

Fernando Welker Sapojkin Rossine

**Espaço e diversificação:  
uma perspectiva teórica**

## Resumo

---

Alguns dos padrões ecológicos mais consistentemente encontrados na natureza, como as relações espécie-área e as distribuições de rank-abundância, podem ser previstas por uma classe de modelos neutros. Nesse contexto, neutralidade quer dizer que há equivalência demográfica entre os indivíduos de todas as espécies. Para os modelos dessa classe, extinções causadas por flutuações demográficas são contrabalanceadas por algum mecanismo de especiação. Cada modo de especiação deixa uma marca nos padrões ecológicos emergentes. Foi mostrado que um modelo com uma implementação mecanística de especiação gera padrões de diversidade que dependem de limites geográficos. Eu usei simulações baseadas em indivíduos com uma implementação mecanística de especiação para investigar se padrões espaciais intrínsecos das comunidades poderiam transformar os padrões de biodiversidade. Eu descobri que existe uma transição de fase no modo de especiação que depende da estrutura espacial da comunidade. Uma gama extensa de padrões encontrados na natureza puderam ser unificados em um único modelo dada essa transição de fase. Relações entre riqueza e idade de um clado podem ser melhor compreendidas considerando-se o efeito previsto de desaceleração crítica da diversificação. Uma nova interpretação foi dado ao efeito "Clado Morto Andando", característico dos períodos seguintes a extinções em massa. Uma redefinição objetiva e biologicamente razoável para especiação alopátrica é explorada, graças às propriedades da transição de fase descrita. Eu proponho a existência de um "crédito de especiação", e exploro suas possíveis implicações para a conservação a longo prazo da biodiversidade.

## Abstract

---

Some of the most consistent ecological patterns encountered in nature, such as species-area relationships and rank-abundance distributions, can be predicted from a class of neutral models. In this context, neutrality means demographic equivalence between individuals of all species. Within this class of neutral models, species extinction by demographic fluctuations is counterbalanced by some speciation mechanism. Each particular speciation mode leaves an imprint in the resulting patterns. A model with a mechanistic speciation implementation was shown to generate patterns dependent on geographic constraints. I used individual based simulations with a mechanistic speciation implementation to investigate whether the intrinsic spatial patterning of organisms could transform biodiversity patterns. I found out that there is a phase transition on speciation modes that is dependent on the spatial structure of the community. An extended range of the biodiversity patterns found in nature can be unified into a single model because of this phase transition. Clade richness and age relationships may be understood by the predicted critical slowdowns in diversification. A new interpretation is given to the post mass extinction "Dead Clade Walking" effect. An objective and biologically reasonable redefinition of allopatric speciation is explored by exploiting the phase transition. I propose the "speciation credit" effect, and its potential implications for long term biodiversity conservation.

# Introdução Geral

---

## Um prólogo poético

O Homem olha para a Natureza e vê padrões. O céu se separa das nuvens, frutas são doces mas folhas são amargas. Identificar um padrão é determinar uma escala onde a homogeneidade se rompe. Se sabemos que as noites são mais escuras que os dias é porque nossa atenção é detida por tempo suficiente para que percebamos a diminuição da luminosidade. No entanto, se nos perdêssemos olhando para o céu por centenas de anos, é possível que os dias e as noites se confundissem como as pulsações de uma lâmpada fluorescente e dessem lugar à clareza no discernimento dos ciclos de atividade solar.

Teorias científicas são abstrações de mecanismos através das quais tentamos compreender os padrões que colecionamos. Quando construímos teorias que nos permitem transportar informação entre escalas, ganhamos o poder de agrupar padrões aparentemente díspares em um corpo teórico abrangente. A Mecânica Estatística é um exemplo dessa arquitetura teórica: corpos com diferentes propriedades macroscópicas podem ser descritos a partir de uma teoria microscópica comum.

A abrangência do corpo teórico de muitas Ciências é contingente à hierarquização de padrões e teorias, e a Biologia não é uma exceção. Por exemplo, a generalidade de padrões ecológicos como fases de crescimento populacional exponencial, exclusão competitiva ou sucessão ecológica pode ser explicada a partir de processos de nascimento e morte comuns a todos os seres vivos. A Biologia é, entretanto, estruturada por um componente teórico pervasivo singular: a evolução.

Diferentemente do que ocorre com a Física ou a Química, as unidades mais fundamentais das teorias biológicas, os organismos vivos, são definidas por propriedades que estão em constante transformação. As escalas temporais e espaciais características dos padrões de evolução podem ser muito grandes quando comparadas ao tempo e área de vida de um organismo ou mesmo de uma população. Caracteres morfológicos podem transformar-se continuamente por milhões de anos e eventos de especiação podem ocorrer em escala planetária. A evolução é, portanto, guiada por padrões biológicos de diversas escalas, mas seus resultados alteram as próprias dinâmicas que geraram esses padrões.

A Biologia é, assim, uma Ciência em que existem mecanismos de retorno entre escalas. Consequentemente a contextualização de um padrão biológico é contingente às dinâmicas de padrões passados. Em outras palavras, existe um caráter histórico inerente à Biologia. De fato, é difícil imaginar que a explicação para a presença de algum organismo em um determinado lugar

possa ser independente dos processos que geraram a espécie à qual ele pertence ou que geraram as condições de que ele depende. Conversamente, o futuro de uma espécie será moldado pelos padrões para os quais essa espécie contribuir.

Nós, seres humanos, somos um instante em uma linha dentre os emaranhados da evolução biológica. Se vemos padrões, é porque nossos corpos foram moldados, por esses mesmos padrões, tornando-se máquinas de amplificação de contrastes. Se nossa visão é legado de nosso passado, por outro lado é ela que desenhará nosso futuro.

### **E o retorno ao pragmático**

Desde o surgimento da vida, a Terra tem sido modificada de inúmeras formas por seus habitantes (Van Valen 1971). Atualmente, a espécie motriz dessas transformações tem sido o próprio ser humano. Por volta de 20% da superfície terrestre foi convertida em áreas urbanas, pastos ou extensões agrícolas (Olson, Watts, and Allison 1983) e aproximadamente 40% da produção primária líquida terrestre é apropriada por atividades humanas (Vitousek et al. 1986). As áreas relativamente intocadas remanescentes foram fragmentadas (Saunders, Hobbs, and Margules 1991), estão sujeitas a transformações na composição atmosférica e a mudanças climáticas (Forster et al. 2007). É seguro dizer que a interferência humana é uma força pervasiva em todos os ambientes do planeta (Vitousek et al. 1997).

O uso desproporcional dos recursos terrestres por parte dos seres humanos impactou profundamente a biodiversidade. Taxas de extinção se elevaram consideravelmente por toda a árvore da vida, e são comparáveis às das grandes extinções em massa do passado (Pimm et al. 1995). Além disso, a escala sem precedentes com que as invasões biológicas têm ocorrido desde a expansão da civilização ocidental assim como a reorganização da biota causada por essas invasões são características únicas da fase atual de extinções (McKinney and Lockwood 1999). A habilidade de proteger o que restou da biodiversidade e restaurar ecossistemas degradados pode ser instrumental para a manutenção da prosperidade humana, e para isso é fundamental que compreendamos os padrões de biodiversidade e os processos pelos quais ela emerge e é mantida.

Tradicionalmente comunidades biológicas foram vistas como conjuntos estáveis de organismos que interagem direta ou indiretamente. As investigações a respeito de biodiversidade foram, portanto, por muito tempo pautadas pelo princípio da exclusão competitiva (Hardin 1960). De acordo com esse paradigma, a riqueza de uma comunidade pode ser interpretada como uma partição de um espaço de recursos, e o bloco da partição associado a cada espécie corresponde a seu nicho (R. MacArthur 1970). Para muitas comunidades, entretanto, a riqueza de espécies é consideravelmente maior que as partições do espaço de recursos baseada na eficiência de uso dos recursos (Hutchinson 1961). Muitos trabalhos foram dedicados a expandir a capacidade de suporte

de diversidade teórica de ambientes com tipos finitos de recursos, usualmente recorrendo à heterogeneidade temporal (Tilman and Pacala 1993) ou espacial (Amarasekare and Nisbet 2001). Os modelos resultantes são extremamente ricos em parâmetros e não iluminam muito questões a respeito da consistência dos padrões de biodiversidade por diversos ecossistemas e clados (Hubbell 2001).

Em oposição à perspectiva clássica de que comunidades são montadas a partir de regras de partição de nichos, MacArthur e Wilson propuseram que a riqueza de espécies de ilhas poderia ser explicada como sendo resultante de um equilíbrio entre colonização e extinção. A teoria da biogeografia de ilha que propuseram incorporou à interpretação de padrões de biodiversidade três novos elementos. Em primeiro lugar, foi introduzida a idéia de que a estabilidade da biodiversidade de uma comunidade não necessariamente é consequência da persistência de suas espécies. Muito pelo contrário, é esperado que cada espécie seja em algum momento extinta e que novas espécies imigrantes ocupem seu lugar. Em segundo lugar, a ausência de uma espécie pode ser entendida pela falta de uma oportunidade de colonização, e não como a incapacidade de ela se estabelecer, talvez pela escassez de algum recurso. A teoria da biogeografia de ilha é, portanto, uma teoria de montagem por dispersão. Finalmente, a teoria da biogeografia de ilha se propõe a explicar a biodiversidade sem ter de recorrer às particularidades fisiológicas de cada espécie (MacArthur and Wilson 1967).

Inspirado pela teoria da biogeografia de ilha, Hubbell desenvolveu sua teoria neutra unificada da biodiversidade e biogeografia, na qual incorporou limitação de dispersão, estocasticidade demográfica e especiação. A neutralidade da teoria reside na hipótese de que indivíduos pertencentes a qualquer espécie são demograficamente equivalentes. O grande sucesso dessa teoria neutra foi a capacidade de com poucos parâmetros produzir distribuições de biodiversidade extremamente similares àquelas observadas na natureza (Hubbell 2001).

A especiação é um aspecto fundamental da teoria neutra, pois é ela que equilibra as extinções que inexoravelmente acompanham a estocasticidade demográfica. Originalmente Hubbell conjecturou que diferentes modos de especiação produziriam pouco impacto nas previsões da teoria neutra (Hubbell 2001). Trabalhos posteriores revelaram, no entanto, que as particularidades de cada modo de especiação afetavam drasticamente as distribuições de diversidade preditas (Rosindell, Hubbell, and Etienne 2011). Foram desenvolvidas versões da teoria neutra que incorporavam uma miríade de modos de especiação como fissão aleatória da espécie progenitora (Etienne and Haegeman 2011), emergência de espécies com tamanhos iniciais fixos e emergência de espécies com tamanhos iniciais sorteados de distribuições (Hubbell 2003). No entanto todas essas implementações são modelos fenomenológicos de especiação. Os critérios para a fissão de uma espécie, que poderiam ser inspirados em qualquer uma das muitas definições de o que é uma

espécie (Coyne and Orr 2004), e os mecanismos pelos quais esses critérios são atingidos nunca são explicitados.

É possível que ausência de especificação de uma definição de espécie e de um correspondente mecanismo de especiação venha da percepção de que a maior parte desses mecanismos viola a neutralidade (Coyne and Orr 2004). Uma implementação consistente da teoria neutra com mecanismos explícitos de especiação depende do desenvolvimento de um modelo neutro e mecanístico de especiação. As paisagens adaptativas esburacadas propostas por Gavrilets forneceram um cenário quasi-neutro sobre o qual um mecanismo de especiação neutro pode ser definido (Gavrilets 2003). Simulações espaciais adotando modos de especiação realistas baseados em paisagens adaptativas esburacadas geraram distribuições de diversidade compatíveis com as previsões originais da teoria neutra e também com padrões observados (de Aguiar et al. 2009). Posteriormente foi mostrado que esse tipo de mecanismo de especiação é contingente às propriedades geográficas das simulações (Martins, de Aguiar, and Bar-Yam 2013).

Na natureza organismos frequentemente estão espaçados irregularmente pelo ambiente (Plotkin et al. 2000). Dentre as explicações mais comuns para a heterogeneidade na distribuição de organismos está a heterogeneidade subjacente de algum recurso ou condição ambiental. Entretanto um ambiente homogêneo também pode ser o palco de distribuições heterogêneas de organismos: apenas interações entre organismos e padrões de migração são suficientes para a emergência de padrões de distribuição não aleatórios dos organismos (Turing 1952). O mecanismo gerador de padrões espaciais mais geral, no entanto, pode ser a própria natureza auto-replicante dos organismos associada à correlação entre a posição dos progenitores e da prole (Bolker and Pacala 1997).

O presente trabalho aborda aquela que talvez seja a questão mais revisitada da Ecologia: de que forma o espaço limita a biodiversidade? Meu objetivo principal é explorar uma perspectiva heterodoxa para este problema: a idéia de que os padrões espaciais intrínsecos a comunidades possam influenciar os padrões de especiação e portanto a biodiversidade destas comunidades. Me propus a caracterizar os padrões de biodiversidade emergentes de sistemas com diferentes padrões espaciais e identificar os mecanismos através dos quais esses diferentes padrões de biodiversidade pudessem surgir. Espero assim lançar alguma luz sobre um dos elos das complexas possibilidades de interação entre escalas biológicas.

## Conclusões

---

Na busca para que se compreenda como a diversidade biológica está distribuída pela Terra, o espaço não é apenas parte da pergunta ("Por que é que este organismo está aqui?"), como também um ingrediente fundamental de muitas das possíveis respostas. A presença de uma espécie em um dado ambiente é dependente, em última instância, de ela ter se originado nesse local ou então alcançado esse local, e ambas especiação e migração são processos contingentes à estrutura espacial. O principal resultado deste trabalho é que para uma gama de padrões espaciais realistas e para um mecanismo de especiação realista há dois modos de especiação que geram dois padrões de abundância e distribuição distintos. Além disso, os dois modos de especiação estão separados por uma transição de fase, isto é, uma variação contínua dos parâmetros que regulam a formação de padrões espaciais ou dos parâmetros que controlam a especiação pode causar um deslocamento abrupto no modo de especiação.

Eu mostrei que distribuições de rank-abundância que se ajustam bem a uma multinomial de soma zero e distribuições de rank-abundância que se ajustam bem a uma distribuição do tipo broken-stick podem ser ambas obtidas a partir de um único modelo. Ambas essas distribuições estão entre as mais comuns na natureza, e apareceram em múltiplas investigações teóricas (MacArthur 1957; Hubbell 2001). Muito embora a relação entre a multinomial de soma zero e a broken-stick já tenha sido explorada (Etienne and Haegeman 2011), ao que me consta essa é a primeira investigação em que elas emergem como distribuições alternativas para um único modelo.

Eu também reproduzi a gama de características das relações entre número de espécies e área amostrada encontrada na natureza (Rosenzweig 1995). A transição de fase no modo de especiação também marca a mudança de relações bifásicas para relações trifásicas. Portanto, eu prevejo uma associação entre características das relações entre número de espécies e área amostrada e características das distribuições de rank-abundância. Eu também mostro que a distância de correlação de um sistema pré-crítico é determinada mormente pela estrutura e pelos parâmetros genéticos, ao passo que a distância de correlação de um sistema pós crítico é mormente uma função da estrutura espacial.

Desde seu início, a teoria de especiação levou em consideração a importância do contexto espacial (Coyne and Orr 2004). Problemas surgiram, no entanto, quando esquemas de classificação para processos de especiação baseados em isolamento foram propostos (Turelli, Barton, and Coyne 2001). Um compromisso entre realismo e arbitrariedade dos limites aceitáveis de conectividade parecia inevitável. Eu proponho que a existência de uma transição de fase nos modos de especiação



provê um sustentáculo teórico para a reconciliação entre a narrativa biológica da alopatria e a precisão matemática.

Essa incipiente teoria de transições de fase para modos de especiação expande a caixa de ferramentas conceitual através da qual observações podem ser interpretadas. Eu sugiro dois casos de observações bem estabelecidas as quais acredito que possam ser melhor compreendidas à luz dessa teoria. Como primeiro exemplo, a relativa raridade de grupos nos quais a idade de um clado está associada a seu número de espécies (Rabosky, Slater, and Alfaro 2012) pode ser explicada usando-se a idéia de desaceleração crítica. Os longos transientes observados para sistemas perto dos parâmetros nos quais há a transição de fase pode sustentar a relação entre idade e diversidade por tempos prolongados. Como segundo exemplo, as quedas nas taxas de diversificação que podem ser observadas em alguns grupos depois das extinções em massa, que alguns acreditam ser o que causa o efeito conhecido como "clado morto andando" (Jablonski 2002), podem ser causadas por transformações nos padrões espaciais de distribuição dos organismos.

Eu levanto novas inquietações conservacionistas. Eu mostro que existe a possibilidade de que estejamos erodindo a capacidade dos ecossistemas impactados pelo ser humano de repor a diversidade perdida, o que pode a longo prazo acarretar em perdas líquidas de biodiversidade muito maiores que o previsto por modelos que não levam mecanismos de especiação em consideração. A robustez desse padrão de perda a padrões realistas de destruição antropogênica de hábitat não foi testada ainda.

Modelos nulos frequentemente desempenham o papel duplo de prover o pano de fundo contra o qual hipóteses alternativas são testadas, mas também de revelar propriedades fundamentais do sistema. Este trabalho estabelece que há transições de fase para modos de especiação quando não há forças seletivas atuando. A seleção natural tem, entretanto, um papel central na fragmentação de uma espécie (Coyne and Orr 2004). Torna-se de suma importância para a compreensão dos padrões de biodiversidade entender o efeito que a seleção natural pode provocar sobre as transições de fase aqui descritas.

## Referências Bibliográficas

---

- Amarasekare, P., and R. M. Nisbet. 2001. "Spatial Heterogeneity, Source-Sink Dynamics, and the Local Coexistence of Competing Species." *The American Naturalist* 158 (6): 572–84.
- Bateson, W. 1909. "Heredity and Variation in Modern Lights." *Darwin and Modern Science*, 85–101.
- Baurmann, M., T. Gross, and U. Feudel. 2007. "Instabilities in Spatially Extended Predator–prey Systems: Spatio-Temporal Patterns in the Neighborhood of Turing–Hopf Bifurcations." *Journal of Theoretical Biology* 245 (2): 220–29.
- Bolker, B., and S. W. Pacala. 1997. "Using Moment Equations to Understand Stochastically Driven Spatial Pattern Formation in Ecological Systems." *Theoretical Population Biology* 52 (3): 179–97.
- Bolnick, D. I., and B. M. Fitzpatrick. 2007. "Sympatric Speciation: Models and Empirical Evidence." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 459–87.
- Brown, W. L. 1957. "Centrifugal Speciation." *Quarterly Review of Biology* 32: 247–77.
- Butlin, R. K., J. Galindo, and J. W. Grahame. 2008. "Sympatric, Parapatric or Allopatric: The Most Important Way to Classify Speciation?" *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363 (1506): 2997–3007.
- Caswell, H. 1976. "Community Structure: A Neutral Model Analysis." *Ecological Monographs*, 327–54.
- Coyne, J. A., and H. A. Orr. 2004. *Speciation*. Vol. 37. Sinauer Associates Sunderland, MA.
- D'Arcy, W. G. 1987. "Flora of Panama: Checklist and Index." *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden (USA)*.
- de Aguiar, M. A. M., M. Baranger, E. M. Baptestini, L. Kaufman, and Y. Bar-Yam. 2009. "Global Patterns of Speciation and Diversity." *Nature* 460 (7253): 384–87.
- de Aguiar, M. A. M., and Y. Bar-Yam. 2011. "Moran Model as a Dynamical Process on Networks and Its Implications for Neutral Speciation." *Physical Review E* 84 (3): 031901.
- Dobzhansky, T. G. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. 11. Columbia University Press.
- Durrett, R., and S. Levin. 1996. "Spatial Models for Species-Area Curves." *Journal of Theoretical Biology* 179 (2): 119–27.
- Endler, J. A. 1977. *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. 10. Princeton University Press.
- Etienne, R. S., and B. Haegeman. 2011. "The Neutral Theory of Biodiversity with Random Fission Speciation." *Theoretical Ecology* 4 (1): 87–109.
- Forster, P., V. Ramaswamy, P. Artaxo, T. Berntsen, R. Betts, D. W. Fahey, J. Haywood, J. Lean, D. C. Lowe, and G. Myhre. 2007. "Changes in Atmospheric Constituents and in Radiative Forcing." *Climate Change* 20 (7).
- Fortin, M., and M. R. Thomas Dale. 2005. *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press.
- Garcia-Ramos, G., and M. Kirkpatrick. 1997. "Genetic Models of Adaptation and Gene Flow in Peripheral Populations." *Evolution* 51 (1): 21. doi:10.2307/2410956.
- Gavrilets, S. 2003. "Perspective: Models of Speciation: What Have We Learned in 40 Years?" *Evolution* 57 (10): 2197–2215.
- . 2004. *Fitness Landscapes and the Origin of Species (MPB-41)*. Princeton University Press.
- Gavrilets, S., and A. Hastings. 1996. "Founder Effect Speciation: A Theoretical Reassessment." *American Naturalist*, 466–91.
- Gavrilets, S., H. Li, and M. D. Vose. 2000. "Patterns of Parapatric Speciation." *Evolution* 54 (4): 1126–34.
- Hanski, I., and O. Ovaskainen. 2002. "Extinction Debt at Extinction Threshold." *Conservation Biology* 16 (3): 666–73.
- Hardin, G. 1960. "The Competitive Exclusion Principle." *Science* 131 (3409): 1292–97.

- Head, D. A., and G. J. Rodgers. 1997. "Speciation and Extinction in a Simple Model of Evolution." *Physical Review E* 55 (3): 3312.
- Hodkinson, T. R., and J. A. N. Parnell. 2010. *Reconstructing the Tree of Life: Taxonomy and Systematics of Species Rich Taxa*. CRC Press.
- Hoskin, C. J., M. Higgie, K. R. McDonald, and C. Moritz. 2005. "Reinforcement Drives Rapid Allopatric Speciation." *Nature* 437 (7063): 1353–56.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*. Vol. 32. Princeton University Press.
- . 2003. "Modes of Speciation and the Lifespans of Species under Neutrality: A Response to the Comment of Robert E. Ricklefs." *Oikos* 100 (1): 193–99.
- Hutchinson, G. E. 1961. "The Paradox of the Plankton." *American Naturalist*, 137–45.
- Jablonski, D. 1986. "Background and Mass Extinctions: The Alternation of Macroevolutionary Regimes." *Science* 231 (4734): 129–33.
- . 2001. "Lessons from the Past: Evolutionary Impacts of Mass Extinctions." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98 (10): 5393–98.
- . 2002. "Survival without Recovery after Mass Extinctions." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99 (12): 8139–44.
- Jablonski, D., and D. M. Raup. 1995. "Selectivity of End-Cretaceous Marine Bivalve Extinctions." *Science* 268 (5209): 389–91.
- Jaramillo, C., M. J. Rueda, and G. Mora. 2006. "Cenozoic Plant Diversity in the Neotropics." *Science* 311 (5769): 1893–96.
- Kondrashov, A. S. 2003. "Accumulation of Dobzhansky-Muller Incompatibilities within a Spatially Structured Population." *Evolution*, 151–53.
- MacArthur, R. H. 1970. "Species Packing and Competitive Equilibrium for Many Species." *Theoretical Population Biology* 1 (1): 1–11.
- MacArthur, R. H. 1957. "On the Relative Abundance of Bird Species." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 43 (3): 293.
- MacArthur, R. H., and Edward O. Wilson. 1967. "The Theory of Island Biogeography." *Monographs in Population Biology* 1: 22.
- Martins, A. B., M. A. M. de Aguiar, and Y. Bar-Yam. 2013. "Evolution and Stability of Ring Species." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (13): 5080–84.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species, from the Viewpoint of a Zoologist*. Harvard University Press.
- . 1982. "Speciation and Macroevolution." *Evolution*, 1119–32.
- McKane, A. J., and T. J. Newman. 2005. "Predator-Prey Cycles from Resonant Amplification of Demographic Stochasticity." *Physical Review Letters* 94 (21): 218102.
- McKinney, M. L., and J. L. Lockwood. 1999. "Biotic Homogenization: A Few Winners Replacing Many Losers in the next Mass Extinction." *Trends in Ecology & Evolution* 14 (11): 450–53.
- Moyle, P. B., and J. J. Cech. 2004. "An Introduction to Ichthyology." *Londres (Reino Unido): Prentice Hall Press.[Links]*.
- Muller, H. J. 1942. "Isolating Mechanisms, Evolution and Temperature." In *Biol. Symp*, 6:71–125.
- Myers, N., and A. H. Knoll. 2001. "The Biotic Crisis and the Future of Evolution." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98 (10): 5389–92.
- Olson, J. S., J. A. Watts, and L. J. Allison. 1983. "Carbon in Live Vegetation of Major World Ecosystems."
- Orr, H. A. 1995. "The Population Genetics of Speciation: The Evolution of Hybrid Incompatibilities." *Genetics* 139 (4): 1805–13.
- Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman, and T. M. Brooks. 1995. "The Future of Biodiversity." *Science* 269 (5222): 347–50. doi:10.1126/science.269.5222.347.
- Plotkin, J. B., M. D. Potts, N. L., N. Manokaran, J. LaFrankie, and P. S. Ashton. 2000. "Species-Area Curves, Spatial Aggregation, and Habitat Specialization in Tropical Forests." *Journal of Theoretical Biology* 207 (1): 81–99.

- Rabosky, D. L. 2009. "Ecological Limits and Diversification Rate: Alternative Paradigms to Explain the Variation in Species Richness among Clades and Regions." *Ecology Letters* 12 (8): 735–43.
- Rabosky, D. L., G. J. Slater, and M. E. Alfaro. 2012. "Clade Age and Species Richness Are Decoupled Across the Eukaryotic Tree of Life." Edited by Georgina M. Mace. *PLoS Biology* 10 (8): e1001381.
- Ricklefs, R. E. 2007. "Estimating Diversification Rates from Phylogenetic Information." *Trends in Ecology & Evolution* 22 (11): 601–10.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press.
- Rosenzweig, M. L., and R. H. MacArthur. 1963. "Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions." *American Naturalist* 97 (895): 209.
- Rosindell, J., S. P. Hubbell, and R. S. Etienne. 2011. "The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten." *Trends in Ecology & Evolution* 26 (7): 340–48.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs, and C. R. Margules. 1991. "Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review." *Conservation Biology* 5 (1): 18–32.
- Scheffer, M., J. Bascompte, W. A. Brock, V. Brovkin, S. R. Carpenter, V. Dakos, H. Held, E. H. Van Nes, M. Rietkerk, and G. Sugihara. 2009. "Early-Warning Signals for Critical Transitions." *Nature* 461 (7260): 53–59.
- Stoyan, D. 1992. "Statistical Estimation of Model Parameters of Planar Neyman-Scott Cluster Processes." *Metrika* 39 (1): 67–74.
- Templeton, A. R. 1989. "The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species." In *The Meaning of Species and Speciation: A Genetic Perspective*, 159–83.
- Tilman, D., R. M. May, C. L. Lehman, and M. A. Nowak. 1994. "Habitat Destruction and the Extinction Debt." *Nature* 371 (6492): 65–66. doi:10.1038/371065a0.
- Tilman, D., and S. Pacala. 1993. "The Maintenance of Species Richness in Plant Communities." *Species Diversity in Ecological Communities*, 13–25.
- Turelli, M., N. H. Barton, and J. A. Coyne. 2001. "Theory and Speciation." *Trends in Ecology & Evolution* 16 (7): 330–43.
- Turing, A. M.. 1952. "The Chemical Basis of Morphogenesis." *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 237 641 37-72.
- Van Valen, L. 1971. "The History and Stability of Atmospheric Oxygen." *Science* 171 (3970): 439–43.
- Vitousek, P. M., P. R. Ehrlich, A. H. Ehrlich, and P. A. Matson. 1986. "Human Appropriation of the Products of Photosynthesis." *BioScience*, 368–73.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo. 1997. "Human Domination of Earth's Ecosystems." *Science* 277 (5325): 494–99. doi:10.1126/science.277.5325.494.
- Wilson, W. G., A. M. Deroos, and E. McCauley. 1993. "Spatial Instabilities within the Diffusive Lotka-Volterra System: Individual-Based Simulation Results." *Theoretical Population Biology* 43 (1): 91–127.
- Wright, S. 1931. "Evolution in Mendelian Populations." *Genetics* 16 (2): 97.
- . 1938. "Size of Population and Breeding Structure in Relation to Evolution." *Science* 87 (2263): 430–31.