

## Efeitos da latitude e do contorno continental sulamericano sobre as tendências espaciais de riqueza de espécies de Falconiformes: modelos nulos uni e bidimensionais

Thiago Fernando Lopes Valle de Britto Rangel <sup>1</sup>, José Alexandre Felizola Diniz-Filho <sup>1,2</sup> e Carlos Eduardo Ramos de Sant'Ana <sup>3,4</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biologia Geral, ICB, Universidade Federal de Goiás, Caixa Postal 131, 74001-970, Goiânia, GO, Brasil. E-mail: t.rangel@zaz.com.br

<sup>2</sup> Autor para correspondência. E-mail: diniz@icb1.ufg.br

<sup>3</sup> Laboratório de Biologia, CEFET/GO, Caixa Postal 204, 74001-970, Goiânia, GO, Brasil. E-mail: kadu@cefetgo.br

<sup>4</sup> Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília, Brasília, DF.

Recebido em 25 de julho de 2001; aceito em 21 de agosto de 2002.

**ABSTRACT. The effects of latitude and South American boundary on spatial patterns in species richness of Falconiformes: uni and bidimensional null models.** In this paper, we used geostatistical approaches to describe spatial patterns in species richness of Falconiformes. They indicated strong spatial patterns both across latitude and longitude. These patterns were then correlated with those expected by uni and bidimensional null models, constructed based on latitudinal limits and taking into account South America continental edges, respectively. Since considerable departures from the null models were observed, there may be other ecological or evolutionary explanations for spatial patterns in species richness. Indeed, variation seems to be related to habitat heterogeneity across the continent, specially by considering differences between habitats in the Central and Southeastern portion of the continent and in the Andean region. This supports previous conclusions that showed how habitat type and heterogeneity affect species richness and abundance, at different spatial scales.

**KEY WORDS:** null models, geostatistical analyses, latitude, continental boundary, spatial patterns, species richness, South America, Falconiformes.

**RESUMO.** Neste trabalho, nós utilizamos técnicas geoestatísticas para descrever tendências espaciais de riqueza de espécies de Falconiformes. Estas indicaram um forte padrão espacial, tanto latitudinais quanto longitudinais. Estes padrões foram então correlacionados com os esperados por modelos nulos uni e bidimensionais, construídos com base nos limites latitudinais e levando em conta o contorno continental da América do Sul, respectivamente. Já que existem diferenças importantes entre os valores observados e esperados pelo modelo nulo, outras explicações ecológicas e evolutivas para estes padrões espaciais de riqueza de espécies são necessárias. Na verdade, as variações parecem estar relacionadas com a heterogeneidade do habitat através do continente, especialmente considerando-se as diferenças entre os habitats na porção central e sul do continente e na região Andina. Isto respalda conclusões anteriores que mostraram como o tipo e heterogeneidade do habitat afetam a riqueza e a abundância de espécies, em diferentes escalas espaciais.

**PALAVRAS-CHAVE:** modelos nulos, análise geoestatística, latitude, contorno continental, padrões espaciais, riqueza de espécies, América do Sul, Falconiformes.

Os gradientes latitudinais de riqueza de espécies vêm sendo um dos pontos mais estudados na Ecologia e, ao mesmo tempo, mais controvertidos. Diversas hipóteses vêm sendo sugeridas para explicar esses gradientes, envolvendo a correlação entre a riqueza de espécies e variações na estabilidade e previsibilidade ambiental, produtividade, tempo ecológico e evolutivo, competição, mutualismo, predação, zonas espaciais e área disponível para colonização (Rohde 1992, 1997, Kaufman 1995, Rosenzweig 1995, Rosenzweig e Sandlim 1997, Lyons e Willig 1999, Taylor e Gaines 1999). Entretanto, ainda há muitas discussões sobre como esses processos, podem explicar a conformação da riqueza de espécies em um gradiente latitudinal (Colwell e Lees 2000, Whittaker *et al.* 2001).

Recentemente, foi reconhecida uma possível relação entre picos de riqueza de espécies com a geometria da sua

área de distribuição geográfica, que por sua vez é afetada pela conformação da borda continental, dando um novo rumo aos estudos sobre a variação espacial na riqueza de espécies. Esta nova descoberta foi chamado de efeito do domínio médio ("mid-domain effect"; Colwell e Lees 2000), e foi possibilitada pela construção de modelos nulos estabelecidos através de métodos analíticos, ou adotando estratégias de simulação, para estabelecer a variação da riqueza de espécies em grandes escalas geográficas (Colwell e Hurt 1994, Lyons e Willig 1997, 1999, Willig e Lyons 1998, Lees *et al.* 1999, Colwell e Lees 2000).

Inicialmente, foram propostos modelos unidimensionais simples, modelando a riqueza de espécies sobre a latitude, que predizem uma superfície convexa simétrica, com um ponto máximo no meio da extensão latitudinal do continente. Em um destes modelos unidimensionais, Willig

e Lyons (1998) propuseram que a riqueza de espécies de morcegos e marsupiais do Novo Mundo em um ponto  $P$  poderia ser explicada por um processo aleatório, que seria função da distância relativa aos extremos norte e sul do continente (proporções de  $p$  e  $q$ ). Desta forma, a riqueza de espécies em  $P$  é então definida por  $2pqS$ , onde  $S$  é o *pool* de espécies (total da riqueza) no continente. De fato, esses autores encontraram uma forte correspondência entre os dados reais e os esperados pelo modelo nulo, com  $r^2$  superior a 60%.

Bokma *et al.* (2001), recentemente, ampliaram a ideia do modelo de Willig e Lyons (1998) para um espaço bidimensional, considerando tanto a latitude quanto a longitude. Esses autores incluíram no modelo as distâncias relativas de  $P$  para o oeste e leste do limite do continente ( $s$  e  $t$ ). Assim, a riqueza de espécies para  $P$  sob um processo aleatório será dada por  $4pqstS$ . Bokma *et al.* (2001) construíram também um modelo nulo baseado em processos de especiação, migração e extinção de espécies, obtendo resultados muito similares ao modelo do Willig e Lyons (1998), especialmente se a América do Sul e a do Norte forem analisadas independentemente, evitando a constrição espacial causada pela América Central entre os referidos continentes. Testaram também modelos usando dados de mamíferos do Novo Mundo e, novamente, acharam uma forte correlação entre os valores observados e preditos para a riqueza de espécies na América do Sul (mas não para a América do Norte). Por outro lado Hawkins e Diniz-Filho (2002) encontraram poucas evidências do Efeito do Domínio Médio em aves da região Neártica e questionam a validade desse efeito para explicar a diversidade.

No presente trabalho, tem-se como objetivo aplicar os referidos modelos nulos uni e bidimensionais para descrever a variação na riqueza de espécies de Falconiformes na América do Sul. Inicialmente, foi utilizando um mapeamento através de krigagem para analisar a conformação espacial da riqueza de espécies neste grupo, correlacionado-o com o padrão esperado pelos modelos nulos uni e bidimensionais.

## MATERIAL E MÉTODOS

*Dados.* Os dados para elaboração do mapa de riqueza são oriundos de Del Hoyo *et al.* (1994). A área de distribuição geográfica de cada uma das 80 espécies de Falconiformes ocorrentes na América do Sul (extensão de ocorrência) foi redesenhada sobre uma malha com 780 quadrículas, cada uma com aproximadamente 135 km de lado. O mapa de riqueza de espécies foi obtido através da contagem do número de espécies presentes em cada quadrícula.

*Modelo Nulo Unidimensional.* De acordo com o modelo unidimensional, a riqueza em um ponto  $P$  é dada

por  $2pqS$ , onde  $p$  e  $q$  são, respectivamente, as distâncias relativas de  $P$  para os extremos norte e sul do continente, e o valor do “pool” continental de espécies de Falconiformes ( $S$ ) foi definido como 80. Desta forma, a análise de riqueza de espécies foi baseada apenas na latitude e no “pool” de espécies, já que segundo este modelo a riqueza será constante se considerarmos dois pontos de mesma latitude, mas em diferentes longitudes. Para este trabalho, foram utilizados dois valores diferentes de  $p$  e  $q$ , um considerando somente os extremos latitudinais da América do Sul, e o outro baseado nos extremos norte e sul das três Américas (considerando a América do Norte, Central e do Sul), uma vez que algumas espécies estendem sua distribuição geográfica além da América do Sul.

Assim sendo, uma superfície interpolada segundo esse modelo cobrirá a região em questão formando um gradiente parabólico, no qual o pico de riqueza é o centro latitudinal, que decrescerá simetricamente para os extremos norte e sul (figuras 1A, 1B). No modelo que considera como limite os extremos da América do Sul, o nível máximo de riqueza esperada cobrirá as regiões Sudeste e Centro-Oeste do Brasil, bem como o sul da Bolívia, centro do Paraguai, norte da Argentina e do Chile (21° S; figura 1A). Por outro lado, considerando  $p$  e  $q$  a partir dos limites latitudinais das três Américas, o pico de riqueza de Falconiformes estará sobre a América Central (15° N). A partir deste ponto, o modelo também prediz a existência de um decréscimo simétrico para os extremos da América do Norte e do Sul. Como o presente trabalho enfoca apenas os Falconiformes restritos à América do Sul, foi descartada a parte da superfície modelada que extrapola o extremo norte da América do Sul. Assim, o pico de riqueza estará na Venezuela, que decrescerá em gradiente até a Terra do Fogo. (figura 1B).

*Modelo Nulo Bidimensional.* Em função da forte autocorrelação espacial na riqueza e das dificuldades computacionais associadas à estimativa dos parâmetros do modelo nulo bidimensional para todas as 780 quadrículas da malha que cobre o mapa da América do Sul, foi utilizada uma amostra de 32 quadrículas, distantes cerca de 675 km entre si, para gerar os valores esperados de riqueza sob o modelo nulo (figura 1C). Desta forma, a probabilidade de erro Tipo I das análises de correlação entre outras variáveis espacialmente estruturadas e a riqueza de espécies é minimizada (Bini *et al.* 2000).

Os valores de riqueza esperada pelo modelo nulo foram calculados para cada uma das 32 quadrículas (pontos  $P$ ) como  $4pqstS$ , onde  $p$ ,  $q$ ,  $s$  e  $t$  são posições relativas de  $P$  às bordas da América do Sul em direção ao norte, sul, leste e à oeste, respectivamente, e  $S$  é o “pool” de espécies. Desta forma, os valores esperados para a riqueza nas 32 quadrículas foram estimados a partir de suas distâncias para o limite continental imediato, demonstrando como a conformação da borda do continente influencia direta-

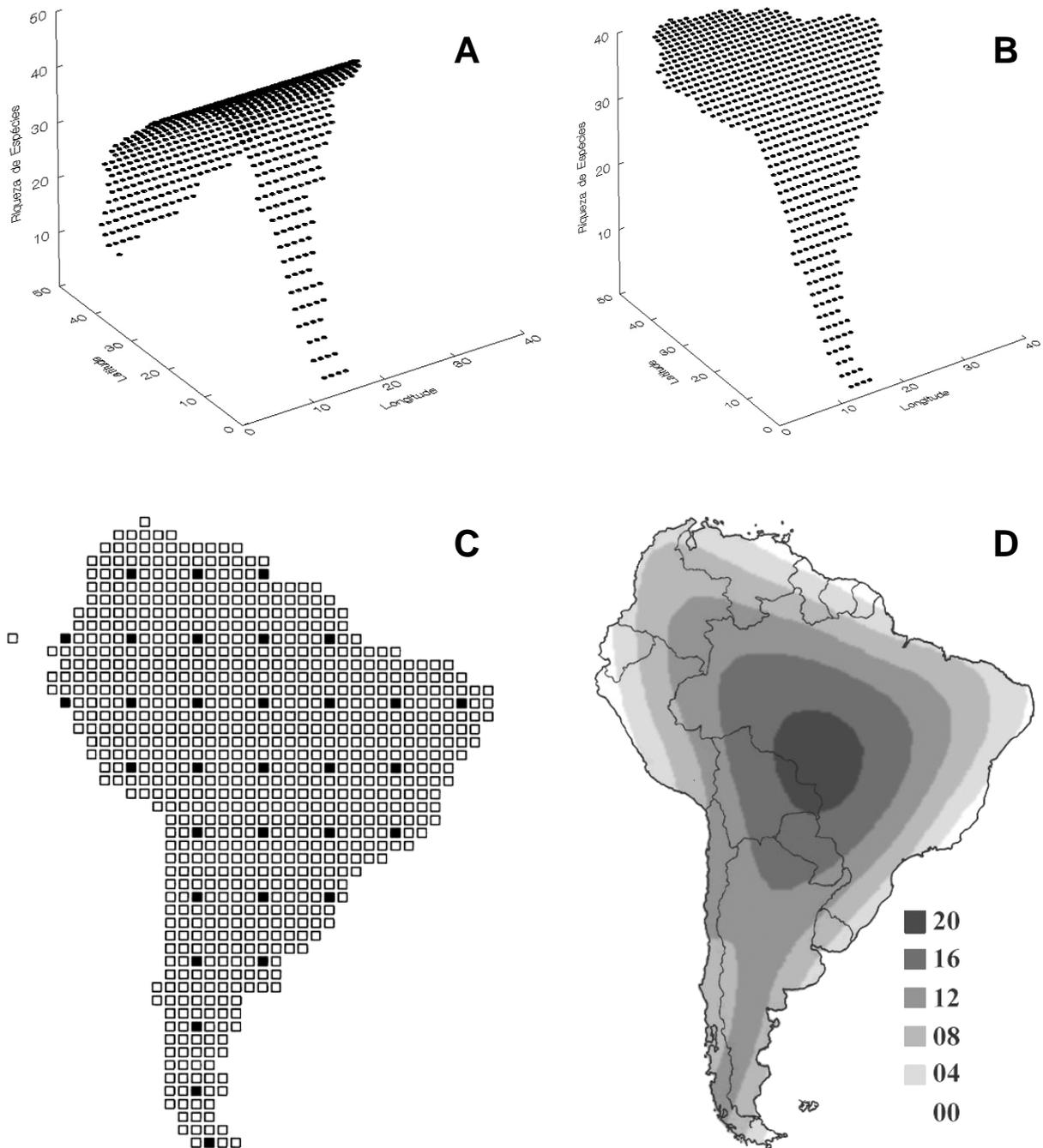


Figura 1. Superfície gerada pelo modelo nulo unidimensional (dado por  $2pq$ ) considerando os limites continentais da América do Sul (A) e todas as Américas (B). Quadrículas usadas na definição do modelo bi-dimensional (C) e a proporção do *pool* de espécies continentais ( $4pqt$ ) interpolada ao longo da América do Sul (D) (veja o texto para mais detalhes).

mente na riqueza esperada (Bokma *et al.* 2001). Sob este modelo, então, o máximo de riqueza estará no centro da América do Sul, decrescendo para todas as direções em função das distâncias para as bordas. A região com maior riqueza de espécies prevista por este modelo é o norte da região Centro-Oeste e do Estado de Rondônia no Brasil e a Bolívia ( $15^{\circ}\text{S}$ ,  $55^{\circ}\text{W}$ ; figura 1D). Outro ponto importante é que, como este modelo nulo bidimensional define as bordas imediatas do continente, em todas as direções, não é necessário definir  $p$ ,  $q$ ,  $s$  e  $t$  para a América como um

todo, conforme previamente realizado no modelo unidimensional.

O coeficiente de determinação ( $r^2$ ) entre a riqueza esperada e a observada para cada um dos modelos permite então a elucidação do nível de concordância entre os dados e os modelos teóricos (Willig e Lyons 1998, Bokma *et al.* 2001). Superfícies interpoladas foram também obtidas para as diferenças entre riqueza observada e esperada sob os vários modelos nulos, tornando possível mapear onde a riqueza observada difere da expectativa nula.

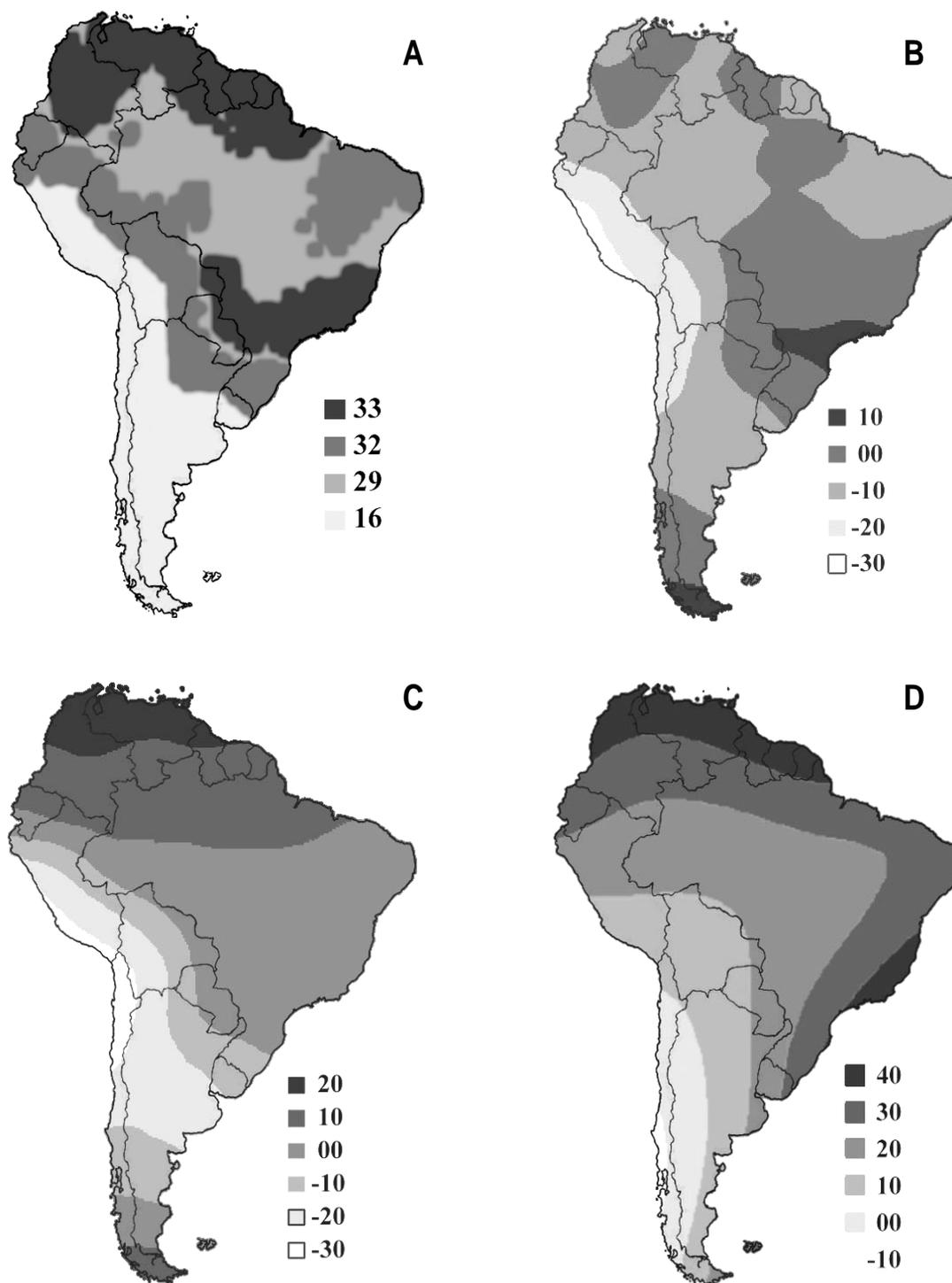


Figura 2. Mapas mostrando a krigagem interpolada para a riqueza de espécies de Falconiformes observada (A) e as diferenças entre as riquezas observadas e esperadas pelos modelos nulos unidimensional considerando toda a América (B), unidimensional considerando apenas a América do Sul (C) e bidimensional (D).

## RESULTADOS

O mapa de krigagem indicou um decréscimo da diversidade do centro para a região centro-sul e sudoeste do continente para as espécies de Falconiformes (figura 2A), com uma riqueza elevada de espécies no norte da América do Sul e na costa sudeste do Brasil, havendo

gradientes entre as duas regiões. Por outro lado, há uma baixa riqueza de espécies na região Andina, independente da latitude. Esses padrões de variação na riqueza também se expressam na distribuição da frequência de riqueza de espécies nas quadrículas (figura 3), que é bimodal, diferenciando as quadrículas da região Andina e da região central do continente.

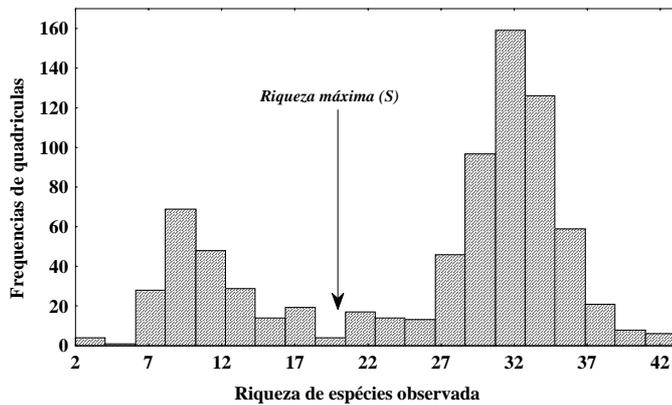


Figura 3. Distribuição de frequências da riqueza de espécies de Falconiformes nas 780 quadrículas que cobrem a América do Sul. A seta indica o máximo de riqueza de espécies esperada pelo modelo nulo ( $p$ ,  $q$ ,  $s$  e  $t$  são iguais a 0,5, com um “pool” continental de 80 espécies).

A correlação entre a riqueza observada e esperada pelo modelo nulo unidimensional foi baixa e não significativa ( $r^2 = 0,096$ ;  $p > 0,05$ ), quando se considera apenas a América do Sul, mas elevada e significativa quando se considera as proporções  $p$  e  $q$  calculadas desde o Alasca até a Terra do fogo ( $r^2 = 0,854$ ;  $p < 0,01$ ).

Para o modelo bidimensional de Willig e Lyons (1998) a correlação obtida entre os valores observados e esperados também foi muito baixa ( $r^2 = 0,046$ ;  $p > 0,05$ ), o que pode ser explicado pela complexidade de padrões gerados quando um modelo bidimensional é introduzido.

As superfícies interpoladas mapeando as diferenças entre riqueza observada e esperada sob os modelos nulos indicam onde há uma sobreestimativa (valores negativos) ou subestimativa (valores positivos) da riqueza (figuras 2B, 2C, 2D).

O coeficiente de determinação da relação entre o modelo unidimensional que considera apenas a América do Sul prediz não mais do que 10% de concordância entre valores observados e esperados. Isto se torna claro ao se observar a superfície interpolada de diferenças entre a riqueza observada e a esperada (figura 2B). Há uma subestimativa na riqueza de espécies em quase toda a região sudoeste do continente, bem como uma sobreestimativa ao longo do extremo norte. Por outro lado, o modelo acerta ao prever uma elevada riqueza de espécies em quase todo o Brasil, incluindo a região da Mata Atlântica, o que era de se esperar por esta estar localizada no centro latitudinal sul-americano.

Quando consideramos como extremos latitudinais todas as três Américas, ainda em um enfoque unidimensional, o modelo gerado tem alto poder explicativo (85%), mas possui alguns problemas de ajuste, pois o padrão observado é mais sigmóide do que quadrático. Através do mapa interpolado entre a diferença do observado e o esperado pelo modelo nulo (figura 2C) é possível perceber que tanto a alta riqueza de espécies de Falconiformes da

costa sudeste do Brasil (região da mata atlântica) como a baixa riqueza na Terra do Fogo foram subestimadas pelo modelo. Há ainda uma grande sobre estimativa no litoral oeste do continente, mas que decresce em magnitude em direção a leste, na faixa que vai do norte do litoral Chileno até o sul do Equador. Em uma vasta região no centro do continente sul-americano há realmente um gradiente latitudinal (a partir do extremo norte do continente até o centro-sul da Argentina), e o mapa apresenta duas faixas, uma com valores de riqueza de espécies ligeiramente superiores aos observados (do norte da Venezuela até o centro da Argentina), e outra cuja riqueza é predita com exatidão (no norte da Guiana até o sul do Brasil). Isso mostra que a diversidade de Falconiformes realmente decresce em um gradiente não-linear do norte para até sul.

Para o modelo bidimensional, é possível observar que, de um modo geral, riqueza de espécies ao longo do continente está subestimada (figura 2D). A riqueza é estimada com precisão somente para a área de transição situada entre a região Central do Continente e Andina. Na porção central do continente, a diversidade real é maior do que a predita pelo modelo, enquanto que na região Andina ocorre o oposto. Devido à existência de um gradiente bidimensional no modelo nulo do centro para a periferia do continente, em todas as direções, a riqueza tende a ser sobrestimada nos seus extremos, especialmente em direção ao sul.

## DISCUSSÃO

A riqueza de espécies de Falconiformes está fortemente padronizada ao longo do espaço geográfico, embora este padrão não pode ser explicado de forma satisfatória por um modelo nulo latitudinal que considera apenas os limites norte-sul do continente. Embora haja uma certa correspondência entre a variação latitudinal da riqueza e a predita por um dos modelos unidimensionais utilizados (no sentido de que a maior riqueza de espécies se encontra de fato no norte da América do Sul), fica claro que o padrão de riqueza é mais complexo (sigmóide) e não segue um simples gradiente latitudinal.

Conforme mencionado por Bokma *et al.* (2001), quando a configuração do continente no espaço bidimensional é incorporada em um modelo nulo, o resultado pode ser dramaticamente diferente das simulações que consideraram apenas efeitos latitudinais (Hawkins e Diniz-Filho 2002, Jetz e Rahbek 2001, 2002). Se padrões na riqueza de espécies são semelhantes aos obtidos sob um modelo nulo, isto indica que a distribuição das espécies ou dos fatores que a controlam são aleatórios. Por outro lado, divergências significativas entre os valores observados e preditos pelo modelo nulo requerem outras explicações alternativas, envolvendo processos ecológicos ou evolutivos (Rohde 1992, Whittaker *et al.* 2001).

O modelo bidimensional utilizado neste trabalho é uma extensão do modelo analítico proposto por Willig e Lyons (1998) e, tal como o modelo evolutivo de Bokma *et al.* (2001), leva em consideração a geometria da América do Sul. Assim, os valores elevados de riqueza de espécies estão aproximadamente no meio da extensão continental (compare a figura 1D deste trabalho com a superfície mostrada na figura 2 de Bokma *et al.* (2001)). Como consequência, nestes modelos as maiores diferenças relativas ao modelo nulo tendem a ocorrer nas bordas do continente sul-americano. As diferenças mais marcantes entre o observado pelo modelo nulo bidimensional e o observado pelos dados da literatura ocorrem na costa sul da América do Sul e na costa norte, próximo da América Central (na Floresta Amazônica), na qual uma elevada riqueza é observada. Por outro lado, no extremo sul do continente (região Andina à sudoeste), a riqueza tende a ser menor que a esperada.

Assim, o padrão de divergência entre o modelo nulo e a riqueza observada sugere efeitos climáticos e de variação nos habitats (grandes biomas) em grandes escalas espaciais, confirmando os padrões gerais observados para aves na América do Sul (Rahbek e Graves 2001). Um aspecto importante é que os Andes influenciam a forma das áreas de distribuição geográficas de muitas espécies na América do Sul e, conseqüentemente, diminui a sobreposição de áreas ao acaso no continente, criando zonas biogeográficas distintas (Rapoport 1975, Graves 1988, Rahbek 1997, Ruggiero e Lawton 1998). Thiollay (1996) mostrou que, particularmente para aves de rapina, a altitude tem efeitos significativos na abundância, na riqueza e na composição de espécies das comunidades Andinas, sendo necessárias adaptações para a sobrevivência em condições ambientais extremas. Tendências semelhantes de variação de riqueza de espécies na América do Sul foram encontradas por Ruggiero *et al.* (1998), analisando padrões areográficos de espécies de mamíferos em um contexto bi-dimensional.

De acordo com estes resultados anteriores, o efeito do tipo de bioma pode explicar grande parte da variação da riqueza de Falconiformes. Entretanto, é difícil interpretar esse efeito isoladamente a partir da simples variação de riqueza entre os biomas, pois seu efeito, na verdade, reflete uma combinação de muitas outras variáveis ambientais (como temperatura, umidade, produtividade, latitude, altitude, disponibilidade energética, etc) (Pagel *et al.* 1991, veja também Blackburn e Gaston 1996a). Na verdade, a maior parte dos estudos que explicam gradientes latitudinais é baseado na correlação entre riqueza de espécies e variação de outro fator biótico ou abiótico e, normalmente, apenas indicam quais destes fatores são os melhores descritores das tendências de variação. Entretanto, eles não definem necessariamente as causas primárias dos gradientes, especialmente devido à

correlação (multicolinearidade) entre os diferentes fatores explicativos (Rohde 1992, Bokma *et al.* 2001).

Conforme apontado por Flather (1996) e Böhning-Gaese (1997), a riqueza de espécies de aves podem ser fortemente influenciadas pela diversidade do habitats e padrões de uso do solo, embora estes efeitos pareçam ser claros em pequenas escalas espaciais (locais). Mas em largas escalas espaciais, conforme as analisadas aqui, correlações entre fatores abióticos, como disponibilidade energética e temperatura, também afetam a diversidade, área e a forma do bioma, de maneira que pode ser difícil escolher entre hipóteses alternativas de explicação de variação na riqueza de espécies ou diversidade (Rohde 1992). Entretanto, Blackburn e Gaston (1996b), Ruggiero e Lawton (1998) e Rahbek e Graves (2001) mostraram que a distribuição geográfica das aves e, conseqüentemente, os padrões de sobreposição de áreas criando estimativas de diversidade em grandes escalas, são altamente correlacionados com a extensão e variação da forma dos biomas no continente sul-americano, exatamente como demonstrado pelos desvios do modelo nulo observados neste trabalho.

Outra questão importante sobre a diferença entre a riqueza observada e a esperada parece ser o ajuste do modelo usando o "pool" de espécies continentais. Embora estes valores de *S* não mudem o ajuste entre o modelo nulo e os dados reais, a escala dos mapas de variação é, obviamente, influenciada fortemente por esta opção. Entretanto, neste trabalho, a riqueza observada é superior à esperada, em grandes extensões do continente, o que indica que a sobreposição entre as áreas de distribuição geográfica das diferentes espécies é maior que a esperada ao acaso em muitas regiões. Mais uma vez, isto poderia ser explicado pela concentração de espécies em algumas regiões do continente em função de ambientes mais favoráveis à colonização.

É possível concluir que a variação na riqueza de espécies de Falconiformes na América do Sul é fortemente influenciada pela posição geográfica, mas não segue um simples modelo nulo baseado na alocação aleatória das áreas de distribuição das espécies dentro dos limites do continente. Apesar de ser difícil achar uma explicação primária para as tendências observadas, a variação do bioma parece estar associada com os desvios entre os padrões observados e os preditos pelo modelo nulo. De qualquer modo, a avaliação destes desvios é um passo crucial rumo ao entendimento dos fatores ecológicos e evolutivos explicando a variação na riqueza de espécies.

#### AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Bradford A. Hawkins pelas discussões sobre o Efeito do Domínio Médio e aos dois revisores anônimos pela revisão crítica do manuscrito original.

Nossos programas de pesquisa em macroecologia, biodiversidade e ecologia geográfica vêm sendo continuamente apoiados pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico Tecnológico (CNPq, procs.: 101379/02-1 e 520804/99-6) e pela FUNAPE/UFG.

#### REFERÊNCIAS

- Bini, L. M., J. A. F. Diniz-Filho, F. S. Bonfim e R. P. Bastos (2000) Local and regional species richness relationships in Viperid snake assemblages from South America: unsaturated patterns at three different spatial scales. *Copeia* 3:799-805.
- Blackburn, T. M. e K. J. Gaston (1996a) Spatial patterns in the species richness of birds in the New World. *Ecography* 19:369-376.
- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1996b) Spatial patterns in the geographic ranges of birds in the New World. *Phil. Transc. Royal. Soc. London* B351:897-912.
- Böhning-Gaese, K. (1997) Determinants of avian species richness at different spatial scale. *J. Biogeogr.* 24:49-60.
- Bokma, F., J. Bokma e M. Mönkkönen (2001) Random processes and geographic species richness patterns: why so few species in the north. *Ecography* 24:43-49.
- Colwell, R. K. e G. C. Hurtt (1994) Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *Amer. Nat.* 144:570-595.
- \_\_\_\_\_ e D. C. Lees (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends. Ecol. Evol.* 15:41-81.
- Del Hoyo, J., A. Elliot e J. Sargatal (1994) *Handbook of the birds of the world. New world vultures to Guineafowl*, v. 2. Barcelona: Lynx ediciones.
- Flather, C. H. (1996) Fitting species-accumulation functions and assessing regional land use impacts on avian diversity. *J. Biogeogr.* 23:155-168.
- Graves, G. R. (1988) Linearity of geographic ranges and its possible effect on the population structure of Andean birds. *Auk* 105:47-52.
- Hawkins, B. A. e J. A. F. Diniz-Filho (2002) The mid-domain effect and the species richness of Nearctic birds. *Global Ecology and Biogeography* 11: 419-426.
- Jetz, W. e C. Rahbek (2001) Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:5661-5666.
- Jetz, W. e C. Rahbek (2002) Geographic Range Size and Determinants of Avian Species Richness. *Science* 297:1548-1551.
- Kaufman, D. M. (1995) Diversity of New World mammals: universality of the latitudinal gradients of species and bauplans. *J. Mammal.* 76:322-334.
- Lees, D. C., C. Kremen e L. Andriamampianina (1999) A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biol. J. Linn. Soc.* 67:529-584.
- Lyons, S. L. e M. R. Willig (1997) Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *Oikos* 79:568-580.
- \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (1999) A hemispheric assessment of scale dependence in latitudinal gradients of species richness. *Ecology* 80:2483-2491.
- Pagel, M. D., R. M. May e A. R. Collie (1991) Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *Amer. Nat.* 137:791-815.
- Rahbek, C. (1997) The relationship among area, elevation and regional species richness in neotropical birds. *Amer. Nat.* 149:875-902.
- Rahbek, C. e G. R. Graves (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proc. Natl. Acad. Sci USA* 98:4534-4539.
- Rapoport, E. H. (1975) *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. Mexico: Fondo de Cultura Económica.
- Rohde, K. (1992) Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527.
- \_\_\_\_\_ (1997) The larger area of the tropics does not explain latitudinal gradients in species diversity. *Oikos* 79:169-172.
- Ruggiero, A. e J. H. Lawton (1998) Are there latitudinal and altitudinal Rapoport effects in the geographic ranges of Andean passerine birds? *Biol. J. Linn. Soc.* 63:283-304.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ e T. M. Blackburn (1998) The geographic ranges of mammalian species in South America: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *J. Biogeogr.* 25:1093-1103.
- Rosenzweig, M. L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- \_\_\_\_\_ e E. A. Sandlin (1997) Species diversity and latitudes: listening to area's signal. *Oikos* 80:172-176.
- Taylor, P. H. e S. D. Gaines (1999) Can Rapoport rule be rescued? Modeling causes of the latitudinal gradient in species richness. *Ecology* 80:2474-2482.
- Thiollay, J.-M., (1996) Distributional patterns of raptors along altitudinal gradients in the northern Andes and effects of forest fragmentation. *J. Trop. Ecol.* 12:533-560.
- Willig, M. R. e S. K. Lyons (1998) An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World. *Oikos* 81:93-98.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis e R. Field (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *J. Biogeogr.* 28:453-470.