EFECTO DE RAPOPORT EN LAS RANAS TERRARANA DE AMÉRICA CONTINENTAL: GRADIENTES DE RIQUEZA LATITUDINAL Y ALTITUDINAL

García-R., Juan Carlos[1] y Heiber Cárdenas-H.[2]

[1] Maestría-Biología, Universidad del Valle. Calle 13 Nº 100-00, Sede Meléndez. Cali, Colombia. juacagar@yahoo.com

[2] Universidad del Valle. Departamento de Biología. Cali, Colombia. hecarden@yahoo.es

---

Resumen

Se examinó los patrones latitudinales y altitudinales del tamaño de rango de 640 especies de ranas Terrarana para probar la regla de Rapoport como explicación a los gradientes de riqueza de especies. Las especies de altas latitudes no necesariamente poseen mayor extensión latitudinal que las especies de bajas latitudes, y, contrario a lo que predice la regla a nivel altitudinal, las especies de altas elevaciones tienen menor rango altitudinal que las especies de bajas elevaciones. Sin embargo, en el Hemisferio Norte se observó una inflexión en el tamaño del rango latitudinal desde los 15º, encontrándose a partir de ahí una tendencia entre la latitud y el tamaño de la distribución geográfica de las especies. En general, los patrones espaciales de extensión latitudinal y altitudinal en este grupo de ranas de América no siguen la regla de Rapoport, es decir que la regla no contribuye a los patrones de riqueza de éstas ranas.

Palabras clave: Altitud, Latitud, regla de Rapoport, riqueza de especies, tamaños de rango, Terrarana.

Abstract

We examined the latitudinal and elevational patterns in range sizes of 640 species of Terrarana frogs to evaluate the applicability of Rapoport's rule as an explanation for the species richness gradients. High latitudes species did not necessarily have broader latitudinal extension than species in lower latitudes and, contrary to what the rule predicts at altitudinal level, species in high elevations have narrower elevational ranges than species at lower elevations. However, the Northern Hemisphere presents an

inflection in the latitudinal range sizes from 15º. Starting from there we find a tendency between the latitude and geographical distribution size of the species. In general, the patterns of latitudinal and altitudinal extension in this group of frogs in America do not follow Rapoport's rule, that is to say that the rule does not contribute to the richness patterns of these frogs.

Key words: Elevation, Latitude, Rapoport's rule, range size, species richness, Terrarana.

INTRODUCCIÓN

La riqueza de especies aumenta de las zonas templadas hacia la región tropical y disminuye con el aumento de la elevación. Esta variación latitudinal y altitudinal en la riqueza de especies es uno de los patrones ecológicos mejor documentados, consistentes y caracterizados en diferentes taxones terrestres (Terborgh, 1977; Stevens, 1992; Rahbek, 1995; Rosenzweig, 1995; Gaston, 1996; Brown y Lomolino, 1998; Brown, 2001; Heaney, 2001; Mittelbach *et al.*, 2007), siendo aún motivo de estudio y controversia entre biogeógrafos, ecólogos y macroecólogos (Brown, 1995).

Stevens, en 1989, graficó los rangos medios latitudinales de todas las especies localizadas en una misma banda latitudinal de 5º de amplitud y demostró que grupos de árboles, moluscos, peces, reptiles, anfibios y mamíferos ubicados en altas latitudes tienen rangos latitudinales más grandes que los de latitudes más bajas. Este patrón fue llamado por él la regla de Rapoport y sugirió asimismo, que puede usarse para explicar los gradientes latitudinales en la diversidad de especies.

La regla de Rapoport predice que el tamaño del rango geográfico de las especies aumenta con la latitud debido a las adaptaciones que estas presentan a las condiciones climáticas extremas en las latitudes mayores haciendo incrementar su tolerancia y consecuentemente, ocupando áreas más grandes (Stevens, 1989; Gotelli y Graves, 1996). Una extensión de la regla latitudinal de Rapoport a otro gradiente es la regla altitudinal (Stevens, 1992; 1996), que igualmente sugiere una relación directa entre el rango altitudinal de las especies con el aumento de la altitud, descendiendo la riqueza de especies monotónicamente con la elevación (Rahbek, 1995; McCain, 2005).

La explicación a las adaptaciones climáticas de las especies ha sido sustentada con la hipótesis de rescate de Rapoport, la cual sugiere que las

poblaciones de bajas latitudes o altitudes son relativamente menos tolerantes a cambios ambientales estocásticos debido a que los cortos periodos de variabilidad climática están positivamente correlacionados con la latitud o la altitud. De acuerdo a esta hipótesis muchas especies de bajas latitudes/altitudes están en el límite de su rango latitudinal/altitudinal, mientras que los taxones que habitan latitudes/altitudes más altas tienen mayores tolerancias climáticas y pueden ser encontradas a través de un mayor rango latitudinal/altitudinal, y a su vez estas especies aumentan ("rescatan") la riqueza de las comunidades de bajas latitudes/altitudes (Stevens, 1992).

Este patrón biogeográfico ha sido muy controversial y ampliamente discutido en los últimos años (e.g. Rohde, 1996; Lyons y Willig, 1997; Gaston y Chown, 1999), debido a que muchos trabajos no han mostrado una clara relación causal entre la regla de Rapoport y el gradiente latitudinal existente. Algunos estudios en árboles (Stevens y Enquist, 1997), peces (Rohde *et al.,* 1993) y mamíferos (Letcher y Harvey, 1994; Patterson *et al.,* 1996; Harcourt, 2000) sustentan limitadamente la regla de Rapoport y muchos otros la rechazan (Colwell y Hurtt, 1994; Kerr, 1998; Gaston, 1999; Roy *et al.,* 1998; Wieters, 2001). Por ello, la evidencia encontrada por la regla de Rapoport es ambigua y sigue generando muchos debates (e.g. Gaston *et al.,* 1998), haciendo falta estudios que sometan a prueba esta hipótesis y examinen su generalidad.

Las ranas del grupo Terrarana son un buen modelo para probar la regla de Rapoport ya que representan un gran grupo monofiletico, poseen una alta diversidad y presentan una amplia distribución (Hedges *et al.,* 2008). Se caracterizan por reproducirse fuera del agua, poseen desarrollo directo (es decir que no pasan por un estado larval), depositan sus huevos en hojarasca y no se agrupan en sitios de reproducción (Lynch, 1999), condiciones que han permitido a este grupo de ranas ocupar una gran diversidad de nichos ecológicos y facilitar su amplia distribución (Heinicke *et al.,* 2007), extendiéndose desde el sur de Norteamérica hasta el sur de Suramérica incluyendo las Antillas.

Actualmente, el grupo Terrarana comprende 4 familias: Brachycephalidae, Eleutherodactylidae, Craugastoridae y Strabomantidae, 4 subfamilias (3 de estas nuevas), 24 géneros (6 nuevos), 11 subgéneros (2 nuevos), 33 series de especies, 56 grupos de especies y 11 subgrupos de especies. La familia Brachycephalidae es un clado relativamente pequeño con 2 géneros, *Brachycephalus* y *Ischnocnema*, restringido principalmente al sureste de Brasil, Eleutherodactylidae incluye 2 subfamilias, 4 géneros y 5 subgéneros,

encontrándose en la región del Caribe, Craugastoridae tiene 2 géneros y 3 subgéneros distribuidos principalmente en Centro América, y Strabomantidae incluye 2 subfamilias, 17 géneros y 3 subgéneros, distribuidos principalmente en los Andes del noroccidente de Sur América (Hedges *et al.,* 2008; Padial *et al.* 2009).

El objetivo del presente trabajo es documentar los patrones latitudinales y altitudinales de riqueza de especies y tamaños de rango latitudinal y altitudinal de las especies Terrarana de América usando cuatro técnicas frecuentemente citadas para la verificación de este patrón: el método de Stevens (Stevens, 1989), el método del punto medio (Rohde *et al.,* 1993), el método de especies a través del área (Blackburn y Gaston, 1996), y el método del punto más distal (Pagel *et al.,* 1991). Se busca establecer si las especies del grupo Terrarana se ajustan a la regla de Rapoport, encontrándose una relación directa entre la latitud o altitud con el tamaño de rango geográfico.

MATERIALES Y MÉTODOS

El listado de especies se obtuvo del Amphibian Species of the World 5.3 (Frost, 2009), utilizando para el análisis sólo las especies continentales, es decir que fueron excluidas las especies antillanas (incluidas las especies *Eleutherodactylus (Eleutherodactylus) johnstonei* y *Eleutherodactylus (Eleutherodactylus) coqui,* que han sido introducidas al continente), debido a que el tamaño de las islas impone un límite duro del cual las especies no pueden extenderse independiente de la latitud (Smith *et al.,* 1994).

La información sobre extensión latitudinal de las especies fue adquirida de los mapas de distribución de la Global Amphibian Assessment (IUCN, 2009) tomando los puntos extremos Norte y Sur de su rango geográfico (en grados decimales). Igualmente, la información sobre el ámbito del área (km^2) y la distribución altitudinal se adquirieron de esta misma base de datos, estableciéndose la extensión altitudinal entre el límite superior e inferior (m) de distribución de las especies. El punto medio latitudinal y altitudinal y el punto más distal latitudinal (de la línea del Ecuador) fueron calculados para cada especie. El rango del área (km^2) fue transformado a log_{10} para normalizar la distribución de los datos.

La riqueza de especies a nivel latitudinal fue estimada en bandas de 2.5º de ancho y a nivel altitudinal de 100 m. de ancho, teniendo en cuenta toda la extensión latitudinal y altitudinal de las especies (Rohde *et al.,* 1993).

Para examinar el efecto de Rapoport fueron usados cuatro métodos. El método original de

Stevens (1989; 1992), promedia la extensión latitudinal (o altitudinal) de todas las especies presentes dentro de cada banda; el método del punto medio (Rohde *et al.*, 1993), promedia la extensión latitudinal (o altitudinal) solo de las especies cuyos puntos medios de distribución latitudinal (o altitudinal) se encuentran dentro de la banda de interés (estableciéndose la extensión altitudinal entre el límite superior e inferior (m) de la distribución de las especies); el método de especies a través del área (Blackburn y Gaston, 1996), examina el área real del ámbito de distribución (km^2) de las especies; y el método del punto latitudinal más distal (Pagel *et al.*, 1991), el cual relaciona el punto más alejado de la línea del Ecuador y el rango latitudinal total. Los análisis fueron realizados con el programa STATISTICA versión 7 (StatSoft, 2004).

El método original de Stevens (1989, 1992), usa el rango de correlación de Spearman para probar una asociación significativa entre la latitud (o elevación) y el rango medio latitudinal (o altitudinal) de todas las especies que están en una misma banda latitudinal (o altitudinal). Sin embargo, en este método los datos no son estadísticamente independientes ya que una misma especie contribuye al valor del tamaño promedio del rango en diferentes bandas a lo largo de un gradiente. El método del punto medio es preferible al método de Stevens debido a que cada dato es estadísticamente independiente (Colwell y Hurtt, 1994) y tiene un mayor poder estadístico (Lyons y Willig, 1997), aunque presenta, al igual que el método del punto más distal, sesgos matemáticos intrínsecos (Gaston *et al.*, 1998). El método de especies a través del área también ha sido criticado a causa del efecto del área disponible a nivel latitudinal (Gaston *et al.*, 1998). Sin embargo, el interés en este trabajo no es ocuparse de las limitaciones en los métodos de análisis sino evaluar las diferentes metodologías para comparar sus resultados (Husak y Husak, 2003).

RESULTADOS

Actualmente, son conocidas 882 especies de ranas del grupo Terrarana (Hedges *et al.*, 2008), de las cuales aproximadamente 650 se encuentran distribuidas en la parte continental de América entre los 33.50º N a 29.50º S. La mayor riqueza se localiza en Colombia con aproximadamente 240 especies, seguida de Ecuador con 170 y Perú con 130 (Frost, 2009). No es sorprendente entonces, encontrar que la riqueza de especies se ajuste al patrón latitudinal encontrado en otros taxones, con un mayor número de especies en el trópico y menor hacia las zonas templadas (Fig. 1), existiendo una correlación negativa significativa entre ambas variables (r de Spearman = -0.978, $p < 0.0001$).

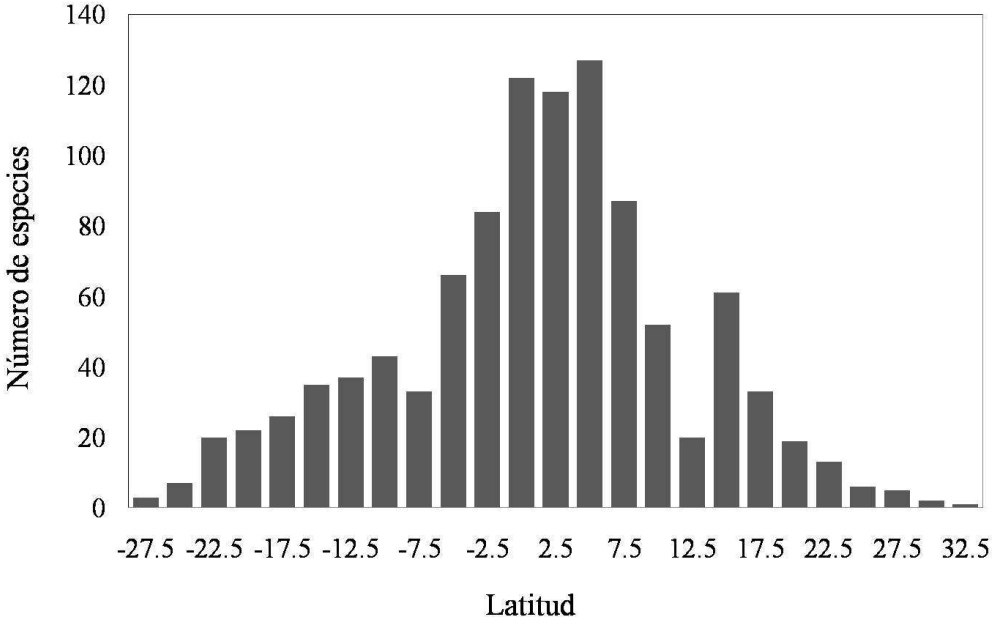

Figura 1. Riqueza de especies de Terrarana de la zona continental de América en bandas latitudinales de 2.5º de ancho.

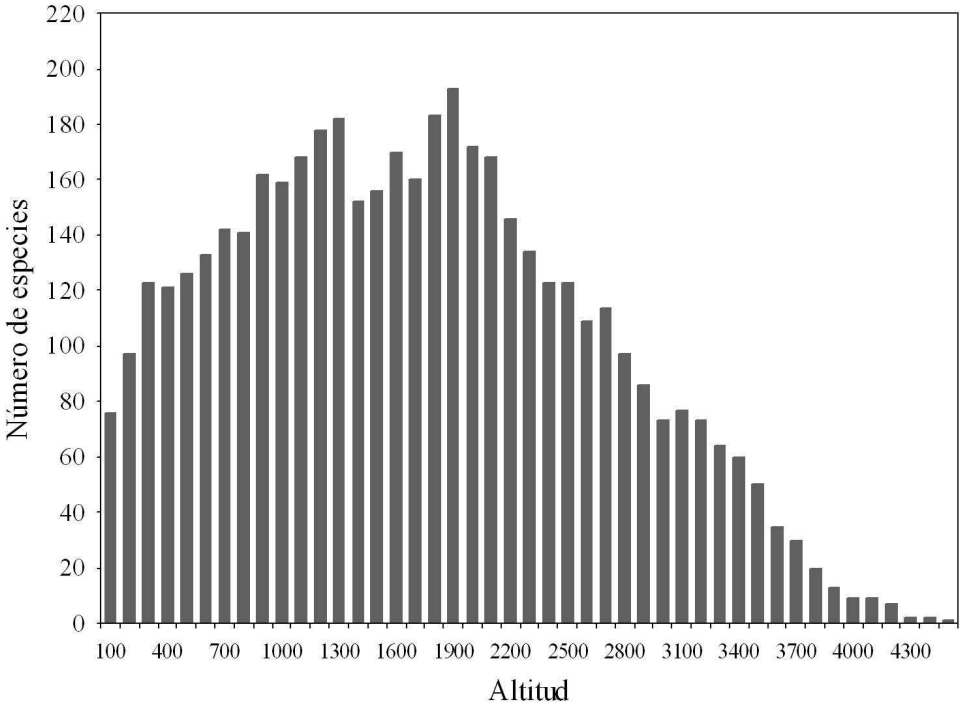

Figura 2. Riqueza altitudinal de ranas Terrarana de la zona continental de América en bandas de 100 m.

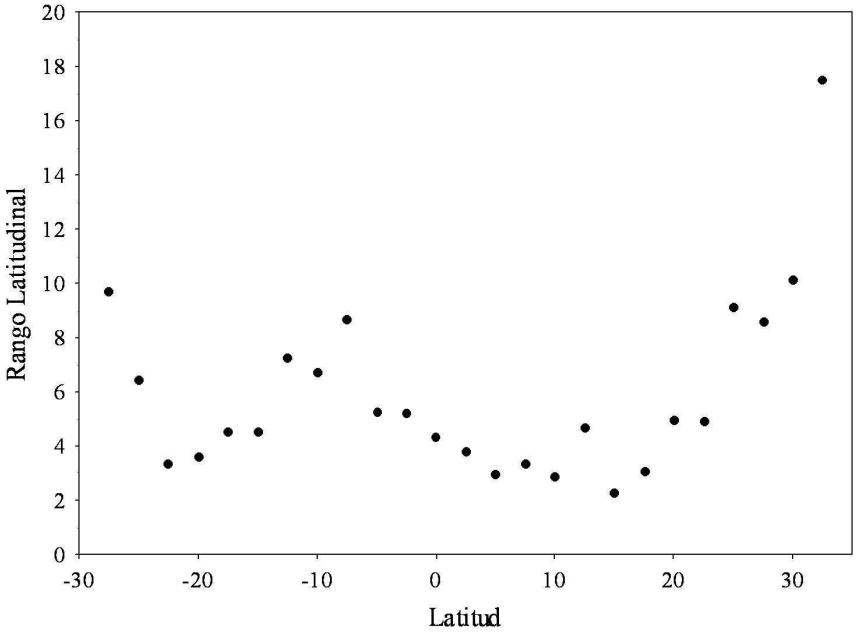

Figura 3. Rango latitudinal de las especies Terrarana de América, calculado con el método de Stevens, en bandas latitudinales de 2.5º de ancho.

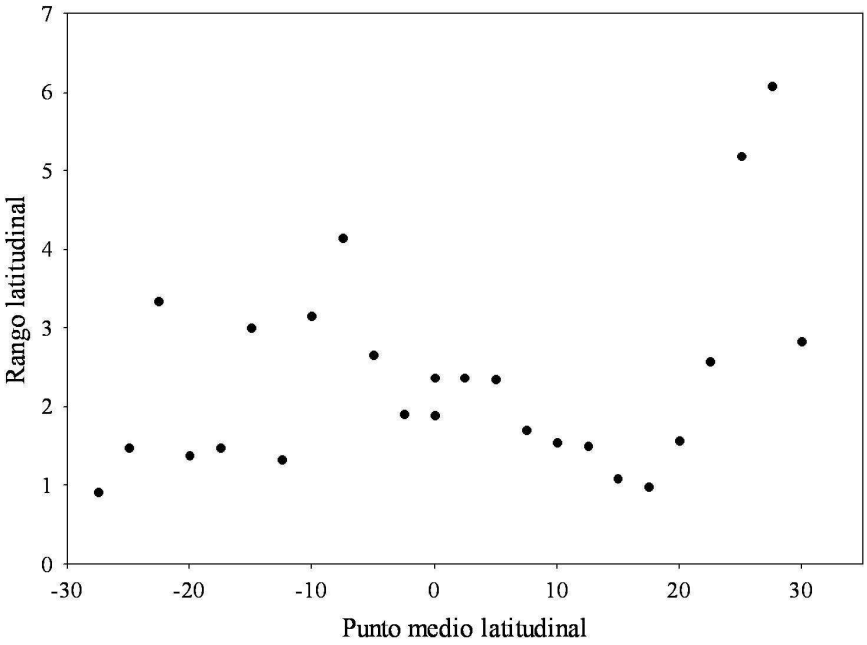

Figura 4. Relación entre el rango latitudinal y el punto medio latitudinal (método de Rohde) para las especies de ranas Terrarana de América continental en bandas latitudinales de 2.5º de ancho.

Las especies de este grupo poseen una distribución altitudinal desde 0 m. a 4400 m., observándose un pico de riqueza de especies a una elevación intermedia (~ 1900 m.), y descendiendo a partir de ahí (Fig. 2). Se encontró una correlación negativa significativa entre la altitud y la riqueza de especies (r de Spearman = -0.732, $p < 0.0001$).

Los rangos latitudinales de las especies variaron desde 0º a más de19º (> 2000 km.). Los patrones latitudinales derivados de los diferentes métodos no presentaron relación entre los tamaños de rangos y la latitud, es decir, que las especies de altas latitudes no necesariamente poseen mayor extensión latitudinal que las especies de bajas latitudes.

En el método de Stevens, la relación entre el rango latitudinal y la latitud no se ajusta a la regla de Rapoport (Fig. 3) (r_S= 0.10, P = 0.60), al igual que en la relación entre el punto medio del rango latitudinal y la extensión latitudinal (método de Rohde) (r_S = 0.23, P = 0.25) (Fig. 4).

Esta tendencia es mucho más clara para el Hemisferio Sur donde el tamaño del rango latitudinal no parece tener gran variación. Sin embargo, en el Hemisferio Norte se observa una inflexión en el tamaño del rango alrededor de los 15º, encontrándose a partir de ahí una relación significativa entre el rango latitudinal y la latitud (método de Stevens) (r_S = 0.95, $p < 0.001$), al igual que entre el rango latitudinal y el punto medio latitudinal (método de Rohde) (r_S = 0.85, p = 0.013).

El método del punto latitudinal más distal (Fig. 5) no presenta relación entre éste y el tamaño del rango latitudinal, de acuerdo al ajuste de los datos realizado con una regresión polinomial cuadrática (r de Pearson = -0.088, r^2 = 0.008, p = 0.027). A pesar de observarse gráficamente en algunas especies una tendencia en el aumento del tamaño del rango con la distancia latitudinal, posteriormente desciende aproximadamente desde los 10º. De igual manera, el método de especies a través del área (Fig. 6), no explica la variación en los rangos del área como lo predice la Regla de Rapoport (r de Pearson = -0.05, p = 0.16).

Los ámbitos altitudinales de las 640 especies de ranas Terrarana en América varían desde 0 m a 2510 m. La extensión altitudinal de las especies tiende a descender con el incremento de la elevación de acuerdo al método de Stevens (r_S = -0.57, $p < 0.001$) (Fig. 7), al igual que en el método del punto medio (r_S = -0.46, p = 0.0017) (Fig. 8), contrario a como lo predice el efecto de Rapoport, lo cual significa que las especies de altas altitudes tienen menor rango altitudinal que las especies de bajas altitudes.

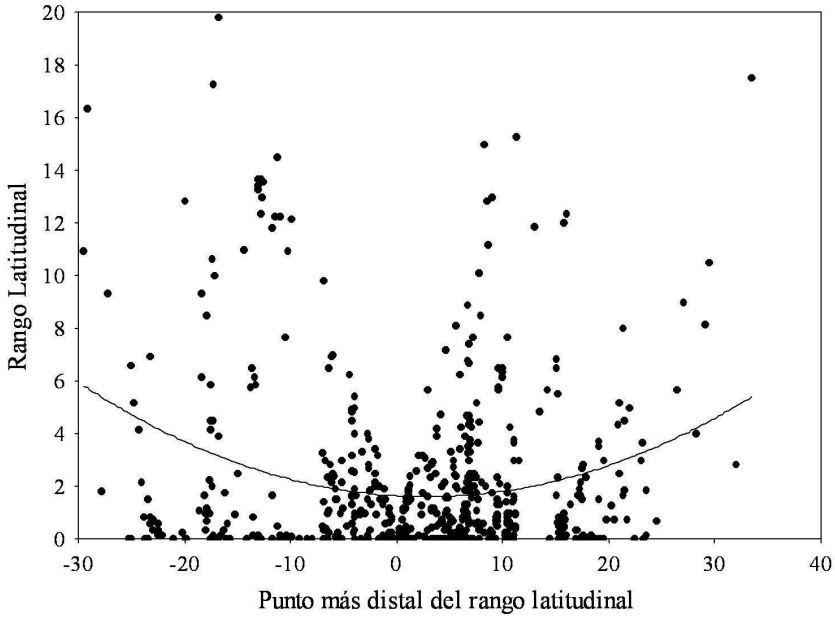

Figura 5. Regresión polinomial de segundo orden obtenida de la relación entre el rango.

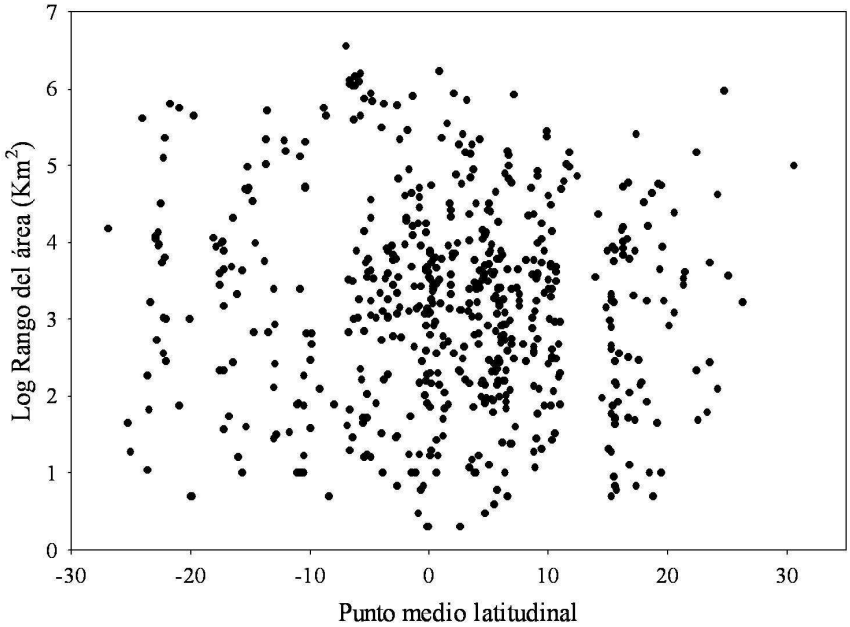

Figura 6. Relación entre el punto medio latitudinal y el rango del área (método de especies a través del área) de las especies Terrarana de América continental.

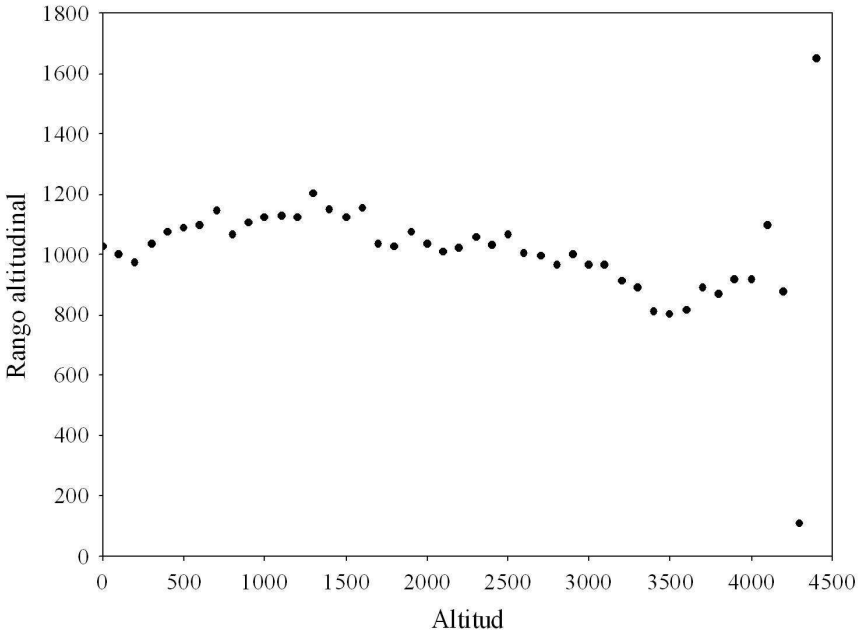

Figura 7. Rango altitudinal promedio de las especies Terrarana de América, calculado con el método de Stevens, en bandas altitudinales de 100 m. de ancho.

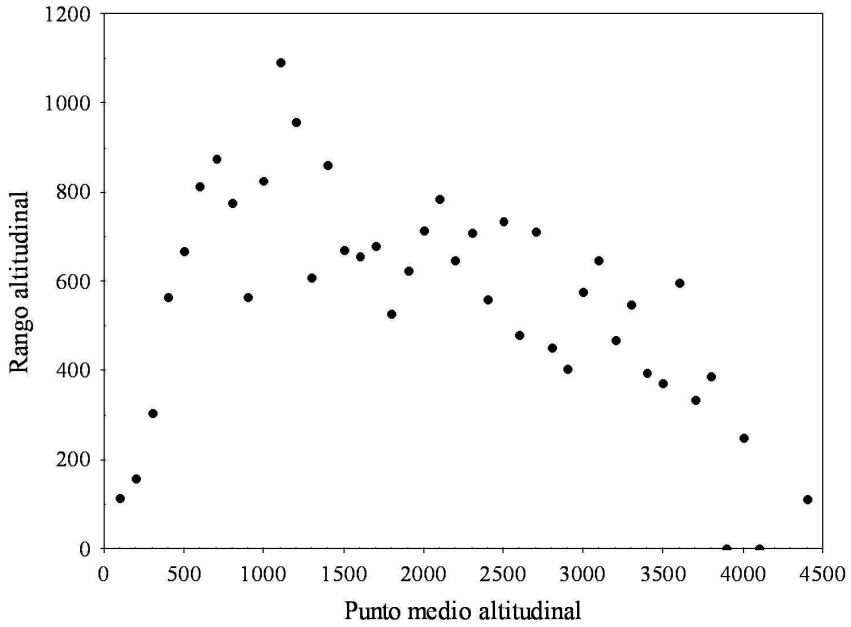

Figura 8. Relación entre la extensión altitudinal y el punto medio altitudinal (método de Rohde) para las especies de ranas Terrarana de América continental en bandas altitudinales de 100 m. de ancho.

DISCUSIÓN

El descenso en la riqueza de especies con el aumento latitudinal, altitudinal o profundidad ha sido demostrado en diferentes taxones de vertebrados (*e.g.* Terborgh, 1977; Brown, 2001; Willig y Lyons, 1998; Kendall y Haedrich, 2006). De igual manera, tales patrones han sido documentados para algunos taxones de anfibios, encontrándose la más alta diversidad en Brasil (798 especies), Colombia (714), Ecuador (467) y Perú (461) (Smith et *al.*, 2007; Wiens, 2007; AmphibiaWeb, 2009).

Los patrones espaciales de extensión latitudinal y altitudinal en las ranas Terrarana no siguen la regla de Rapoport, lo cual quiere decir que la regla no contribuye al patrón de riqueza de éstas ranas. Los estudios donde se ha encontrado evidencia que la soportan son principalmente de las regiones Neártica y Paleártica, generalizándose a otras regiones pero sin consistencia (Rohde, 1996; Gaston *et al.*, 1998), por lo que se cree que la regla de Rapoport ha sido generalizada más allá de la evidencia existente. Hasta ahora, los estudios sobre el efecto de Rapoport no permiten establecer conclusiones sobre su generalidad o aplicabilidad (Gaston y Blackburn, 1999), pero, al parecer, no es un patrón estable (Rohde *et al.*, 1993; Rohde, 1996).

Sin embargo, debe tenerse en cuenta que los métodos empleados en diferentes trabajos no controlan fuentes de error como la independencia espacial, la medida de tendencia central, la independencia filogenética y el efecto de constricción geométrica, además, de otros factores que podrían estar relacionados como el clima y la distribución vegetal (Husak y Husak, 2003). Asimismo, las interpretaciones originales del efecto de Rapoport no toman en cuenta otros factores como las adaptaciones y los procesos evolutivos que cambian los ámbitos geográficos de las especies (Diniz-Filho y Tôrres, 2002).

La inflexión encontrada desde los 15º Norte coincide con lo que Terborgh (1973) demostró ser una banda (25º N – 25º S) a partir de la cual la temperatura promedio anual se estabiliza en contraste con la brusca disminución en la temperatura a medida que se aleja de la banda más al norte o al sur. Gaston (1999) sugiere que, si bien las especies dentro de esta banda pierden el potencial para alcanzar rangos latitudinales amplios (no deben ser capaces de soportar grandes fluctuaciones climáticas para sobrevivir), reponen al menos algo de ese potencial porque en las latitudes bajas las condiciones se estabilizan y la extensión latitudinal disponible es amplia. La consecuencia de esto sería que el efecto

Rapoport se rompiera cuando se acerca a estos límites, tal como ha sido observado en algunos trabajos citados en la revisión de Gaston *et al.* (1998), lo cual corroboraría que el efecto de Rapoport es un fenómeno de naturaleza local que no aplica a los trópicos y como tal no puede explicar el patrón global de riqueza de especies.

De igual forma, no se encontró evidencia de que el rango altitudinal aumente con el aumento de la elevación, y además, el rango alcanza un pico máximo a una elevación por debajo de donde se consigue el pico de riqueza de especies. Esto demuestra que la mayoría de especies se restringen a ciertas bandas altitudinales, y que su rango geográfico se extiende latitudinalmente a lo largo de esas bandas, encontrándose limitadas geográficamente por la altitud o la temperatura (Lynch, 1998; 1999). Algunos factores climáticos adicionales, las características reproductivas, la vagilidad de las especies y la alta dependencia a condiciones ecológicas locales podrían contribuir a los patrones observados (Velasco y Zapata, inédito), ya que este grupo de ranas posee una alta especialización a ciertos recursos espaciales (Lynch y Duellman, 1997). Además, el pico de riqueza de especies a una altitud intermedia y la mayor amplitud en los rangos altitudinales a bajas elevaciones, sugieren que la hipótesis de rescate de Rapoport no pueda explicar el gradiente de diversidad de especies.

En conclusión, las cuatro pruebas utilizadas en este estudio muestran patrones y conclusiones similares respecto al escaso soporte que ofrece la regla de Rapoport a la diversidad de especies Terrarana de América en gradientes latitudinales y altitudinales. Este estudio provee información que contribuiría al hallazgo de patrones concluyentes dentro del grupo, siendo interesante explorar la relación entre la latitud o altitud y la riqueza de especies considerando la influencia del área, los factores bioclimáticos y el efecto del constreñimiento geométrico. Este último, por ejemplo, puede ser producido por las geometrías del continente y las cordilleras, las cuales impondrían fuerzas limitantes en los tamaños de rango geográfico, interactuando con procesos ecológicos y evolutivos que ayudarían a explicar un posible efecto de Rapoport (Gaston *et al.*, 1998).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Fernando Zapata, Julián Velasco, Ángela Arcila y los evaluadores anónimos.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 1996. Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B., 351: 897–912.

Brown, J. H. 1995. Macroecology. University of Chicago Press, Chicago. 270 pp.

Brown, J. H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. Global Ecology and Biodiversity, 10: 101–109.

Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. Biogeography. Sinauer, Sunderland, Mass. 692 pp.

Colwell, R. K. y G. C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. American Naturalist, 144: 570–595.

Diniz-Filho, J. y N. Tôrres. 2002. Rapoport effect in South American carnivora (Mammalia): null models under geometric and phylogenetic constraints. Brazilian Journal of Biology, 62 (3): 437-444.

Frost, D. 2009. Amphibian Species of the World an Online Reference. Version 5.3 (12 February 2009). Electronic Database. http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php. Consultada el 11 Marzo de 2009.

Gaston, K. J. 1996. Species range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. Trends in ecology and evolution, 11: 197–201.

Gaston, K.J. 1999. Why Rapoport's rule does not generalize. Oikos, 84: 309-312.

Gaston, K.J. y T.M. Blackburn. 1999. A critique for macroecology. Oikos, 84: 353-368.

Gaston, K.J. y T.M. Blackburn. 2000. Pattern and Process in Macroecology. Blackwell Science, Oxford. 377 pp.

Gaston, K. J. y S. L. Chown. 1999. Why Rapoport's rule does not generalize. Oikos, 84: 309–312.

Gaston, K., T. Blackburn y J. Spicer. 1998. Rapoport's rule: Time for an epitaph?. Trends in ecology and evolution, 13(2): 70-74.

Gotelli, N. y G. Graves. 1996. Null models in Ecology. Smithsonian Institution Press Washington. 368 pp.

Harcourt, A. H. 2000. Latitude and latitudinal extent: a global analysis of the Rapoport effect in a tropical mammalian taxon: primates. Journal of Biogeography, 27: 1169–1182.

Heaney, L.R. 2001. Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. Global Ecology and Biogeography, 10: 15–39.

Hedges, B., W. Duellman y M. Heinicke. 2008. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. Zootaxa, 1737: 1-182.

Heinicke, M., W. Duellman y B. Hedges. 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 104 (24): 10092-10097.

Husak, M. S. y A. Husak. L. 2003. Latitudinal patterns in range sizes of new world woodpeckers. The Southwestern Naturalist, 48 (1): 61-69.

International Union for Conservation of Nature (IUCN). The World Conservation Union. 2009. Red List of Threatened Species. Available at: http://www.iucnredlist.org.

Kendall, V. J. y R. Haedrich. 2006. Species richness in Atlantic deep-sea fishes assessed in terms of the mid-domain effect and Rapoport's rule. Elsevier, 53: 506-515.

Kerr, J. T. 1998. Weak links: 'Rapoport's rule' and large scale species richness patterns. Global Ecology and Biogeography, 8: 47-54.

Letcher, A. J. y P. H. Harvey. 1994. Variation in geographical range size among mammals of the Palearctic. American Naturalist, 144: 30–42.

Lynch, J. D. 1998. New species of *Eleutherodactylus* from the Cordillera Occidental of western Colombia with a synopsis of the distributions of species in western Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias, 22 (82): 117-148.

Lynch J. D. 1999. Ranas pequeñas, la geometría de evolución y la especiación en los Andes colombianos. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias, 23 (86): 143-159.

Lynch, J. D. y W. E. Duellman. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. The University of Kansas Natural History Museum, Special Publication, 23: 1 - 236.

Lyons, S. y M. Willig. 1997. Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. Oikos, 79: 568 - 580.

McCain, C. M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. Ecology, 86: 366 - 372.

Mittelbach, G. G., D. W. Schemske, H. V. Cornell, *et al*. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. Ecology Letters, 10: 315 - 331.

Padial, J. M., C-F. Santiago y R. Ignacio. 2009. The phylogenetic relationships of *Yunganastes* revisited (Anura: Terrarana). Molecular Phylogenetics and Evolution, 52: 911 - 915.

Pagel, M. D., R. M. May y A. R. Collie. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. American Naturalist, 137: 791 - 815.

Patterson, B.D., V. Pacheco y S. Solari. 1996. Distribution of bats along an elevation gradient in the Andes of south-eastern Peru. Journal of Zoology, 240: 637–658.

Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? Ecography, 18: 200 - 205.

Rohde, K. 1996. Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. Biodiversity Letters, 3: 10 - 13.

Rohde, K., M. Heap y D. Heap. 1993. Rapoport's rule does not apply to marine teleosts and can not explain latitudinal gradients in species richness. American Naturalist, 142: 1 - 16.

Rosenzweig, M. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge. 436 pp.

Roy, K., D. Jablonski, J. W. Valentine y D G. Rosenberg. 1998. Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypothesis. Proceedings of the National Academy of Science, 91: 3699 - 3702.

Smith, F., R. May y P. Harvey. 1994. Geographical ranges of Australian mammals. Journal of Animal Ecology, 63:441 - 450.

Smith, S., A. Nieto, T. Reeder y J. Wiens. 2007. A phylogenetic perspective on elevational species richness patterns in middle America treefrogs: why so few species in lowland tropical rainforest?. Evolution, 61 (5): 1188 - 1207.

StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system). Ver. 7. www.statsoft.com

Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. American Naturalist, 133: 240 - 256.

Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. American Naturalist, 140: 893 - 911.

Stevens, G. C. y B. J. Enquist. 1998. Ecology and Biogeography of *Pinus*. Pp. 183-190. En: Richardsons D. M. (Ed.). Macroecological limits to the abundance and distribution of the genus *Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 527 pp.

Terborgh, J. 1973. On the notion of favourableness in plant ecology. American Naturalist, 107: 481 - 501.

Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. Ecology, 58: 1007 - 1019.

Wiens, J. 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. The American Naturalist, 170: 86 - 106.

Wieters, E. 2001. Marine macroecology. Trends in Ecology and Evolution, 16: 67 - 69.

Willig, M. y S. Lyons. 1998. An analytical model of latitudinal gradients of species richness with a empirical test for marsupials and bats in a New World. Oikos, 81: 93 - 98.