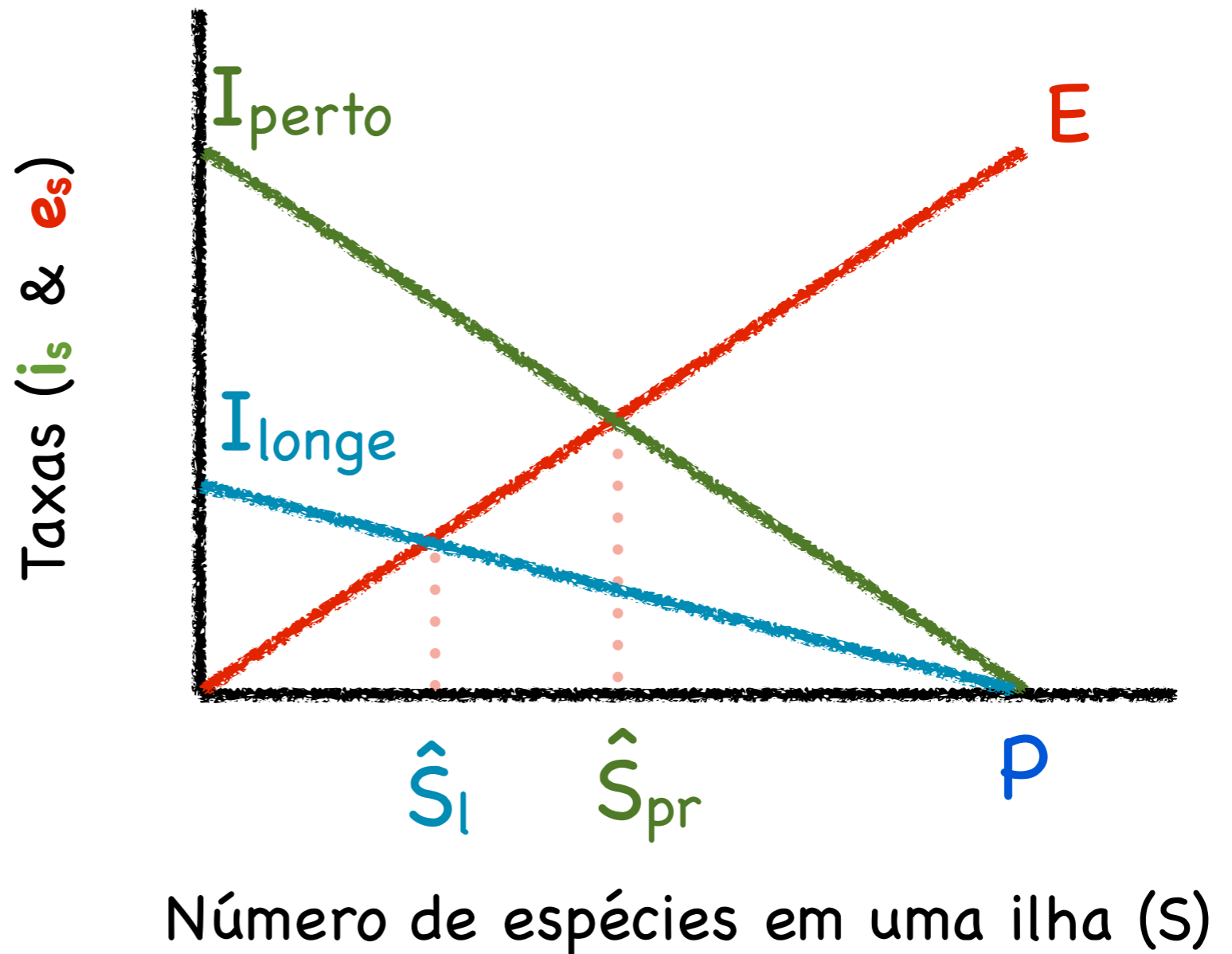
E como incorporar o efeito do isolamento?



Efeito do Isolamento



Efeito do Isolamento

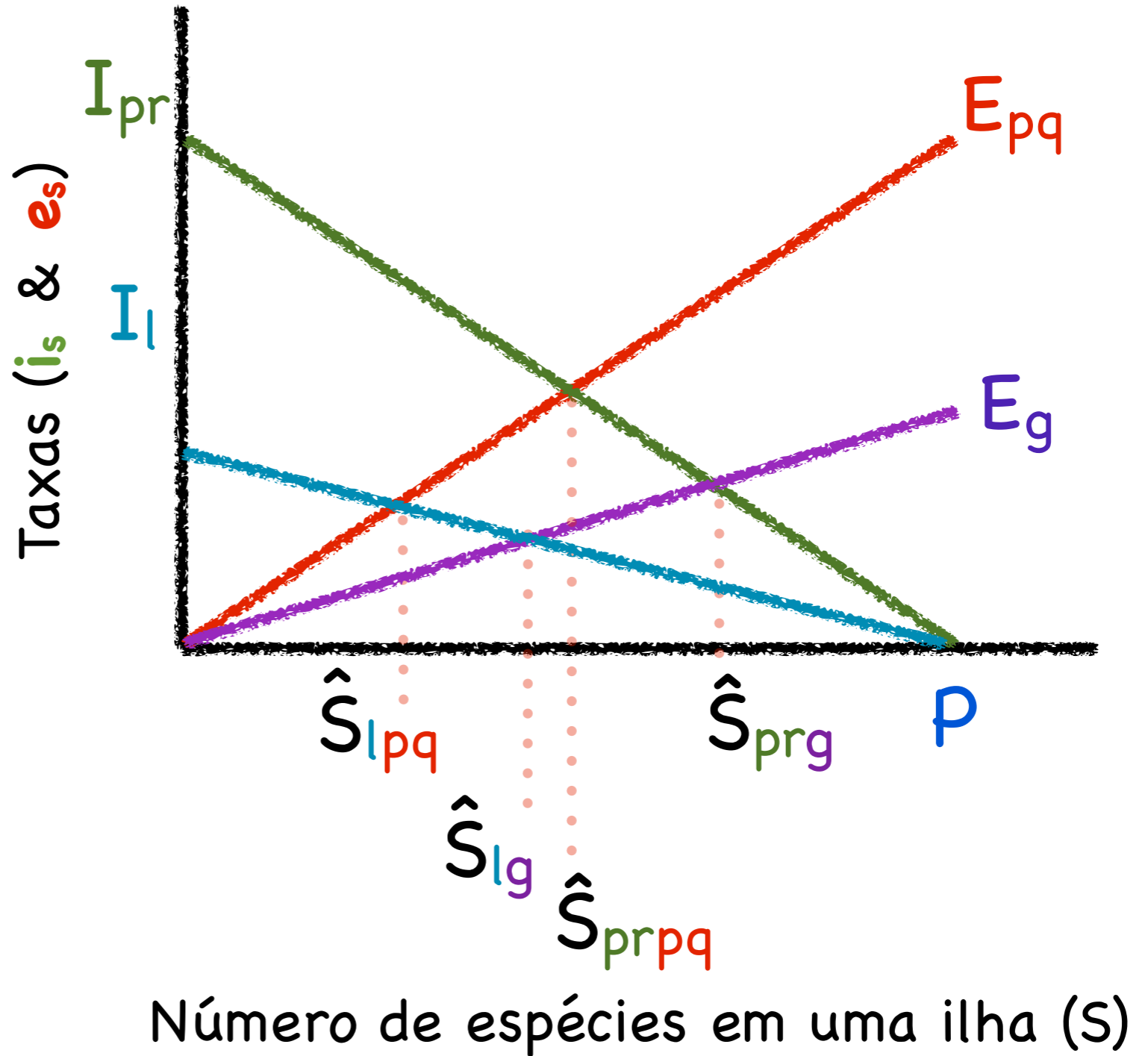
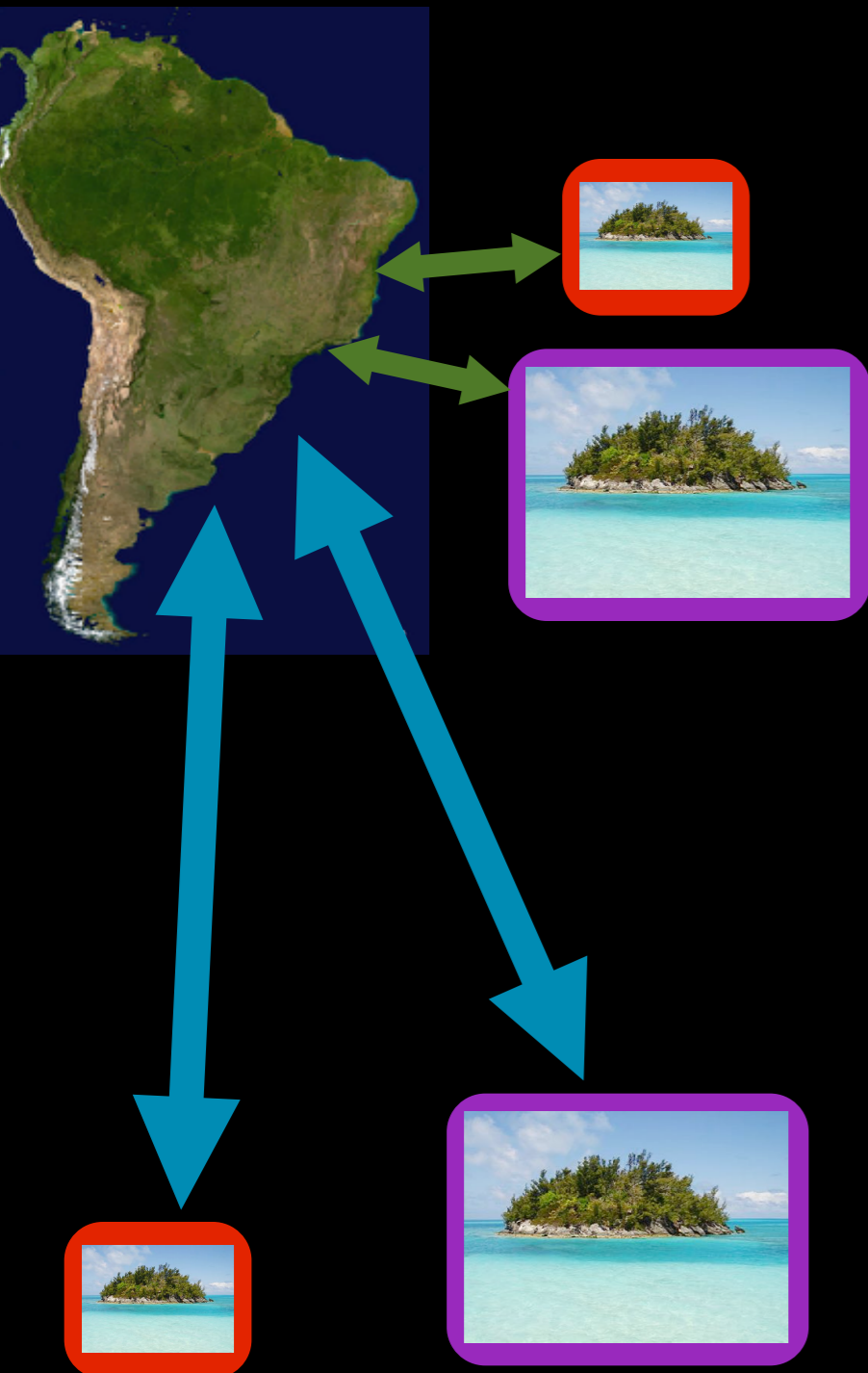


A distância deve diretamente afetar o sucesso da dispersão e portanto de estabelecimento de populações.

Tudo ao mesmo tempo agora!!!

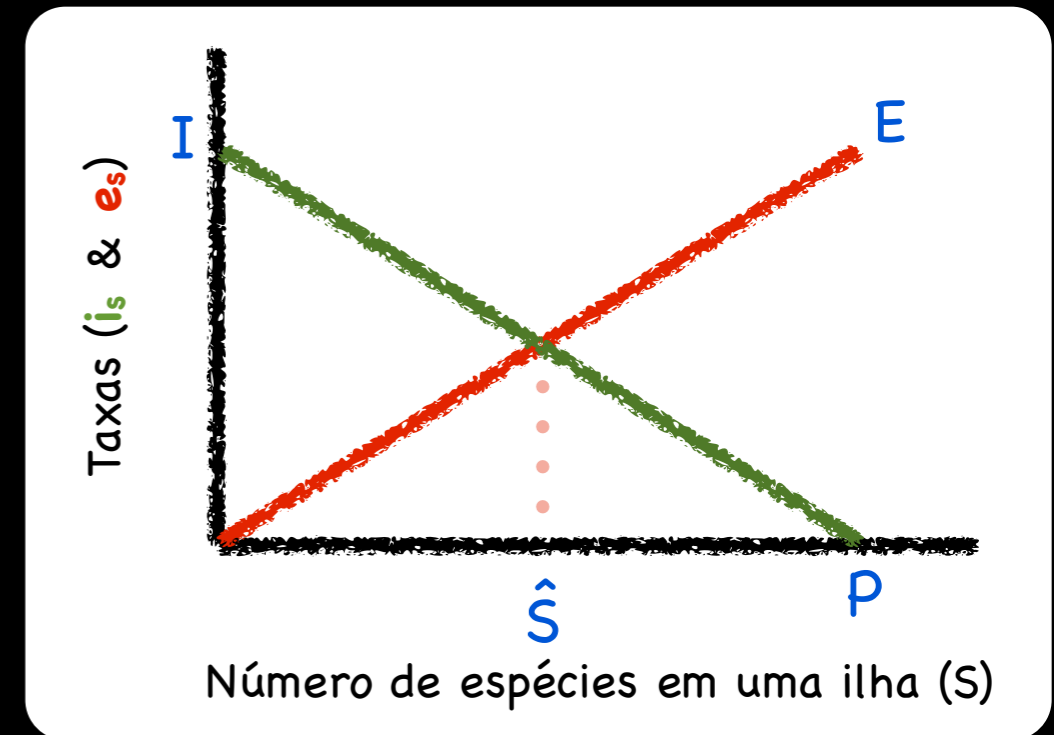


Efeito da Distância e Tamanho

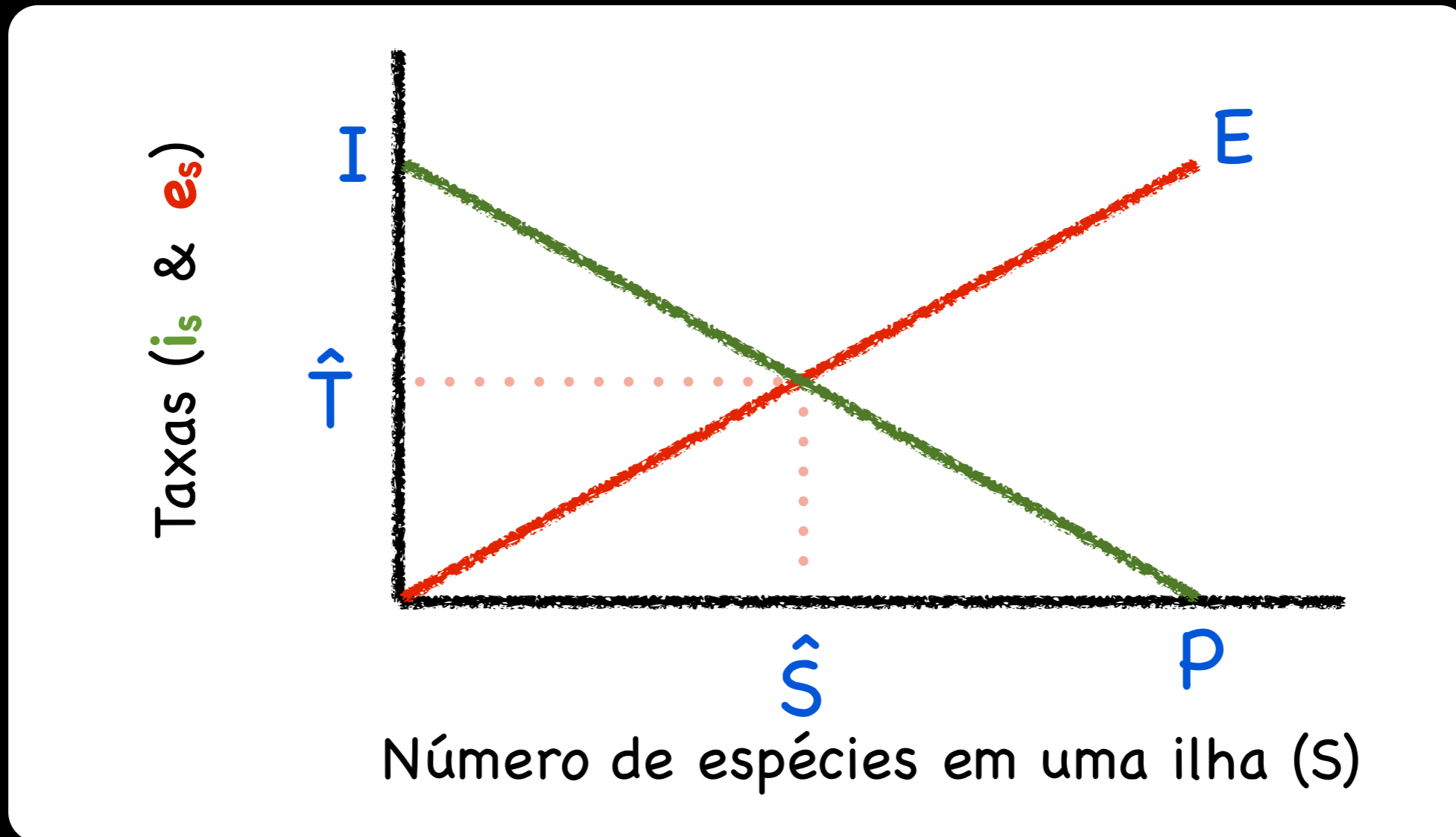


Vantagens da Teoria

- Simples: fácil compreensão
- Modelos são simples e têm a intenção de ajudar a pensar. Balanço entre "precisão" (complexidade) e generalidade (e clareza).
- Gera hipóteses testáveis

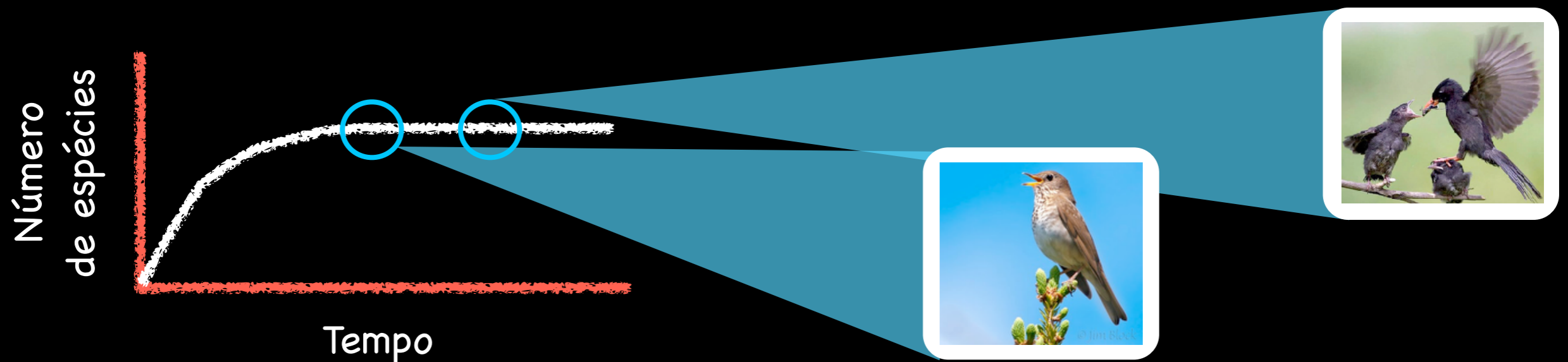


Previsões da Teoria de Biogeografia de ilhas



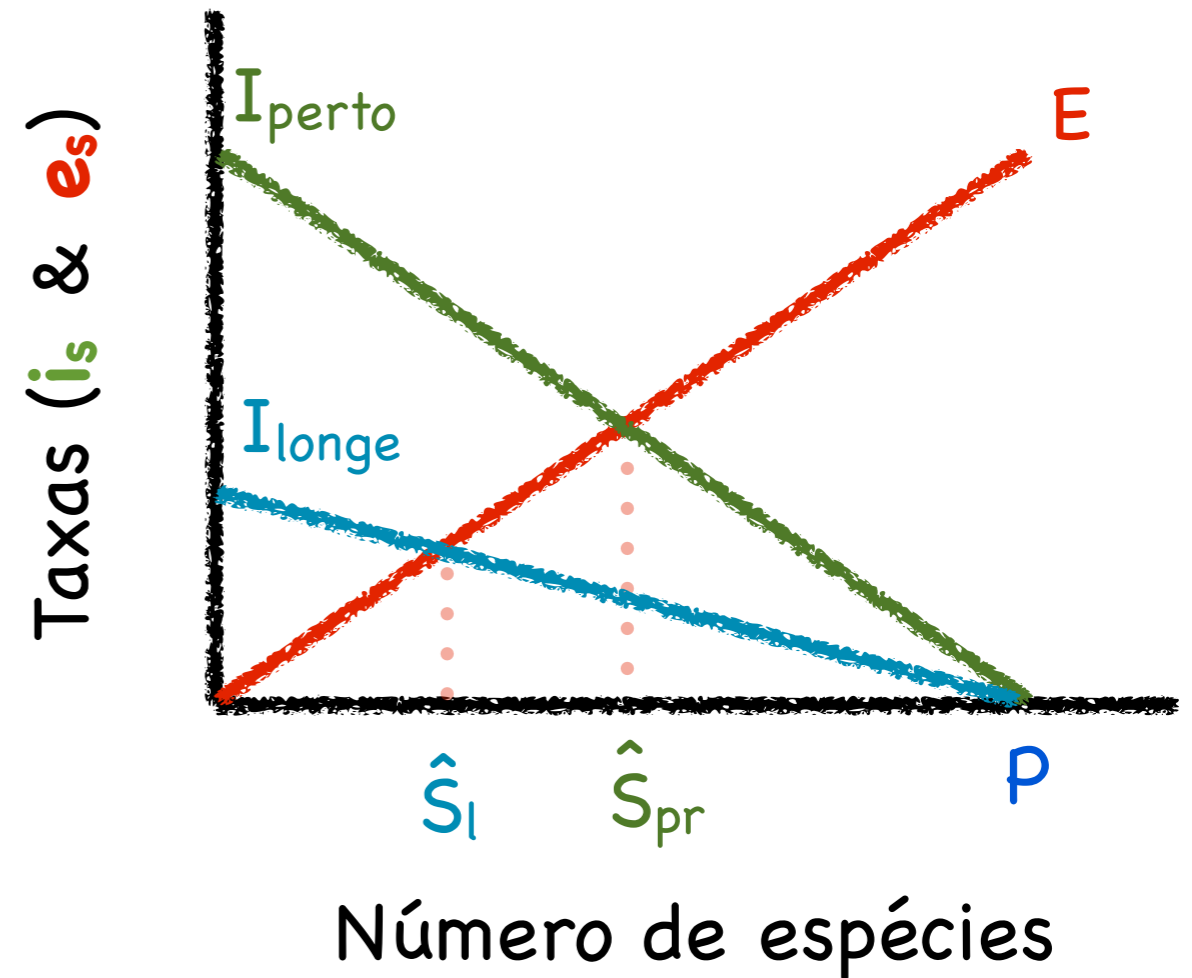
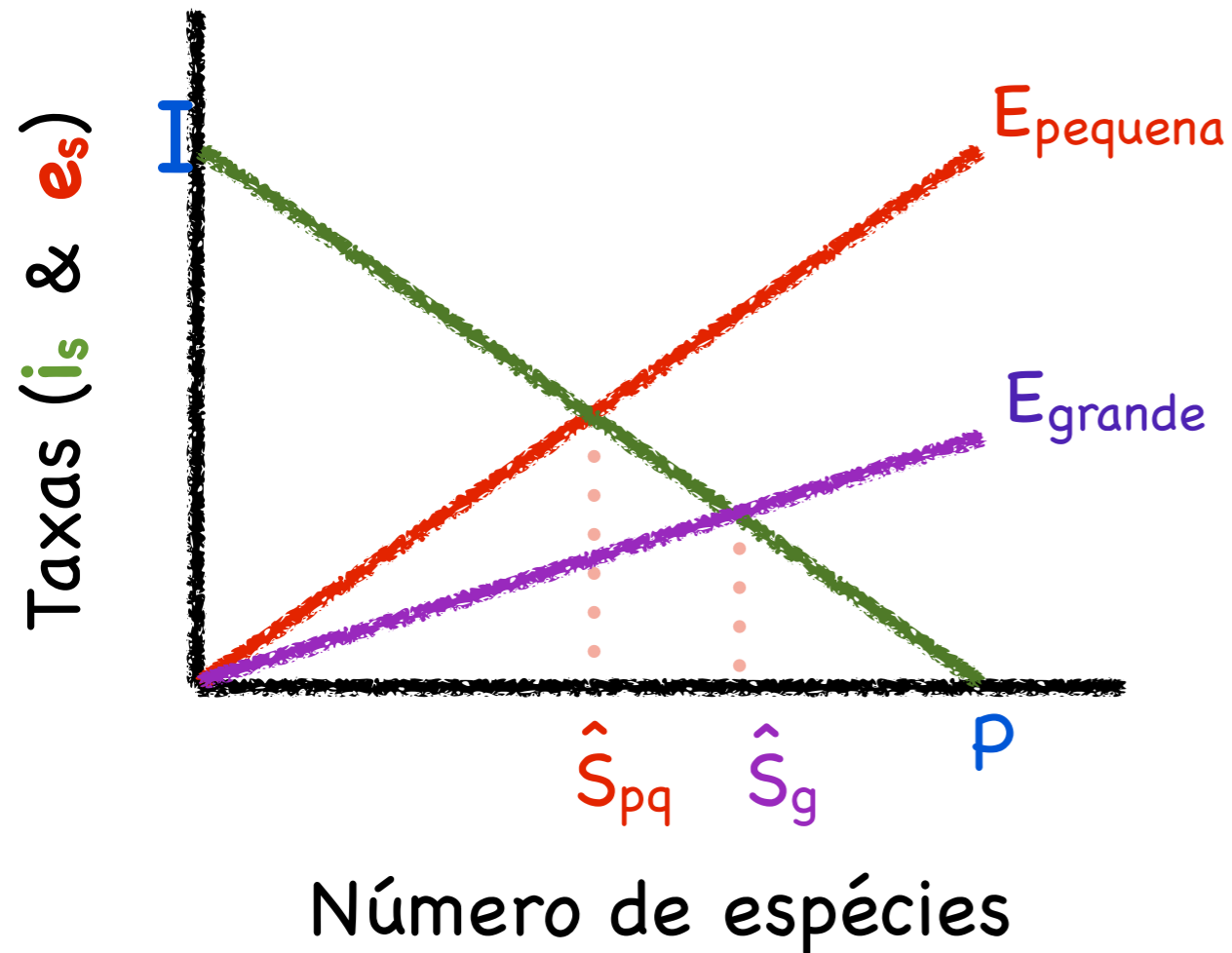
- Um equilíbrio no número de espécies resultante do balanço entre imigração e extinção.
- A composição de espécies deve mudar continuamente ("turnover") mesmo depois de alcançado o equilíbrio.

Previsões da Teoria de Biogeografia de ilhas



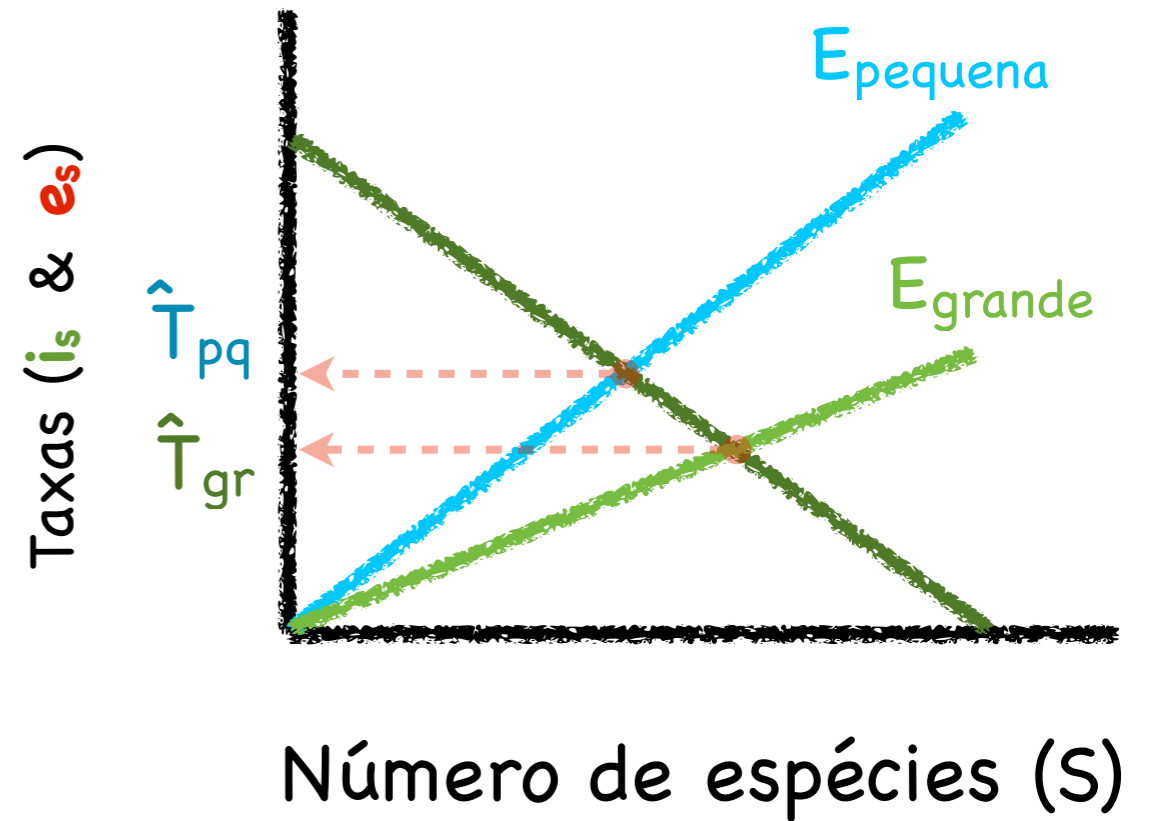
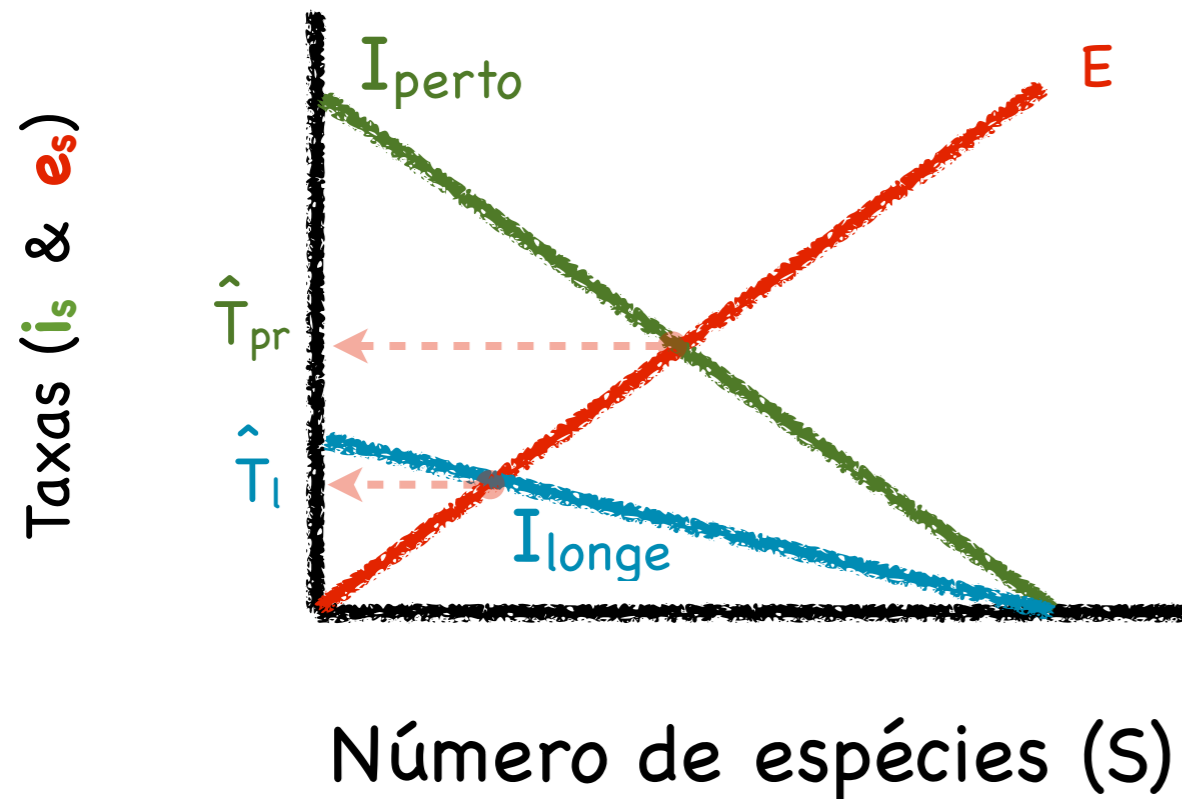
- A composição de espécies deve mudar continuamente ("turnover") mesmo depois de alcançado o equilíbrio.

Previsões da Teoria de Biogeografia de ilhas



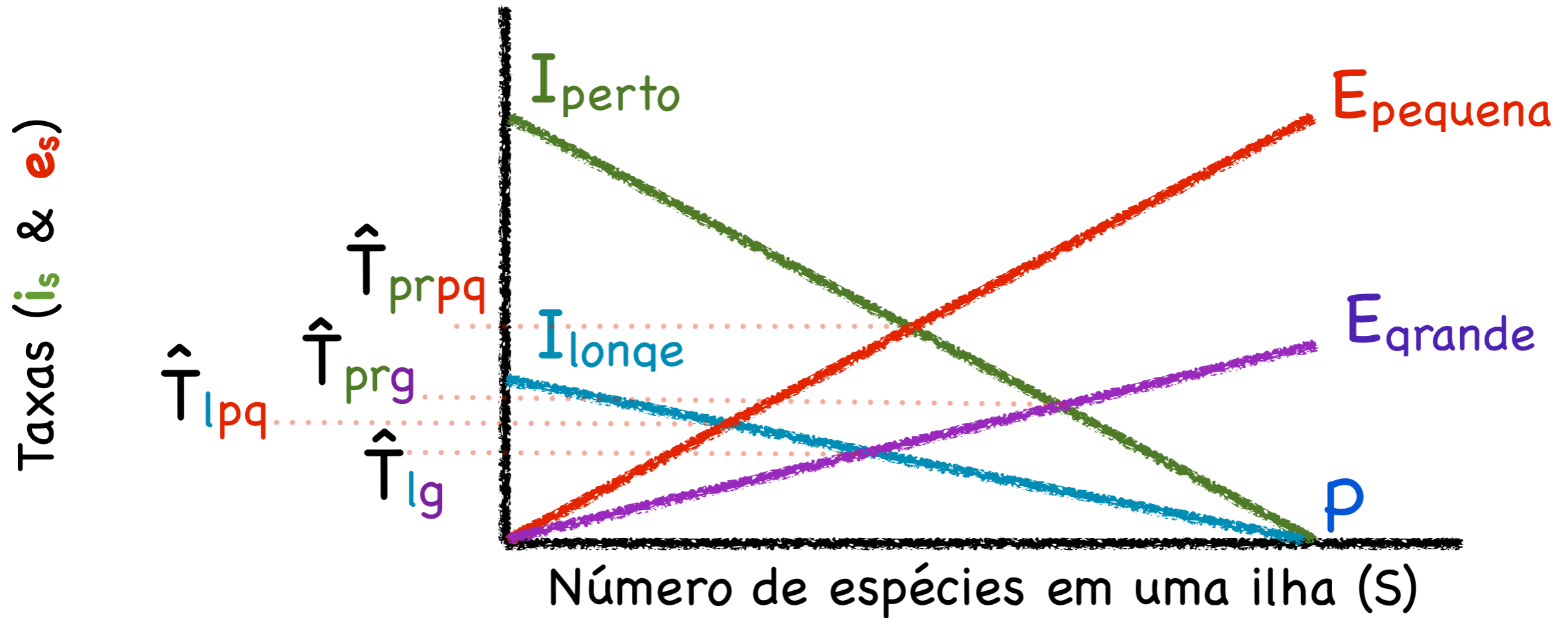
- Número de espécies aumenta com a área e diminui com o isolamento.

Previsões da Teoria de Biogeografia de ilhas



- A taxa de "turnover" aumenta com a proximidade da fonte de espécies e diminui com aumento da área da ilha.

Previsões da Teoria de Biogeografia de ilhas

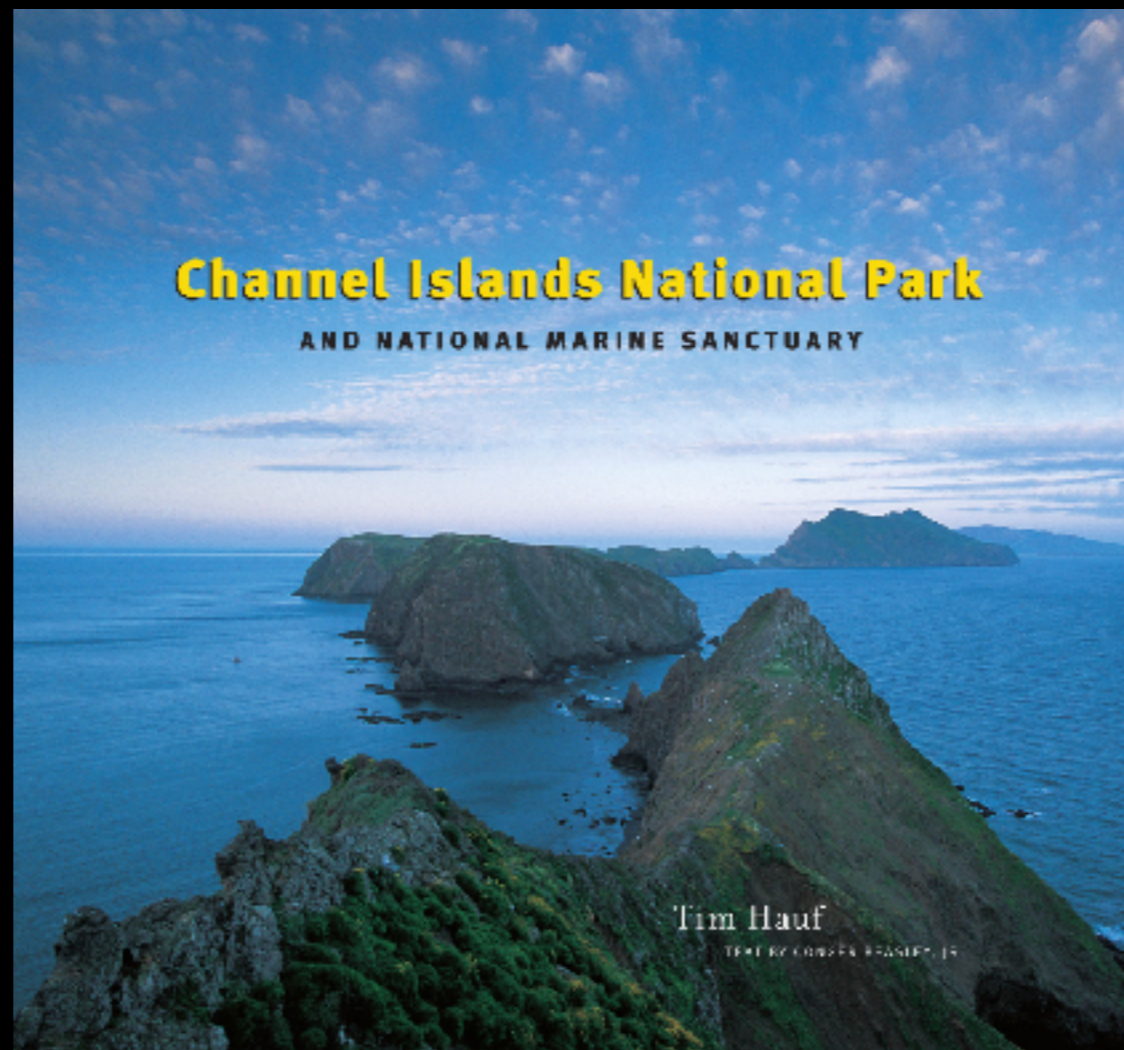


- Caso a biota seja perturbada o tamanho e o grau de isolamento irão afetar o tempo com que a riqueza de espécies retorna ao equilíbrio.

Quanto mais perto e menor a ilha mais rápido é o retorno.

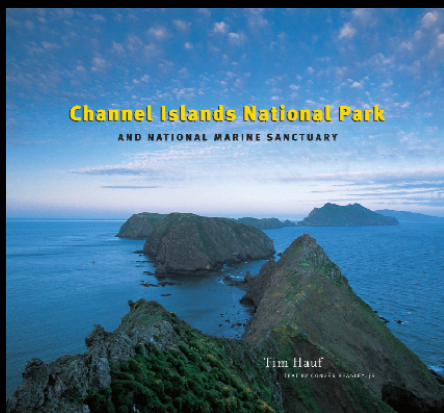
Teste da Teoria

- Hipótese testada: “turnover” contínuo no número de espécies resultante do balanço entre imigração e extinção.



Teste da Teoria

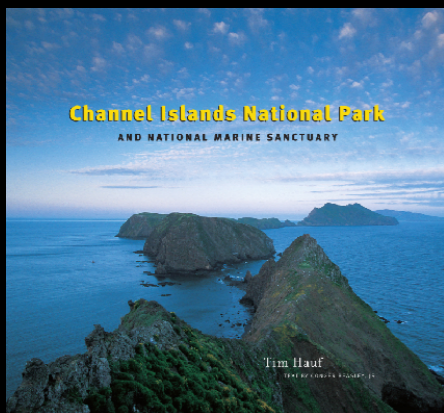
- Hipótese testada: "turnover" contínuo no número de espécies resultante do balanço entre imigração e extinção.



Ilha	# espécies		Extinções	Colonizações	Turnover (%)
	1917	1968			
Los Coronados	11	11	4	4	36
San Nicholas	11	11	6	4	50
San Clemente	28	24	9	4	25
Santa Catalina	30	34	6	9	24
Santa Barbara	10	6	7	3	62
San Miguel	11	15	4	8	46
Santa Rosa	14	25	1	11	32
Santa Cruz	36	37	6	6	17
Anacapa	15	14	5	4	31

Teste da Teoria

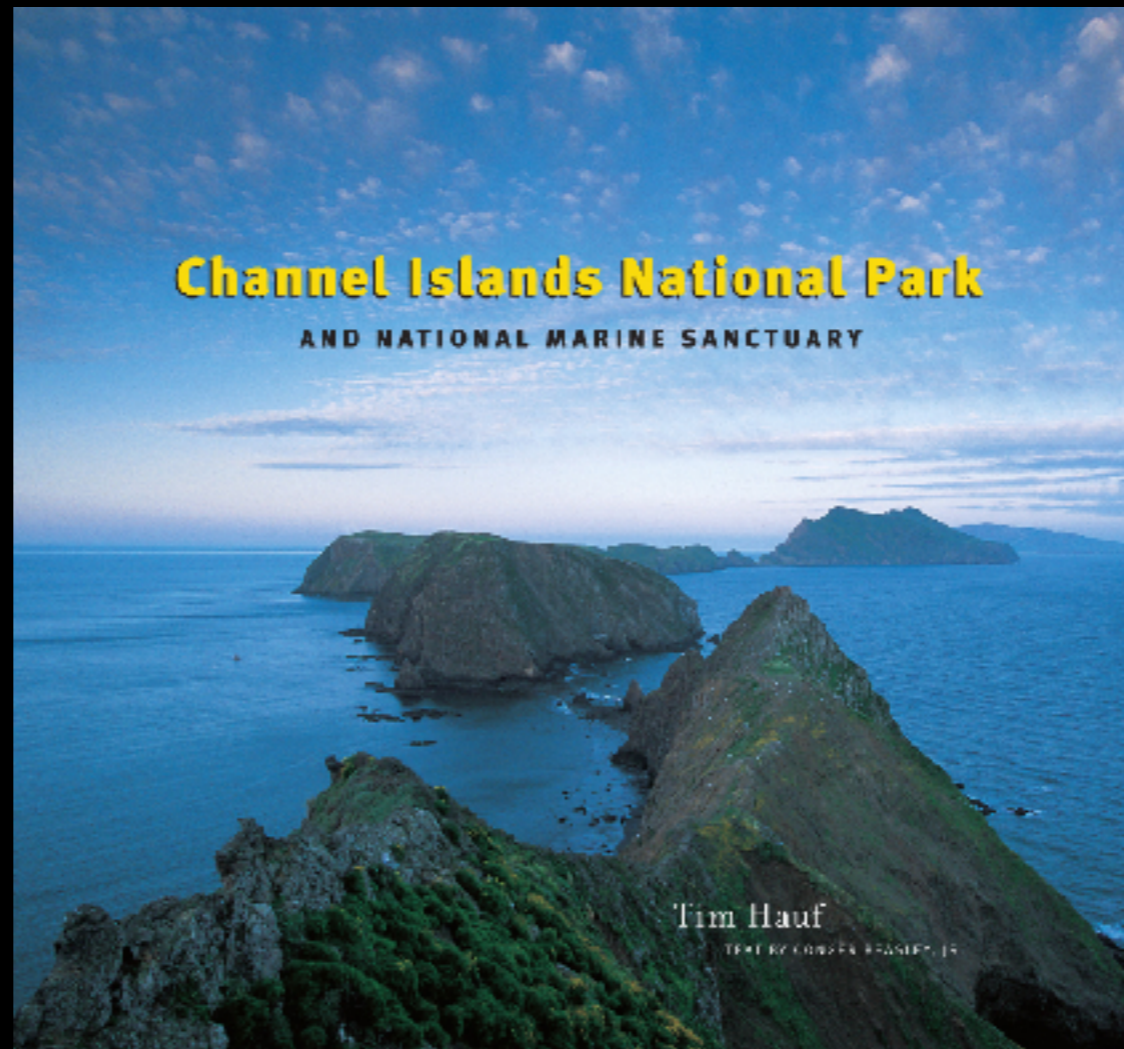
- Hipótese testada: "turnover" contínuo no número de espécies resultante do balanço entre imigração e extinção.



Ilha	# espécies		Extinções	Introduções	Colonizações	Turnover (%)
	1917	1968				
Los Coronados	11	11	4	0	4	36
San Nicholas	11	11	6	2	4	50
San Clemente	28	24	9	1	4	25
Santa Catalina	30	34	6	1	9	24
Santa Barbara	10	6	7	0	3	62
San Miguel	11	15	4	0	8	46
Santa Rosa	14	25	1	1	11	32
Santa Cruz	36	37	6	1	6	17
Anacapa	15	14	5	0	4	31

Teste da Teoria

- Hipótese testada: "turnover" contínuo no número de espécies resultante do balanço entre imigração e extinção.



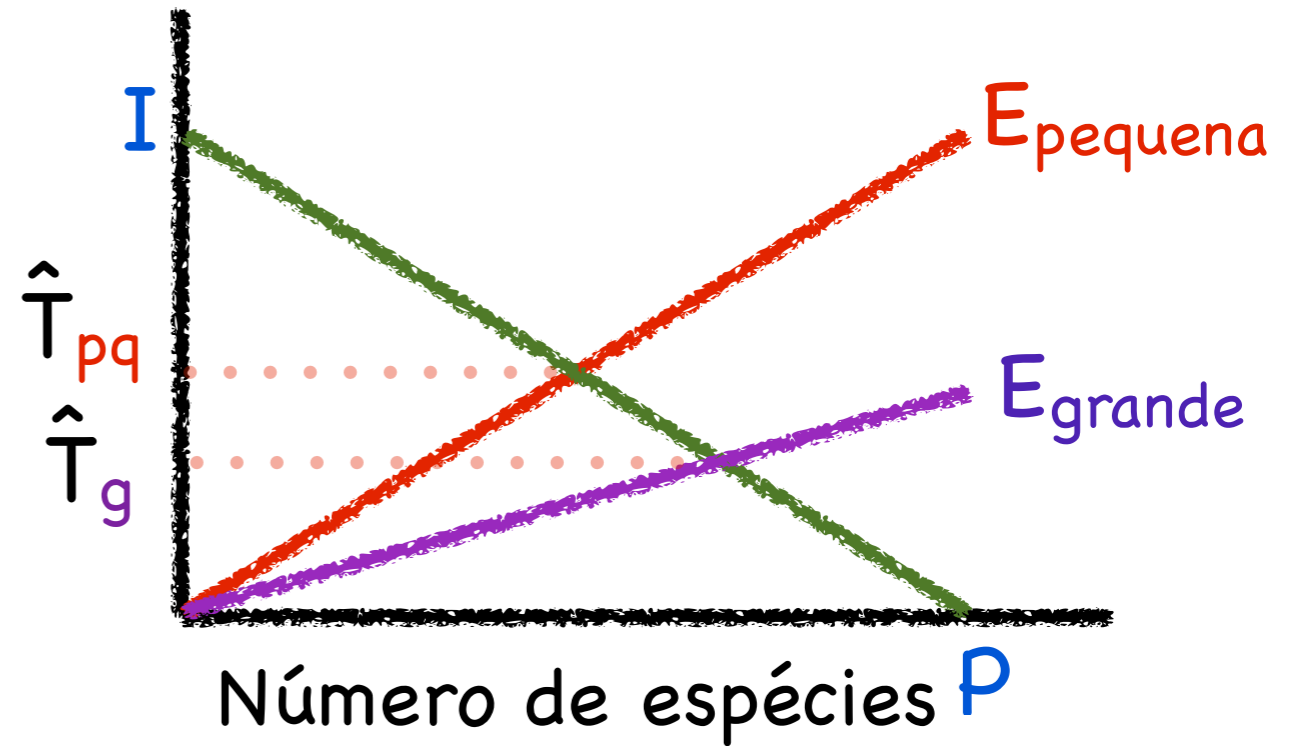
- Porém alguns pesquisadores contestaram esse resultado dizendo que parte das extinções e imigrações teriam sido causadas pelo homem....

Teste da Teoria

- Hipótese testada: as taxas de "turnover" devem ser maiores em ilhas menores.



Taxas (i_s & e_s)



Teste da Teoria

- Hipótese testada: as taxas de "turnover" devem ser maiores em ilhas menores.



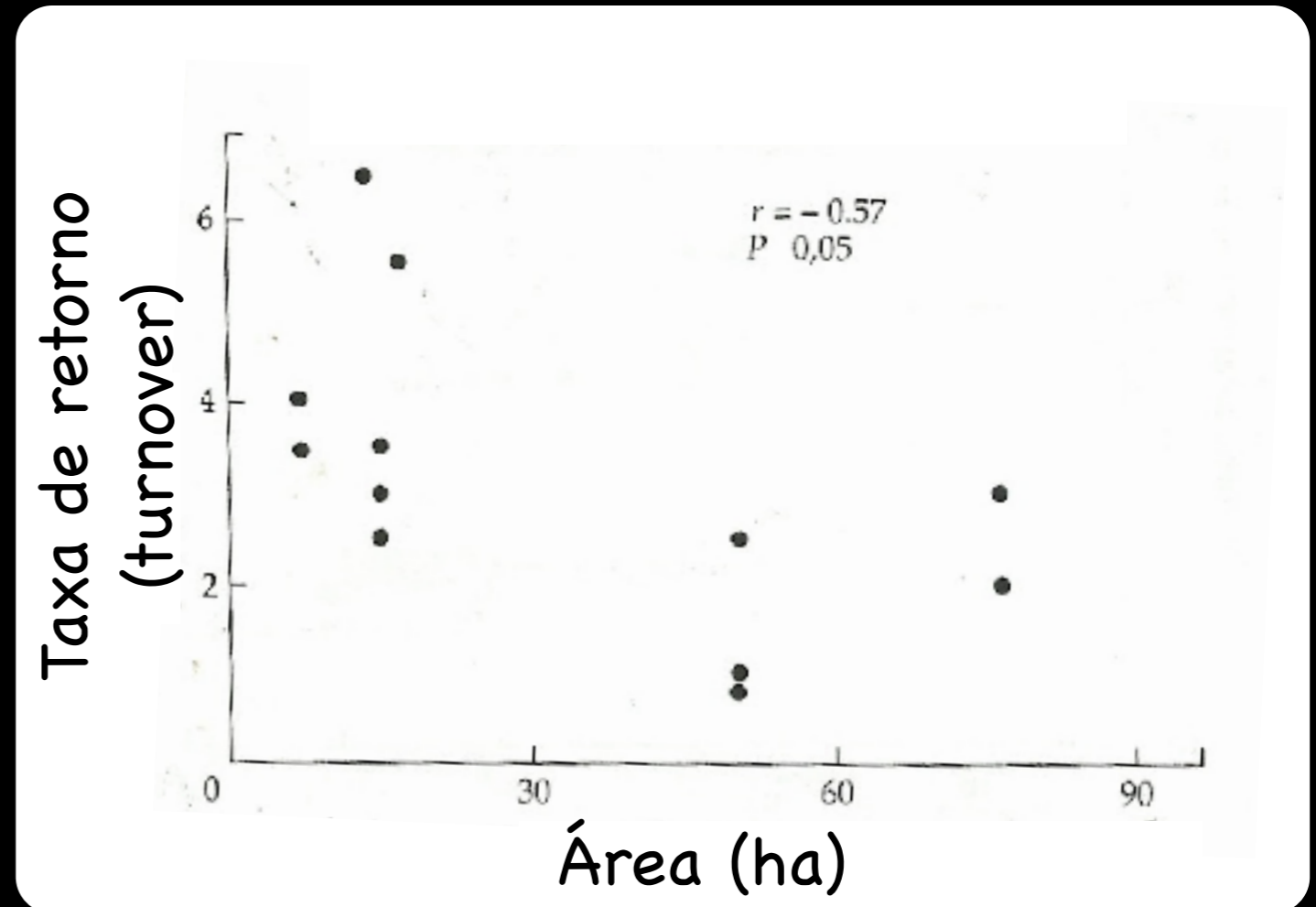
Criação do Canal do Panamá e do Lago Gatún no início do século XX.

Topos de montanhas se tornaram ilhas e ocorreu um reajuste no número de espécies.



Teste da Teoria

- Hipótese testada: as taxas de "turnover" devem ser maiores em ilhas menores.



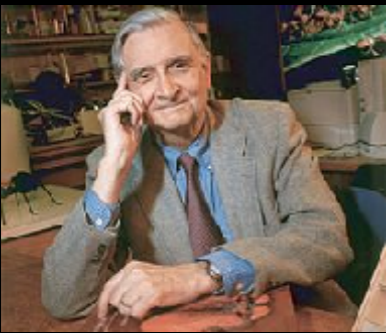
Tudo bem, mas esses não foram experimentos com intuito de testar a Teoria de Biogeografia de Ilhas!!!



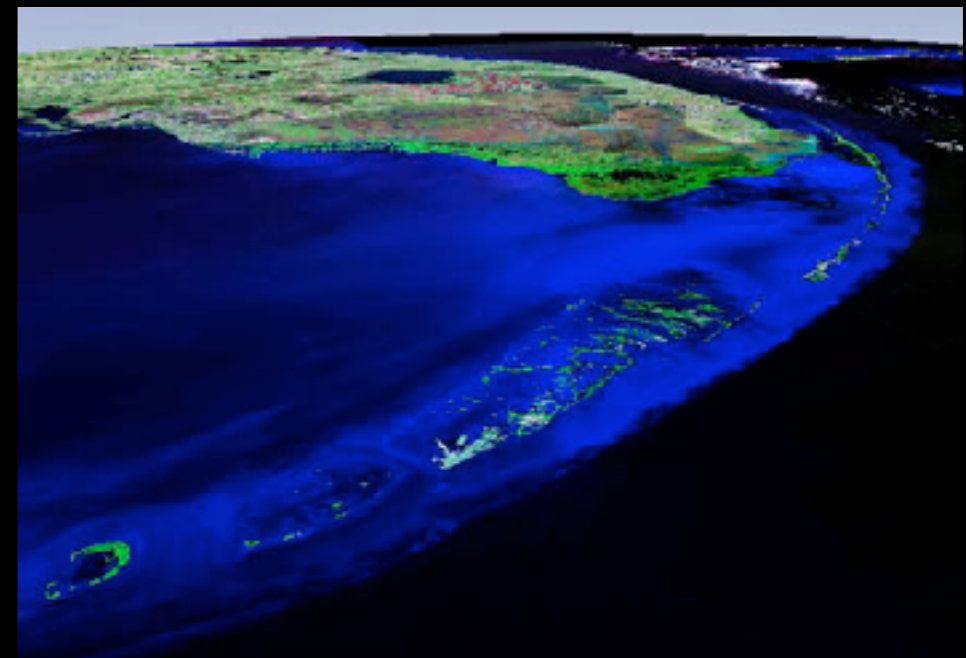
Teste da Teoria: experimentos de larga escala

Riqueza de Artrópodos em Florida Keys

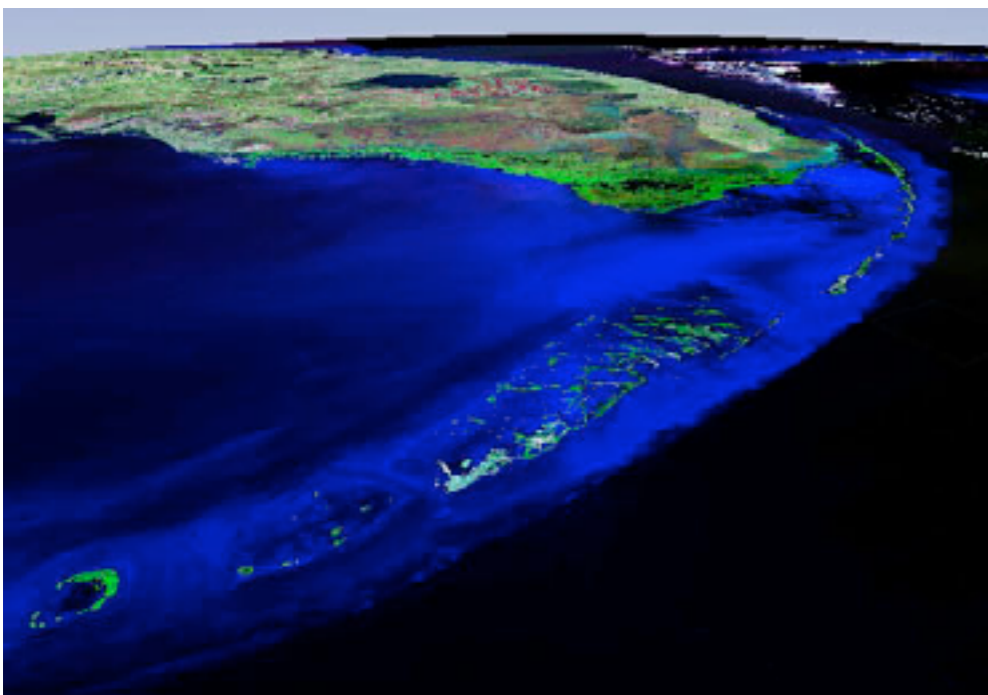
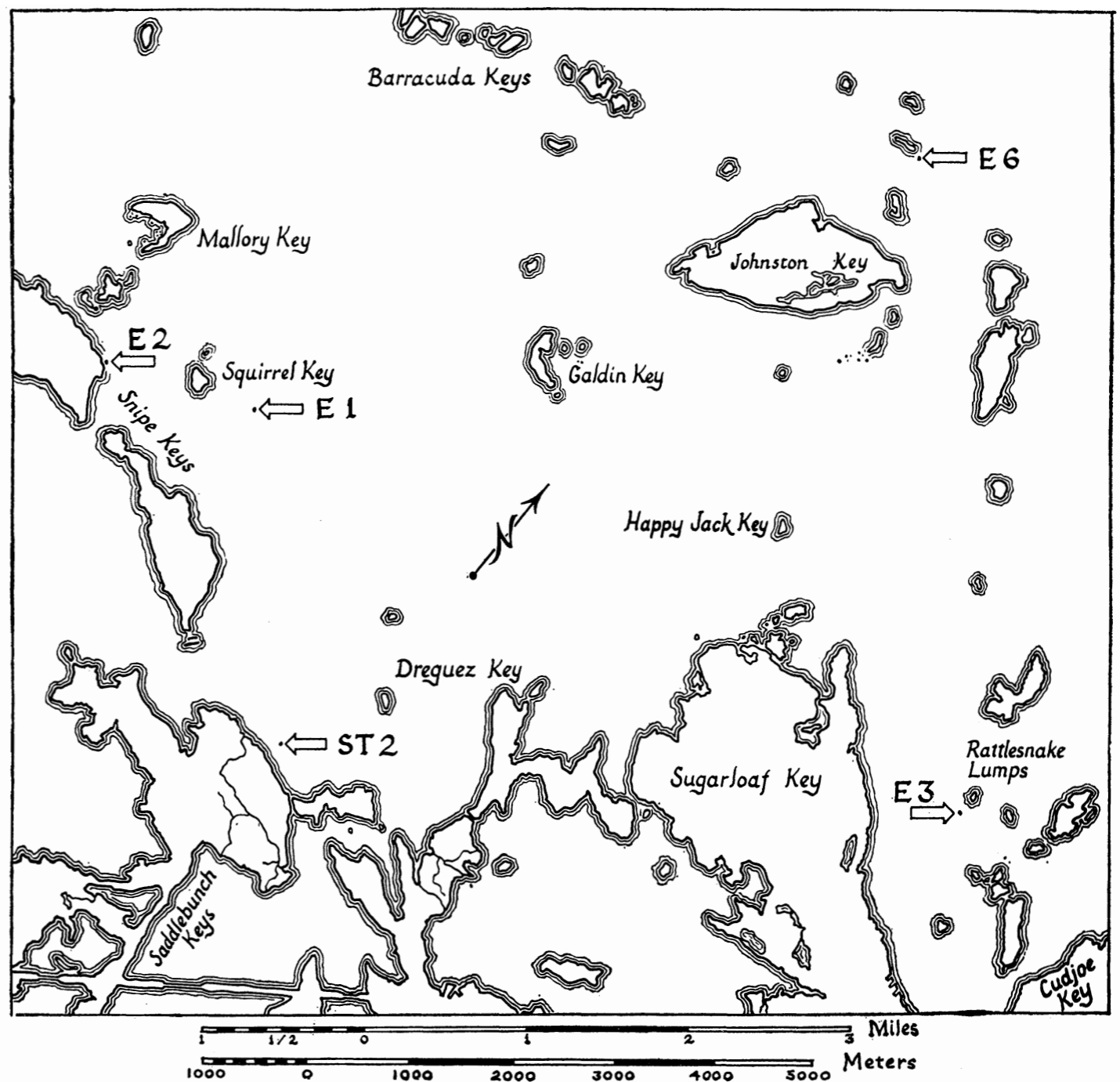
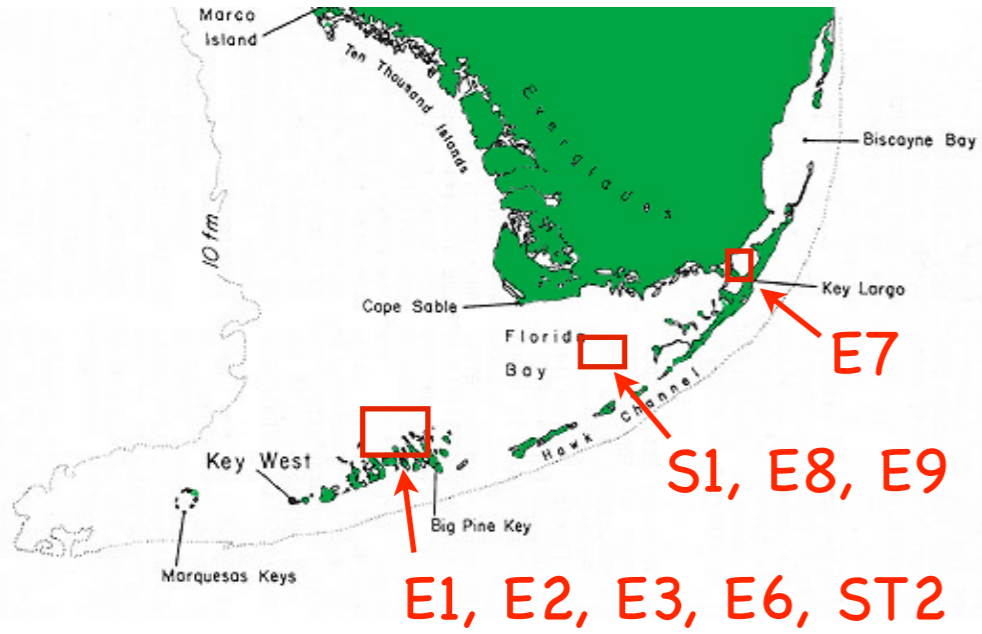
Edward O. Wilson



Daniel S. Simberloff

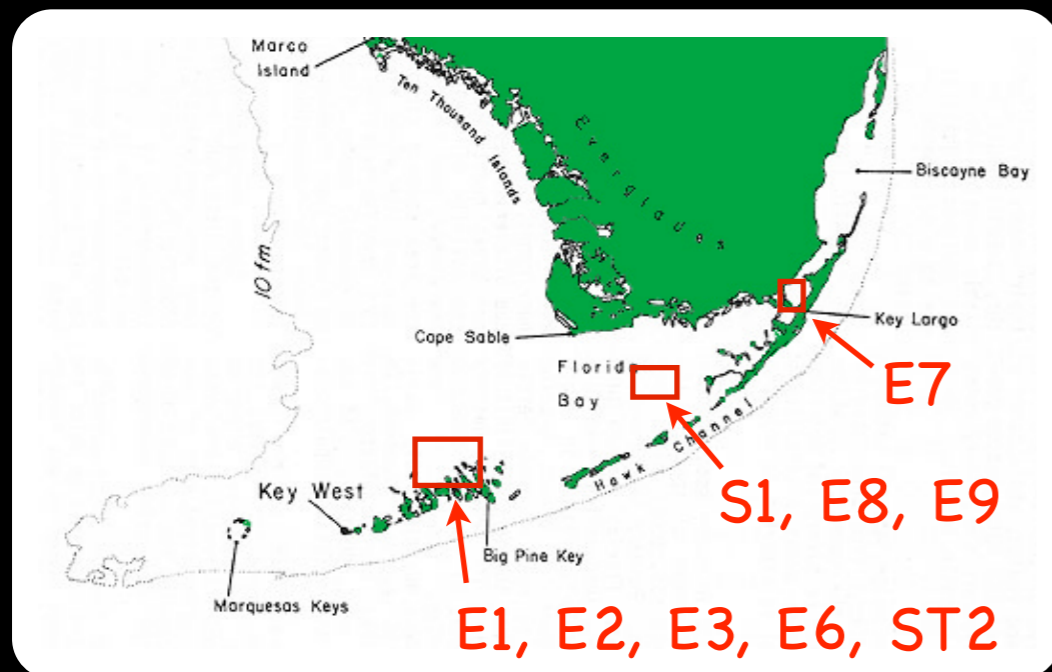


Florida Keys



Teste da Teoria

- Hipóteses testadas: a existência de um equilíbrio no número de espécies; A composição de espécies deve mudar continuamente ("turnover") mesmo depois de alcançado o equilíbrio.

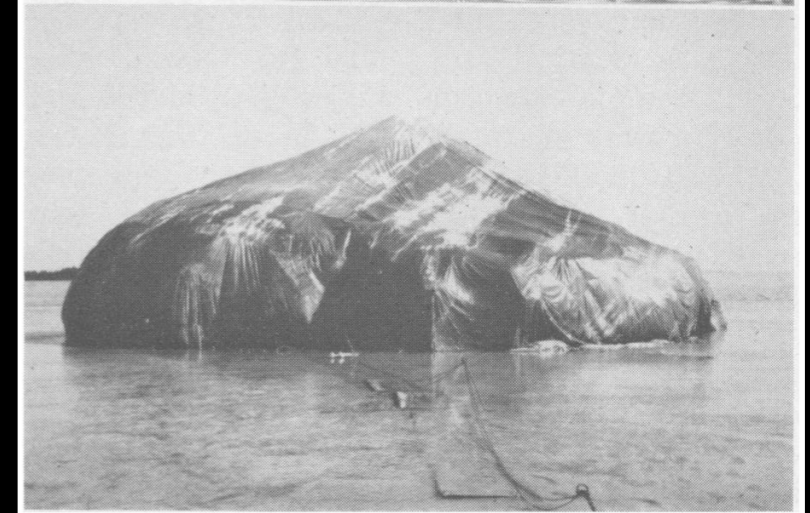
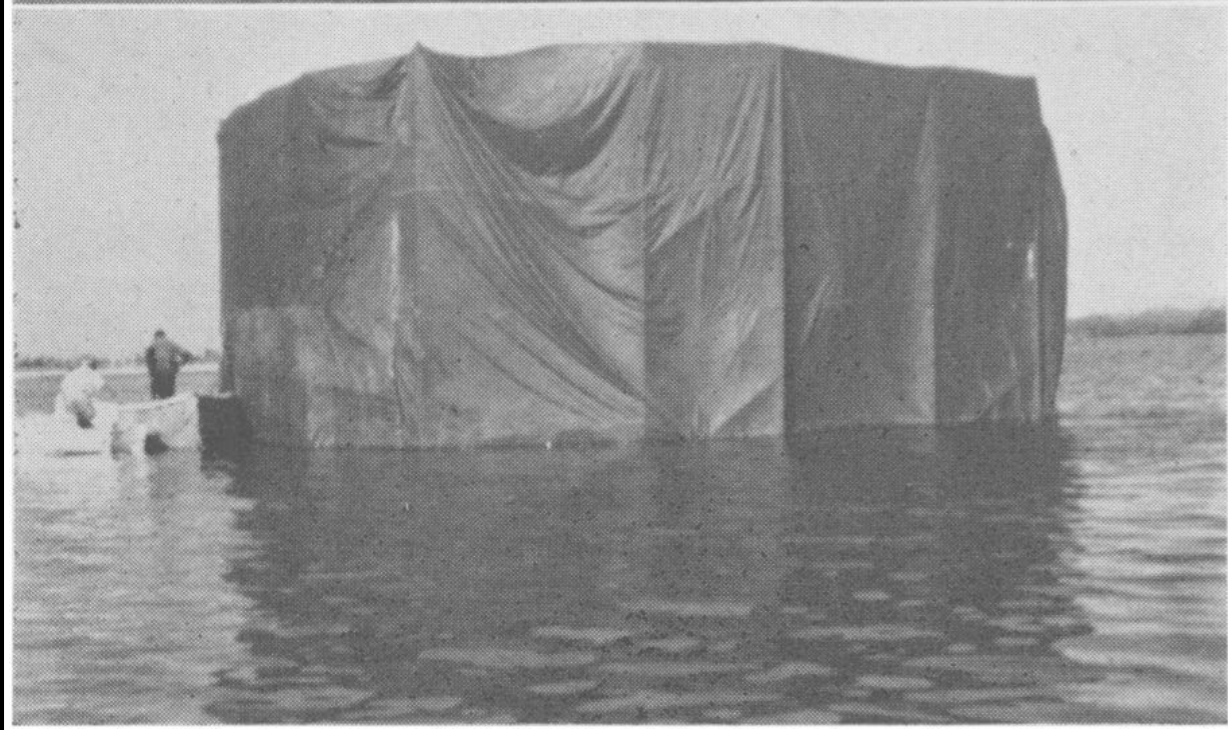
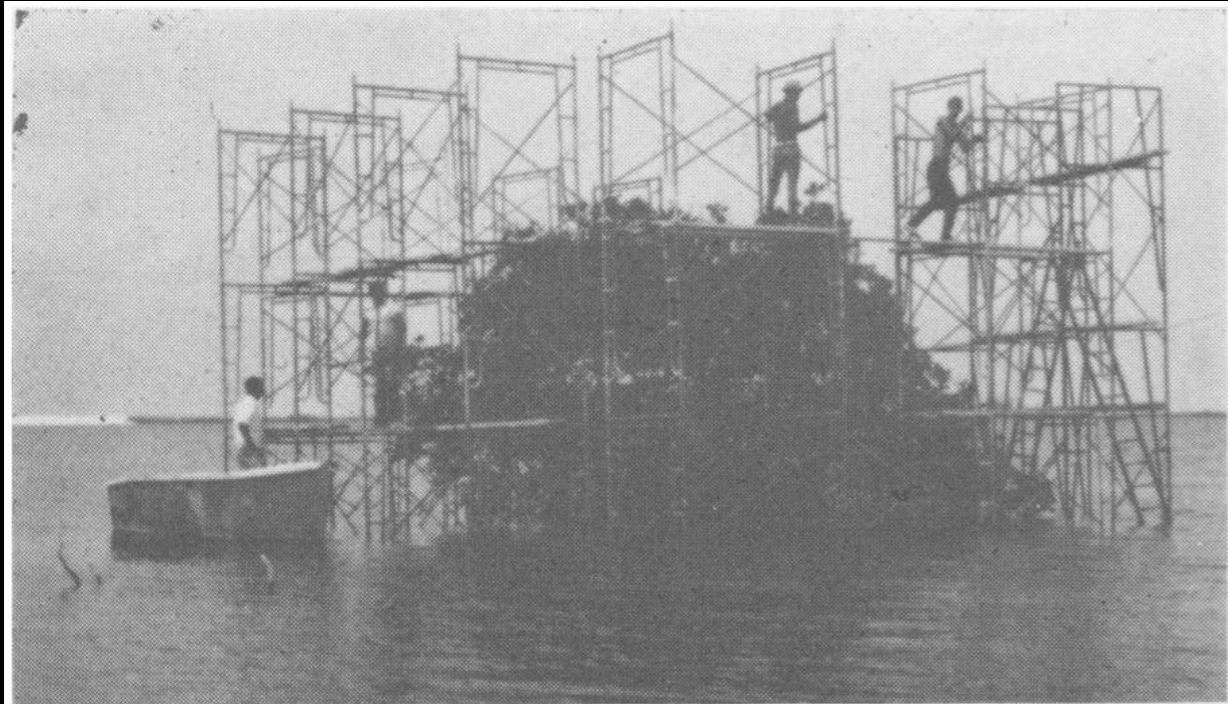


Tamanho: diâmetro de 11 a 25 metros

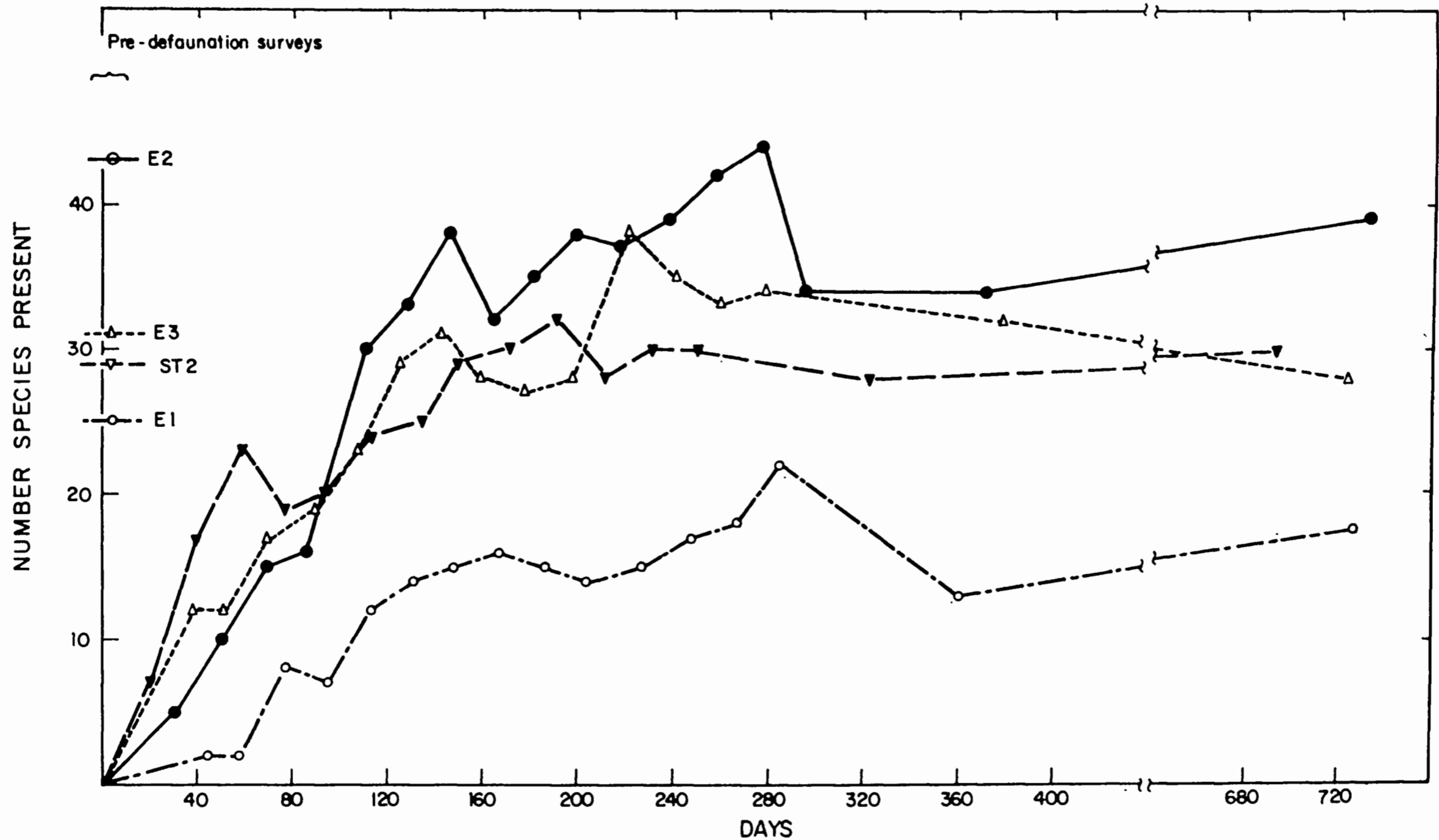
distância da fonte de espécies: 2 a 1188 metros



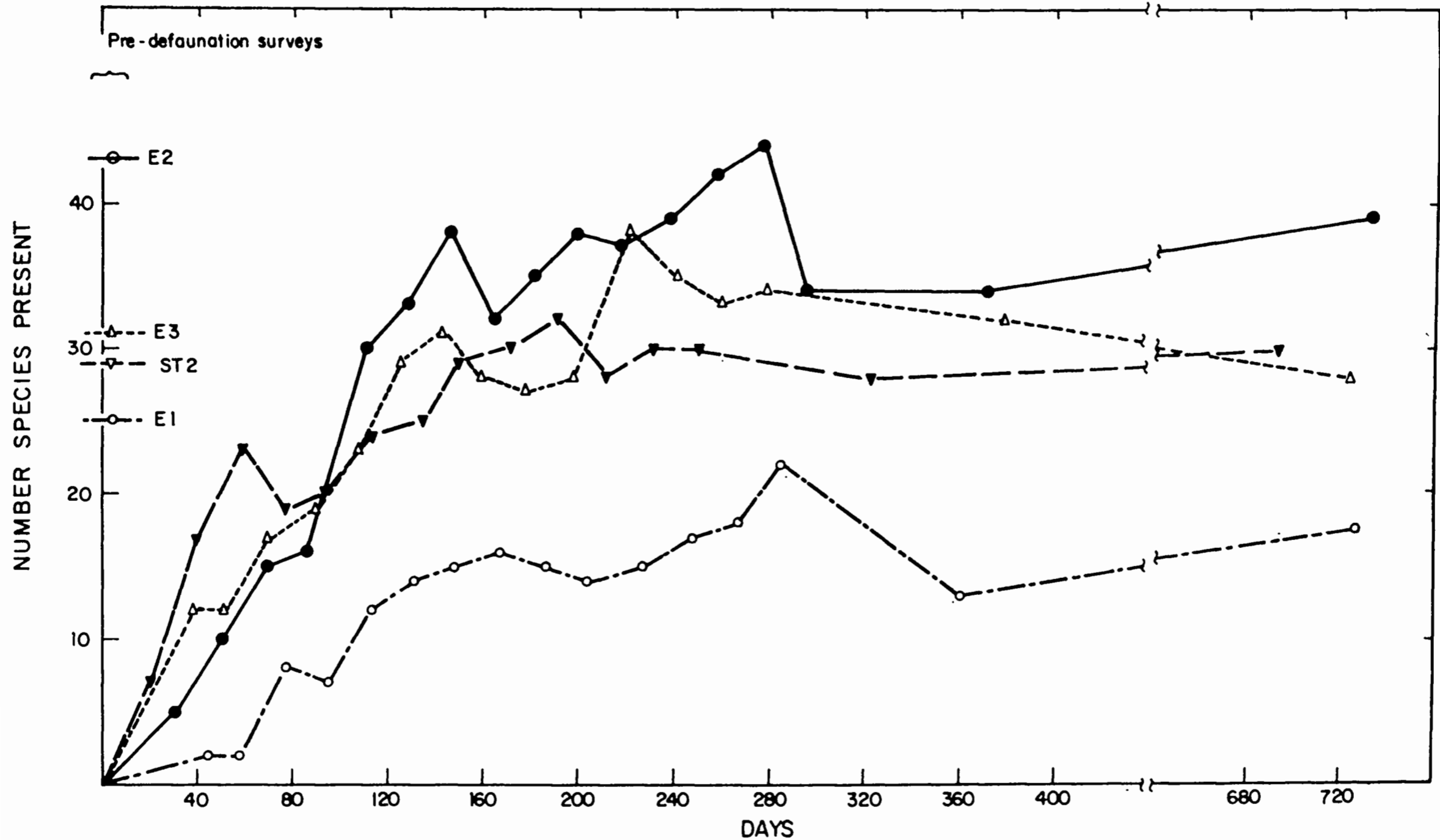
Teste da Teoria: experimento de defaunação



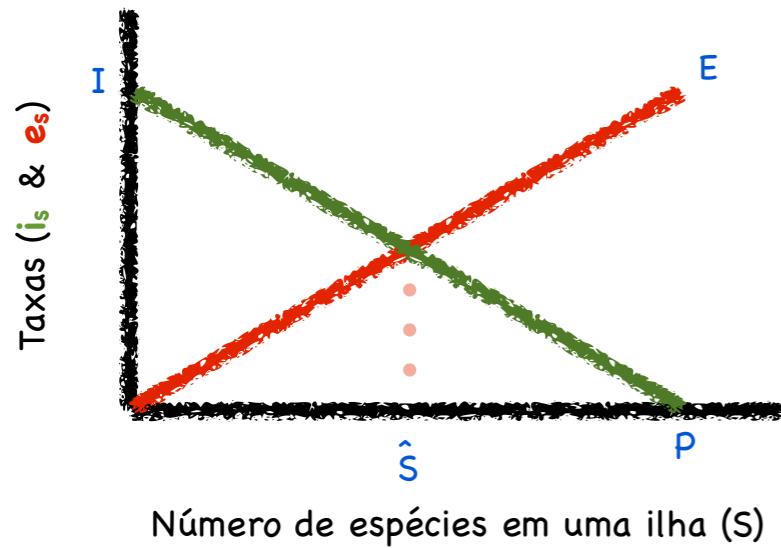
- Em um ano todas as ilhas, exceto as mais distantes, tinham praticamente recuperado o número inicial de espécies!



- Grande "turnover" de espécies mesmo após as ilhas terem atingido o equilíbrio de espécies.

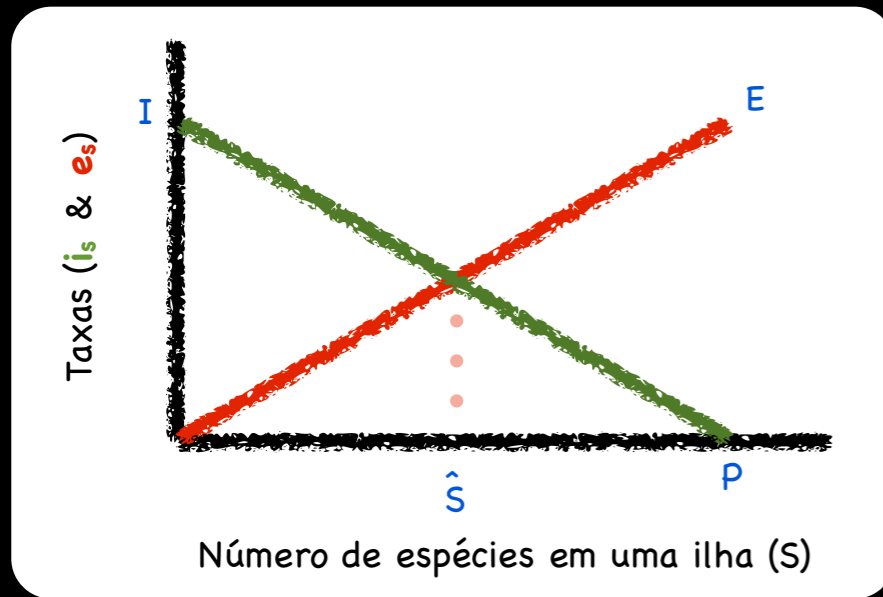


Críticas à Teoria



- Algumas comunidades podem nunca alcançar um equilíbrio: caso distúrbios ocorram com uma alta frequência (e.g. eventos geológicos ou climáticos).
- Modelo neutro: a identidade e características das espécies podem ser ignoradas.
- Extinção é somente afetada pela área, imigração somente pela distância.

Críticas à Teoria



- Imigração e extinção são tratadas como processos independentes.
- Ignora evolução e portanto a possibilidade de especiação na própria ilha!!!!

Quando a teoria falha!



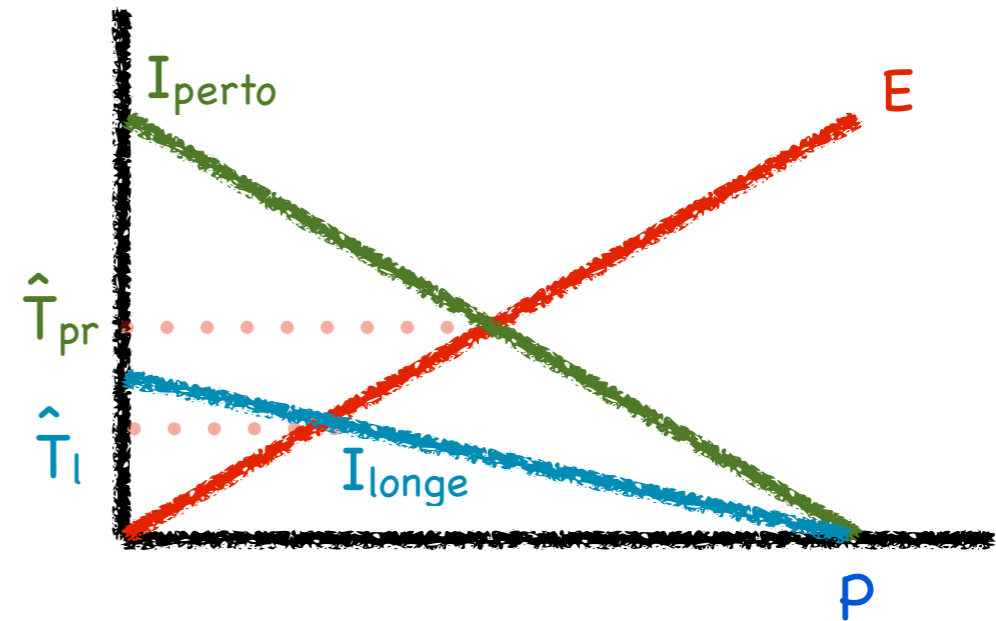
- Em geral aprendemos algo a respeito da natureza!
- Portanto os modelos nos ajudam a pensar e gerar novas hipóteses.

Teste da Teoria: quando ela "falha"

- Hipótese testada: as taxas de "turn-over" devem diminuir com o aumento da distância das ilhas.



Taxas (i_s & e_s)



Número de espécies em uma ilha (S)

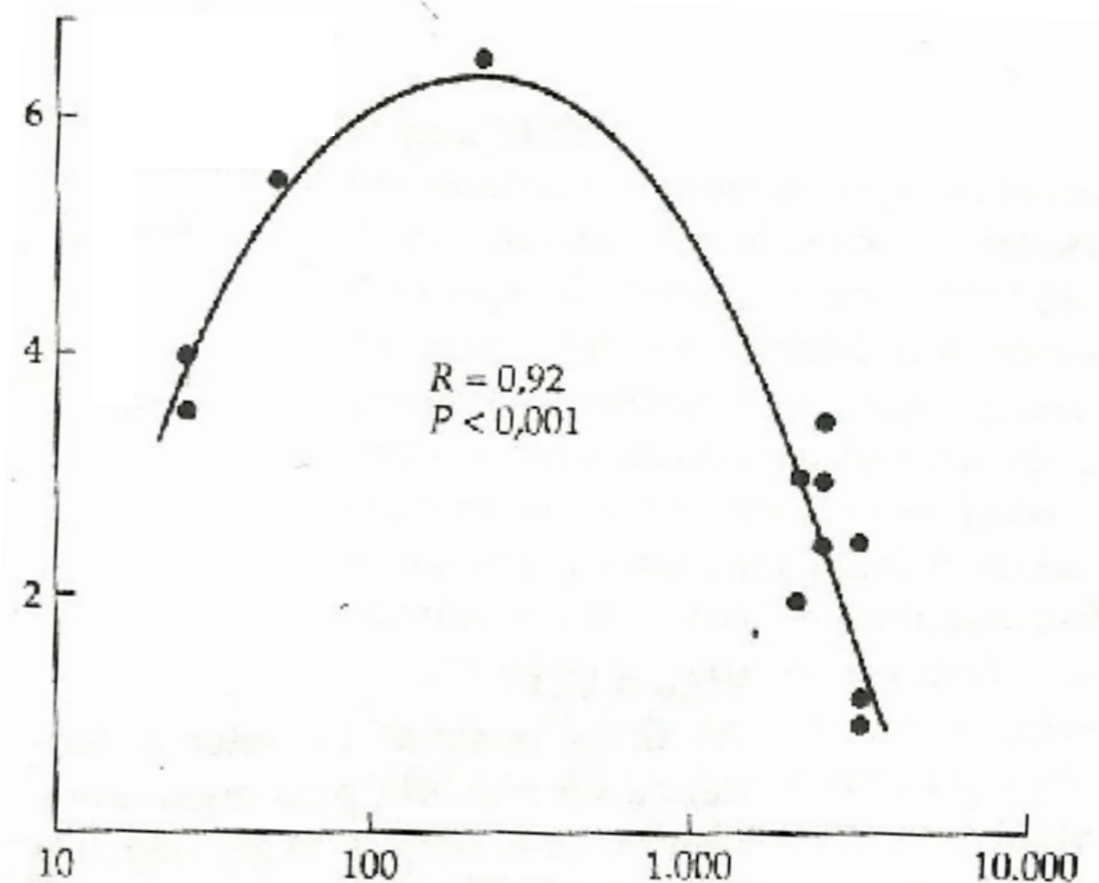


Teste da Teoria: quando ela "falha"

- Hipótese testada: as taxas de "turn-over" devem diminuir com o aumento da distância das ilhas.

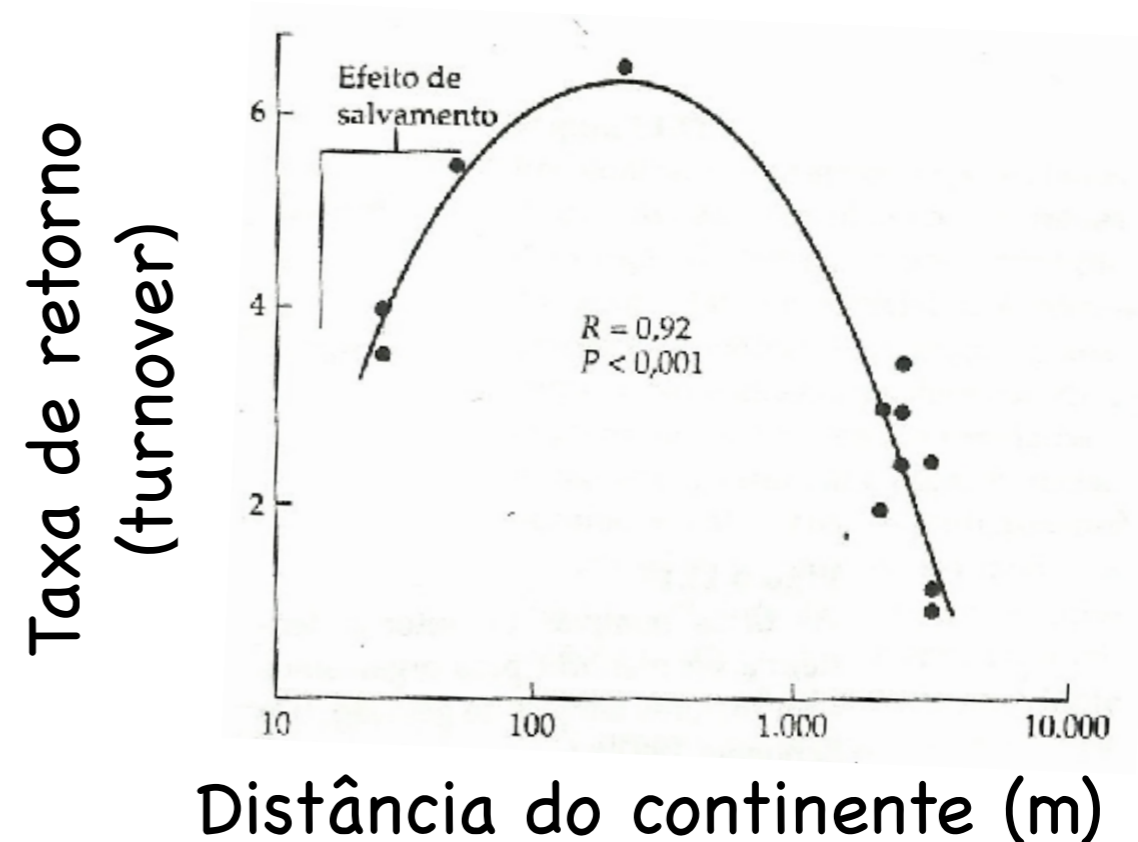
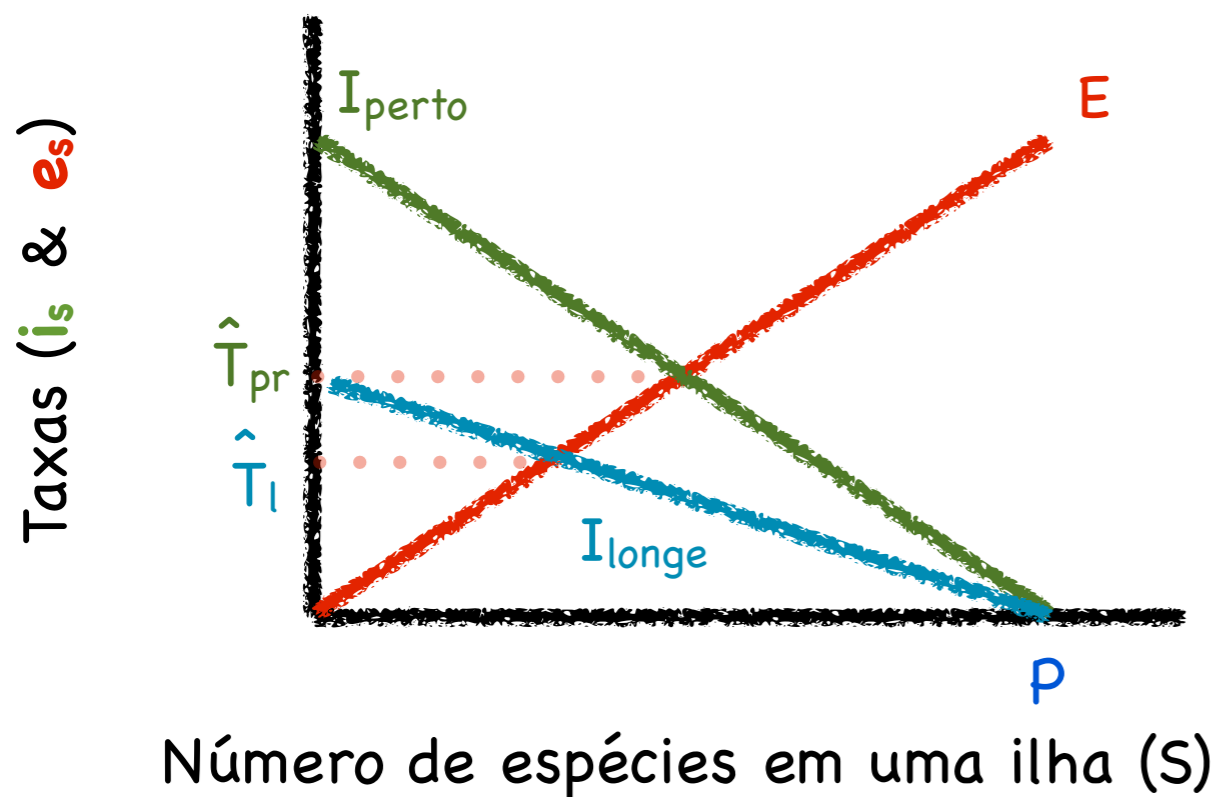


Taxa de retorno
(turnover)



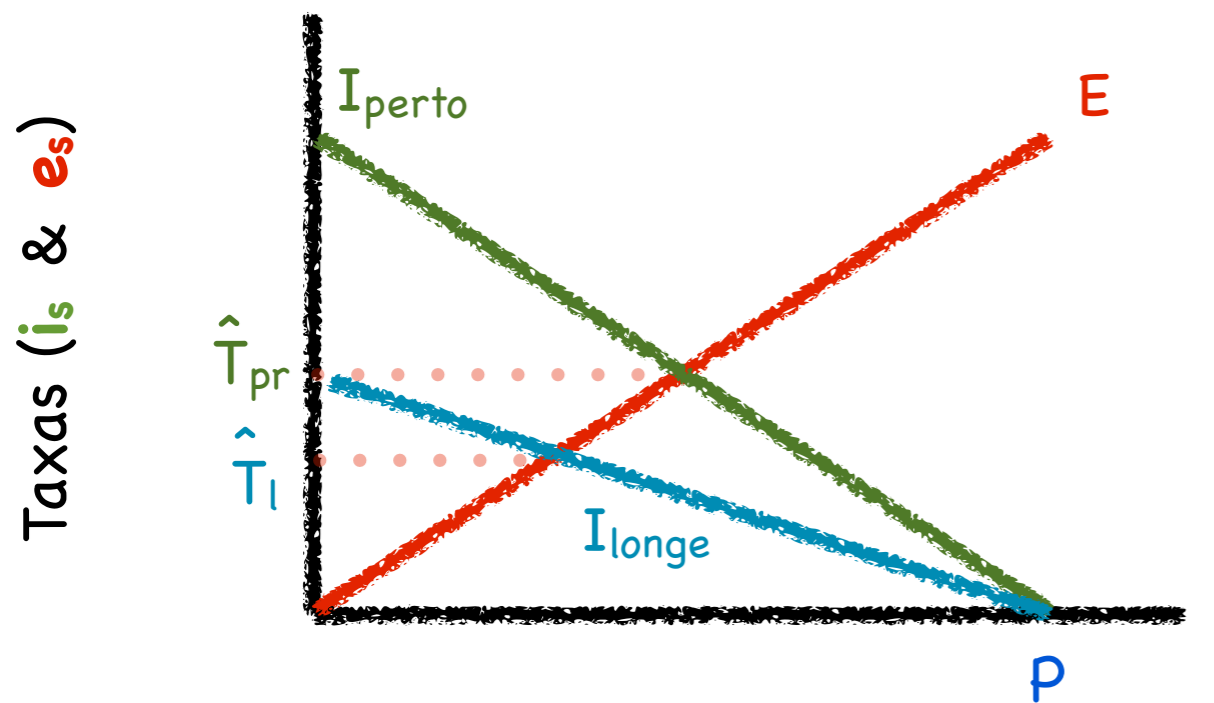
Distância do continente (m)

Efeito do salvamento: imigração e extinção podem não ser eventos independentes

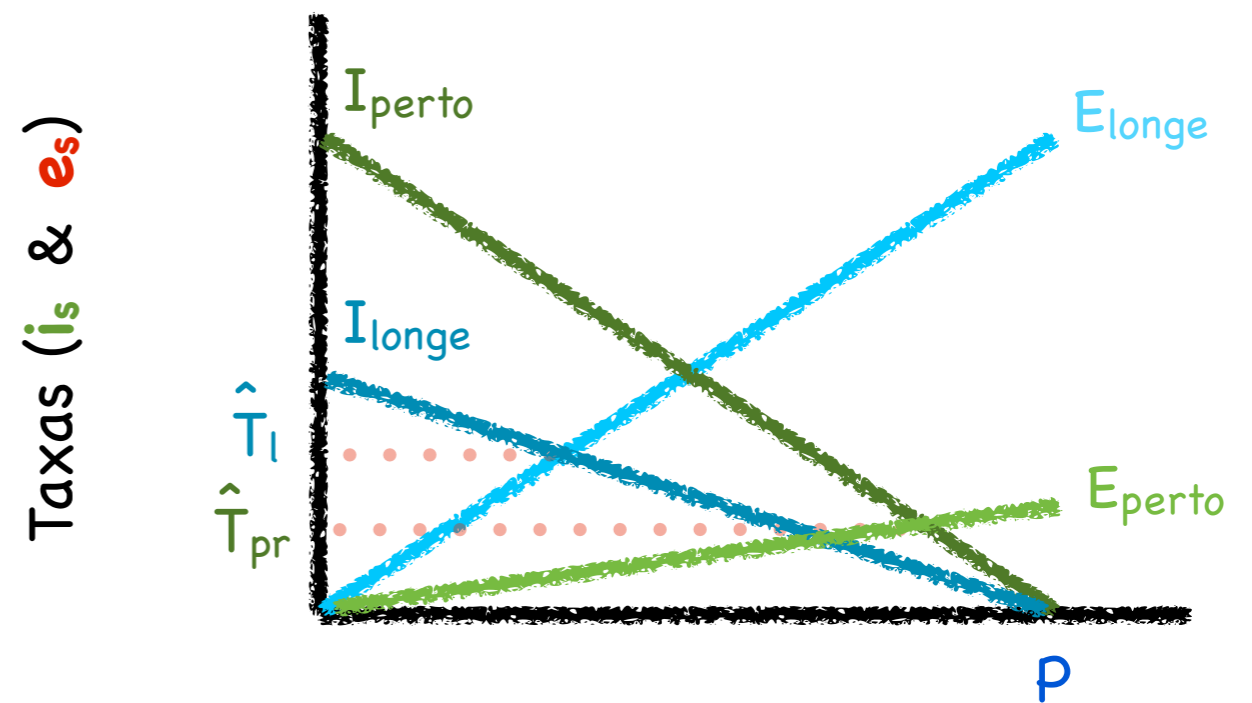


Em ilhas muito próximas, a imigração de indivíduos de espécies já presentes diminui as taxas de extinção e portanto as taxas de turnover são menores do que o esperado

Efeito do salvamento: imigração e extinção podem não ser eventos independentes



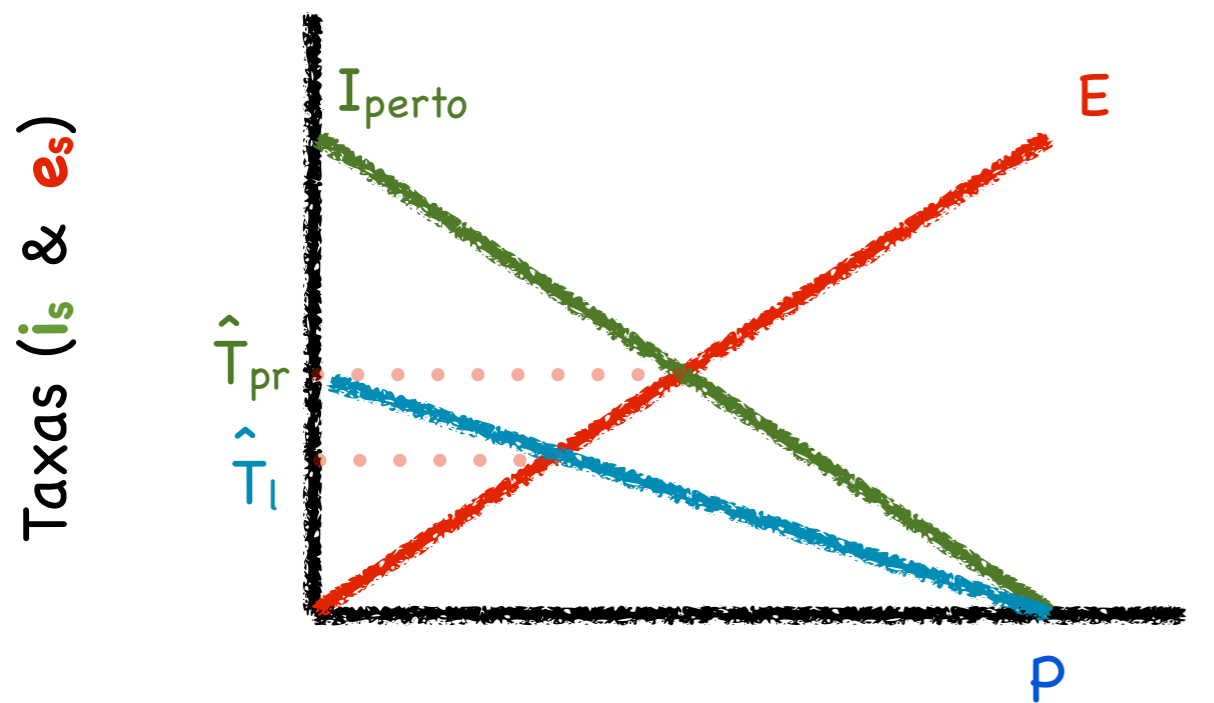
Número de espécies em uma ilha (S)



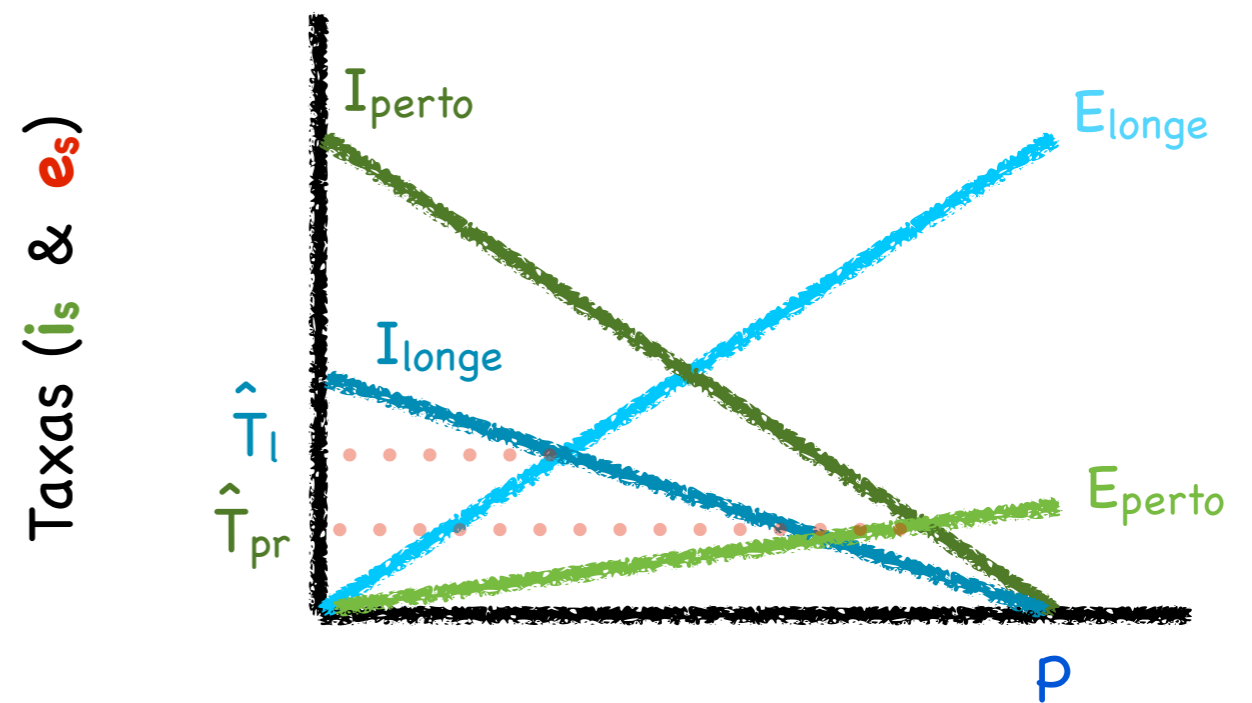
Número de espécies em uma ilha (S)

Em ilhas muito próximas, a imigração de indivíduos de espécies já presentes diminui as taxas de extinção e portanto as taxas de turnover são menores do que o esperado

Efeito do salvamento: imigração e extinção podem não ser eventos independentes



Número de espécies em uma ilha (S)



Número de espécies em uma ilha (S)

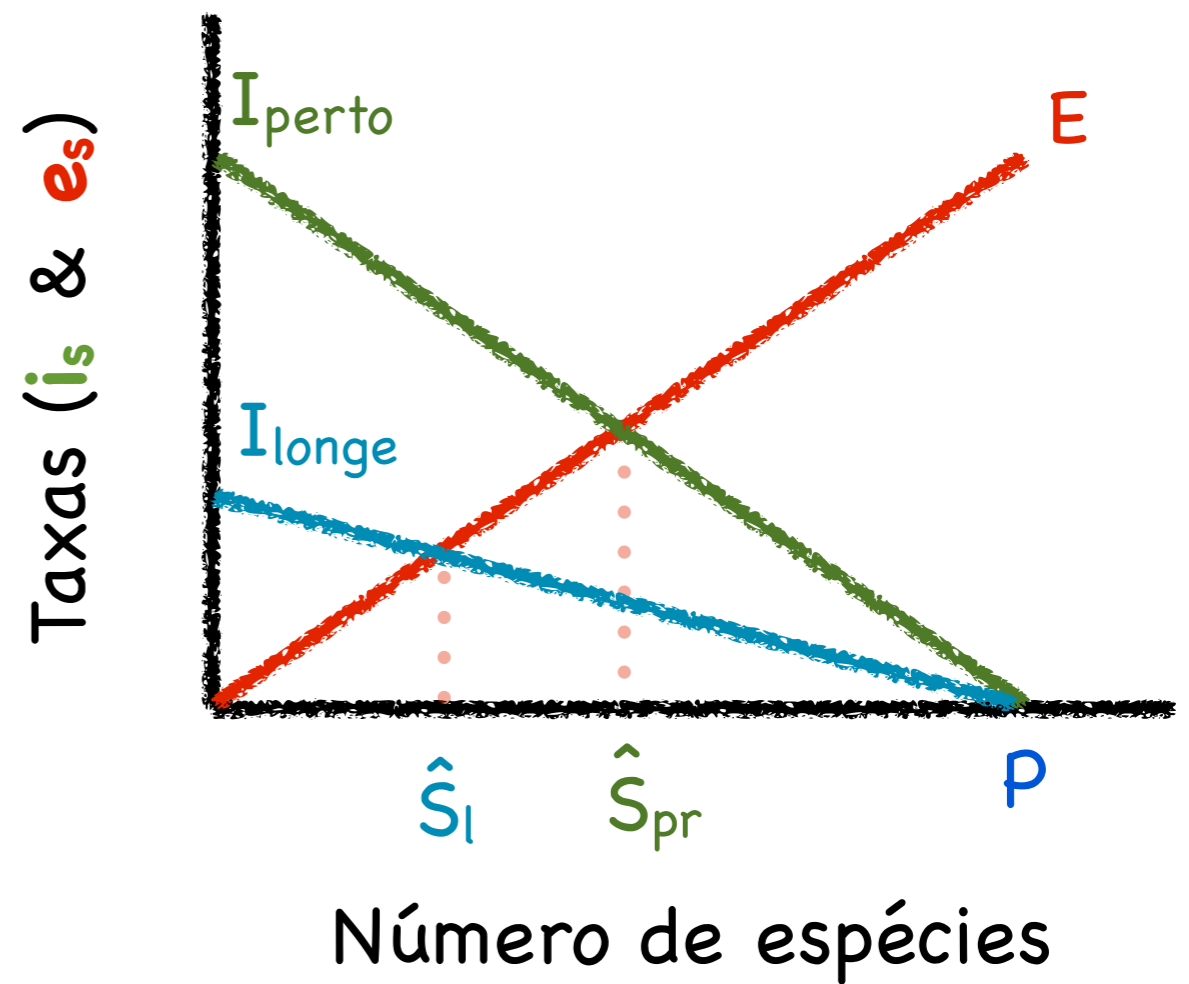
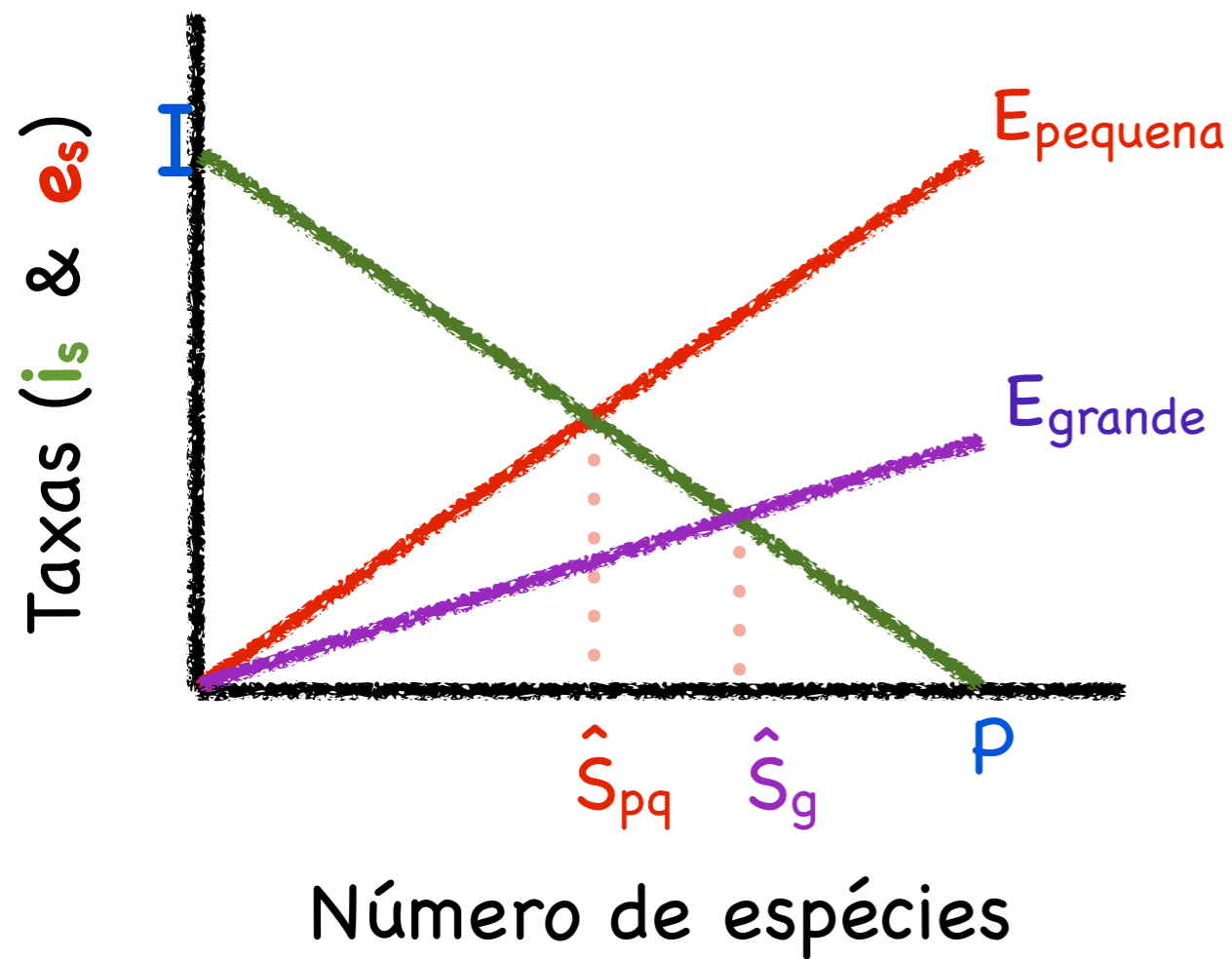
$$\hat{T}_l < \hat{T}_{pr}$$

$$\hat{S}_l < \hat{S}_{pr}$$

$$\hat{T}_l > \hat{T}_{pr}$$

$$\hat{S}_l < \hat{S}_{pr}$$

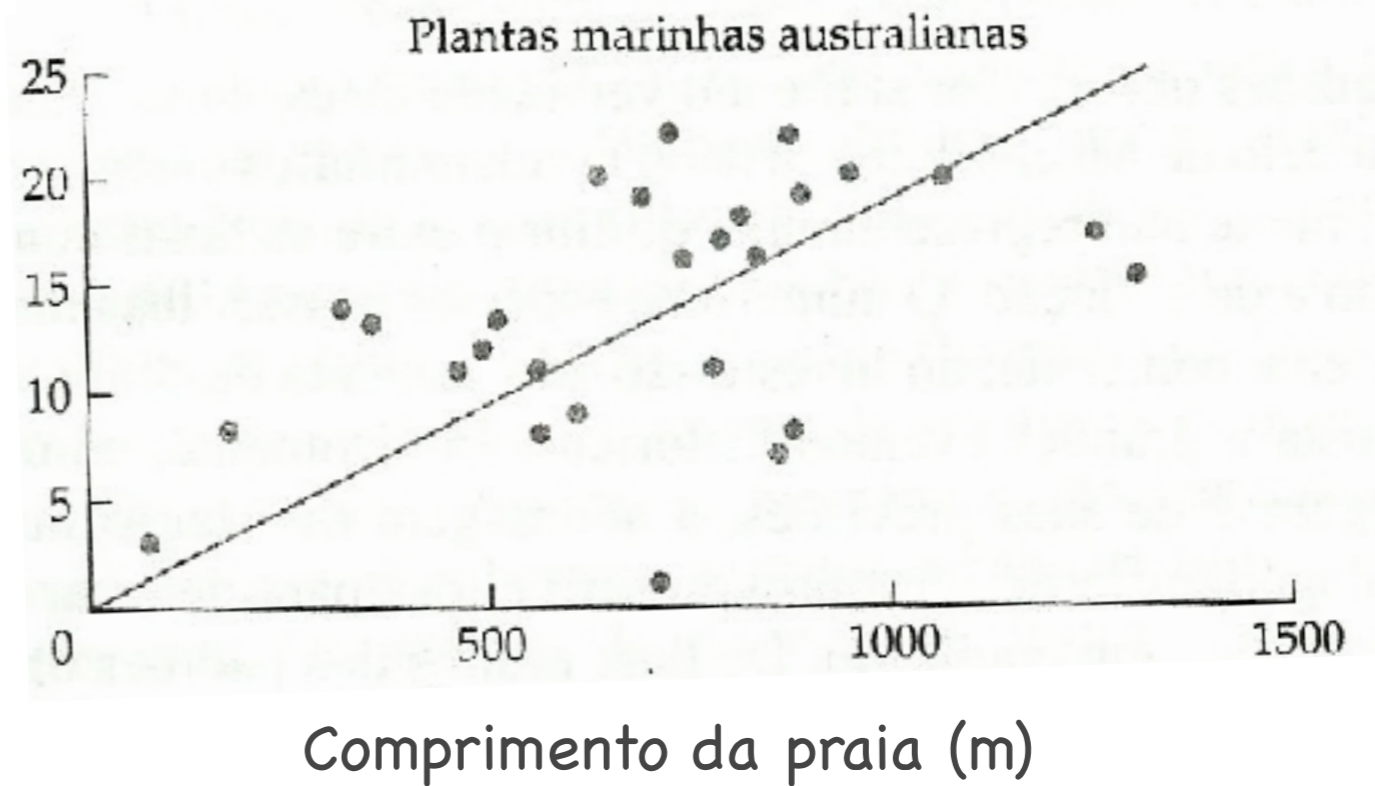
Pressuposto da teoria: a área somente afeta a taxa de Extinção.



Pressuposto da teoria: a área somente afeta a taxa de Extinção.



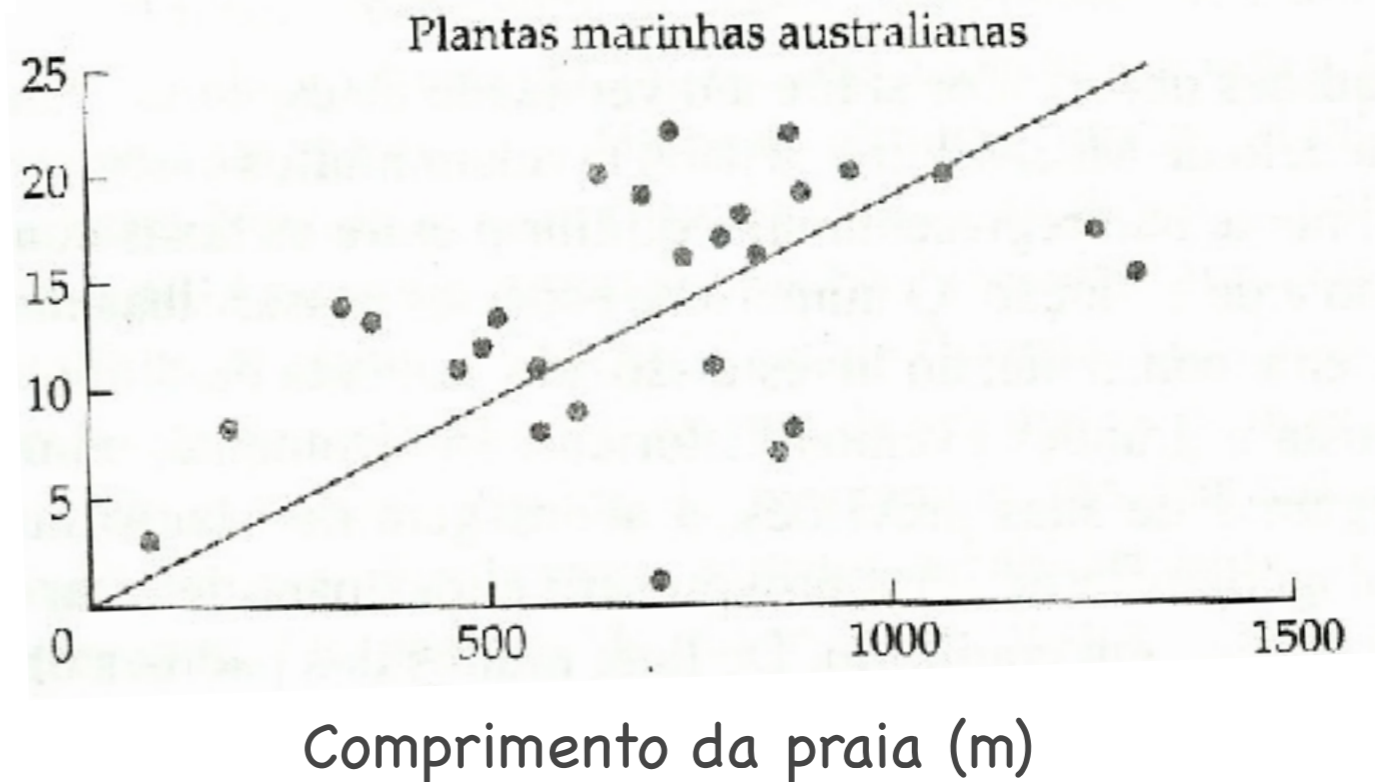
Número de espécies
de propágulos



Efeito do alvo: o tamanho da área pode afetar também a taxa de imigração.

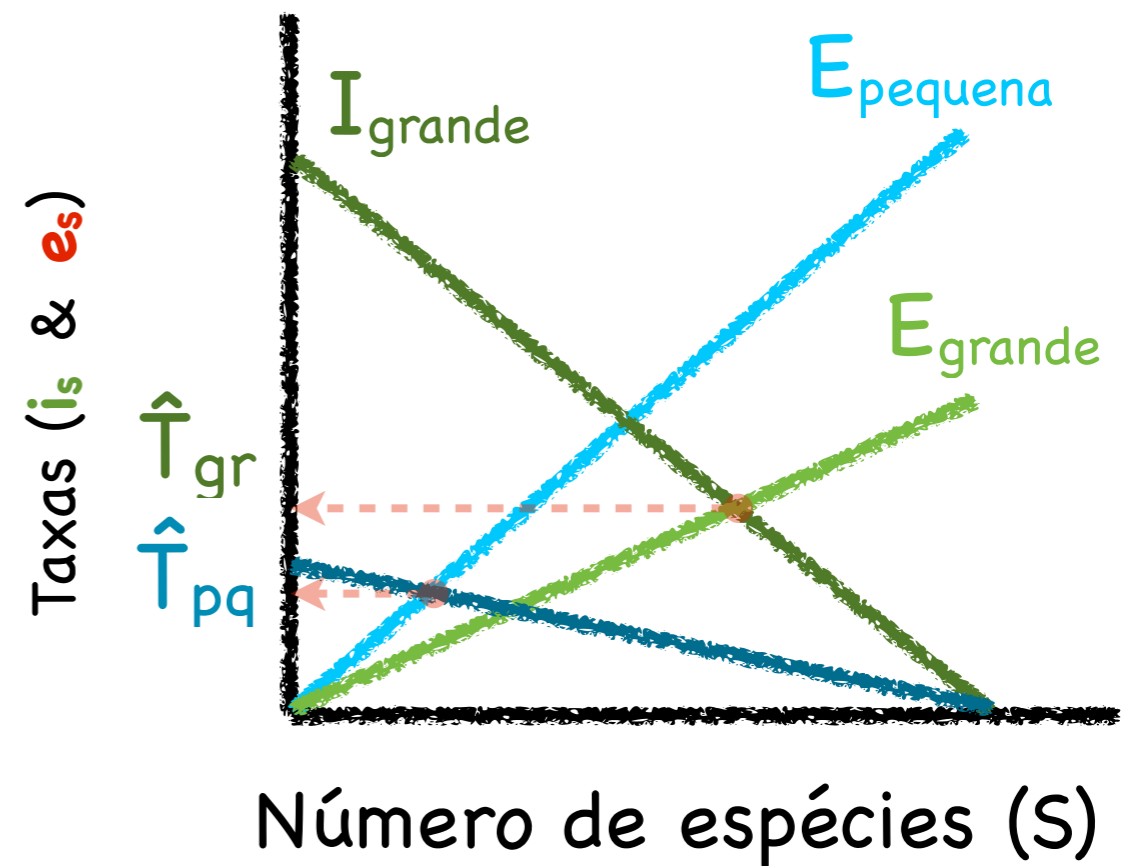
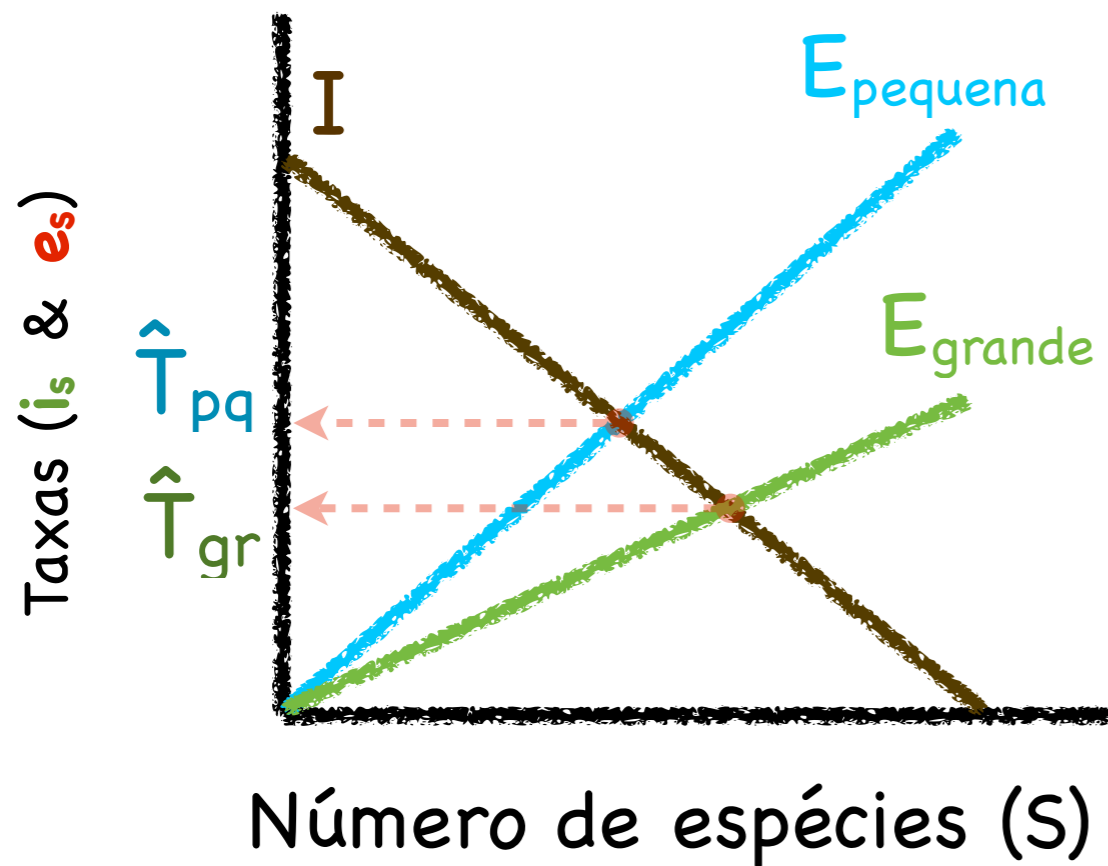


Número de espécies
de propágulos



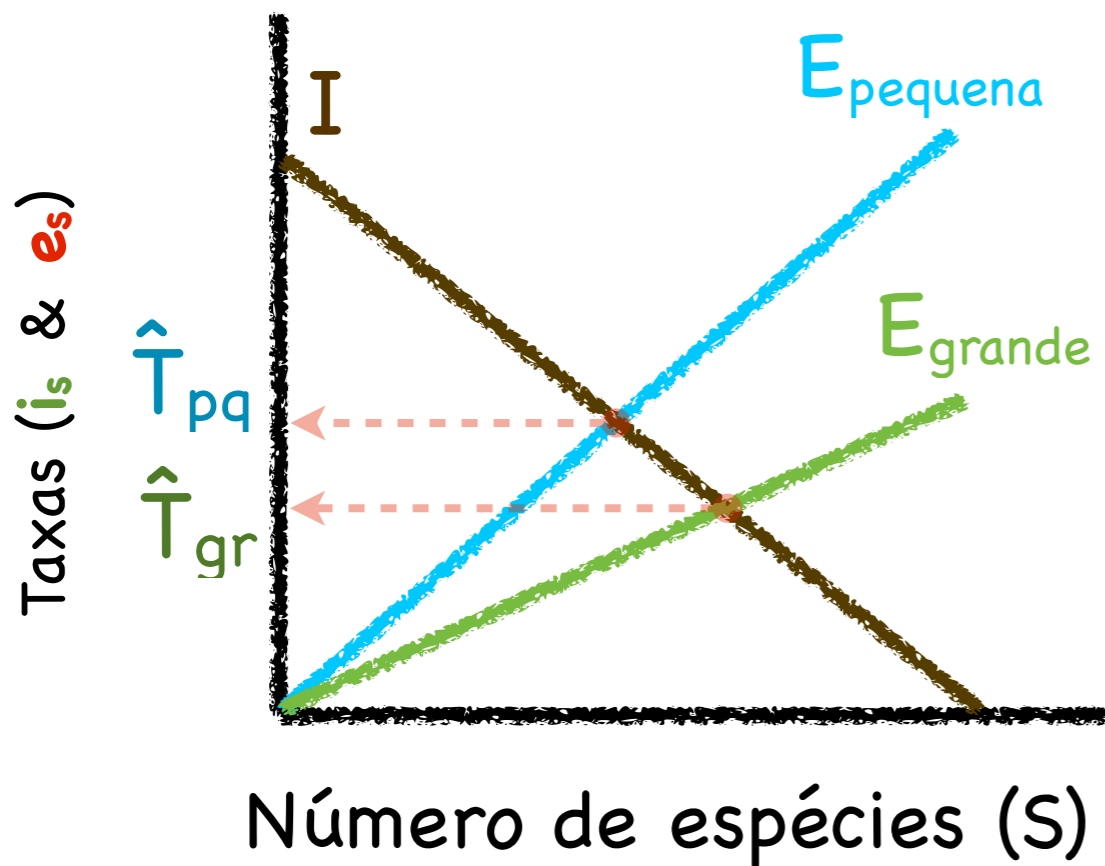
Ilhas maiores são um alvo mais fácil, e portanto poderiam ter taxas de imigração mais elevadas.

Efeito do alvo: o tamanho da área pode afetar também a taxa de imigração.



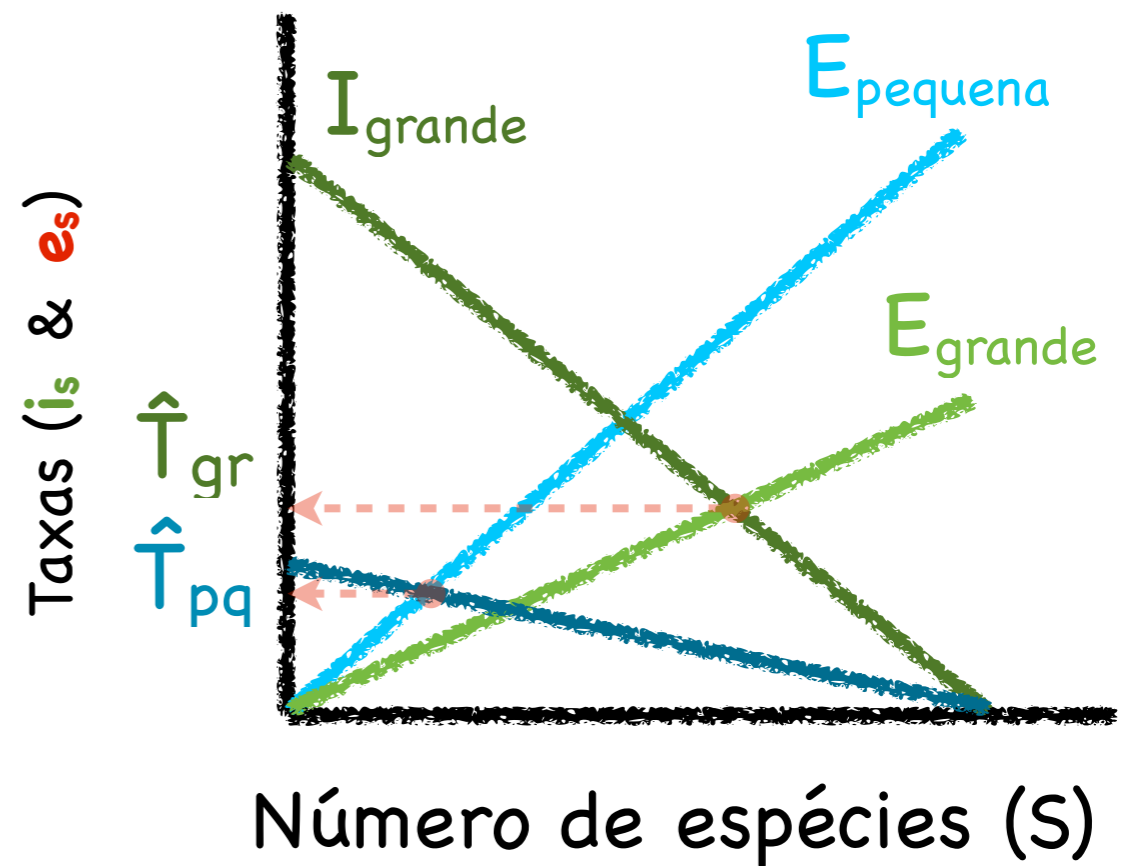
Ilhas maiores são um alvo mais fácil, e portanto poderiam ter taxas de imigração mais elevadas.

Efeito do alvo: o tamanho da área pode afetar também a taxa de imigração.



$$\hat{T}_{pq} > \hat{T}_{gr}$$

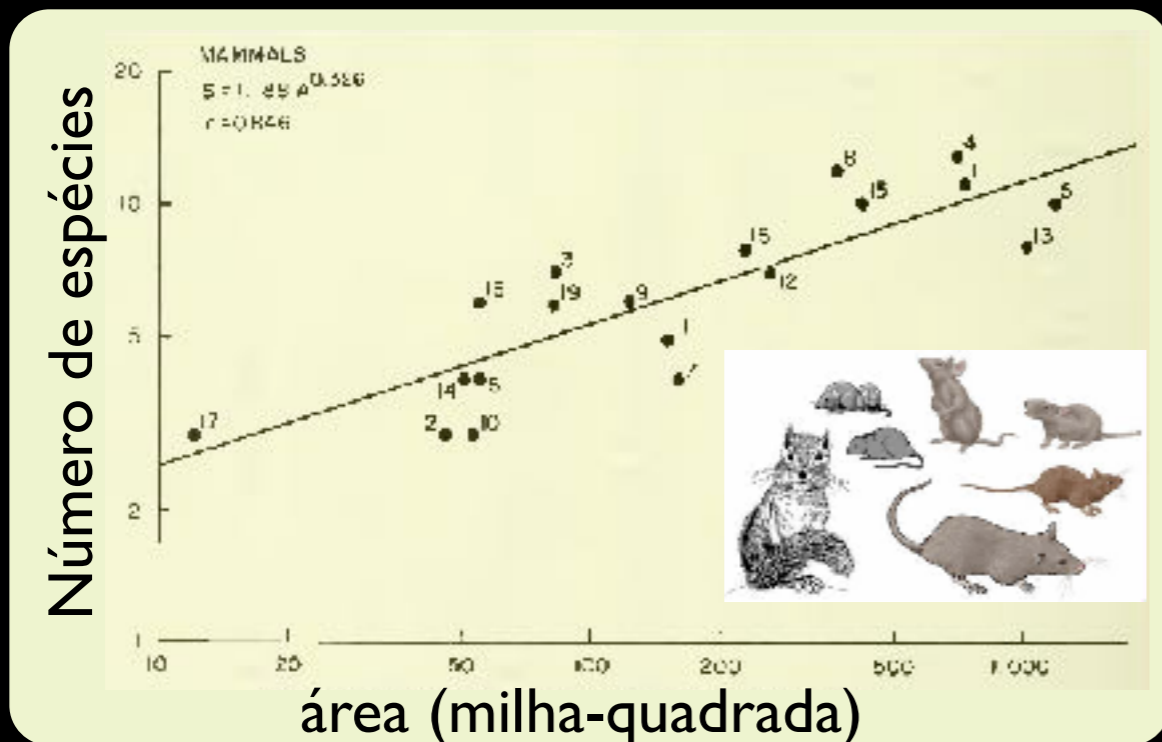
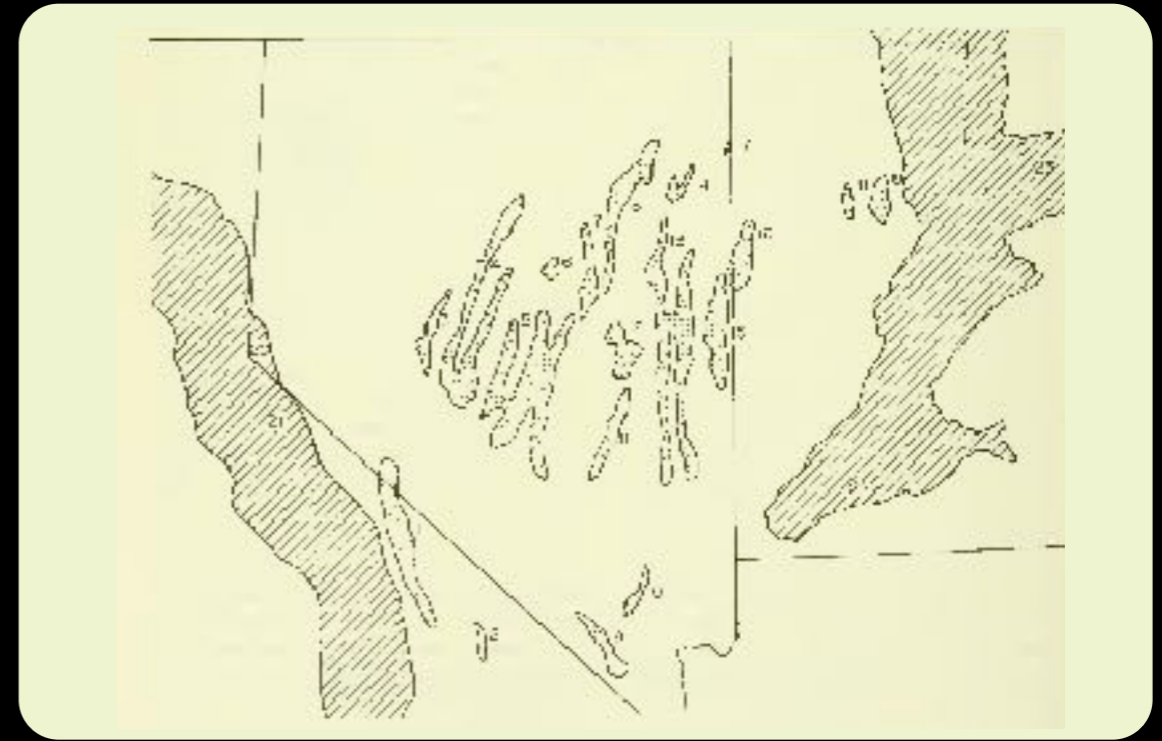
$$\hat{S}_{pq} < \hat{S}_{gr}$$



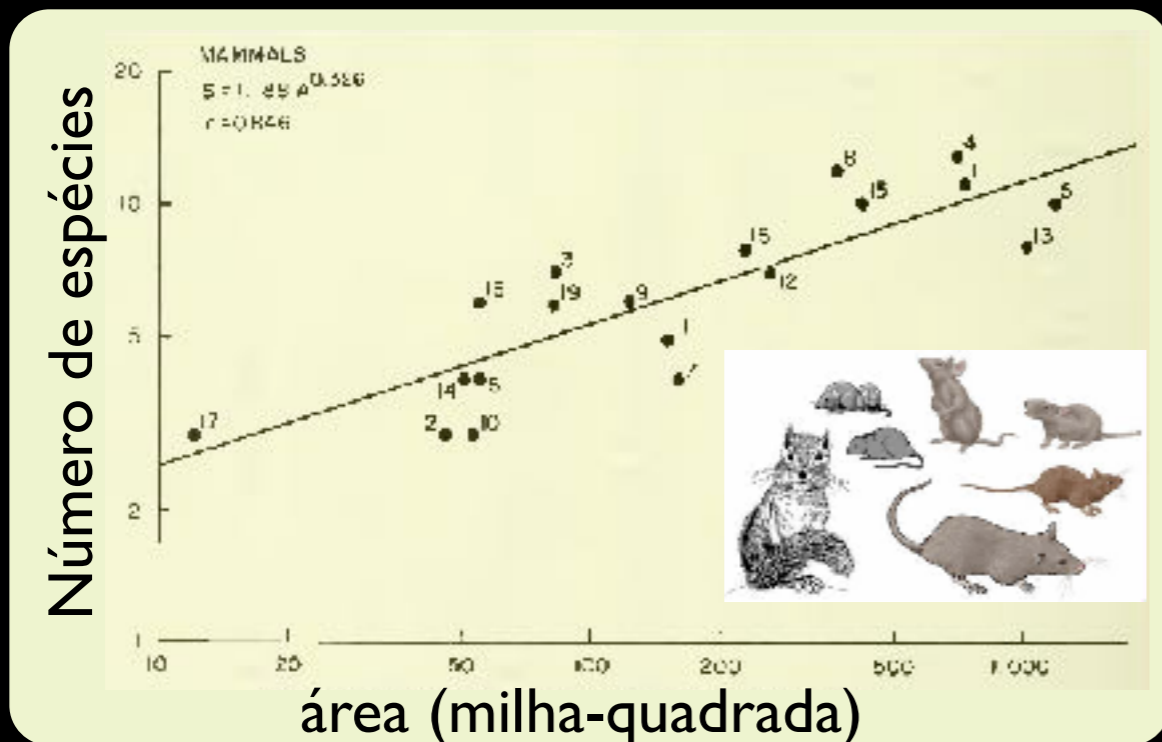
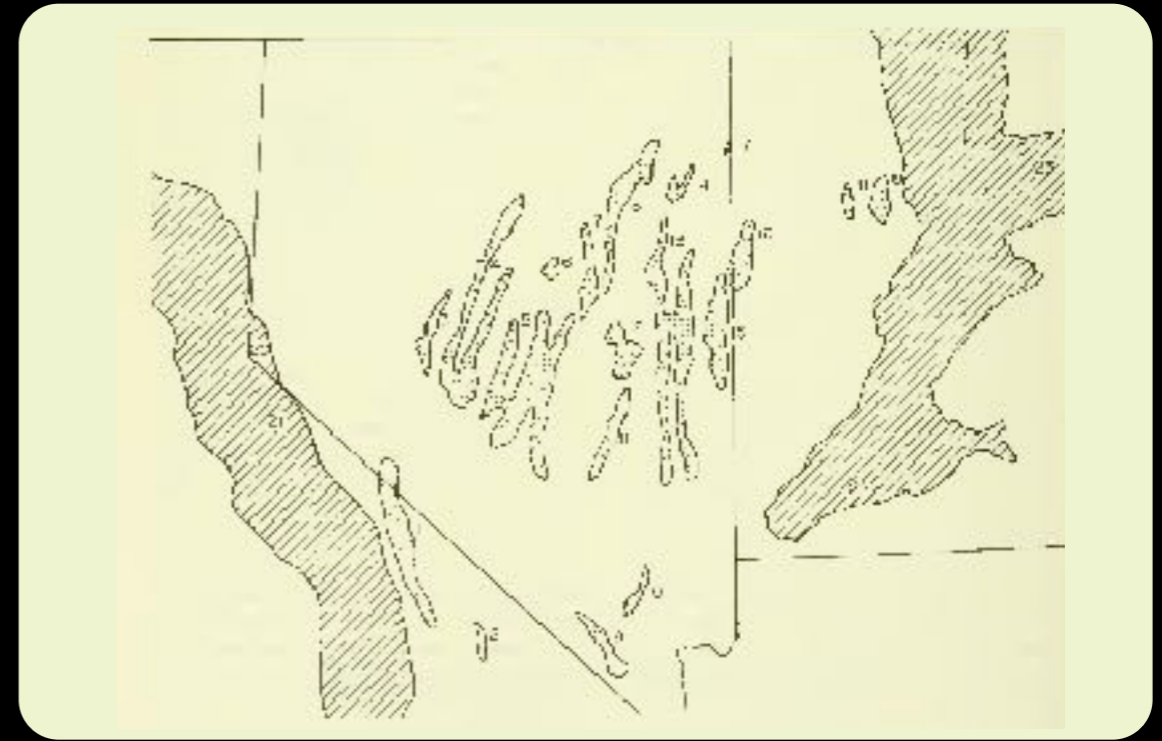
$$\hat{T}_{pq} < \hat{T}_{gr}$$

$$\hat{S}_{pq} < \hat{S}_{gr}$$

Comunidades sem equilíbrio

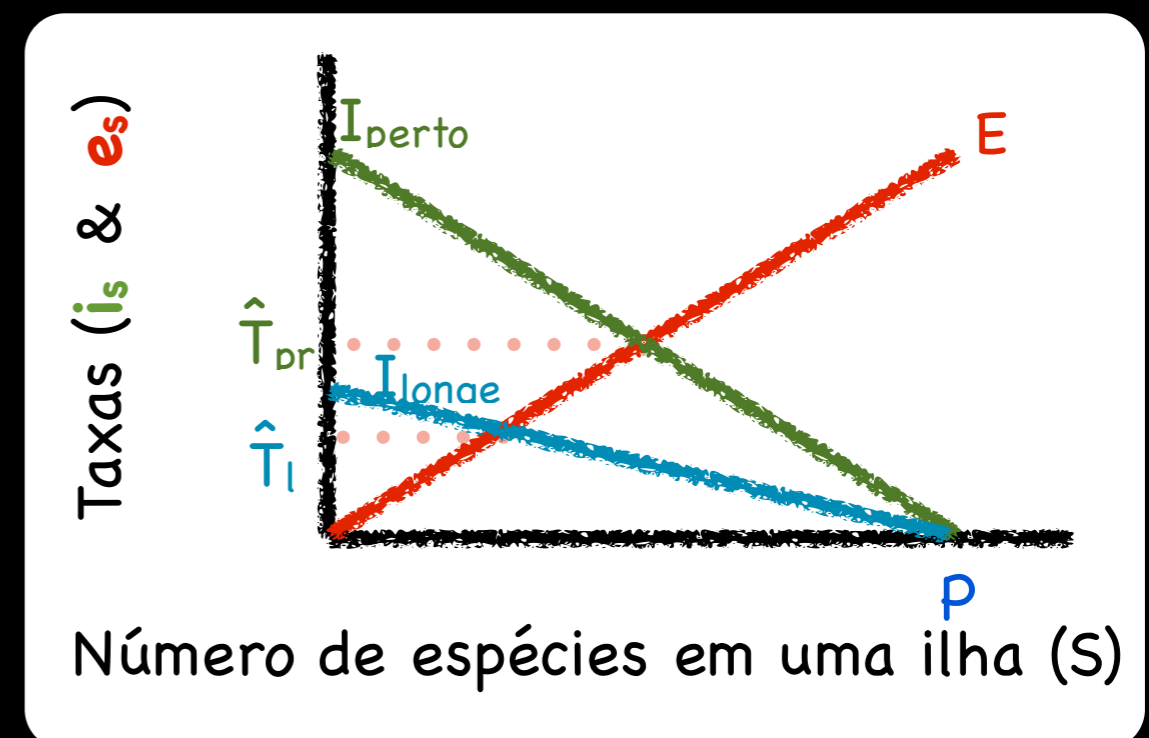
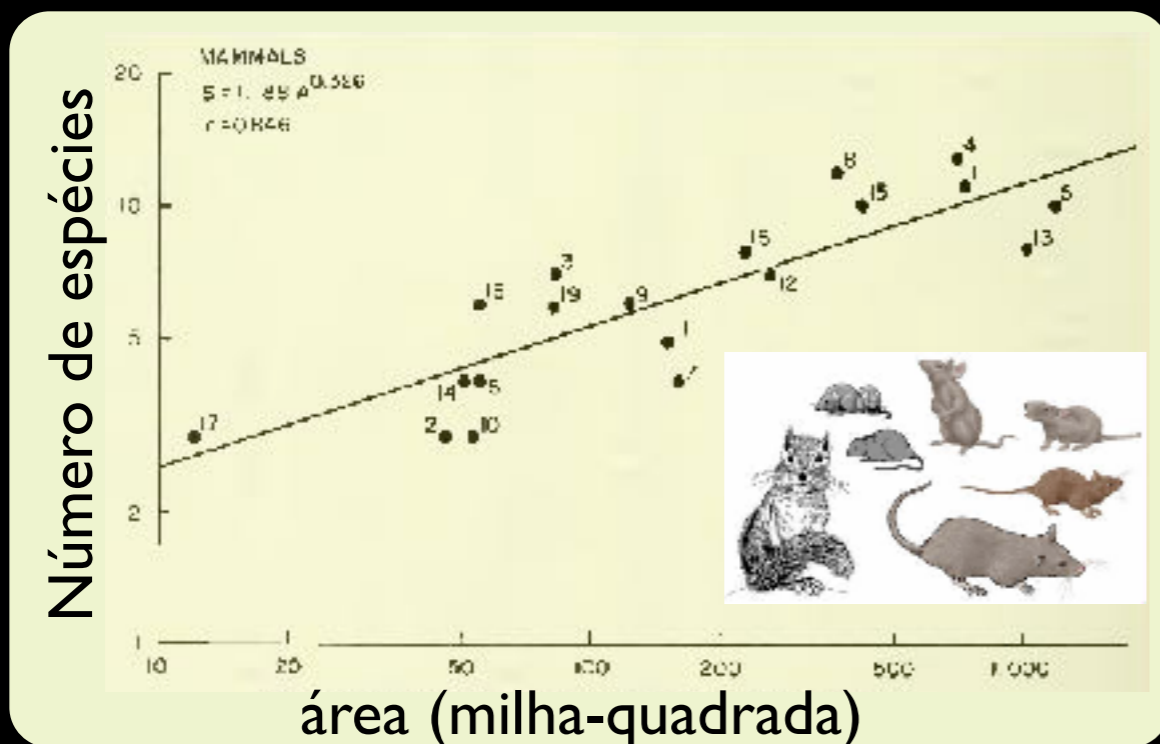
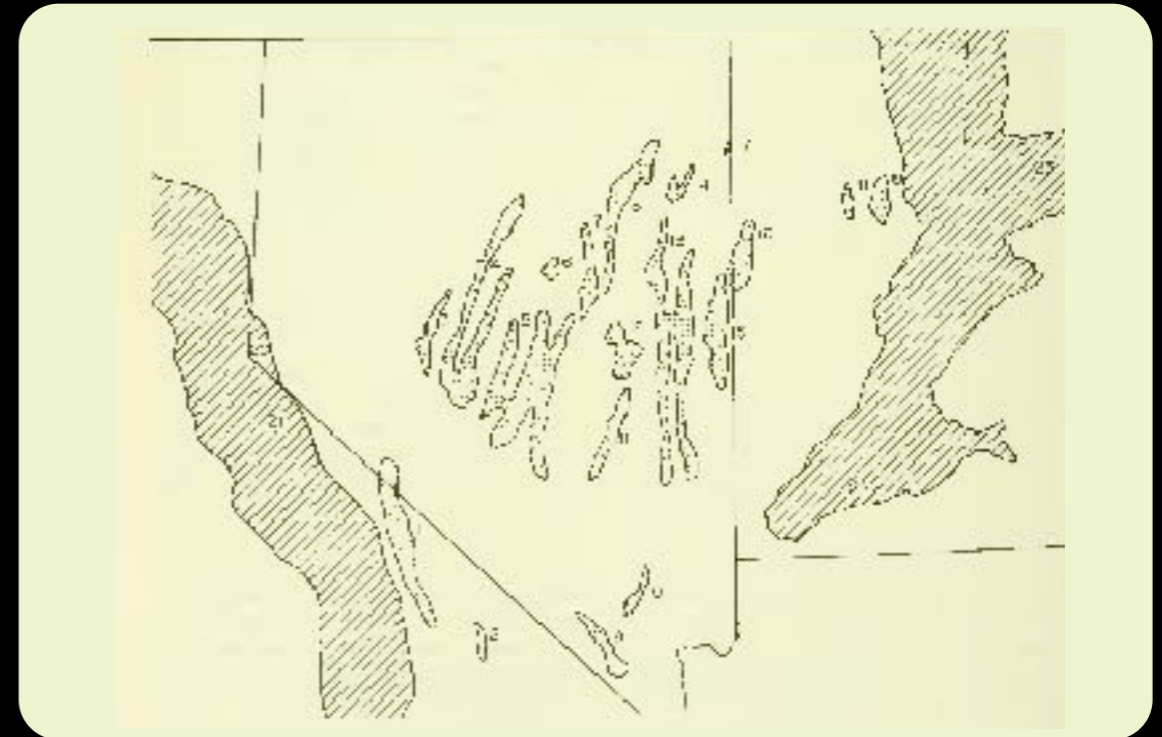


Comunidades sem equilíbrio



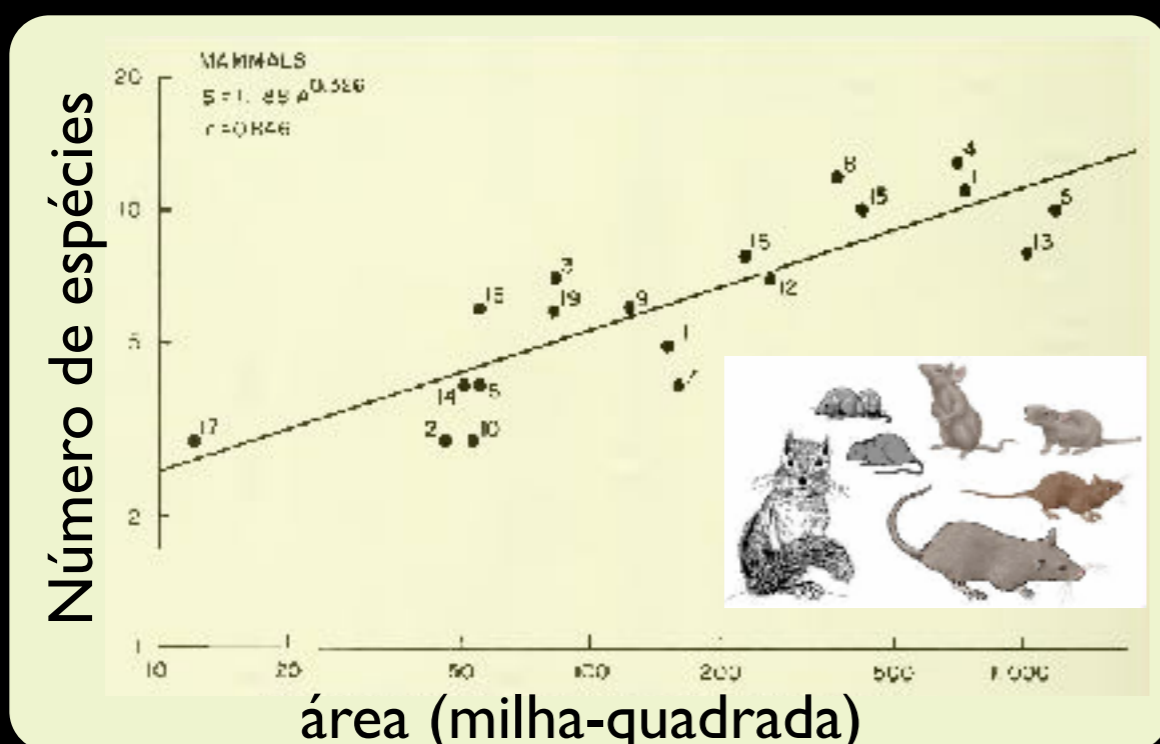
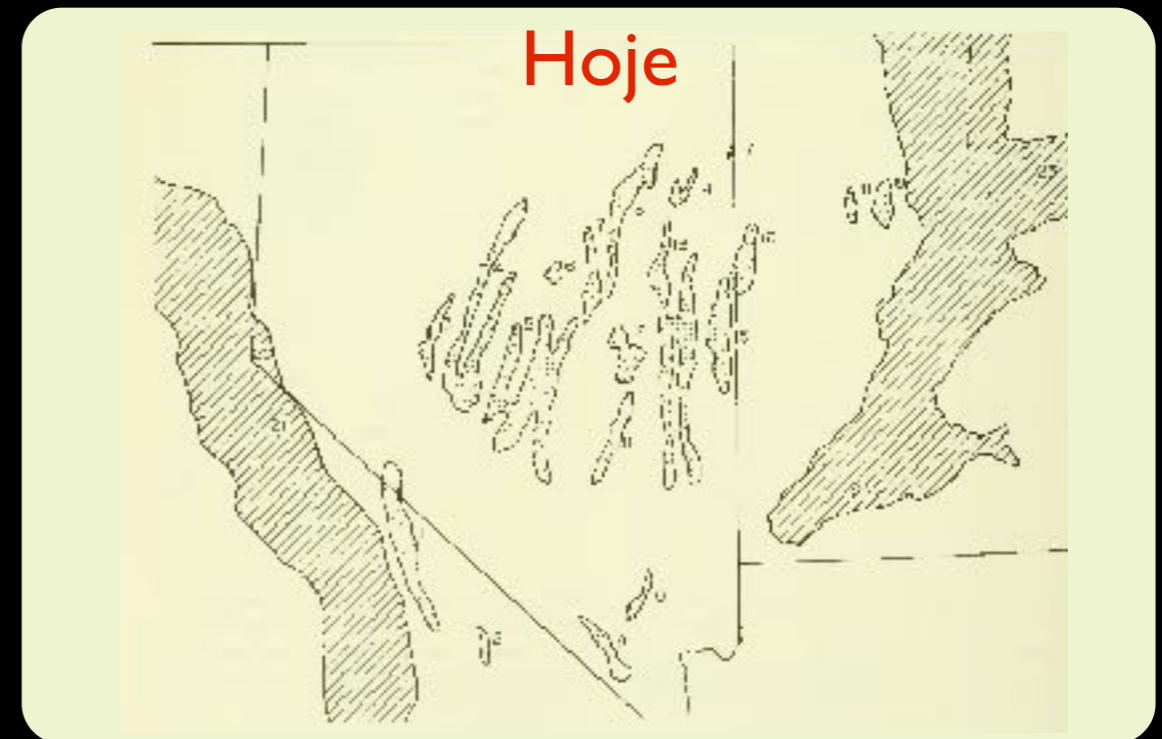
Comunidades sem equilíbrio

- Ausência da relação entre distância e taxas de substituição



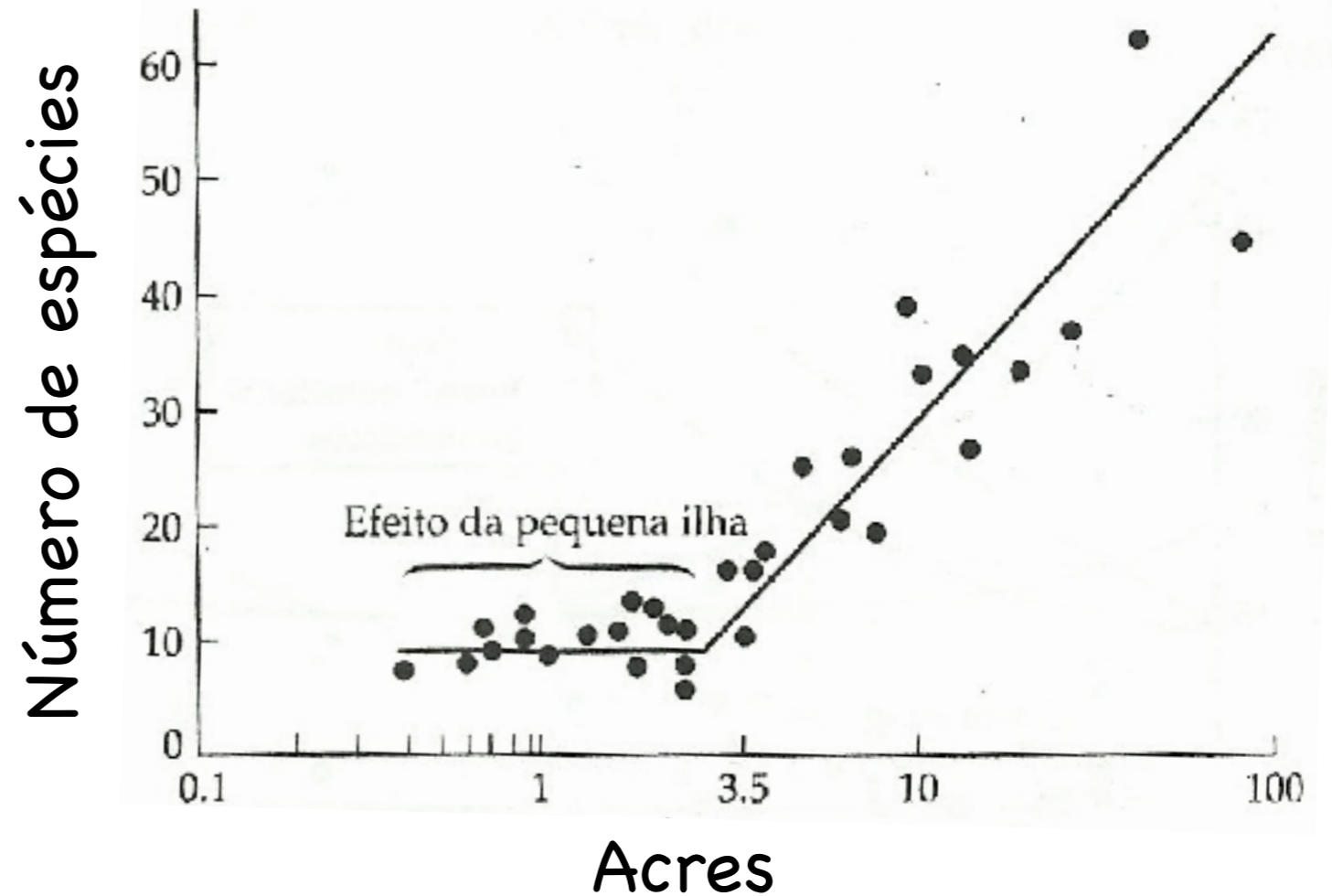
Comunidades sem equilíbrio

- Ausência da relação entre distância e taxas de substituição
- Alta extinção, em especial em ilhas pequenas.
- Riqueza está caminhando para ZERO pois não há imigração!!!



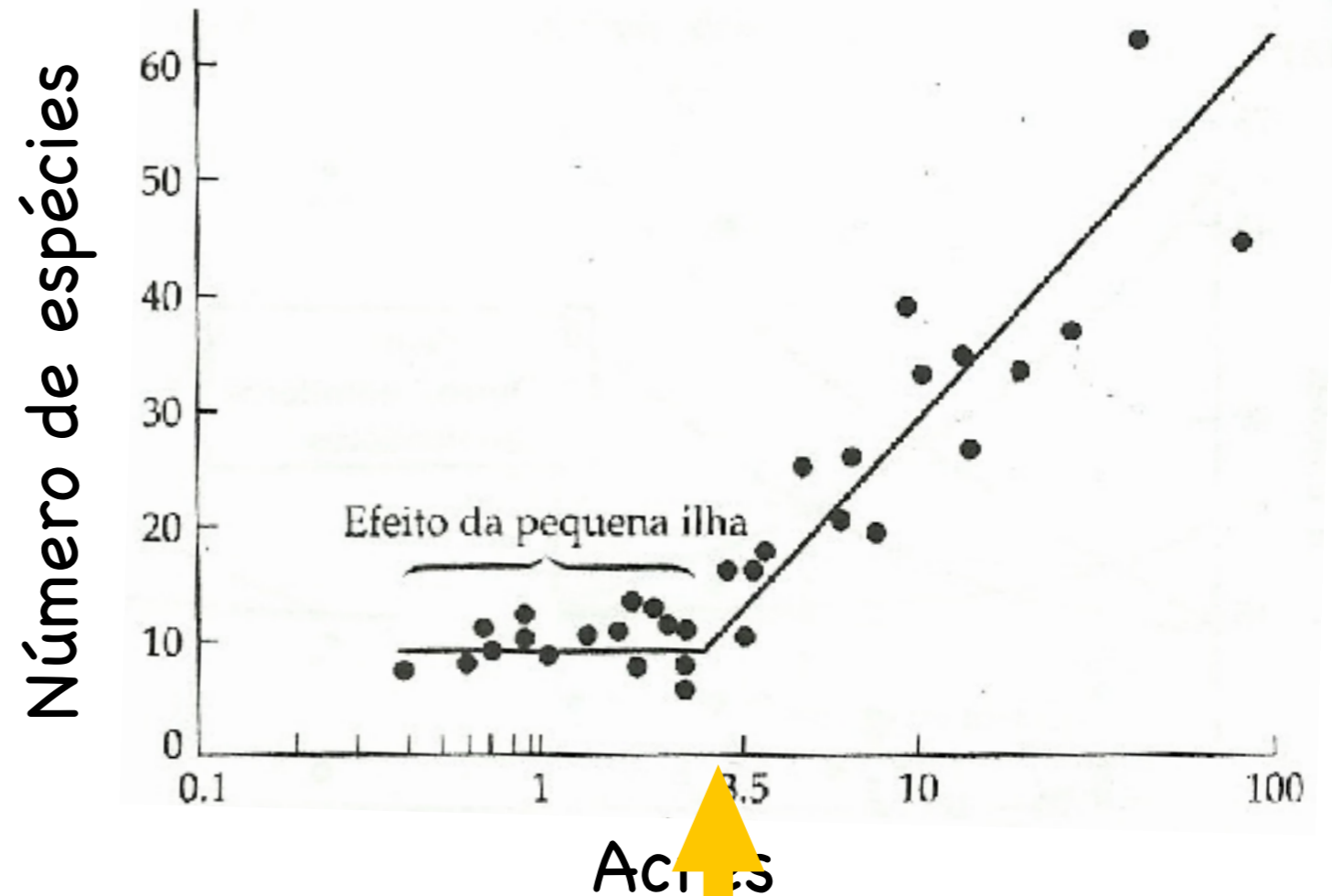
Efeito de ilhas pequenas

Riqueza de plantas no
Atol de Kapingamarangi
na Micronésia



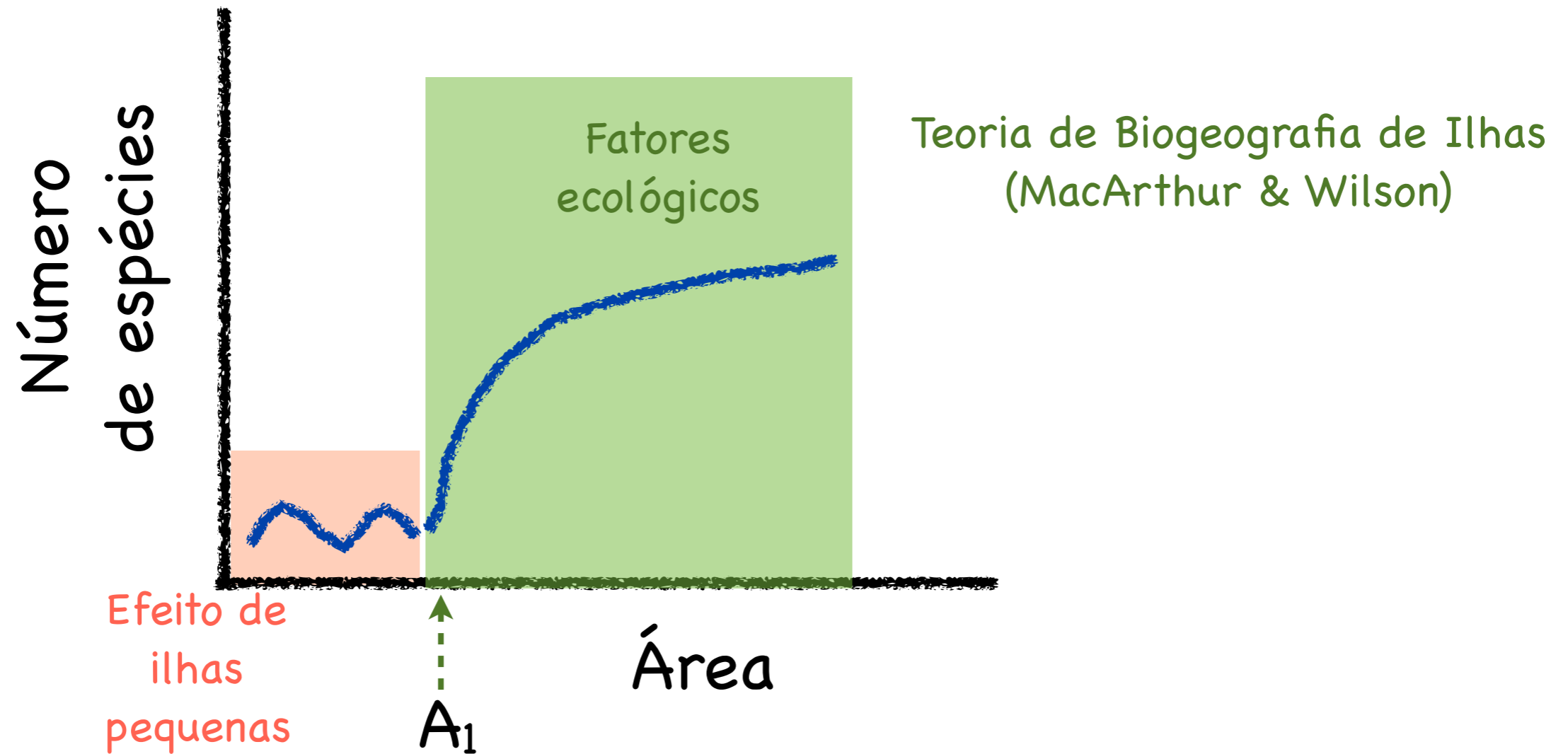
Efeito de ilhas pequenas

Riqueza de plantas no
Atol de Kapingamarangi
na Micronésia

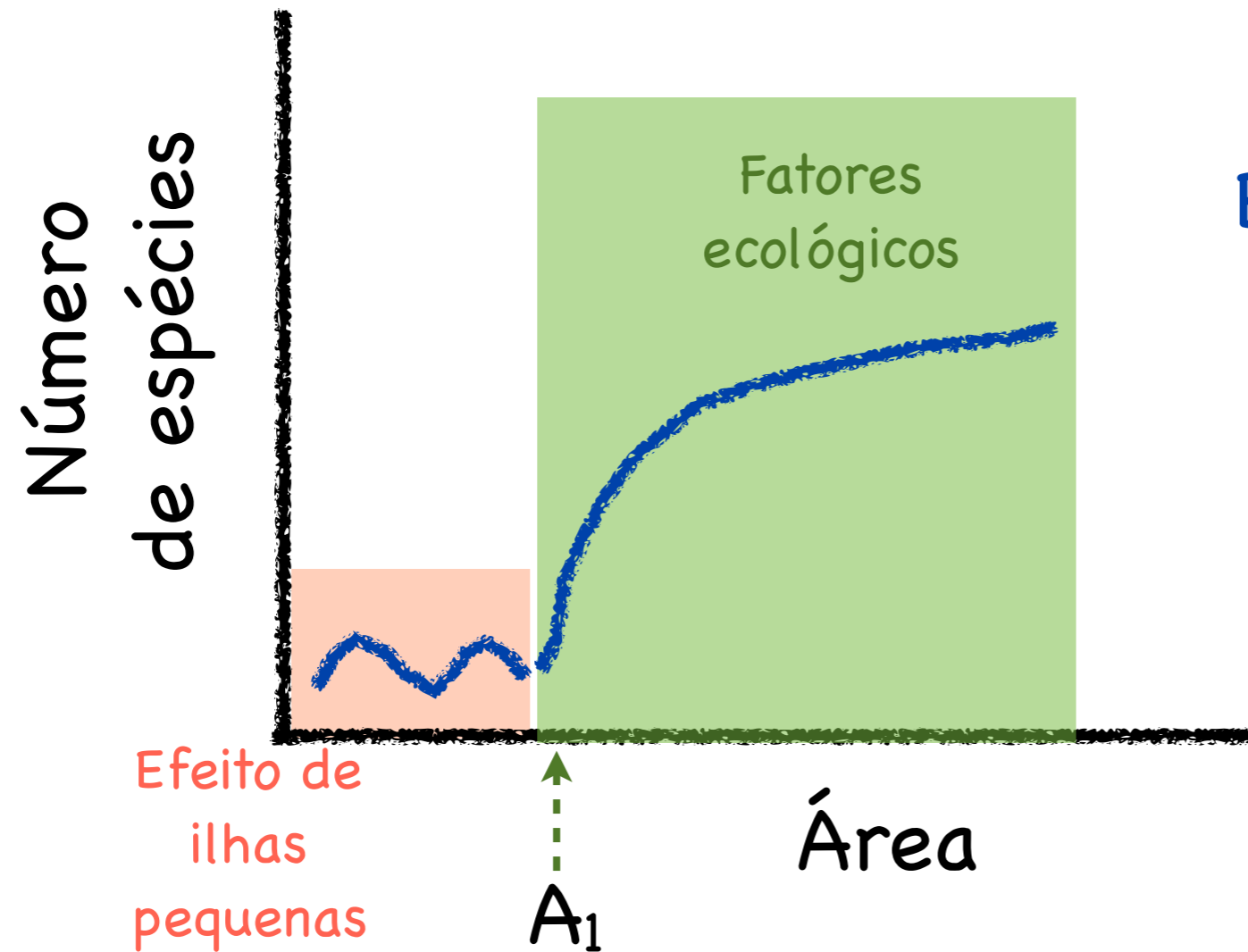


Esse valor tende a ser maior para organismos com baixa capacidade de dispersão e para arquipélagos mais isolados

Modelo geral da relação área e riqueza

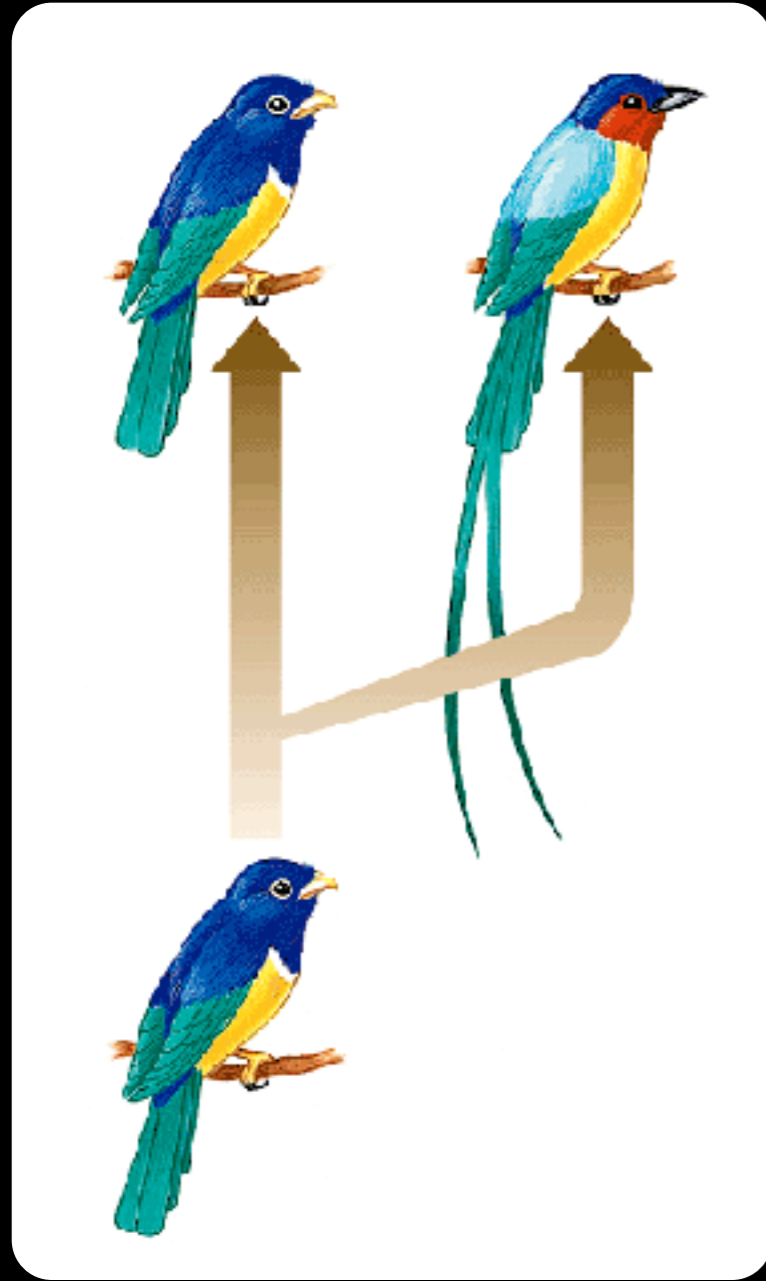


Modelo geral da relação área e riqueza



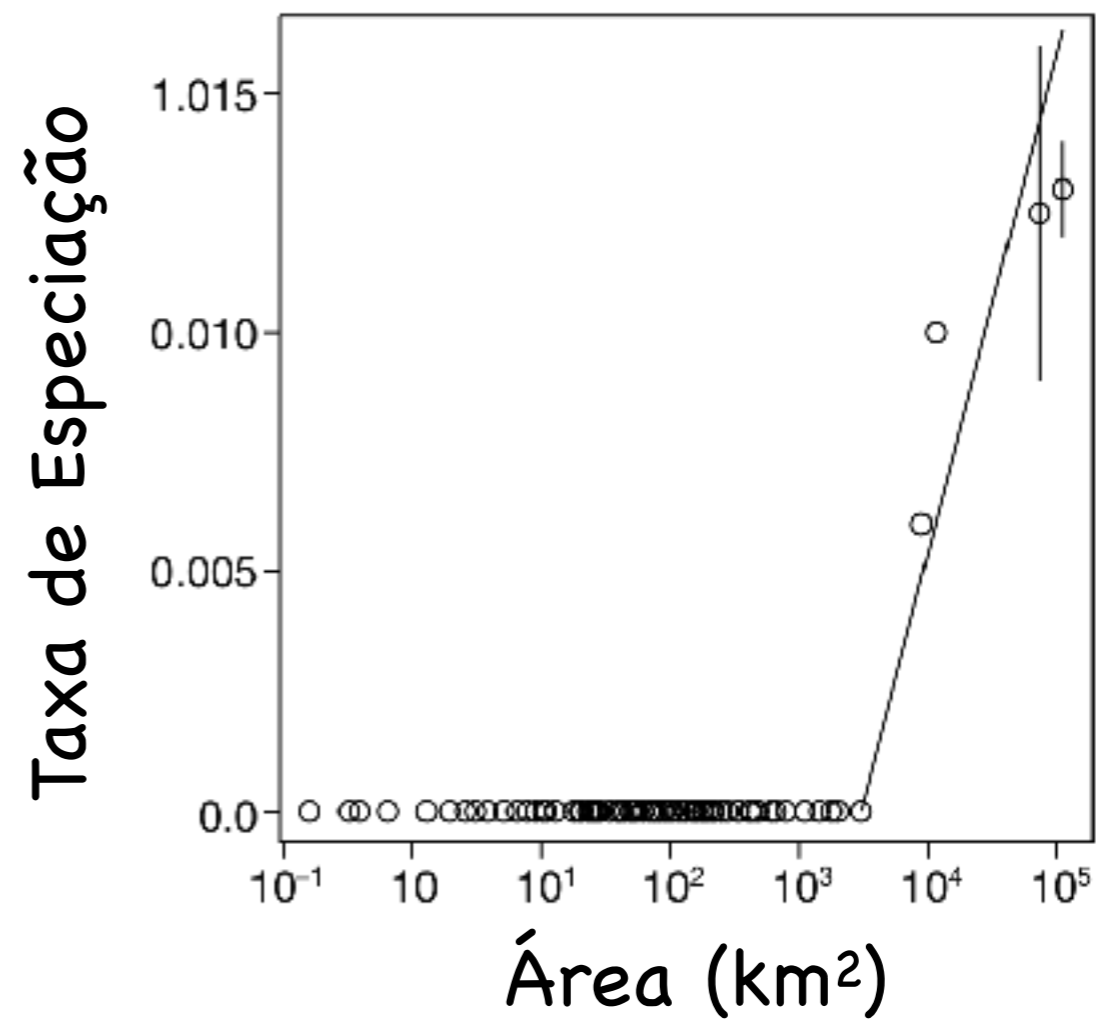
E a evolução????

Especiaçãoção pode ocorrer dentro a ilha!!

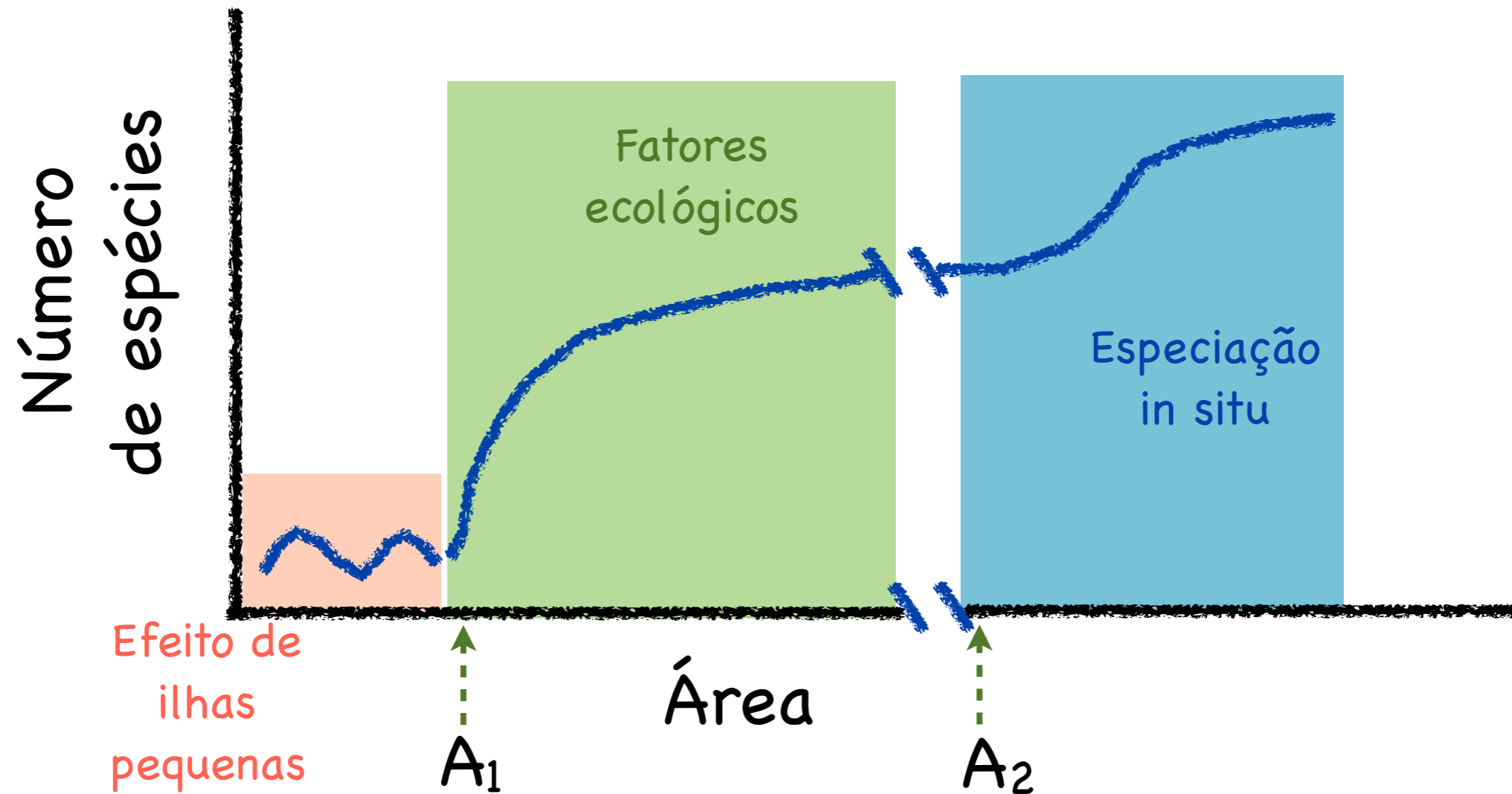


Efeito da área na especiação

Lagartos *Anolis* das ilhas
Caribenhas

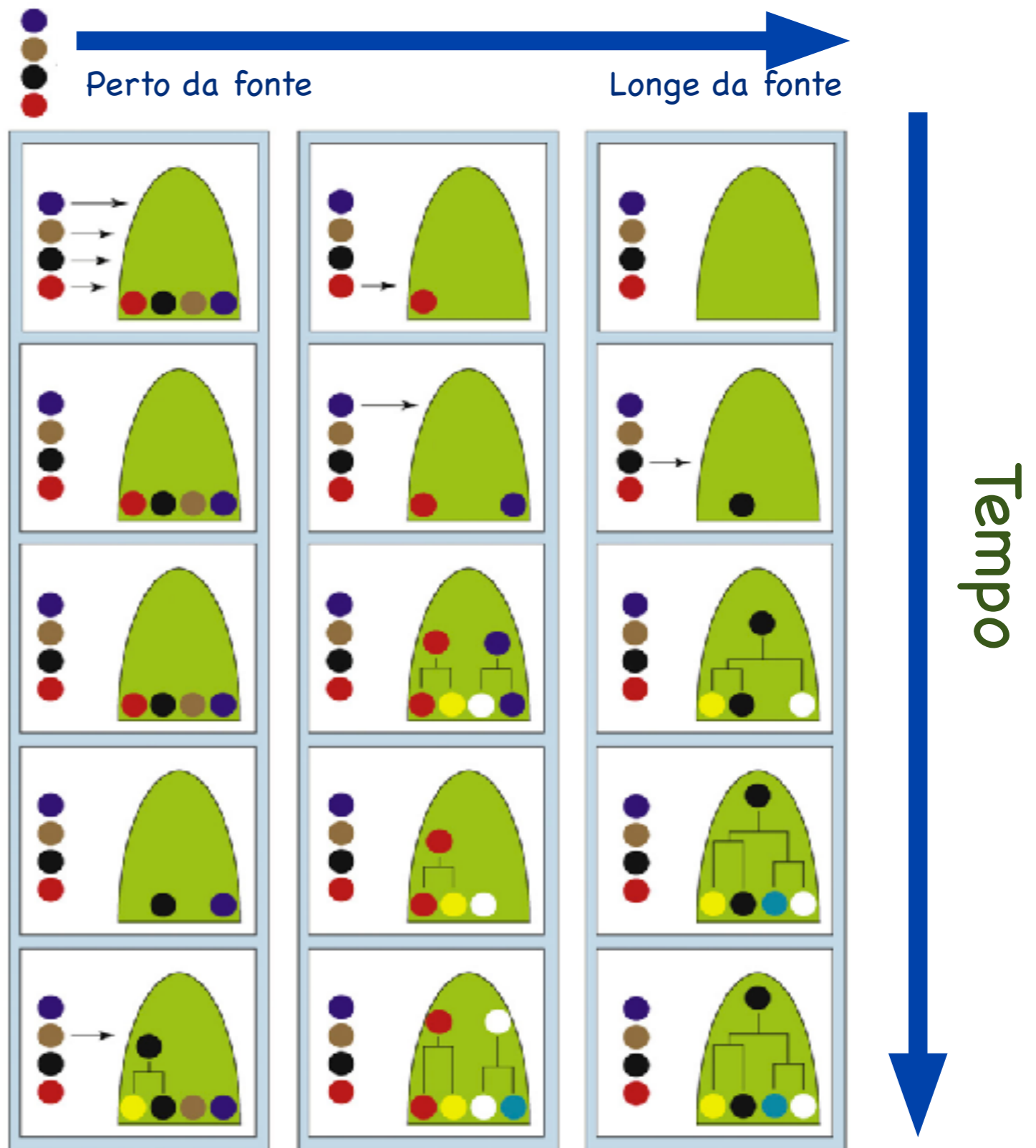


Modelo geral da relação área e riqueza



Contribuição da imigração e especiação na riqueza de ilhas

Isolamento

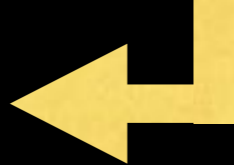


Área  Riqueza de espécies





Relação Universal

$\log(S) = \log(c) + z \log(A)$ 

Área  Riqueza de espécies

Relação Universal

Teoria de
Biogeografia de Ilhas

$\log(S) = \log(c) + z \log(A)$

Área  Riqueza de espécies

Relação Universal

Teoria de
Biogeografia de Ilhas

$\log(S) = \log(c) + z \log(A)$

Taxas de Imigração e
Extinção determinam o
equilíbrio de espécies

Área  Riqueza de espécies

Relação Universal

Teoria de
Biogeografia de Ilhas

$\log(S) = \log(c) + z \log(A)$

Distância e área devem
determinar as taxas de
imigração e extinção

Taxas de Imigração e
Extinção determinam o
equilíbrio de espécies

Área  Riqueza de espécies

Relação Universal

Teoria de
Biogeografia de Ilhas

$\log(S) = \log(c) + z \log(A)$

Distância e área devem
determinar as taxas de
imigração e extinção

Taxas de Imigração e
Extinção determinam o
equilíbrio de espécies

Hipóteses que
podem ser testadas

Área \longleftrightarrow ⁺ Riqueza de espécies

Relação Universal

Teoria de Biogeografia de Ilhas

$$\log(S) = \log(c) + z \log(A)$$

Distância e área devem determinar as taxas de imigração e extinção

Taxas de Imigração e Extinção determinam o equilíbrio de espécies

Hipóteses que podem ser testadas

Ignora alguns aspectos importantes. Exemplo: especiação

Área \longleftrightarrow Riqueza de espécies

Relação Universal

Teoria de Biogeografia de Ilhas

$$\log(S) = \log(c) + z \log(A)$$

Distância e área devem determinar as taxas de imigração e extinção

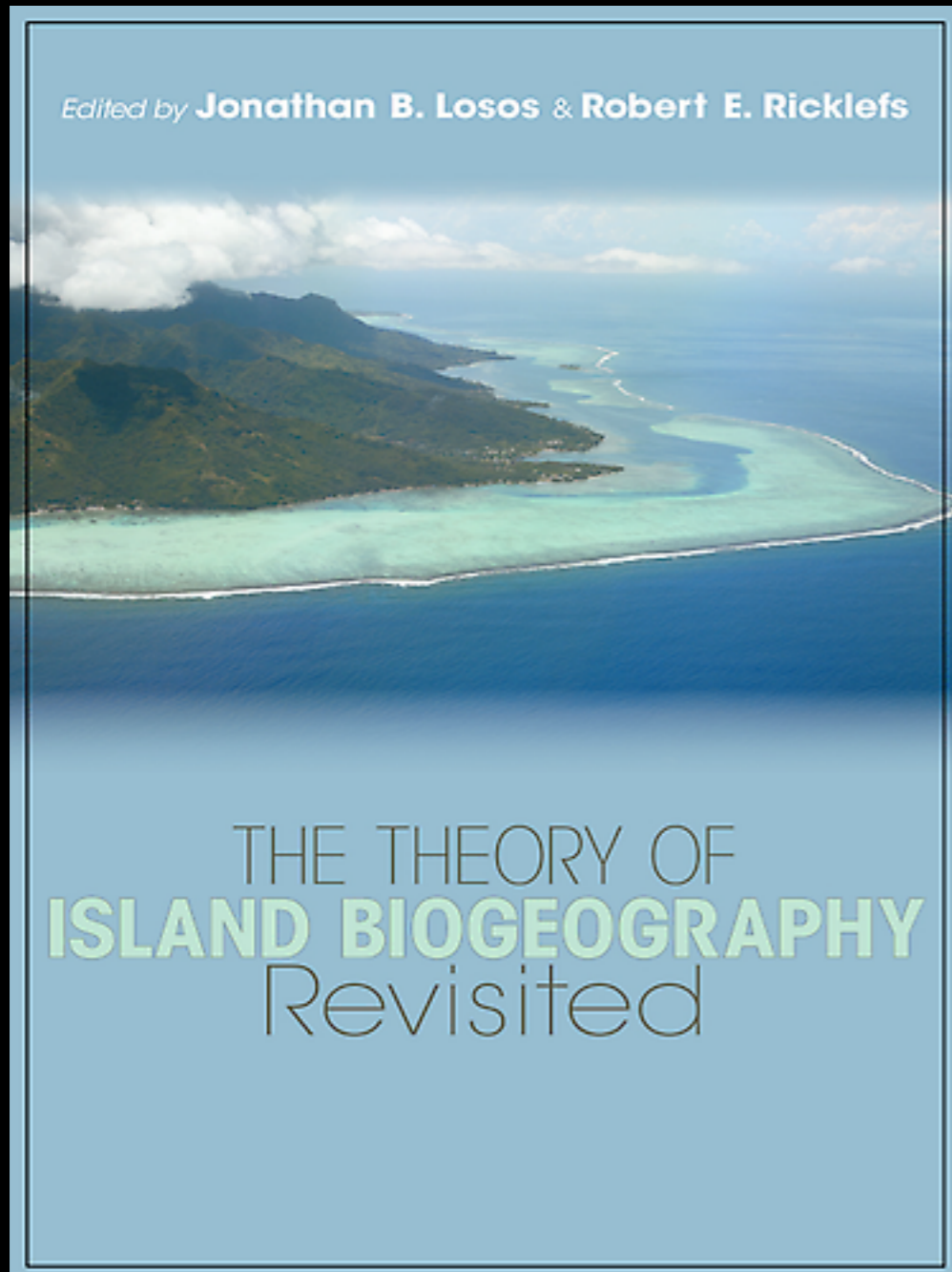
Taxas de Imigração e Extinção determinam o equilíbrio de espécies

Hipóteses que podem ser testadas

Ignora alguns aspectos importantes. Exemplo: especiação

Teoria falha; aprendemos algo de novo!

Para saber mais!



**The Theory of Island
Biogeography Revisited**
Edited by Jonathan B. Losos &
Robert E. Ricklefs (2010)