PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B

Proc. R. Soc. B (2006) 273, 2283–2289
doi: 10.1098 / rspb.2006.3596
Publicado en línea 18 de julio de 2006

Los procesos históricos potencian los patrones de diversidad a lo largo de gradientes latitudinales

Richard D. Stevens *

Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad Estatal de Louisiana, Baton Rouge, LA 70803, EE. UU.

Uno de los temas más desconcertantes de la ecología es cómo los procesos históricos afectan los patrones contemporáneos de biodiversidad. En consecuencia, se han presentado pocos modelos. Se pueden utilizar dos modelos corolarios (centro de origen, tiempo de especiación) para hacer predicciones cuantitativas que caracterizan la hipótesis del conservadurismo de nicho tropical y describen la diversificación como difusión y cladogénesis subsiguiente de especies lejos del lugar de origen de un taxón superior en los trópicos. Las predicciones derivadas de dichos modelos son: (i) la riqueza de especies disminuye hacia la periferia del rango de un taxón superior; (ii) los taxones se derivan más hacia la periferia que hacia el centro; (iii) las edades de los taxones son más bajas hacia la periferia que hacia el centro; y (iv) las edades y las medidas de derivación son menos variables hacia la periferia del rango de un taxón superior. Probé estas predicciones para comprender mejor la formación de uno de los patrones de biodiversidad más ubicuos: el gradiente latitudinal en la riqueza de especies. Los resultados indican predicciones bien fundamentadas para los murciélagos nariz de hoja del Nuevo Mundo y que la diversificación ha tenido una fuerte influencia en los gradientes latitudinales de la riqueza de especies. Es necesario comprender mejor cómo la diversificación evolutiva de los taxones contribuye a la formación de patrones de riqueza de especies a lo largo de gradientes ambientales para comprender completamente la variación espacial en la biodiversidad. Los resultados indican predicciones bien fundamentadas para los murciélagos nariz de hoja del Nuevo Mundo y que la diversificación ha tenido una fuerte influencia en los gradientes latitudinales de la riqueza de especies. Es necesario comprender mejor cómo la diversificación evolutiva de los taxones contribuye a la formación de patrones de riqueza de especies a lo largo de gradientes ambientales para comprender completamente la variación espacial en la biodiversidad. Los resultados indican predicciones bien fundamentadas para los murciélagos nariz de hoja del Nuevo Mundo y que la diversificación ha tenido una fuerte influencia en los gradientes latitudinales de la riqueza de especies. Es necesario comprender mejor cómo la diversificación evolutiva de los taxones contribuye a la formación de patrones de riqueza de especies a lo largo de gradientes ambientales para comprender completamente la variación espacial en

Palabras clave: murciélagos biodiversidad; diversificación; historia; procesos históricos; gradiente latitudinal

1. INTRODUCCIÓN

Aunque gran parte del trabajo que intenta comprender patrones de diversidad a gran escala se ha centrado en las respuestas diferenciales de las especies a los gradientes ambientales contemporáneos (Wright et al. 1993 ; Currie et al. 1999 ; Francis y Currie 2003), el nivel actual y la distribución geográfica de la biodiversidad ha resultado en última instancia de mecanismos ecológicos y evolutivos concertados que han operado a lo largo del tiempo geológico (Dobzhansky 1950 ; Fischer 1960 ; Rohde 1992 ; Ricklefs 2004 ; Weins 2004). En consecuencia, la noción de que los patrones contemporáneos de biodiversidad pueden entenderse centrándose en los mecanismos ecológicos contemporáneos ha dejado subestimada la importancia de los fenómenos históricos (sin embargo, ver Haffer 1969 ; Fjeldsa 1994 ; Fraser y Currie 1996 ; Kerr y Currie 1999 ; Schemske 2002 ; Hawkins y Porter 2003 ; Hawkins et al. 2003 una , segundo ; Diniz-Filho et al. 2004). Sin lugar a dudas, las influencias históricas contribuyen a los patrones contemporáneos de la biodiversidad en un grado similar o mayor que los regímenes climáticos contemporáneos, incluso a nivel local.

El gradiente latitudinal de la biodiversidad ofrece un excelente ejemplo. Los gradientes latitudinales en la riqueza de especies son generales en la biota actual, así como en el espacio y el tiempo (Willig et al. 2003 ; Hillebrand 2004). Además, se ha demostrado sólidamente que la riqueza de especies puede predecirse mediante los correlatos subyacentes de la latitud, como la productividad, la precipitación, la temperatura y la estacionalidad, por nombrar solo algunos (Currie 1991 ; Badgley y Fox 2000 ; Hawkins et al. 2003 una).

Sin embargo, estas variables ambientales no producen especies. per se (Weins y Donoghue 2004) pero puede que solo mejoren las diferencias subyacentes de la diversificación que contribuyen a los gradientes latitudinales contemporáneos en la riqueza de especies. Por lo menos, las especies se originan en áreas particulares y esto influye fuertemente en la ubicación de sus distribuciones geográficas. Además, si las tasas de diversificación varían espacialmente a lo largo de un gradiente latitudinal, esto podría contribuir sustancialmente a los patrones contemporáneos de biodiversidad (Cardillo 1999 ; Cardillo et al. 2005).

Dos conceptos similares (hipótesis del centro de origen (Hennig 1979 ; Ricklefs y Schluter 1993), hipótesis del tiempo de especiación (Stephens y Wiens 2003)) proponen un mecanismo histórico que puede producir gradientes de riqueza de especies. Estas hipótesis proponen que el área ocupada por el antepasado de un grupo monofilético representa su centro de origen y la diversificación resulta de la producción de nuevos taxones, algunos de los cuales se dispersan y diversifican lejos del centro. Después de un tiempo suficiente, se desarrolla un gradiente de diversidad en el que la riqueza de especies es mayor hacia el centro del rango del taxón superior y disminuye hacia la periferia. Además, la dispersión de un origen productivo (en términos del origen de nuevos taxones) acompañada de una especiación adicional a medida que las especies colonizan y se adaptan a nuevas regiones da como resultado gradientes tanto de la riqueza de especies como de las características filogenéticas de los taxones. Históricamente, las pruebas para dichos centros de origen han sido problemáticas. Por ejemplo, Moritz et al. 2000). No obstante, la medición de la expansión real no requiere

* rstevens@lsu.edu

El material complementario electrónico está disponible en http: //dx.doi. org / 10.1098 / rspb.2006.3596 o vía http://www.journals.royalsoc.ac. Reino Unido .

Recibido 7 de abril de 2006
Aceptado 22 de abril de 2006

q 2006 La Royal Society

identificación precisa del centro de origen porque la 'huella genética' de tal expansión es a menudo detectable con técnicas moleculares modernas (Lessa et al. 2003). Estas dos hipótesis similares (por ejemplo, la hipótesis del centro de origen, la hipótesis del tiempo de especiación) proporcionan cinco predicciones comprobables: (i) la riqueza de especies disminuye con la proximidad al límite del rango del taxón superior; (ii) hacia el borde, los taxones entran continuamente en nuevos hábitats y evolucionan hacia nuevos regímenes selectivos **potenciando así** las tasas de evolución molecular (Bromham 2003) y, en última instancia, la especiación. Con este fin, las tasas relativas de evolución medidas como divergencia de secuencia promedio entre taxones y el antepasado putativo de todo el clado deben ser más altas hacia el borde que hacia el centro de la distribución geográfica del taxón superior; (iii) como resultado, la edad promedio de los taxones en el borde debería ser menor que hacia el centro. Finalmente, debido a que la duración de la diversificación es más larga hacia el centro que hacia el borde, tanto los taxones primitivos como los derivados deberían coexistir hacia el centro y los taxones principalmente derivados deberían coexistir hacia la periferia. En consecuencia, (iv) la varianza de edades; y (v) la varianza de las divergencias de secuencia debería disminuir hacia la periferia del rango del taxón superior. La confirmación de estas predicciones podría proporcionar una fuerte evidencia de un componente histórico de la variación en la riqueza de especies a lo largo de un gradiente ambiental particular. Además, el conservadurismo de nicho **solo potenciará dicho proceso** (Weins y Graham 2005) si el gradiente ambiental es lo suficientemente largo como para abarcar diferentes regímenes de selección.

Aunque se han hecho intentos para evaluar la influencia de los fenómenos históricos en los gradientes contemporáneos de diversidad, pocos (Marrón 1988 ; Rohde 1992 ; Ricklefs y Schluter 1993 ; Brown y Lomolino 1998 ; Weins 2004 ; Weins y Donoghue 2004 ; Weins y Graham 2005) han propuesto un mecanismo por el cual la diversificación de taxones a través del tiempo podría conducir a gradientes latitudinales comúnmente descritos en la riqueza de especies (es decir, la hipótesis del conservadurismo tropical). Si determinados taxones superiores son monofiléticos y de origen tropical y se diversifican a lo largo de gradientes latitudinales de acuerdo con un proceso histórico como el que se presenta, entonces las cinco predicciones antes mencionadas deberían ser válidas con respecto a la distancia desde el ecuador y deberían al menos en parte tener en cuenta los gradientes latitudinales en la riqueza de especies de taxones de origen tropical.

Los enfoques filogenéticos pueden iluminar la comprensión de la diversificación histórica que ha dado lugar a la biota contemporánea (Moritz et al. 2000 ; Lessa et al. 2003). Además, las filogenias combinadas con la variación espacial en la composición de especies pueden utilizarse para inferir procesos históricos y, en última instancia, la formación de patrones contemporáneos de biodiversidad. De hecho, la biodiversidad no se distribuye aleatoriamente en el árbol de la vida. Del mismo modo, la diversidad ecológica no se distribuye uniformemente en términos de filogenia. Para los murciélagos, unos pocos clados representan cantidades desproporcionadas de la diversidad ecológica de todo el orden (Simmons y Conway 2003). El mejor ejemplo es el de la familia Phyllostomidae de murciélagos del Nuevo Mundo. Los fósiles más antiguos conocidos de esta familia son del Mioceno de Colombia, lo que sugiere un origen tropical (Salvaje 1951 ; Czaplewski 1997 ; Jones et al. 2005). Además, esta familia representa un grupo muy diverso que comprende aproximadamente 53 géneros y 141 especies (Wetterer et al. 2000); más de la mitad de todos los murciélagos encontrados en el Nuevo Mundo continental. Los miembros de Phyllostomidae exhiben especializaciones dietéticas para insectivory, frugivory, carnivory, nectarivory y sanguinivory (Wilson 1975). En consecuencia, esta familia exhibe más diversidad morfológica que cualquier otro grupo de mamíferos a nivel familiar (Panadero et al. 2003). De hecho, comprender esta diversidad, en particular su base mecanicista, ha sido un área de investigación activa.

Aunque los filostomidos son, con mucho, la familia de murciélagos más estudiada desde una perspectiva filogenética (Jones et al. 2002), una diversidad tan elevada ha hecho que la determinación de relaciones sistemáticas sea problemática durante al menos el último siglo (Panadero et al. 2003). Dos filogenias recientes (Panadero et al. 2003) basado en genomas que evolucionan independientemente, el RAG2 gen nuclear y ARN 12S combinado, ARNt VAL y genes mitocondriales de ARNr 16S, proporcionan una reconstrucción congruente desde el punto de vista digenómico de la evolución de esta familia rica en especies y ecológicamente diversa. Tal congruencia proporciona una poderosa inferencia con respecto a las relaciones sistemáticas de los taxones y presenta una línea de base prometedora a partir de la cual explorar la diversificación geográfica de los taxones y la formación resultante de gradientes latitudinales en la riqueza de especies. Aquí, evalúo un modelo cuantitativo que integra predicciones tanto de la hipótesis del centro de origen como de la hipótesis del tiempo de especiación y aplico este modelo para comprender mejor la diversificación de los murciélagos con nariz de hoja del Nuevo Mundo a lo largo de gradientes latitudinales.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

(una) Ensamblajes, filogenias y diversidad filogenética

La composición de especies de 30 conjuntos bien muestreados proviene de la literatura (ver material complementario electrónico). Asigné especies a la familia Phyllostomidae de murciélagos nariz de hoja NewWorld siguiendo Koopman (1993) .

Obtuve una hipótesis de trabajo de las relaciones evolutivas de taxones de phyllostomid a partir de una filogenia a nivel de género basada en (i) la RAG2 gen nuclear y (ii) genes mitocondriales (ARNr 12S, ARNt VAL y ARN 16S) de Panadero et al. (2003, fi g. 5b) . Scleronycteris ega fue eliminado de un ensamblaje y Lichonycteris oscura se eliminó de cinco ensamblajes porque estos dos géneros monotípicos no estaban representados en cladogramas. Usé la distancia en términos de porcentaje de divergencia de secuencia (Panadero et al. 2003, fi g. 5b) de cada taxón a su taxón hermano como una medida relativa de la edad de ese taxón. Los taxones con distancias cortas se derivan recientemente en relación con los que tienen distancias largas. También medí la distancia de un taxón a la raíz del árbol de phyllostomid y utilicé esto como una medida de la tasa de divergencia de secuencia de ese taxón. Los taxones con distancias de raíces largas son el producto de una mayor diversificación que los taxones con distancias de raíces cortas (Kerr y Currie 1999). A partir de estas dos medidas del porcentaje de divergencia de secuencia, la media y la varianza se utilizaron para determinar el promedio y la variabilidad de las tasas de divergencia de secuencia y la edad de las especies en un conjunto particular, respectivamente. Dado que este es un cladograma a nivel de género, los valores genéricos se ponderaron en relación con el número de especies por género presentes en un sitio cuando se calcularon los promedios y las variaciones para los ensamblajes. Las estimaciones de las características filogenéticas y la riqueza de especies, así como la latitud y longitud de cada sitio se pueden obtener contactando al autor.

(segundo) Análisis inferenciales

Los gradientes latitudinales en las características filogenéticas no necesitan ser lineales para respaldar las predicciones. En consecuencia, utilicé un análisis de regresión polinomial ortogonal (Dutka y Ewens 1971 ; Sokal y Rohlf 1995) cuantificar las relaciones latitudinales de la riqueza de especies y cada una de las características filogenéticas. Los polinomios ortogonales producen estimaciones de parámetros no correlacionadas necesarias para los análisis de simulación significativos que se describen a continuación. También examiné la diversificación longitudinal. No existen gradientes longitudinales signi fi cativos para ninguna de las variables examinadas (ver material complementario electrónico). Usé una función escrita en M ATLAB (Math Works 1995) para realizar estos análisis. Debido a que los patrones latitudinales de diversidad probablemente exhiben autocorrelación espacial, los tamaños de muestras tradicionales utilizados en las pruebas de hipótesis aumentan las tasas de error tipo 1 planas (Legendre 1993). En los análisis de regresión utilicé tamaños de muestra geográficamente efectivos (Grifo 2003) para determinar grados de libertad para F- pruebas. Los parámetros autorregresivos se determinaron mediante el programa Análisis espacial en macroecología (Rangel et al. en prensa). Los atributos de distribución de las características filogenéticas podrían afectar un gradiente latitudinal en ausencia de un efecto histórico. Por ejemplo, un mayor número de taxones más jóvenes que viejos predispone a sesgar la distribución empírica de edades. En consecuencia, el a priori La expectativa sería que a medida que aumenta la riqueza de especies de una muestra, aumenta la probabilidad de obtener un taxón antiguo y esto podría afectar un cambio sistemático en las características filogenéticas que se debe a la variación entre sitios en términos de riqueza de especies a medida que avanza. un gradiente latitudinal. En consecuencia, las características filogenéticas podrían exhibir un gradiente latitudinal sin la operación de un proceso natural (es decir, el efecto de probabilidad de selección; Huston (1997)). Los gradientes latitudinales en las características filogenéticas se consideraron no triviales solo si presentaban una parametrización diferente de las que podrían resultar de un gradiente latitudinal en la riqueza de especies. Para determinar si los gradientes observados en la diversidad filogenética podrían ser generados por aumentos latitudinales en la riqueza de especies, Realicé análisis de simulación. Las especies se extrajeron al azar de un grupo que comprende todos los phyllostomids que ocurren en el Nuevo Mundo continental (menos S. ega y

L. obscura). Más específicamente, para cada ensamblaje real, se generó un ensamblaje simulado seleccionando aleatoriamente sin reemplazo el mismo número de especies que ocurrió en el ensamblaje real del nuevo conjunto mundial. Se calcularon las medidas de diversidad filogenética y luego cada medida tiene regresión por separado en la latitud utilizando regresión polinomial ortogonal. Este proceso se repitió 1000 veces para crear una distribución de gradientes en una característica filogenética particular que podría ser producida por un gradiente latitudinal en la riqueza de especies. Estimaciones de parámetros

(R_2, segundo $_1$ y segundo $_2$) Caracterizar el gradiente latitudinal empírico en la diversidad filogenética del ensamblaje real

luego se compararon con las distribuciones de dichos valores de los gradientes simulados para determinar pag- valores. La posición de la estimación del parámetro para el ensamblaje real en relación con la distribución de los valores simulados describe la probabilidad de que el valor observado sea una variante aleatoria de la distribución simulada y que el gradiente latitudinal observado en la diversidad filogenética sea un producto del gradiente latitudinal en las especies. riqueza. Se consideró que las estimaciones de los parámetros para la relación real eran significativas cuando no estaban incluidas en el 95% medio de la distribución de los valores simulados.

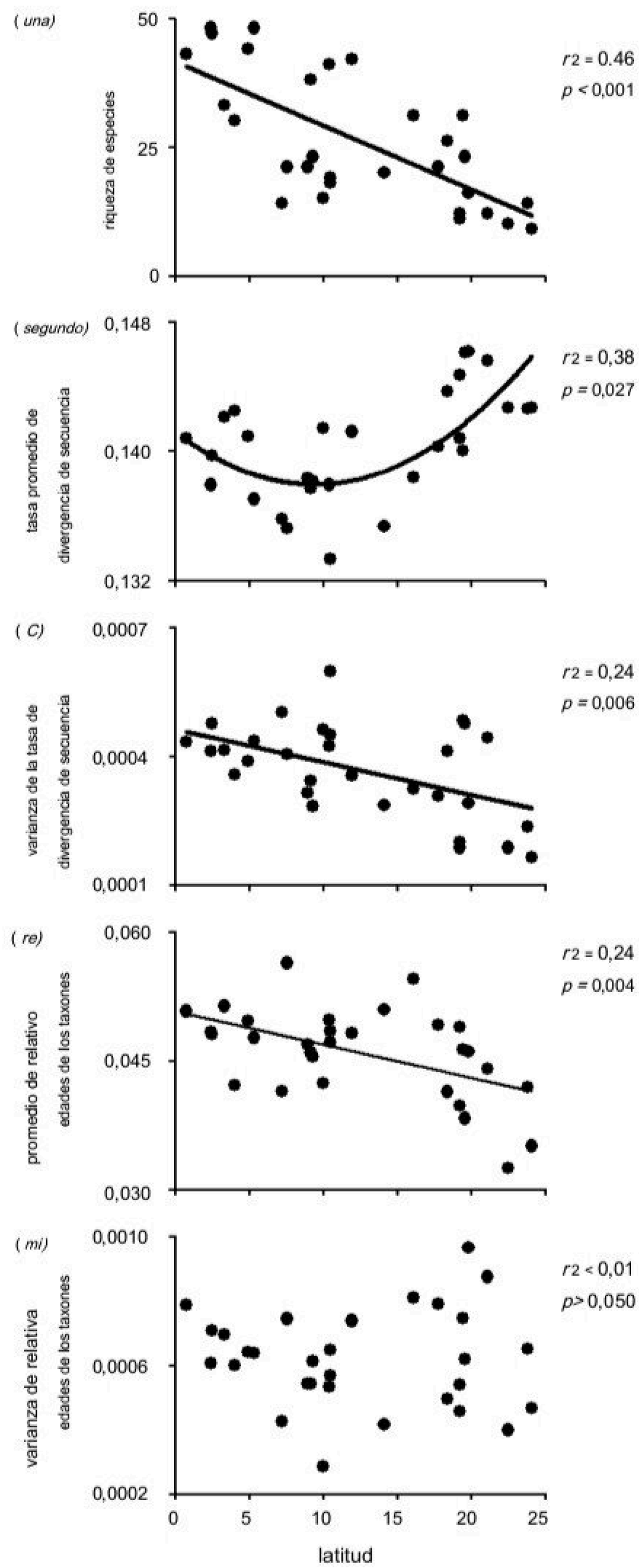

Figura 1. Gradientes latitudinales de diversidad y características filogenéticas de conjuntos de murciélagos de nariz de hoja del Nuevo Mundo.

3. RESULTADOS

Como ocurre con una amplia variedad de taxones de plantas y animales que se encuentran tanto en los dominios acuáticos como terrestres, existe un gradiente latitudinal significativo en la riqueza de especies de los murciélagos de nariz de hoja del Nuevo Mundo (figura 1 una; r_2 Z 0,46, pag/ 0,001). La tasa promedio de divergencia de secuencia exhibe un gradiente latitudinal, pero su relación fue cuantitativa y cualitativamente diferente a la de la riqueza de especies (figura 1 segundo; R_2 Z 0,38, pag Z 0,027). Aunque la relación no fue lineal, en promedio, las especies tienen una mayor tasa de divergencia de secuencia hacia el borde del rango latitudinal de los murciélagos con nariz de hoja del Nuevo Mundo que en el ecuador. La edad relativa promedio de los taxones también disminuyó con el aumento de la latitud.

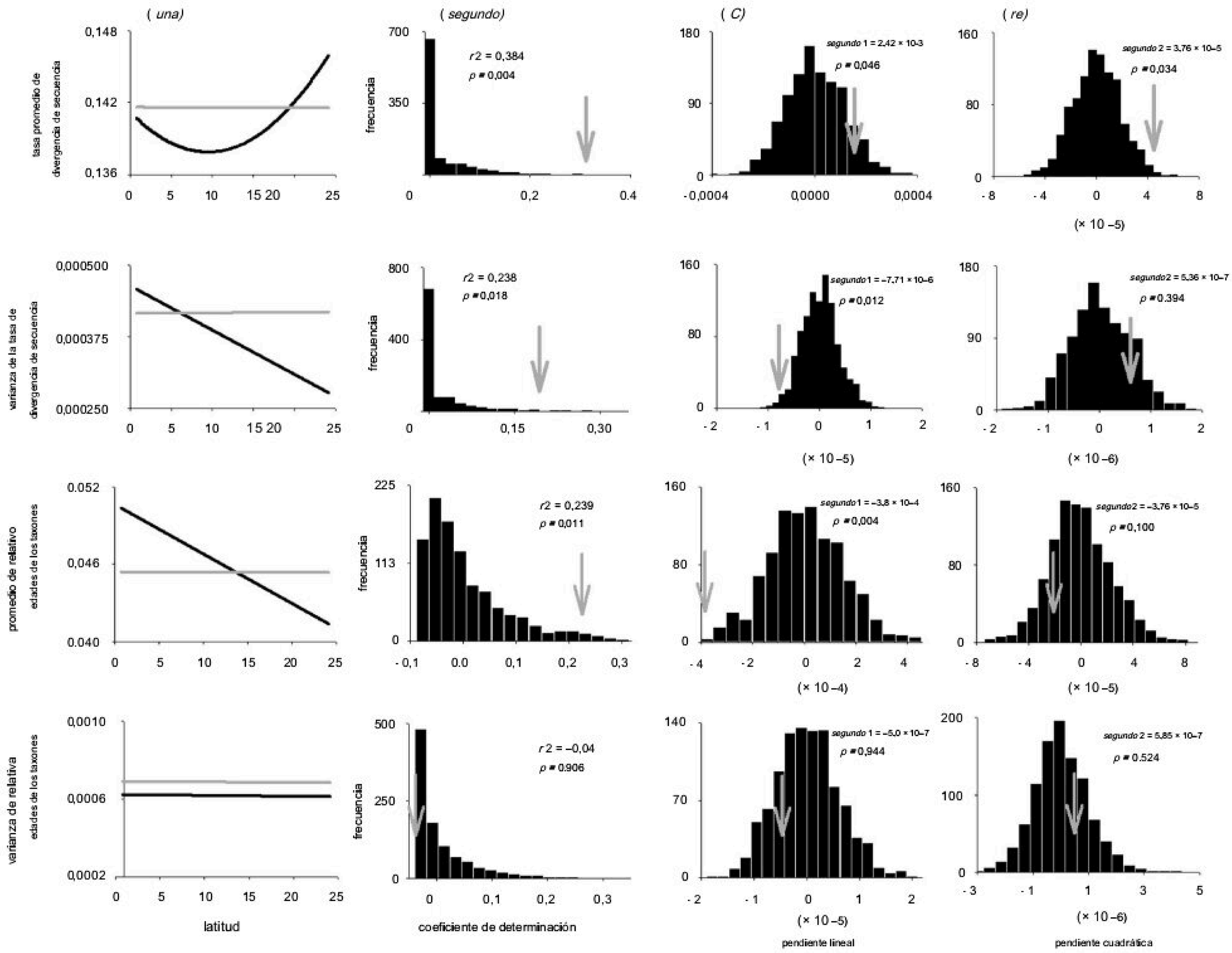

Figura 2. Resultados de análisis de simulación que evalúan el grado en que los gradientes latitudinales en la diversidad filogenética pueden resultar de un gradiente latitudinal en la riqueza de especies. (una) Ilustra las diferencias entre los valores esperados para ensamblajes empíricos (línea negra) y simulados (línea gris). (b – d) Ilustre las comparaciones de las estimaciones de los parámetros empíricos (flechas grises) con las distribuciones de las estimaciones de los parámetros simulados (histogramas negros) con respecto al coeficiente de variación, la pendiente lineal y la pendiente cuadrática, respectivamente.

(figura 1 re; r^2 Z 0,24, pag Z 0,006). Estas observaciones combinadas con la forma en que la varianza de las tasas de divergencia de secuencia (figura 1 C; r^2 Z 0,24, pag Z 0.004) disminuyó lejos del ecuador sugirió que existen taxones principalmente derivados hacia el borde del rango de Phyllostomidae. La varianza de edades no mostró una variación latitudinal significativa (figura 1 mi; r^2 0,01, ¡pag!

0,05).

Los cambios en la riqueza de especies asociados con la latitud no pueden explicar la mayoría de los gradientes en las características filogenéticas de las especies (figura 2). En particular, los cambios en la riqueza de especies no producen un gradiente latitudinal esperado en las características filogenéticas. Existen diferencias muy significativas entre gradientes latitudinales empíricos y simulados para el promedio y la varianza de las tasas de divergencia de secuencia, así como para la edad promedio de los taxones, y esto fue cierto para los coeficientes de determinación y las pendientes lineales. Por lo tanto, la latitud explica significativamente más la variación en estas tres características filogenéticas a través del ensamblaje empírico que el ensamblaje simulado y la tasa lineal en la que estas características cambiaron con la latitud también fue mayor de lo esperado de la simulación. La pendiente cuadrática también fue significativamente diferente entre simulados y empíricos.

gradientes para la tasa promedio de divergencia de secuencia. No existió una diferencia significativa entre los gradientes simulados y empíricos para la varianza de edad de los taxones y esto simplemente puede ser un reflejo una variación latitudinal no consistente. De hecho, la estructura geográfic la diversificación de taxones a lo largo de gradientes latitudinales probablemente no sea el resultado de una relación confusa entre la riqueza de especies y la diversidad filogenética.

4. DISCUSIÓN

(una) El efecto histórico

Como mínimo, estos resultados sugieren fuertemente que los efectos históricos significativos influyen en los gradientes latitudinales contemporáneos en la biodiversidad de los murciélagos nariz de hoja del Nuevo Mundo. Las edades medias y las tasas de divergencia de secuencia de los taxones, así como la varianza de la tasa de divergencia de secuencia, pueden predecir la posición latitudinal de los conjuntos. Además, gradientes latitudinales tan fuertes en estas características filogenéticas, en las que los taxones más derivados y menos variables ocurren en la periferia del rango geográfico de la familia, sugiere un conservadurismo de nicho (Weins y Donoghue 2004 ; Weins y Graham 2005) y que el

Phyllostomidae todavía está ampliando su rango geográfico y aún tiene que alcanzar un equilibrio.

La expansión hacia los polos de Phyllostomidae probablemente está limitada por al menos otros dos factores y no solo por la capacidad física de dispersarse a áreas de mayor latitud. Primero, la mayoría de los filostomidos, los nectarívoros y frugívoros en particular, dependen de los tipos de flores y frutos carnosos que se encuentran en los bosques tropicales y subtropicales y la expansión hacia los polos de estos grupos de murciélagos probablemente dependa de la expansión hacia los polos de estos bosques. En segundo lugar, y no necesariamente independientes del primero, los phyllostomids son termorreguladores precisos (McNab 1969) y la capacidad de colonizar la zona templada probablemente dependa de la evolución de una termorregulación más lábil o de la existencia de temperaturas globales más cálidas. Si bien no son rápidos, tales escenarios de cambio ambiental son posibles, especialmente a la luz de la amplia distribución de la vegetación tropical en el Terciario en general (Behrensmeyer et al. 1992) y la extensa expansión del Eoceno hasta el Círculo Polar Ártico en particular (Janis 1993).

La alta diversidad tropical de este taxón probablemente sea el resultado de un origen tropical que da más tiempo para acumular una mayor riqueza de especies frente a una elevada especiación en las extensiones latitudinales de la familia. Se debe esperar una mayor riqueza de especies en latitudes más bajas en taxones de origen tropical porque más tiempo ha permitido la acumulación de más especies (Pianka 1966 ; Whittaker 1969). Si la tasa de diversificación es la misma en un gradiente latitudinal, la diferencia de tiempo significará que se acumularán más especies en latitudes más bajas. Esto se debe a que se producen cantidades iguales de especiación tanto en latitudes superiores como en las inferiores. Debido a la diferencia de tiempo, per cápita

la especiación sería la misma pero la especiación total y, por lo tanto, la diversidad sería mayor en latitudes más bajas. Además, si la diferencia de tiempo fuera sustancial, de modo que muchas más especies se acumulan hacia el ecuador, esto contrarrestaría una especiación relativamente más rápida en latitudes más altas.

Un segundo proceso que podría combinarse con el conservadurismo de nicho y contribuir a la señal histórica de gradientes latitudinales de diversidad es la extinción reducida en latitudes más bajas. Durante mucho tiempo se ha planteado la hipótesis de que los trópicos ofrecen entornos más benignos en términos de dureza, estabilidad, previsibilidad y estacionalidad (Dobzhansky 1950 ; Fischer 1960) que sus zonas templadas vecinas. Además, el aumento de la estratificación vertical hace que los trópicos sean físicamente más heterogéneos y permite que los bosques tropicales alberguen un mayor número de especies (Rohde 1992). Esta mayor heterogeneidad física puede proporcionar un mayor número de refugios para las especies animales,**potencia**así su persistencia en el tiempo. De hecho, la diversidad beta es mayor en latitudes más bajas en murciélagos y otros taxones (Stevens y Willig 2002 ; Koleff et al. 2003) y esto al menos sugiere que los sitios tropicales de latitudes más bajas se perciben como más heterogéneos en el espacio que sus contrapartes templadas. En efecto, Hawkins et al. (en prensa)

han demostrado diferencias en los patrones de riqueza entre los clados derivados y basales de las aves del Nuevo Mundo. Esto sugiere tasas de extinción más bajas en latitudes más bajas y que una mayor variabilidad climática en latitudes más altas.

potenciael proceso de diversificación (Connell y Orias 1964 ; McGlone 1996).

(segundo) Generalidad de gradientes en características filogenéticas

Muchos taxones superiores exhiben picos tropicales en diversidad (Willig et al. 2003 ; Hillebrand 2004), y tal proceso de diversificación geográfica puede, en general, contribuir al menos a la variación latitudinal en la riqueza de especies. Las aves paseriformes proporcionan una buena ilustración. En la curruca de MacGillivray (Oporonis tolmiei), Los taxones neotropicales exhiben una variabilidad genética intraespecífica mucho mayor que sus contrapartes neárticas y este patrón se debe a la expansión posglacial del Pleistoceno hacia latitudes más altas (Milá et al.

2000). Una variedad de taxones de mamíferos que incluyen miembros de Insectivora, Rodentia y Carnivora exhiben una estructura espacial similar a la variabilidad genética y parecen estar diversificándose de una manera geográficamente similar a los murciélagos presentados aquí en respuesta al cambio climático (Lessa et al.

2003). Finalmente, este mismo patrón de divergencias genéticas intraespecíficas más altas en latitudes más bajas se ha generalizado recientemente a muchos taxones de vertebrados (Martin y McKay 2004).

Los ejemplos interespecíficos sugieren patrones similares. Ricklefs y Schluter (1993) presentan un ejemplo interespecífico que contrasta la edad de los taxones paseriformes en Panamá e Illinois. Los sitios templados fueron ensamblados por menos especies que eran en promedio más jóvenes en edad que los sitios tropicales, lo que sugiere un proceso histórico similar al que se informa aquí. Existe un gradiente latitudinal correspondiente para la edad de las tribus de aves del Nuevo Mundo; la edad aumenta hacia el ecuador (Gaston y Blackburn 1996). Adicionalmente, Crame (2000) identificaron taxones de bivalvos más jóvenes con gradientes latitudinales más pronunciados que sus contrapartes más antiguas, lo que sugiere un patrón similar de diversificación geográfica como se informa aquí.

Si bien los patrones descritos en este documento sugieren que un modelo histórico puede ayudar a comprender la formación de gradientes de diversidad, su aplicabilidad general a gradientes latitudinales necesita una evaluación adicional. Esto se debe a que, aunque general, el gradiente latitudinal en la riqueza de especies no es ubicuo (Willig et al. 2003 ; Hillebrand 2004), ni siquiera entre familias del orden Chiroptera (Stevens 2004), un taxón superior que exhibe un gradiente latitudinal notablemente fuerte (Willig y Selcer 1989 ; Lyons y Willig 2002 ;

Stevens y Willig 2002 ; Willig y Bloch 2006). No obstante, esas excepciones pueden simplemente reflejar la diversificación de determinados taxones inferiores de origen no tropical, pero que siguen siendo el resultado del mismo tipo de proceso de diversificación geográfica. Por ejemplo, el examen de los cladogramas de toda la familia de murciélagos vísperas sugiere que los miembros de la familia Vespertilionidae probablemente han invadido América del Norte en numerosas ocasiones. Cada grupo filogenéticamente distinto y bastante rico en especies (es decir, Eptesicus, Histiotus, Lasionycteris, Nycticeius (Hoofer y VanDen Bussche 2003); Lasiurus, Corynorhinus (Hoofer y Van Den Bussche 2003); Rhogeesa, Antrozous, Euderma, Idionycteris (Hoofer y Van Den Bussche 2003); Myotis

(Ruedi y Mayer 2001)) tiene sus taxones más derivados que se encuentran en las latitudes más al sur de América Central o del Sur. Tal patrón sugiere orígenes en América del Norte seguidos de expansión hacia el sur. Además, tal diversificación probablemente explica el pico templado en la diversidad de esta familia en América del Norte (Stevens 2004).

También se han demostrado patrones análogos a lo largo de otros gradientes no latitudinales para taxones con picos de diversidad no tropicales. Por ejemplo, las tortugas emididas demuestran un gradiente latitudinal inverso cuando se miden en regiones continentales (Stephens y Wiens 2003). Su pico de diversidad en el este de América del Norte coincide con la mayor edad promedio de los taxones, con la edad de los taxones disminuyendo desde este centro con una riqueza de especies decreciente (denominado efecto de tiempo de especiación por Stephens y Wiens (2003)). Tales patrones similares sugieren la generalidad potencial de la diversificación geográfica y evolutiva concertada de taxones que dan lugar a variaciones en la riqueza de especies a lo largo de gradientes ambientales en general y a lo largo de gradientes latitudinales que representan un caso particular. Está aumentando la evidencia empírica de que la diversificación en respuesta a regímenes ambientales diferenciales contribuye a los gradientes de diversidad. Se requerirá poner más énfasis en los mecanismos históricos y cómo contribuyen a los patrones contemporáneos de diversidad para comprender completamente las contribuciones relativas de los procesos históricos y contemporáneos y cómo estos, en última instancia, determinan los patrones globales de diversidad.

R. Baker, D. Vazquez, K. Jones, E. Lessa, M. Cardillo, D. Allen, F. Hoffmann, S. Floeter, J. Brown, B. Hawkins y un revisor anónimo contribuyeron amablemente al desarrollo de este manuscrito. Partes de este manuscrito fueron escritas mientras yo estaba financiado por la NSF (subvención nº DEB 0535939).

REFERENCIAS

Badgley, C. & Fox, DL 2000 Biogeografía ecológica de Mamíferos de América del Norte: densidad de especies y estructura ecológica en relación con los gradientes ambientales. J. Biogeogr. 27, 1437–1467. (doi: 10.1046 / j.1365-2699. 2000.00498.x)

Baker, RJ, Hoofer, SR, Porter, CA y Van Den Bussche, RA 2003 Diversificación entre murciélagos nariz de hoja del Nuevo Mundo: una hipótesis evolutiva y una clasificación inferida de la congruencia digenómica de la secuencia de ADN. Occas. Papilla. Mus. Universidad Tecnológica de Texas 230, 1-32.

Behrensmeyer, AK, Damuth, JD, DiMichele, WA, Potts, R., Sues, HD y Wing, SL 1992 Ecosistemas terrestres a través del tiempo: paleoecología evolutiva de plantas y animales terrestres. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Bromham, L. 2003 Relojes moleculares y radios explosivos aciones. J. Mol. Evol. 57, S13 – S20. (doi: 10.1007 / s00239003-0002-7)

Brown, JH 1988 Diversidad de especies. En Biogeografía analítica (ed. AA Myers y PS Giller), págs. 57–97. Nueva York, NY: Chapman and Hall.

Brown, JH y Lomolino, MV 1998 Biogeografía. Sunderland, MA: Sinauer and Associates.

Cardillo, M. 1999 Latitud y tasas de diversi fi cación en pájaros y mariposas. Proc. R. Soc. segundo 266, 1221–1225. (doi: 10.1098 / rspb.1999.0766)

Cardillo, M., Orme, CDL & Owens, IPF 2005 Testing para el sesgo latitudinal en las tasas de diversificación: un ejemplo con aves del nuevo mundo. Ecología 86, 2278–2287.

Connell, JH & Orias, E. 1964 La regulación ecológica de diversidad de especies. A.m. Nat. 98, 399–414. (doi: 10.1086 / 282335)

Crame, JA 2000 Evolución de los gradientes de diversidad taxonómica en el ámbito marino: evidencia de la composición de faunas de bivalvos recientes. Paleobiología 26, 188–214.

Currie, DJ 1991 Energía y patrones a gran escala de animales especies y riqueza de especies vegetales. A.m. Nat. 137, 27–49.

Currie, DJ, Francis, AP y Kerr, JT 1999 Algunos aspectos generales proposiciones sobre el estudio de patrones espaciales de riqueza de especies. Ecociencia 6, 392–399. Czaplewski, Nueva Jersey 1997 Chiroptera. En Paleontología de vertebrados en el neotrópico: la fauna miocena de La Venta (ed. RF Kay, RH Madden, RL Cifelli y JJ Flynn), págs. 410–431. Washington, DC: Smithsonian Press.

Diniz-Filho, JAF, Rangel, TFLVB y Hawkins, BA 2004 Prueba de múltiples hipótesis para el gradiente de riqueza de especies de búhos sudamericanos. Oecología 140, 633–638. (doi: 10.1007 / s00442-004-1577-4)

Dobzhansky, T. 1950 Evolución en los trópicos. A.m. Sci. 38, 208–221.

Dutka, AF & Ewens, FJ 1971 Un método para potenciar la precisión del análisis de regresión polinomial. J. Qual. Technol. 3, 149-155.

Fjeldsa, J. 1994 Patrones geográficos para reliquias y jóvenes especies de aves en África y América del Sur e implicaciones para la biodiversidad. Biodiv. y contras. 3, 207–226. Fischer, AG 1960 Variaciones latitudinales en orgánicos diversidad. Evolución 14, 64–81. (doi: 10.2307 / 2405923)

Francis, AP y Currie, DJ 2003 Una coherencia global Relación riqueza-clima para las angiospermas. A.m. Nat. 161, 523–536. (doi: 10.1086 / 368223)

Fraser, RH y Currie, DJ 1996 La riqueza de especies hipótesis energética en un sistema donde se cree que prevalecen factores históricos: los arrecifes de coral. A.m. Nat. 148, 138-159. (doi: 10.1086 / 285915)

Gaston, KJ & Blackburn, TM 1996 Los trópicos como museo de la diversidad biológica: un análisis de la avifauna del nuevo mundo. Proc. R. Soc. segundo 263, 63–68. Grifo, DA 2003 Autocorrelación espacial y filtrado espacial: obtener comprensión a través de la teoría y la visualización científica. Berlín, Alemania: Springer.

Haffer, J. 1969 Speciation in Amazonian forest birds. Ciencias 165, 131-137.

Hawkins, BA & Porter, EE 2003 Influencia relativa de Factores actuales e históricos sobre los patrones de diversidad de mamíferos y aves en la desglaciada América del Norte. Global Ecol. Biogeogr. 12, 475–481. (doi: 10.1046 / j.1466-822X. 2003.00060.x)

Hawkins, BA et al. 2003 una Energía, agua y gran escala patrones de riqueza de especies. Ecología 84, 3105–3117. Hawkins, BA, Porter, EE y Felizola Diniz-Filho, JA 2003 segundo Productividad e historia como predictores del gradiente latitudinal de diversidad de aves terrestres. Ecología 84, 1608-1623.

Hawkins, BA, Diniz, JAF, Jaramillo, CA y Soeller, SA 2006 Cambio climático post-Eoceno, conservadurismo de nichos y gradiente latitudinal de diversidad de las aves del Nuevo Mundo. J. Biogeog. 33, 770–780. Hennig, W. 1979 Sistemática filogenética. Urbana, IL: Prensa de la Universidad de Illinois.

Hillebrand, H. 2004 Sobre la generalidad de la latitudinal gradiente de diversidad. A.m. Nat. 163, 192–211. (doi: 10.1086 / 381004)

Hoofer, SR y Van Den Bussche, RA 2003 Molecular filogenética de la familia de los quirópteros Vespertilionidae. Acta Chirop 5 (supl), 1–63.

Huston, MA 1997 Tratamientos ocultos en ecológicos experimentos: reevaluación de la función ecosistémica de la biodiversidad. Oecología 110, 449–460. (doi: 10.1007 / s004420050180)

Janis, C. 1993 Vencedores por defecto: la sucesión de mamíferos. En El libro de la vida ed. SJ Gould), págs. 169-218. Nueva York, NY: WW Norton & Co.

Jones, KE, Purvis, A., MacLarnon, A., Bininda-Emmonds, ORP y Simmons, NB 2002 A filogenético

superárbol de los murciélagos (Mammalia: Chiroptera). Biol. Rev. Camb. Soc. 77, 223-259. (doi: 10.1017 / S146479310100 5899)

Jones, KE, Beninda-Emonds, ORP y Gittleman, JL 2005 Murciélagos, relojes y rocas: patrones de diversificación en quirópteros. Evolución 59, 2243–2255.

Kerr, JT & Currie, DJ 1999 La importancia relativa de controles evolutivos y ambientales sobre patrones de riqueza de especies a gran escala en América del Norte. Ecosciencia 6, 329–337.

Koleff, P., Lennon, JJ & Gaston, KJ 2003 ¿Hay gradientes latitudinales en la rotación de especies. Global Ecol. Biogeogr. 12, 483–498. (doi: 10.1046 / j.1466-822X.2003. 00056.x)

Koopman, KF 1993 Orden de quirópteros. En Especies de mamíferos de el mundo: una referencia taxonómica y geográfica (ed. DE Wilson y DM Reeder) 2ª ed., Págs. 137–241. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Legendre, P. 1993 Autocorrelación espacial: problema o nuevo paradigma. Ecología 74, 1659–1673. (doi: 10.2307 / 1939924)

Lessa, EP, Cook, JA y Patton, JL 2003 Genética huellas de la expansión demográfica en América del Norte, pero no en la Amazonia, durante el último cuaternario. Proc. Natl Acad. Sci. Estados Unidos 100, 10 331-10 334. (doi: 10.1073 / pnas. 1730921100)

Lyons, SK & Willig, MR 2002 Riqueza de especies, latitud, y sensibilidad a la escala. Ecología 83, 47–58.

Martin, PR & McKay, JK 2004 Variación latitudinal en divergencia genética de poblaciones y potencial de especiación futura. Evolución 58, 938–945. Math Works 1995 Guía de referencia de Matlab. Natick, MA: Matemáticas Trabajos.

McGlone, MS 1996 Cuando la historia importa: escala, tiempo, diversidad climática y arbórea. Global Ecol. Biogeogr. Letts. 5, 309–314.

McNab, BK 1969 La economía de la temperatura regulación en murciélagos neotropicales. Comp. Biochem. Phys. 31, 227–268. (doi: 10.1016 / 0010-406X (69) 91651-X)

Milá, B., alemán, DJ, Kimura, M. & Smith, TB 2000 Evidencia genética del efecto de la expansión posglacial en la filogeografía de un pájaro cantor de América del Norte. Proc. R. Soc. segundo 267, 1033–1044. (doi: 10.1098 / rspb. 2000.1107)

Moritz, C., Patton, JL, Schneider, CJ y Smith, TB 2000 Diversificación de la fauna de la selva tropical: un enfoque molecular integrado. Annu. Rev. Ecol. Syst. 31, 533–536. (doi: 10. 1146 / annurev.ecolsys.31.1.533)

Pianka, ER 1966 Gradientes latitudinales en diversidad de especies: a revisión de conceptos. A.m. Nat. 100, 33–46. (doi: 10.1086 / 282398)

Rangel, TFLVB, Felizola Diniz-Filho, JA y Bini, LB En prensa. Hacia una herramienta computacional integrada para el análisis espacial en macroecología y biogeografía. Global Ecol. Biogeogr.

Ricklefs, RE 2004 Un marco integral para patrones de biodiversidad. Ecol. Letts. 7, 1-15. (doi: 10.1046 / j.1461-0248.2003.00554.x)

Ricklefs, RE & Schluter, D. 1993 Diversidad de especies: regional e in fl uencias históricas. En Diversidad de especies en comunidades ecológicas: perspectivas históricas y geográficas (ed. RE Ricklefs y D. Schluter), págs. 350–363. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Rohde, K.1992 Gradientes latitudinales en la diversidad de especies: el busque la causa principal. Oikos sesenta y cinco, 514–527.

Ruedi, M. y Mayer, F. 2001 Sistemática molecular de murciélagos de el género Myotis Vespertilionidae) sugiere convergencias ecomorfológicas deterministas. Mol. Phylogenet. Evol. 21, 436–448.

Savage, DE 1951 Un murciélago filostomátido del Mioceno de Colombia, Sudamérica. Univ. Pub de California Geol. Sci. 28, 357–365.

Schemske, DW 2002 Ecológico y evolutivo perspectivas sobre los orígenes de la diversidad tropical. En Fundamentos de la biología de los bosques tropicales (ed. R. Chazdon y TC Whitmore), págs. 163-173. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Simmons, NB & Conway, TM 2003 Evolución de diversidad ecológica. En Ecología de murciélagos ed. TH Kunz y MB Fenton), págs. 493–535. Chicago, IL: University of Chicago Press.

Sokal, RR y Rohlf, FJ 1995 Biometría 3ª ed. Nueva York, Nueva York: WH Freeman and Co.

Stephens, PR & Wiens, JJ 2003 Explicando las especies riqueza de los continentes a las comunidades: el efecto del tiempo de especialización en las tortugas emididas. A.m. Nat. 161, 112–128. (doi: 10.1086 / 345091)

Stevens, RD 2004 Desenredar los gradientes latitudinales de riqueza a niveles taxonómicos superiores: perspectivas familiares sobre la diversidad de las comunidades de murciélagos del nuevo mundo. J. Biogeogr. 31, 665–674. (doi: 10.1111 / j.1365-2699.2003.01042.x)

Stevens, RD & Willig, MR 2002 Ecología geográfica en el nivel comunitario: perspectivas sobre la diversidad de los murciélagos del nuevo mundo. Ecología 83, 545–560.

Weins, JJ 2004 Revisión de la especiación y la ecología: phyloge- el conservadurismo de nicho neético y el origen de las especies. Evolución 58, 193-197.

Weins, JJ & Donoghue, MJ 2004 Biogeografía histórica, ecología y riqueza de especies. Tendencias Ecol. Evol. 19, 639–644. (doi: 10.1016 / j.tree.2004.09.011)

Weins, JJ & Graham, CH 2005 Conservadurismo de nicho: integrando evolución, ecología y biología de la conservación. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 36, 519–539. (doi: 10.1146 / annurev.ecolsys.36.102803.095431)

Wetterer, AL, Rockman, MV y Simmons, NB 2000 Filogenia de los murciélagos filostómidos (Mammalia: Chiroptera): datos de diversos sistemas morfológicos, cromosomas sexuales y sitios de restricción. Toro. A.m. Mus. Nat. Hist. 248, 1–200. (doi: 10.1206 / 0003-0090 (2000) 248! 0001: POPB MC O 2.0.CO; 2)

Whittaker, RH 1969 Evolución de la diversidad en plantas comunidades. Brookhaven Symp. Biol. 22, 178-196. Willig, MR y Selcer, KW 1989 Densidad de especies de murciélagos gradientes en el nuevo mundo: una evaluación estadística. J. Biogeogr. dieciséis, 189-195.

Willig, MR & Bloch, PC 2006 Gradientes latitudinales de Riqueza de especies: prueba de la hipótesis del área geográfica a dos escalas ecológicas. Oikos 112, 163-173. (doi: 10.1111 / j.0030-1299.2006.14009.x)

Willig, MR, Kaufman, DM y Stevens, RD 2003 Gradientes latitudinales en la biodiversidad: patrón, proceso, escala y síntesis. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 34, 273–309. (doi: 10.1146 / annurev.ecolsys.34.012103.144032)

Wilson, DE 1975 Bat faunas: una comparación trófica. Syst. Zool. 22, 14-29. (doi: 10.2307 / 2412374)

Wright, DH, Currie, DJ y Maurer, BA 1993 Energía oferta y patrones de riqueza de especies a escala local y regional. En Diversidad de especies en comunidades ecológicas: perspectivas históricas y geográficas (ed. RE Ricklefs y D. Schluter), págs. 66–74. Chicago, IL: Universidad de Chicago.