



Ecosistemas

ISSN: 1132-6344

revistaecosistemas@aeet.org

Asociación Española de Ecología Terrestre
España

Morales Castilla, Ignacio; García Valdés, Raúl
Gradientes latitudinales de diversidad inversos, ¿excepciones que prueban la regla?
Ecosistemas, vol. 23, núm. 1, enero-abril, 2014, pp. 4-12
Asociación Española de Ecología Terrestre
Alicante, España

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=54030449002>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Gradientes latitudinales de diversidad inversos, ¿excepciones que prueban la regla?

I. Morales-Castilla ^{1,*}, R. García-Valdés²

(1) InBio/CIBIO, Universidad de Évora, Largo dos Colegiais, 7000 Évora, Portugal

(2) Instituto de Ciencias Ambientales, Universidad de Castilla-La Mancha, E-45071, Toledo, España.

* Autor de correspondencia: I. Morales-Castilla [imorales@uevora.pt]

> Recibido el 8 de diciembre de 2013, aceptado el 13 de febrero de 2014.

Morales-Castilla, I., García-Valdés, R. 2014. Gradientes latitudinales de diversidad inversos, ¿excepciones que prueban la regla. *Ecosistemas* 23(1):4-12. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.02

La mayoría de grupos taxonómicos siguen un Gradiente Latitudinal de Diversidad y son más diversos cuanto más nos acercamos a los trópicos. Sin embargo, existen notables excepciones a este patrón capaces de proporcionar información adicional acerca de los mecanismos que lo generan. Aunque existe una gran variedad de hipótesis destinadas a explicar los gradientes de diversidad, es necesario encontrar mecanismos capaces de explicar simultáneamente el patrón general y sus excepciones. La conservación de nicho y el efecto del tiempo para especiación cumplen con este requisito. Estas hipótesis predicen una mayor diversidad de organismos en aquellos ambientes donde los distintos grupos taxonómicos se originaron y donde habrían contado con mayor tiempo para el proceso de diversificación dado que existe una retención evolutiva de las condiciones ancestrales. En este trabajo, revisamos la literatura científica que ha abordado el estudio de excepciones al Gradiente Latitudinal de Diversidad, discutimos las explicaciones ofrecidas en conexión con la conservación de nicho y ofrecemos ejemplos de cómo la historia biogeográfica puede servir como fuente de información auxiliar para inferir los nichos ancestrales. Si bien es probable que sean muchos los mecanismos que generan los patrones que observamos en la naturaleza, explicaciones como la conservación de nicho y el tiempo para especiación nos acercan a entender cómo se han configurado los patrones de diversidad a grandes escalas a lo largo de la historia evolutiva de los organismos.

Palabras clave: Conservación de nicho; dispersión; diversificación; interacciones bióticas; riqueza de especies; tiempo para especiación.

Morales-Castilla, I., García-Valdés, R. 2014. Reverse latitudinal diversity gradients, exceptions that prove the rule? *Ecosistemas* 23(1):4-12. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.02

Most taxonomic groups follow a Latitudinal Diversity Gradient and tend to be more diverse as we approach the tropics. Nevertheless, there are important exceptions to such pattern, which can provide with additional information on the mechanisms that generate it. Despite the large amount of hypotheses proposed to explain diversity gradients, it is still necessary to find hypotheses able to explain both the general pattern and the exceptions to it. Niche conservatism and the time-for-speciation effect meet this requirement by predicting higher diversity of organisms in the environments where they have had longer periods to diversify, based on an evolutionary retention of the conditions under which different taxonomic groups originated. Here we review the scientific literature tackling the study of exceptions to the Latitudinal Diversity Gradient, discuss the explanations for reverse patterns in connection to niche conservatism and offer examples of how biogeographic history can be used as an auxiliary source to infer ancestral niches. While it is likely that multiple mechanisms generate current diversity patterns, explanations such as niche conservatism and time-for-speciation bring us closer to the understanding of how large scale diversity patterns have been configured along the evolutionary history of the organisms.

Keywords: Niche conservatism; dispersal; diversification; biotic interactions; species richness; time for speciation.

El Gradiente Latitudinal de Diversidad (GLD)

La tendencia de la diversidad biológica a concentrarse en regiones tropicales, también conocida como Gradiente Latitudinal de Diversidad (en adelante GLD), es seguramente el patrón más estudiado y mejor conocido en Ecología ([Hawkins 2001](#)). Esta regularidad fue advertida por primera vez por el naturalista Johann R. Forster ([Forster 1778](#)) y posteriormente formalizada por Alexander von Humboldt ([Von Humboldt 1807](#)). Posiblemente, el tiempo transcurrido desde su descubrimiento y la ausencia de una teoría definitiva explican el elevado número de hipótesis que se han propuesto para explicar la mayor diversidad tropical. Aun así, las hipótesis pro-

puestas no han sido capaces de excluir otras explicaciones alternativas, posiblemente por la incapacidad de los enfoques correlacionales, tradicionalmente utilizados en el análisis de patrones de diversidad, para establecer relaciones causales. No obstante, dos familias de hipótesis han predominado por encima del resto. Por un lado, están aquellas que se basan en el determinismo climático ([Currie 1991](#)) y por otro, las que se apoyan en los procesos evolutivos de diversificación (v.g. el balance entre las especiaciones y las extinciones; [Ricklefs et al. 2007](#)). Estimar la importancia relativa de ambas familias de hipótesis continuará siendo objeto de estudio y debate, mientras la comunidad científica no alcance un consenso en cuanto a la explicación del GLD ([Hawkins et al. 2008](#)).

A pesar de la consistencia del gradiente latitudinal de diversidad con independencia de la escala, el hábitat, o el grupo taxonómico estudiado (Hillebrand 2004), el GLD no es universal. Existen grupos de especies que siguen patrones distintos, e incluso contrarios al GLD (Hawkins y Lawton 1995). Por ejemplo, aunque un grupo taxonómico muestre un patrón general consistente con el GLD, es frecuente que los clados que lo componen tengan patrones de diversidad diferentes. Dicha variabilidad de patrones podría ser utilizada para esclarecer los mecanismos que generan los diferentes gradientes de diversidad (Gaston et al. 2008). Por tanto, cabría preguntarse si las excepciones al GLD son capaces de confirmar la regla ayudándonos a entender los procesos que lo configuran. Para abordar esta cuestión, revisamos en este trabajo distintos ejemplos de excepciones al GLD encontradas en la literatura científica, y discutimos las distintas hipótesis que han sido propuestas para explicarlas, haciendo énfasis en aquellas capaces de explicar tanto el GLD como sus excepciones.

Mecanismos e hipótesis para el Gradiente Latitudinal de Diversidad

Como se avanzaba anteriormente, existe una enorme variedad de hipótesis destinadas a explicar el GLD (Pianka 1966; Huston 1979; Rohde 1992; Huston 1994; Rosenzweig 1995; Ritchie y Olff 1999; Colwell y Lees 2000; Dynesius y Jansson 2000). Entre las explicaciones ecológicas, basadas en el clima actual, se puede destacar principalmente la hipótesis energética, que propone que la disponibilidad de energía que existe en distintas regiones es responsable de generar y mantener los gradientes de biodiversidad (von Humboldt 1808). Los mecanismos en que se basa dicha hipótesis son principalmente dos: (i) la cantidad de energía solar y la disponibilidad de agua limitarían la diversidad de productores primarios, y esta limitación se transmitiría mediante cascadas tróficas en el ecosistema (Hutchinson 1959; Connell y Orias 1964; Brown 1981; Wright 1983). Este mecanismo, también conocido como hipótesis de la productividad, propondría por ejemplo, que en un ecosistema la diversidad de herbívoros estaría limitada por la diversidad de productores primarios, la diversidad de carnívoros se vería limitada por la de herbívoros, y así sucesivamente (Wright 1983; Huston 1994; Mittelbach et al. 2001), y (ii) los requerimientos fisiológicos de los organismos están relacionados con la energía que existe en una región, y sus distribuciones dependerían directamente de sus tolerancias térmicas, en lugar de depender indirectamente de la disponibilidad de recursos (von Humboldt 1808; Turner et al. 1987; Currie 1991). La hipótesis de la productividad (v.g. basada en dinámicas agua-energía) es la que ha recibido más apoyo por parte de estudios empíricos del GLD, al menos cuando estos utilizan escalas espaciales amplias (Hawkins et al. 2003). A pesar de que existe un amplio consenso en cuanto a la fuerte asociación entre la diversidad biológica y los factores climáticos o ambientales (Currie 1991; Hawkins et al. 2003), el determinismo climático, apoyado en correlaciones entre los gradientes climáticos y la riqueza de especies, no es suficiente para explicar las causas últimas de los gradientes de diversidad (Ricklefs 2004).

De forma alternativa a las hipótesis ecológicas se han propuesto explicaciones evolutivas, basadas en las tasas de diversificación, e hipótesis históricas, apoyadas en la duración y extensión de los ambientes tropicales a lo largo de la historia geológica. Aunque han sido considerablemente menos estudiadas que las hipótesis ecológicas, debido en parte a limitaciones metodológicas y a la escasa disponibilidad de datos (Mittelbach et al. 2007), las explicaciones evolutivas o históricas no son nuevas. Ya Darwin (1859) y Wallace (1878) apuntaban que las adaptaciones de los organismos podrían haberse originado a lo largo de la historia evolutiva de las especies como respuesta al ambiente físico (v.g. filtrado climático) en climas templados y fríos, y a las interacciones bióticas en climas tropicales. Pueden identificarse dos tipos de mecanismos en los que se apoyan las hipótesis evolutivas e históricas: (1) Mecanismos independientes de las tasas de diversificación. Puesto que los ambientes tropicales son más antiguos y muchos de los

clados actuales se originaron en dichos ambientes, estos grupos de especies habrían tenido más tiempo para su diversificación. Además, su capacidad de dispersión a ambientes templados es limitada (Wallace 1878; Fischer 1960; Farrell et al. 1992; Latham y Ricklefs 1993; Brown y Lomolino 1998; Futuyma 1998; Wiens y Donoghue 2004). (2) Mecanismos dependientes de las tasas de diversificación. Las tasas de diversificación podrían ser mayores en los trópicos que en las regiones templadas debido a unas mayores tasas de especiación (v.g. mayores oportunidades de aislamiento, mayores velocidades evolutivas o interacciones bióticas más intensas; Dobzhansky 1950; Fischer 1960; Terborgh 1973; Rohde 1992; Rosenzweig 1995; Allen et al. 2002; Schemske 2002), y unas menores tasas de extinción en estos ambientes climáticamente más estables (Darwin 1859; Wallace 1878; Fischer 1960; Terborgh 1973; Rosenzweig 1995).

La necesidad de reconciliar las explicaciones ecológicas con las evolutivas o históricas ha aumentado significativamente el interés por los mecanismos basados en la duración de los ambientes tropicales, agrupados bajo conceptos como la conservación de nicho o el tiempo disponible para la especiación (Peterson et al. 1999; Stephens y Wiens 2003; Wiens y Donoghue 2004). Estas ideas constituyen un marco en el que se podría alcanzar el consenso en cuanto a la explicación del GLD (Hawkins 2008). La conservación de nicho predice la retención de rasgos relacionados con el nicho ecológico de las especies a lo largo del tiempo evolutivo (Wiens et al. 2010). Es decir, la plasticidad de los nichos ecológicos de las especies y su capacidad de adaptación a condiciones cambiantes serían limitadas (Peterson 2011). A pesar de su sencillez, la conservación de nicho propone predicciones sobre las señales que ha dejado la historia evolutiva en las distribuciones geográficas de los organismos. También formulada como hipótesis de la conservación tropical de nicho (Wiens y Donoghue 2004), asume un origen tropical de la mayoría de clados actuales y predice un mayor número de especies para los clados en ambientes similares a los que dieron origen a sus ancestros. De esta forma, los clados habrían permanecido por más tiempo en esos ambientes tropicales debido a la capacidad limitada de las especies para dispersar y adaptarse a ambientes distintos de los ancestrales, y habrían contado con un mayor lapso de tiempo para el proceso de diversificación (ver Fig. 1a). De dicha formulación se deriva la siguiente pregunta, ¿cuál sería el patrón de diversidad esperado para aquellos clados que se hubiesen originado en ambientes extra-tropicales? La conservación de nicho y el tiempo de especiación predicen que dichos grupos deberían presentar una mayor diversidad precisamente fuera de los trópicos (Fig. 1b). Las explicaciones convincentes de los fenómenos naturales deben ser capaces de explicar tanto las regularidades como sus excepciones y la fortaleza de la conservación de nicho radica en que, a diferencia de otras hipótesis (p.e. mecanismos dependientes de las tasas de diversificación, ver arriba), es capaz de predecir tanto el patrón regular del GLD como las excepciones a este patrón.

Aunque la conservación de nicho se ha estudiado principalmente bajo la óptica de los gradientes latitudinales, sus predicciones serían también válidas para otros patrones de riqueza no latitudinales, como por ejemplo, los patrones de riqueza en gradientes de altitud o de aridez (Wiens et al. 2013). Así, según la conservación de nicho y el tiempo para especiación, los clados originados en ambientes áridos o montañosos tendrían una mayor riqueza de especies en estos ambientes que en ambientes tropicales, típicamente húmedos y cálidos (p.e. Kozak y Wiens 2010; Morales-Castilla et al. 2011).

Excepciones al Gradiente Latitudinal de Diversidad

Se han planteado distintas hipótesis para explicar las excepciones al GLD (ver Tabla 1), aunque la mayoría se ha desarrollado para un número reducido de clados. Los mecanismos a los que se ha recurrido para explicar los patrones de diversidad inversos pueden agruparse en tres familias de hipótesis: relacionadas con la disponibilidad de hábitat, con las interacciones bióticas, y con la historia evolutiva de los organismos.

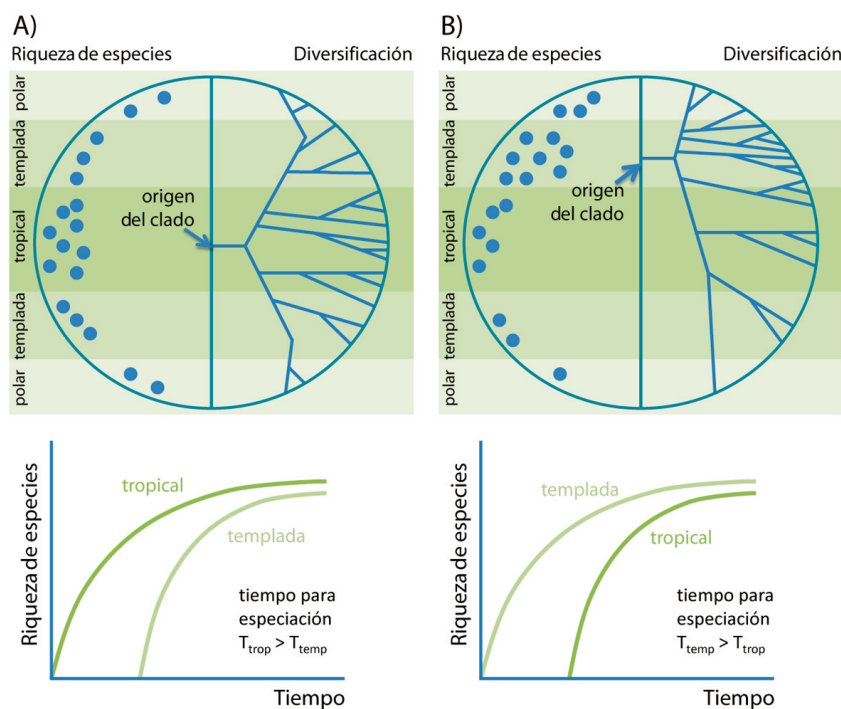


Figura 1. Esquema de los efectos de la conservación de nicho y el tiempo para especiación para dos cladogramas originados en un ambiente tropical (A) y en un ambiente templado (B). Los paneles de arriba muestran como el proceso de diversificación se ve condicionado por una retención evolutiva que genera una mayor acumulación de especies (círculos azules) en el ambiente de origen (modificado a partir de [Wiens y Donoghue 2004](#)). Los paneles de abajo, muestran como el tiempo para especiación hace que la acumulación de especies sea mayor en aquel ambiente en el que el clado ha permanecido durante mayor tiempo, asumiendo iguales tasas de especiación y extinción en ambos ambientes (modificado a partir de [Mittelbach et al. 2007](#)).

Figure 1. Scheme of the effects of niche conservatism and time-for-speciation for two clades originated within a tropical environment (A) and a temperate environment (B). Panels above show how the diversification process is constrained by an evolutionary retention responsible for the higher species accumulation (blue circles) coincident with the environment of origin (modified from [Wiens and Donoghue 2004](#)). The panels below, show how the time-for-speciation causes a higher accumulation of species in the environment where a given clade has remained for longer, assuming equal speciation and extinction rates in both environments (modified from [Mittelbach et al. 2007](#)).

Disponibilidad de hábitat

La cantidad de hábitat disponible para ciertos grupos de especies aumenta conforme aumenta la latitud, por lo que para una relación especies-área determinada, estos grupos podrán tener una mayor cantidad de especies en latitudes elevadas. Por ejemplo, los moluscos de aguas someras (*Prosobranchia*, *Bivalvia* y *Placophora*) aumentan su diversidad a mayores latitudes en relación con las mayores áreas de las plataformas continentales ([Valdovinos et al. 2003](#)). En otros casos, existe una relación directa entre el grupo que presenta el patrón de diversidad inverso y otro grupo de organismos que también tienen un patrón de diversidad inverso (los cuales pueden ser considerados como el hábitat de los primeros). Por ejemplo, la riqueza de aves migratorias en las zonas de cría en Estados Unidos se ha relacionado con una mayor riqueza de especies de árboles caducifolios ([Cook 1969](#)) y una mayor productividad en dichos bosques ([Storch et al. 2005](#)) a mayores latitudes. Aunque en estos casos, ambos patrones en las especies caducifolias están determinados por la extensión del estudio (desde el norte húmedo hasta el sur árido de Norteamérica). Otro ejemplo de explicación basada en la disponibilidad de hábitat es el de las moscas de sierra (*Hymenoptera* y *Symphyta*) que dependen de la diversidad de las plantas que constituyen su hábitat (género *Salix*), y que se distribuyen preferentemente en latitudes elevadas ([Kouki et al. 1994](#)).

Interacciones bióticas

Una explicación recurrente para los patrones de diversidad inversos encontrados en invertebrados se ha basado en las interacciones de estos con otros organismos. Los tipos de interacciones observados han sido predominantemente de depredación y de parasitismo. Por ejemplo, la riqueza de invertebrados, protozoos y bacterias que habitan las jarras de la planta carnívora *Sarracenia purpurea* L. aumenta conforme aumenta la latitud, en estrecha relación con la disminución en abundancia de su principal depreda-

dor, el mosquito *Wyeomyia smithii* ([Buckley et al. 2003](#)). En cuanto a los patrones inversos de los parasitoides icneumonídeos y áfidos existen tres hipótesis recurrentes. (1) Hipótesis de la fragmentación de recursos: si la riqueza del grupo de las especies de huéspedes es muy alta (p.e. en los trópicos), cada huésped potencial adicional es demasiado poco común para ser explotado por un parasitoide especialista ([Janzen y Pond 1975](#); [Janzen 1981](#)). Además, la alta fragmentación de los huéspedes disminuiría las tasas de especiación de los parasitoides ([Spies et al. 1994](#)) y aumentaría el tiempo que pasan los parasitoides buscando nuevos huéspedes, incrementando así su exposición a los depredadores ([Gauld 1987](#)); (2) Hipótesis del huésped repulsivo: las comunidades de plantas tropicales poseen un mayor grado de toxicidad, y la presencia de compuestos tóxicos en el tejido de los huéspedes puede dañar a los parasitoides inmaduros ([Gauld et al. 1992](#); [Sime y Brower 1998](#)); y para finalizar, (3) la hipótesis del huésped común expone que, si el huésped de un parasitoide especialista pertenece a un grupo taxonómico que es más diverso en los trópicos, y a pesar de ello está distribuido también en latitudes elevadas, este huésped será más común a mayores latitudes (porque existe menor diversidad de huéspedes). De esta forma, un huésped común permitiría a su parasitoide especialista encontrarle con mayor facilidad y aumentar así su posibilidad de supervivencia. Por lo tanto, existirá una mayor cantidad de especies parasitoides especialistas de este grupo de huéspedes conforme aumenta la latitud ([Dixon et al. 1987](#); [Kindlmann 1988](#); [Kindlmann et al. 2007](#)).

Origen y evolución del grupo

Por último, algunos estudios sugieren que un patrón latitudinal inverso de riqueza, o la mera ausencia de mayor riqueza en los trópicos, podrían explicarse por el origen y la historia evolutiva de cada grupo. Como se avanzaba anteriormente, los grupos que han tenido origen en latitudes más altas conservarán parcialmente su nicho a

lo largo de su evolución y continuarán siendo más diversos en esas zonas. Esta hipótesis explicaría el patrón de riqueza de las algas bentónicas marinas en las costas del océano pacífico en Suramérica, ya que la mayoría de las especies tiene un origen sub-Antártico (Santelices 1980). Asimismo, se ha utilizado dicha hipótesis para explicar que las tortugas emídidias (Emydidae) no sigan el GLD, puesto que el origen de este grupo son las costas orientales de Norteamérica (Stephens y Wiens 2003). En el caso del patrón de riqueza inverso de los crustáceos peracáridos, la explicación combina el origen geográfico del grupo y una mayor tasa de diversificación a mayores latitudes (Rivadeneira et al. 2011). Otro ejemplo lo constituyen las hormigas arbóreas en el Cerrado brasileño, que siguen también un patrón inverso debido posiblemente al origen extra-tropical del grupo (Ribas et al. 2006).

¿Explican, la conservación de nicho y el tiempo para especiación, los gradientes de diversidad inversos?

Desde el trabajo de Stephens y Wiens (2003) estudios posteriores se han apoyado en el tiempo disponible para especiación y la conservación de nicho para explicar los gradientes de diversidad inversos (Tabla 1). Por ejemplo, atendiendo a gradientes de elevación, Smith et al. (2007) muestran que las ranas arborícolas lejos de ser más diversas en ambientes tropicales con bajas elevaciones, tenían mayor diversidad en elevaciones intermedias. Este patrón unimodal de diversidad-altitud estaba fuertemente correlacionado con la especialización climática y su retención evolutiva (v.g. conservación de nicho), y con el tiempo transcurrido desde la colonización de las distintas bandas altitudinales (v.g. tiempo para especiación). Kozak y Wiens (2010) mostraron patrones altitudinales de diversidad similares para salamandras del género *Plethodon*. De nuevo, los máximos de diversidad se encontraron en altitudes intermedias en coincidencia con los rangos elevacionales, indicando como mecanismo subyacente la conservación de nicho y el tiempo para especiación. De forma análoga, pero para gradientes de aridez, la conservación de nicho sirvió para interpretar los mayores valores de riqueza de especies de distintos grupos de reptiles en África (Morales-Castilla et al. 2011). En este caso, los clados de origen más antiguo y, probablemente, originados ante condiciones más áridas (v.g. lacértidos y gecónidos) mostraron mayor diversidad en climas desérticos. Al contrario, aquellos clados de origen más reciente bajo condiciones tropicales (v.g. serpientes y camaleones) mostraron patrones coincidentes con el GLD. Otro ejemplo de incremento de riqueza de especies con el aumento de aridez lo presentan las comunidades de lagartijas espinosas de Norteamérica, en concordancia con la hipótesis del tiempo para la especiación (Wiens et al. 2013).

Es llamativo que los mecanismos de conservación de nicho y tiempo para especiación no se hayan explorado para muchos de los grupos mencionados en el apartado anterior (ver Tabla 1). Las razones de dicha falta de ejemplos podrían deberse a que su análisis requiere datos no disponibles o difíciles de conseguir. En primer lugar, es necesario contar con hipótesis filogenéticas resueltas a nivel de especie. Aunque el desarrollo de técnicas y la creciente disponibilidad de secuencias de ADN para distintas especies han hecho que esta área experimente un importante avance en las últimas décadas (evidenciado en la publicación reciente de un gran número de filogenias; ver Tree of Life Project www.tolweb.org), aún existen muchos grupos taxonómicos cuyas filogenias no están disponibles. En segundo lugar, es necesario contar con información paleontológica (v.g. registro fósil) que permita estimar el origen de los ancestros de las especies actuales (p.e. Smith et al. 2007; Kozak y Wiens 2010; Morales-Castilla et al. 2011). Otra alternativa sería contar con información filogeográfica capaz de identificar las áreas ocupadas ancestralmente por las poblaciones de una especie determinada (p.e. Carnaval et al. 2009). Para aquellos casos en que dicha información no exista podría ser útil usar enfoques alternativos para la obtención de los nichos ancestrales, como por ejemplo la historia biogeográfica de los organismos.

Utilizando la historia biogeográfica para estudiar gradientes de diversidad inversos

Ante la escasez de fuentes de información para estimar el centro de origen de un grupo taxonómico es posible utilizar como alternativa la biogeografía histórica. Esto es, los eventos históricos de dispersión, como los intercambios bióticos o las hipótesis de colonización de distintos dominios biogeográficos por parte de clados ancestrales, podrían utilizarse para validar las hipótesis de la conservación de nicho y el tiempo para especiación a la hora de explicar tanto el GLD como sus excepciones. Un ejemplo de eventos históricos desde los que estudiar la conservación de nicho lo constituyen los grandes intercambios bióticos ocurridos durante el Pliopleistoceno. El registro fósil de mamíferos es lo suficientemente completo como para identificar los géneros que cruzaron el estrecho de Bering y el istmo de Panamá. A pesar de no conocer con exactitud el origen geográfico de los grupos que participaron en dichos intercambios bióticos, se puede asumir que los ancestros que cruzaron a través de Bering habrían estado adaptados a climas fríos, mientras que los que cruzaron a través del istmo de Panamá habrían estado adaptados a condiciones tropicales. De esta forma pueden hacerse predicciones para las especies descendientes de dichos ancestros y comprobar si los nichos climáticos ancestrales han sido conservados. Los resultados de Morales-Castilla et al. (2012) coinciden con estas predicciones, revelando que la riqueza de especies de los grupos de especies de mamíferos que participaron en los intercambios bióticos disminuye según nos alejamos del centro de dispersión, definido como el punto de llegada al continente (v.g. el estrecho de Bering o el istmo de Panamá). Además, dichos resultados muestran un GLD inverso para los mamíferos que llegaron a Norteamérica desde Bering, en consonancia con la predicción que propone la conservación de nicho (ver Fig. 2). Puede comprobarse que conforme aumenta la distancia al centro de dispersión, y aumenta la diferencia con los ambientes a los que habrían estado adaptados los ancestros, existe una disminución de la riqueza de especies para estos grupos (Fig. 2).

Otro ejemplo paradigmático de gradiente de diversidad inverso lo proporcionan las distribuciones de aves migratorias durante la época de cría (Cook 1969; Aliabadian et al. 2007; Morales-Castilla et al. 2013). En este caso, las especies tan solo ocupan sus distribuciones en latitudes templadas y frías durante la estación estival, cuando las temperaturas son mayores y se producen picos de productividad primaria. De esta forma, las aves migratorias no necesitan estar adaptadas a los rigores de la estacionalidad y los fríos inviernos de las latitudes elevadas. Comprender estos patrones inversos requiere en primer lugar entender como se ha desarrollado el comportamiento migratorio, y de nuevo la historia biogeográfica nos ofrece información relevante. En el caso de las aves migratorias del Nuevo Mundo, gran parte del área ocupada actualmente durante la época de cría se encontraba hace unos 18 000 años cubierta por una capa de hielo de más de un kilómetro de espesor (Schlee 2000). Por tanto, la evolución de este comportamiento que da lugar a los patrones actuales es relativamente reciente. Es probable que las especies migratorias y sus ancestros tuviesen originalmente distribuciones tropicales y que algunas de ellas, con mayor capacidad de dispersión, hayan ido ocupando los nichos que se iban abriendo a medida que se retiraban los glaciares. Las especies migratorias habrían encontrado en estos nichos "vacíos" ventajas adaptativas derivadas de encontrar menor competencia durante la época de cría. Esta hipótesis de desarrollo de las migraciones se conoce como la "Teoría de la casa en el sur" (Levey y Stiles 1992) y ha sido apoyada recientemente (Milá et al. 2007). Si existiera conservación de nicho para las aves migratorias, dado que este grupo de especies modifica sustancialmente su distribución latitudinal a lo largo del año, deberían observarse correlaciones entre los nichos climáticos que las especies ocupan en sus distribuciones invernales y las estivales. Es decir, podría ser que, aunque no se conserve el nicho latitudinalmente, si lo hagan las condiciones ambientales que las especies encuentran. Los resultados de Morales-Castilla et al. (2013) confirmaron esta

Tabla 1. Resumen de trabajos estudiando gradientes latitudinales inversos de riqueza de especies.**Table 1.** Summary of studies focused on inverse latitudinal gradients in species richness.

Familia de hipótesis	Grupo taxonómico	Patrón inverso	Breve descripción e la explicación proporcionada	Referencia
Disponibilidad de hábitat				
	Moluscos de aguas someras (<i>Prosobranchia</i> , <i>Bivalvia</i> y <i>Placophora</i>)	(+ diversidad /+ latitud)	Mayor área de plataforma continental a mayores latitudes.	Valdovinos et al. (2003)
	Aves reproductoras	(+ diversidad /+ latitud)	Relación directa con la diversidad de árboles caducifolios.	Cook (1969)
	Aves reproductoras	(+ diversidad /+ latitud)	Relación directa con la productividad de los bosques caducifolios.	Storch et al. (2005)
	Moscas de sierra (<i>Hymenoptera</i> y <i>Symphyta</i>)	(+ diversidad /+ latitud)	Relación directa con la diversidad de especies del género <i>Salix</i> .	Kouki et al. (1994)
Interacciones bióticas				
Abundancia de depredadores	Invertebrados, protozoos y bacterias que habitan <i>S. purpurea</i> .	(+ diversidad /+ latitud)	Relación indirecta con la abundancia de su depredador principal (mosquito <i>Wyeomyia smithii</i>).	Buckley et al. (2003)
Fragmentación de los recursos	Insectos (Ichneumonidae)	(+ diversidad /+ latitud)	A niveles altos de riqueza del grupo de los huéspedes cada huésped potencial adicional es demasiado escaso.	Janzen y Pond (1975); Janzen (1981)
	Insectos (Ichneumonidae)	(+ diversidad /+ latitud)	Menor tasa de especiación debido a la fragmentación de los huéspedes.	Shaw (1994)
	Insectos (Ichneumonidae)	(+ diversidad /+ latitud)	Mayor depredación por el incremento en el tiempo necesario para encontrar huéspedes.	Gauld (1987)
Huésped asqueroso	Insectos (Ichneumonidae)	(+ diversidad /+ latitud)	Mayor toxicidad de los tejidos de los huéspedes	Gauld et al. (1992)
	Insectos (Ichneumonidae)	(+ diversidad /+ latitud)		
Huésped común	Insectos (Aphididae)	(+ diversidad /+ latitud)	A menor riqueza del grupo de los huéspedes, éste será más común.	Dixon et al. (1987)
	Insectos (Aphididae)	(+ diversidad /+ latitud)		Kindlmann (1988)
	Insectos (Aphididae)	(+ diversidad /+ latitud)		Kindlmann et al. (2007)
Origen e historia evolutiva				
Origen del grupo	Algas bentónicas marinas	(+ diversidad /+ latitud)	Mayor cantidad de especies de origen sub-Antártico	Santelices (1980)
	Hormigas arbóreas	(+ diversidad /+ latitud)	Origen de las especies y distribución geográfica de la zona de estudio.	Ribas et al. (2006)
Conservación de nicho/tiempo para especiación	Tortugas (<i>Emydidae</i>)	(+ diversidad /+ latitud)	Origen del grupo a mayores latitudes (tiempo para la especiación)	Stephens y Wiens (2003)
	Ranas arborícolas (<i>Ranidae</i>)	(+ diversidad /+ altitud)	Origen del grupo a mayores altitudes (tiempo para la especiación)	Smith et al. (2007)
	Salamandras (<i>Plethodon</i>)	(+ diversidad /+ altitud)	Origen del grupo a mayores altitudes (tiempo para la especiación)	Kozak y Wiens (2010)
	Lagartos y salamangueras (<i>Lacertidae</i> , <i>Gekkonidae</i>)	(+ diversidad /+ aridez)	Mayor diversidad en ambientes áridos correlacionado con los ambientes ancestrales.	Morales-Castilla et al. (2011)
	Lagartos (<i>Phrynosomatidae</i>)	(+ diversidad /+ aridez)	Origen de las especies en ambientes áridos	Wiens et al. (2013)
Origen del grupo / tasas de diversificación	Crustáceos (<i>Peracarida</i>)	(+ diversidad /+ latitud)	Las regiones de mayor latitud son el origen del grupo y al mismo tiempo tiene mayores tasa de diversificación.	Rivadeneira et al. (2011)

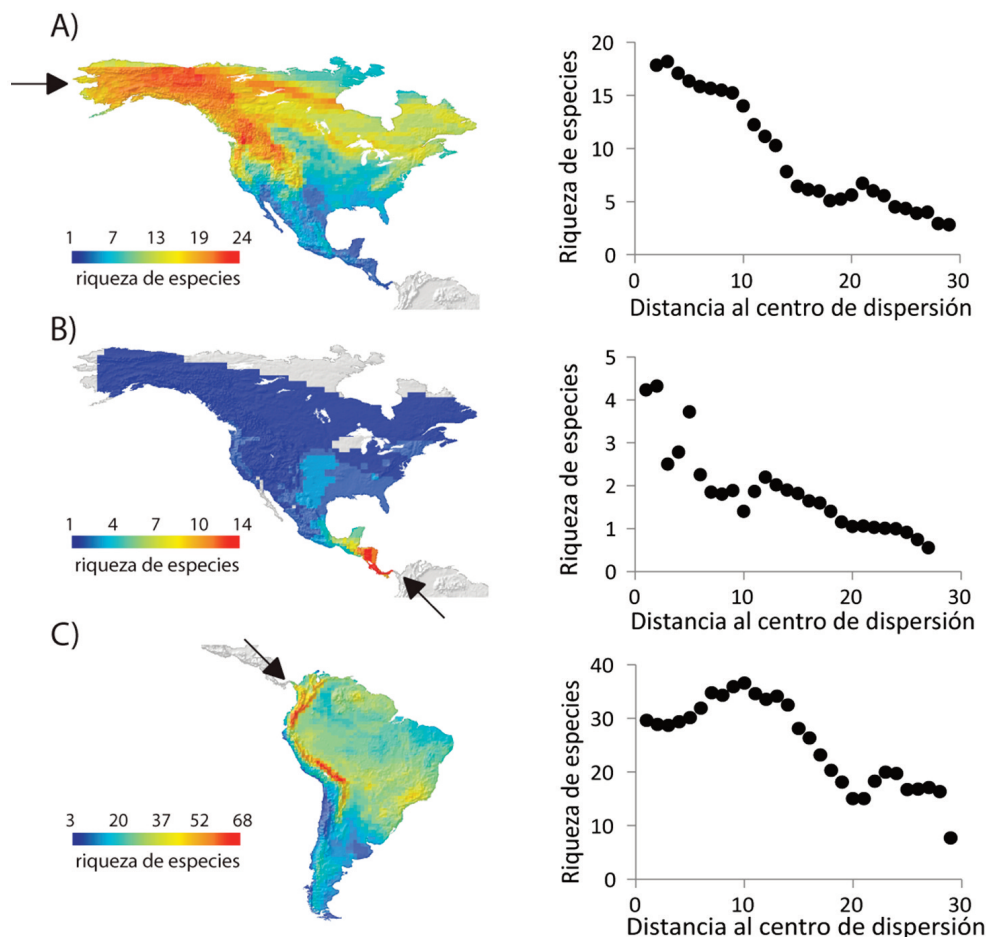


Figura 2. Patrones de riqueza de especies de mamíferos pertenecientes a géneros que participaron en los intercambios bióticos del Plio-Pleistoceno, cruzando a través del estrecho de Bering hacia Norteamérica (A), o a través del istmo de Panamá desde Suramérica a Norteamérica (B) y desde Norteamérica a Suramérica (C). Los mapas muestran valores de riqueza de especies en una malla de 100 × 100 Km. Los paneles de la derecha indican la relación entre el promedio de riqueza de especies en bandas latitudinales de 200 Km y la distancia al centro de dispersión (v.g. origen de llegada al continente), señalado por las flechas negras de los mapas. Nótese que en los tres casos la riqueza de especies disminuye conforme aumenta la distancia al centro de dispersión, de acuerdo a las predicciones de la conservación de nicho. Los géneros que cruzaron a través de Bering poseyendo adaptaciones a climas fríos son más diversos en latitudes templadas y frías, y los géneros que cruzaron el istmo de Panamá muestran mayor diversidad en latitudes tropicales (modificado a partir de Morales-Castilla et al. 2012).

Figura 2. Species richness patterns of mammals belonging to genera that participated in the Plio-Pleistocene biotic exchanges, crossing the Bering strait towards North America (A), or crossing the Panama isthmus from South America to North America (B) and from North America to South America (C). Maps show species richness values in a 100 × 100 Km grid. Right panels depict the relationship between average species richness within 200 Km latitudinal bands and the distance to the center for dispersal (i.e. location of arrival to the continent), signaled with black arrows. Note that in all three cases species richness decreases with increasing distance to center of dispersal, as predicted by niche conservatism. The genera that crossed Bering, already adapted to cold climates, are more diverse in cold and temperate latitudes whereas the genera that crossed the Panama isthmus show higher diversity within tropical latitudes (modified from Morales-Castilla et al. 2012).

predicción, encontrando un elevado grado de correspondencia entre las condiciones ambientales ocupadas durante el invierno y durante la época estival (Fig. 3), si atendemos a la distribución de la riqueza de especies en distintas categorías de productividad primaria (v.g. uno de los aspectos claves para explicar las migraciones). Es decir, las aves han sido capaces de desarrollar un complejo comportamiento migratorio, dando lugar a mayores valores de riqueza de especies en ambientes templados y fríos (v.g. gradientes de diversidad inversos), pero lo hacen conservando sus adaptaciones ambientales y ocupando áreas capaces de proporcionar cantidades de recursos equivalentes en ambas estaciones (Morales-Castilla et al. 2013).

Conclusiones y avenidas para investigaciones futuras

Aunque el GLD sea uno de los patrones más comunes que encontramos en la naturaleza existen excepciones, que lejos de restar importancia a la regularidad, pueden contribuir a nuestro entendimiento de los mecanismos responsables. Entre la amplia variedad

de explicaciones propuestas para entender los gradientes de diversidad destaca la de la conservación de nicho, dada su capacidad para explicar de forma simultánea tanto el patrón general como las excepciones al mismo. El marco de referencia de la conservación de nicho no está carente de limitaciones ya que se basa en escalas espaciales y temporales no abordables de forma experimental, y por tanto es difícil ir más allá de análisis puramente correlacionales. Sin embargo, estas limitaciones pueden verse compensadas por las predicciones que ofrecen la conservación de nicho y el tiempo para especiación. Dichas predicciones pueden ser estudiadas tanto a partir de las inferencias de los nichos climáticos de los ancestros de las especies actuales (p.e. Stephens y Wiens 2003; Smith et al. 2007; Morales-Castilla et al. 2011), como a partir de medidas indirectas proporcionadas por la historia biogeográfica (Morales-Castilla et al. 2012). Una alternativa idónea sería poder realizar análisis de conservación de nicho a partir de reconstrucciones de estados ancestrales de los nichos climáticos de las especies. Desafortunadamente, la resolución de las hipótesis filogenéticas con que contamos en la actualidad raramente permite realizar dichos análisis (ver Olalla-Tárraga et al. 2011).

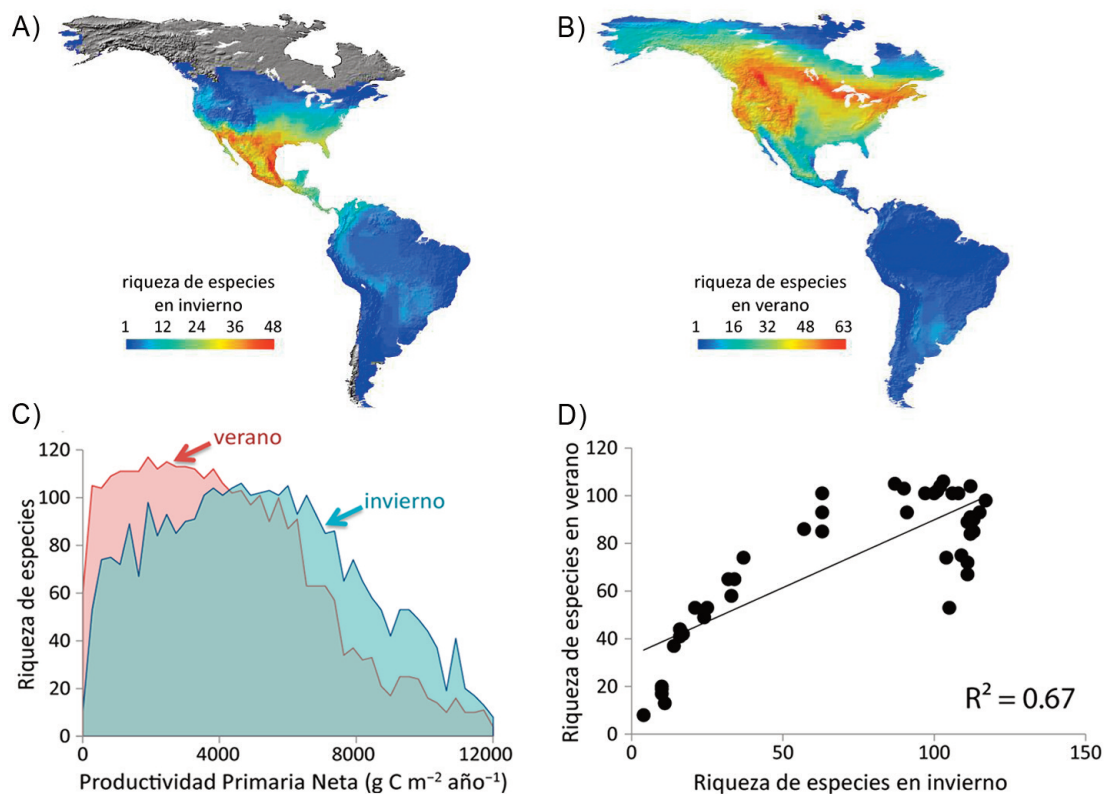


Figura 3. Patrones de riqueza de especies migratorias de aves oscines en el Nuevo Mundo durante la estación de invierno (A) y durante la época de cría (B). Los mapas muestran valores de riqueza de especies en una malla de 100 x 100 Km. A pesar de las variaciones latitudinales entre las distribuciones de cada estación, existe una fuerte conservación de los nichos ambientales como muestra el solapamiento significativo de las distribuciones de riqueza de especies agrupadas en categorías de productividad primaria neta (C). Tal y como predice la conservación de nicho, la riqueza de especies en las distribuciones de invierno y verano están fuertemente correlacionadas en el espacio ambiental, representado por 45 categorías de productividad primaria neta (D) (modificado a partir de Morales-Castilla et al. 2013).

Figure 3. Species richness patterns of migratory oscine birds in the New World during the northern winter season (A) and the breeding season (B). Maps show species richness values in a 100 x 100 Km grid. Despite the latitudinal variation between each season's distributions, there is strong conservatism of environmental niches as shown by the overlap between species richness distributions grouped in net primary productivity classes (C). As predicted by niche conservatism, species richness in winter and summer are strongly correlated in the environmental space, here represented by 45 classes of net primary productivity (D) (modified from Morales-Castilla et al. 2013).

En la revisión de estudios de gradientes de diversidad inversos (ver **Tabla 1**) puede apreciarse que, en muchos casos, los mecanismos que parecen explicar este patrón responden al efecto de interacciones bióticas (p.e. depredación, disponibilidad de huéspedes, etc.). Sin embargo, dichas interacciones no han sido estudiadas desde la óptica de la conservación de nicho, aun cuando existe evidencia de que las redes de interacción son conservadas evolutivamente (Gómez et al. 2010). Puesto que no existen estudios explícitos de la conservación evolutiva de las interacciones bióticas para explicar gradientes de diversidad inversos, éste podría constituir un campo interesante para el desarrollo de investigaciones futuras.

Agradecimientos

Nos gustaría agradecer a Miguel Á. Olalla-Tárraga por la organización de la sesión de Macroecología para el XI Congreso de la Asociación Española de Ecología Terrestre, en el cual se pudieron exponer algunas de las ideas que se recogen en este manuscrito. Queremos agradecer también a los co-autores de algunos de los artículos utilizados aquí como ejemplos: Miguel Á. Rodríguez, Bradford A. Hawkins, Miguel Á. Olalla-Tárraga y Andy Purvis, por sus ideas y por el trabajo dedicado a posibilitar dichos trabajos. I. Morales-Castilla está financiado por el Programa Integrado de IC&DT (No. 1/SAESCTN/ALENT-07-0224-FEDER-001755). R. García-Valdés está financiado por el proyecto POIC10-0311-0585, de la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha.

Referencias

- Aliabadian, M., Roselaar, C., Sluys, R., Nijman, V. 2007. Low predictive power of mid-domain effect to explain geographic species richness patterns in Palearctic songbirds. *Contributions to Zoology* 76:197-204.
- Allen, A.P., Brown, J.H., Gillooly, J.F. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297:1545-1548.
- Barnagaud, J.Y., Devictor, V., Jiguet, F., Barbet-Massin, M., Le Viol, I., Archaux, F. 2012. Relating habitat and climatic niches in birds. *Plos One* 7:e32819.
- Brown, J., Lomolino, M. 1998. *Biogeography*. Sinauer, Sunderland, MA, Estados Unidos.
- Brown, J.H. 1981. Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist* 21:877-888.
- Buckley, H.L., Miller, T.E., Ellison, A.M., Gotelli, N.J. 2003. Reverse latitudinal trends in species richness of pitcher-plant food webs. *Ecology Letters* 6:825-829.
- Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F., Rodrigues, M.T., Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* 323:785-789.
- Colwell, R.K., Lees, D.C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15:70-76.
- Connell, J.H., Orias, E. 1964. The Ecological Regulation of Species Diversity. *The American Naturalist* 98:399.
- Cook, R.E. 1969. Variation in species density of North American birds. *Systematic Biology* 18:63-84.

- Currie, D.J. 1991. Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *The American Naturalist* 137:27.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life, W.F. Bynum, London, Reino Unido.
- Dixon, A.F.G., Kindlmann, P., Leps, J., Holman, J. 1987. Why There Are So Few Species of Aphids, Especially in the Tropics. *The American Naturalist* 129:580-592.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38:209-221.
- Dynesius, M., Jansson, R. 2000. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:9115-9120.
- Farrell, B.D., Mitter, C., Futuyma, D.J. 1992. Diversification at the Insect-Plant Interface. *Bioscience* 42:34-42.
- Fischer, A.G. 1960. Latitudinal Variations in Organic Diversity. *Evolution* 14:64-81.
- Forster, J.R. 1778. *Observations made during a voyage round the world*. University of Hawaii Press, Hawaii, Estados Unidos.
- Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Incorporated, Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos.
- Gaston, K.J., Chown, S.L., Evans, K.L. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography* 35:483-500.
- Gauld, I.D. 1987. Some factors affecting the composition of tropical ichneumonid faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 30:299-312.
- Gauld, I.D., Gaston, K.J., Janzen, D.H. 1992. Plant allelochemicals, tritrophic interactions and the anomalous diversity of tropical parasitoids: the "Nasty" Host Hypothesis. *Oikos* 65:353.
- Gómez, J.M., Verdú, M., Perfectti, F. 2010. Ecological interactions are evolutionarily conserved across the entire tree of life. *Nature* 465:918-921.
- Hawkins, B.A. 2001. Ecology's oldest pattern? *Trends in Ecology and Evolution* 16:470.
- Hawkins, B.A. 2008. Recent progress toward understanding the global diversity gradient. *IBS Newsletter* 5-7.
- Hawkins, B.A., Lawton, J.H. 1995. Latitudinal gradients in butterfly body sizes: is there a general pattern? *Oecologia* 102:31-36.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E., Turner, J.R.G. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105-3117.
- Hawkins, B.A., Rueda, M., Rodríguez, M.A. 2008. What do range maps and surveys tell us about diversity patterns? *Folia Geobotanica* 43:345-355.
- Hillebrand, H. 2004. On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist* 163:192-211.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113:81-101.
- Huston, M.A. 1994. *Biological Diversity: The Coexistence of Species*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93:145-159.
- Janzen, D.H. 1981. The Peak in North American Ichneumonid Species Richness Lies Between 38 Degrees and 42 Degrees N. *Ecology* 62:532.
- Janzen, D.H., Pond, C.M. 1975. A comparison, by sweep sampling, of the arthropod fauna of secondary vegetation in Michigan, England and Costa Rica. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 127:33-50.
- Kindlmann, P. 1988. Extraordinary latitudinal gradients in species richness—one explanation. En: T.G.Hallam, L.J.Gross, Levin, S.A. (eds.), *Mathematical Ecology*. Springer, Berlin, Alemania.
- Kindlmann, P., Schödelbauerová, I., Dixon, A.F. 2007. Inverse latitudinal gradients in species diversity. En: Storch, D., Marquet, P.A., Brown, J.H. (eds.), *Scaling biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Kouki, J., Niemelä, P., Viitasaari, M. 1994. Reversed latitudinal gradient in species richness of sawflies (Hymenoptera, Symphyta). *Annales Zoologici Fennici* 31:83-83.
- Kozak, K.H., Wiens, J.J. 2010. Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. *Ecology Letters* 13:1378-1389.
- Latham, R.E., Ricklefs, R.E. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos* 67:325-325.
- Levey, D.J., Stiles, F.G. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: Resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *The American Naturalist* 140:447-476.
- Milá, B., McCormack, J.E., Castañeda, G., Wayne, R.K., Smith, T.B. 2007. Recent postglacial range expansion drives the rapid diversification of a songbird lineage in the genus Junco. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:2653-2660.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L.A., McPeck, M.A., Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobel, J.M., Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10:315-331.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I., Gough, L. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82:2381-2396.
- Morales-Castilla, I., Olalla-Tarraga, M.A., Bini, L.M., De Marco, P., Hawkins, B.A., Rodríguez, M.A. 2011. Niche conservatism and species richness patterns of squamate reptiles in eastern and southern Africa. *Austral Ecology* 36:550-558.
- Morales-Castilla, I., Olalla-Tarraga, M.A., Purvis, A., Hawkins, B.A., Rodríguez, M.A. 2012. The imprint of Cenozoic migrations and evolutionary history on the biogeographic gradient of body size in New World mammals. *The American Naturalist* 180:246-256.
- Morales-Castilla, I., Rodríguez, M.A., Kaur, R., Hawkins, B.A. 2013. Range size patterns of New World oscine passerines (Aves): insights from differences among migratory and sedentary clades. *Journal of Biogeography* 40:2261-2273.
- Peterson, A.T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography* 38:817-827.
- Peterson, A.T., Soberón, J., Sánchez-Cordero, V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265-1267.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist* 100:33.
- Ribas, C.R. 2006. *Gradiente latitudinal de riqueza de espécies de formigas em cerrado: regra de rapoport e efeitos da produtividade e heterogeneidade*, Viçosa, Minas Gerais, Brasil.
- Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7:1-15.
- Ricklefs, R.E., Losos, J.B., Townsend, T.M. 2007. Evolutionary diversification of clades of squamate reptiles. *Journal of Evolutionary Biology* 20:1751-1762.
- Ritchie, M.E., Olff, H. 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature* 400:557-560.
- Rivadeneira, M.M., Thiel, M., González, E.R., Haye, P.A. 2011. An inverse latitudinal gradient of diversity of peracarid crustaceans along the Pacific Coast of South America: out of the deep south. *Global Ecology and Biogeography* 20:437-448.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos* 65:514.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Santelices, B. 1980. Phytogeographic characterization of the temperate coast of Pacific South America. *Phycologia* 19:1-12.
- Schemske, D.W. 2002. Tropical diversity: patterns and processes. En: Chazdon, R., Whitmore, T. (eds.), *Ecological and Evolutionary Perspectives on the origin of Tropical Diversity*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Shaw, M.R. 1994. Parasitoid host ranges. En: Hawkins, B.A., Sheehan, W. (eds.), *Parasitoid Community Ecology*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Sime, K.R., Brower, A.V.Z. 1998. Explaining the latitudinal gradient anomaly in ichneumonid species richness: evidence from butterflies. *Journal of Animal Ecology* 67:387-399.
- Smith, S.A., De Oca, A.N.M., Reeder, T.W., Wiens, J.J. 2007. A phylogenetic perspective on elevational species richness patterns in Middle American treefrogs: why so few species in lowland tropical rainforests? *Evolution* 61:1188-1207.
- Spies, T.A., Ripple, W.J., Bradshaw, G.A. 1994. Dynamics and pattern of a managed coniferous forest landscape in Oregon. *Ecological Applications* 4:555-568.

- Stephens, P.R., Wiens, J.J. 2003. Explaining species richness from continents to communities: the time-for-speciation effect in emydid turtles. *The American Naturalist* 161:112-128.
- Storch, D., Evans, K.L., Gaston, K.J. 2005. The species–area–energy relationship. *Ecology Letters* 8:487-492.
- Terborgh, J. 1973. On the Notion of Favorableness in Plant Ecology. *The American Naturalist* 107:481.
- Turner, J.R.G., Gatehouse, C.M., Corey, C.A. 1987. Does Solar Energy Control Organic Diversity? Butterflies, Moths and the British Climate. *Oikos* 48:195.
- Valdovinos, C., Navarrete, S.A., Marquet, P.A. 2003. Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? *Ecography* 26:139-144.
- Von Humboldt, A. 1807. *Essai sur la géographie des plantes: accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales*. F. Schoell, Paris, Francia.
- von Humboldt, A. 1808. Die vollständigste aller bisherigen Beobachtungen über den Einfluss des Nordlichts auf die Magnetnadel angestellt. *Annalen der Physik* 29:425-429.
- Wallace, A.R. 1878. *Tropical Nature and Other Essays*, Londres, Reino Unido.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.A., Harrison, S.P. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13:1310-1324.
- Wiens, J.J., Donoghue, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19:639-644.
- Wiens, J.J., Kozak, K.H., Silva, N. 2013. Diversity and niche evolution along aridity gradients in north american lizards (phrynosomatidae). *Evolution* 67:1715-1728.
- Wright, D.H. 1983. Species-Energy Theory - an Extension of Species-Area Theory. *Oikos* 41:496-506.