

Ayuda didáctica

Búsqueda de patrones en macroecología: la regla de Rapoport

Adriana Ruggiero

Laboratorio Ecotono, Departamento de Ecología, Centro Regional Universitario Bariloche. Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. E-mail: aruggier@ Grub. uncoma. edu. ar

Resumen. *El efecto Rapoport propone que el tamaño de las áreas geográficas de las especies aumenta con la latitud, la altitud o la profundidad. En este trabajo, reviso la bibliografía sobre las diversas técnicas para describir este patrón y discuto tres aspectos analíticos que son cruciales para probarlo más rigurosamente: (1) la detección de artefactos metodológicos, (2) la aplicación de modelos nulos en biogeografía y (3) la aplicación del método filogenético comparativo. A partir de datos de distribución geográfica de 100 especies de tortugas americanas, muestro prácticamente la sensibilidad de los resultados a los distintos métodos de análisis. El estudio muestra el cambio de los enfoques metodológicos desde mediados de los '90 que resultó en técnicas cada vez más complejas para analizar gradientes geográficos en el tamaño de los rangos geográficos de las especies. La aplicación simultánea de varios enfoques de análisis permite convalidar aquellas tendencias que surgen repetidamente y lleva a sospechar de aquellos "patrones" que aparecen sólo cuando se aplica una determinada metodología. Actualmente, no se considera al efecto Rapoport como una regla general verificada en la naturaleza, sino como una hipótesis que se pone a prueba, como un primer paso, al tratar de elucidar los mecanismos que explican la variaciones en el tamaño de los rangos geográficos de las especies. El trabajo incluye, además, una serie de ejercicios prácticos y preguntas para estudiantes de grado y post-grado.*

Abstract. *The Rapoport effect predicts that the geographic range of species increases with latitude, altitude, and depth. In this paper, I review the literature on the techniques for detecting the pattern, and discuss three analytical aspects that are crucial to test it more rigorously: (1) the detection of methodological artefacts, (2) the application of null models in biogeography, and (3) the application of the phylogenetic comparative method. I use data on the geographic distribution of 100 species of American turtles to show, in practice, the sensitivity of results to different methods of analysis. The study shows the change in methodological approaches that occurred since the mid '90s and resulted in increasingly complex techniques for the analysis of geographic gradients in the size of the geographic ranges of species. The simultaneous application of several analytical approaches allows to convalidate those tendencies that repeatedly emerge after the application of different techniques whereas suspicion falls on those patterns' found only when a particular method is applied. At present, the Rapoport effect is not a general, verified rule in nature. Instead, it is a biological hypothesis to be tested as a first step, while trying to elucidate the mechanisms that explain the variations in the size of the geographic ranges of species. In the present paper, I show how the basic ideas that should be taken into account while developing studies in this topic can be introduced into teaching, through the development of a practical exercise which can be put to the test of graduate and post-graduate students.*

Introducción

Un patrón es una regularidad o repetición en la naturaleza que, aún siendo imperfecta, hace posible cierta predicción y permite efectuar comparaciones (MacArthur 1972, ver también Lawton 1996). Es posible detectar patrones tanto en la distribución espacial de los individuos en un área pequeña como en la distribución de taxones en el mundo entero. En los últimos años ha resurgido un especial interés por entender la forma y los determinantes de los patrones geográficos y sus consecuencias sobre la estructura de grandes ensambles de especies a través de un programa de investigación denominado “macroecología” (Brown y Maurer 1989, Brown 1995; para revisiones mayores ver Ricklefs y Schluter 1993, Edwards et al. 1994, Gaston 1994, Brown 1995, Rosenzweig 1995). Esta disciplina trata de entender los patrones espaciales en la distribución, abundancia y diversidad de especies a escala continental. En este contexto, la denominada ‘Regla de Rapoport’ (sensu Stevens 1989, 1992a, 1996; ver también Rapoport 1975, 1982) ha sido uno de los patrones mejor estudiados.

El patrón de Rapoport predice, en su definición más general, ‘la existencia de una correlación entre la amplitud geográfica media de los taxones que ocurren en cualquier punto determinado a lo largo de un gradiente ecológico y la posición de dicho punto a lo largo del gradiente’ (Stevens 1989, 1992a, 1996). Teóricamente, es un fenómeno que podría evidenciarse en un variado número de gradientes ecológicos. Más precisamente, la Regla Latitudinal de Rapoport predice un incremento progresivo de la extensión latitudinal media de las especies en función de la latitud (Stevens 1989). La Regla Altitudinal de Rapoport predice un incremento en la extensión altitudinal y latitudinal media de las especies con la altitud (Stevens 1992a); la Regla Batimétrica de Rapoport predice un incremento en la extensión batimétrica (=profundidad) media de las especies a mayor latitud (Stevens 1996).

Existen al menos seis interpretaciones del patrón, pero no las analizaré exhaustivamente aquí. Brown (1995) y Gaston et al. (1998a) las revisan críticamente. En este trabajo, reviso la bibliografía sobre la diversidad de técnicas para describir el patrón, ya que este es el primer paso necesario para elucidar los posibles mecanismos explicativos. Desde su descubrimiento (Rapoport 1975, 1982) hasta la actualidad, el fenómeno ha sido puesto a prueba para un número considerable de taxones y regiones. La multiplicación de enfoques de trabajo ha contribuido a clarificar las dificultades metodológicas de su estudio.

Presento la información cronológicamente para entender las distintas etapas por las que ha transcurrido el análisis e interpretación del efecto Rapoport. Mi énfasis está puesto en aquellos trabajos que han realizado un aporte relevante en torno al problema de cómo detectar un patrón biológicamente significativo. Blackburn y Gaston (1998) identifican nueve aspectos analíticos que son importantes a tener en cuenta al conducir estudios de patrones macroecológicos. En este contexto, el fenómeno Rapoport puede utilizarse como ejemplo para mostrar al menos tres aspectos conceptuales y metodológicos:

(1) La influencia de artefactos metodológicos: La existencia del patrón de Rapoport, cuando real, es independiente de la metodología empleada. Sin embargo, un conjunto de datos puede conducir a la identificación de patrones aparentes, que simulan el efecto Rapoport, según el criterio utilizado para medir la variación en el tamaño de los rangos geográficos de las especies a lo largo del gradiente considerado.

(2) La importancia de aplicación de modelos nulos en biogeografía: La puesta a prueba de hipótesis nulas no ha sido siempre un ejercicio generalizado para estudiar el efecto Rapoport. Sin embargo, este es un punto crucial para identificar patrones geográficos que se expliquen por el efecto de mecanismos biológicos. El desarrollo de modelos de simulación es clave para identificar efectos latitudinales o altitudinales significativos en la distribución geográfica de las especies (ver Colwell y Hurr 1994, Blackburn y Gaston 1996, Lyons y Willig 1997, Rahbek 1997).

(3) La aplicación del método filogenético comparativo: Las especies no son puntos de muestreo estadísticamente independientes sino que están ligadas a través de su historia evolutiva. Efectos filogenéticos sobre el tamaño de las áreas geográficas de las especies han sido documentados por varios autores (e.g., Jablonski 1987, Ricklefs y Latham 1992, Letcher y Harvey 1994, Brown 1995,

Blackburn y Gaston 1996, Price et al. 1997) y deben tenerse en cuenta al estudiar el fenómeno Rapoport.

El efecto Rapoport

Descubrimiento

Rapoport (1975, 1982) fue el primer biólogo que cuantificó un gradiente latitudinal en el tamaño de las áreas geográficas de los taxones al analizar la posición geográfica de las subespecies más extensas de 136 especies de mamíferos norteamericanos, 30 especies de América Central y 31 especies que abarcan tanto América del Norte como América Central. Descubrió que cuando una especie de mamífero tiene dos o más subespecies, la subespecie más extendida se encuentra al norte de América del Norte y las de distribución más restringida al sur. Rapoport presentó evidencia adicional en favor y en contra del patrón y produjo varias interpretaciones para el incremento latitudinal en el tamaño de las áreas geográficas. El fenómeno podría resultar de una mayor dispersión en los taxones que habitan regiones templado frías, y el tamaño del continente podría jugar también un papel importante (ver Rapoport 1975, 1982).

El patrón se convierte en regla

Fue Stevens (1989) quien, en honor al Dr. E.H. Rapoport, nominó por primera vez “regla de Rapoport” a la correlación positiva existente entre el tamaño de las áreas geográficas de las especies y la latitud, y propuso que el fenómeno resulta de una selección hacia mayor tolerancia climática en organismos que habitan altas latitudes. Estas especies están adaptadas a una mayor estacionalidad climática (i.e., mayor fluctuación anual en la temperatura) por lo que serían también capaces de cubrir un amplio rango latitudinal. Stevens (1989) encontró el fenómeno Rapoport en distintos ensambles de especies de animales y plantas en América del Norte. Su trabajo fue pivotal debido a que propuso relacionar a través de un mismo proceso ecológico dos patrones biogeográficos: (i) el gradiente latitudinal en el tamaño de las áreas geográficas y (ii) el gradiente latitudinal en la riqueza de especies.

Según Stevens (1989, 1992a, b) la coexistencia de un alto número de especies en comunidades tropicales podría deberse a la ocurrencia de especies ‘accidentales’ que no se autosustentan localmente, pero que persisten como poblaciones raras a través de una continua inmigración desde áreas fuente. Es difícil imaginar cómo accidentes en la dispersión pueden afectar a los patrones continentales en la riqueza de especies (ver por ej. Auerbach y Shmida 1987, Rohde et al. 1993). Sin embargo, si las áreas geográficas de las especies se incrementan desde los trópicos hacia regiones templado-frías (efecto Rapoport), y suponiendo similares capacidades de dispersión en especies que habitan distintas latitudes (supuesto no siempre válido, ver Rohde et al. 1993), es razonable predecir que más organismos se dispersarán fuera de sus hábitats óptimos en los trópicos. Son estos accidentes de dispersión los que producirían, según Stevens (1989, 1992a y b), un incremento local de la riqueza de especies en comunidades tropicales.

Más allá de las primeras controversias -ver por ej. Levin (1989)- el patrón de Rapoport (Stevens 1989, 1992a) se empezó a reconocer como una propiedad emergente de grandes ensambles de especies. La explicación de Stevens se sumó a la docena de hipótesis pre-existentes para entender el gradiente latitudinal en la riqueza de especies. Este último, es quizás uno de los patrones más intrigantes en biogeografía (ver Pianka 1966, Rhode 1992 para revisiones de este tema). Cabe destacar, sin embargo, que la existencia de una relación funcional entre los patrones en la riqueza de especies y en el tamaño de los rangos geográficos también ha sido cuestionada (Rohde et al. 1993 y Cowlshaw y Hacker 1997).

Problemas metodológicos en la puesta a prueba del modelo

A pesar del enorme impacto de los trabajos de Stevens (1989, 1992a), quedaban todavía varios puntos por clarificar a comienzos de esta década. Varios problemas metodológicos relacionados con el efecto de (i) los distintos métodos de estimación de la distribución geográfica de las especies, (ii) la geometría de las masas continentales, (iii) los sesgos de muestreo y (iv) la filogenia llevaron a cuestionar la validez del patrón de Rapoport (e.g., Rohde et al. 1993, Rohde 1996, Colwell y Hurtt 1994). Es recomendable consultar el cuadro comparativo en Gaston et al. (1998a) que cita la totalidad de estudios publicados hasta la fecha (alrededor de 50) incluyendo, en cada caso, datos sobre el área de estudio, el tipo de estimación de rango geográfico y metodología empleados y el resultado obtenido.

La estimación de los rangos geográficos de las especies

El efecto Rapoport usualmente se pone a prueba usando estimaciones lineales de rangos geográficos. Estas incluyen, por ejemplo, la extensión latitudinal (Le., diferencia en grados de latitud entre los extremos norte y sur) y altitudinal (Le., diferencia en metros, entre los límites superior e inferior) de la distribución geográfica de una especie (e.g., Stevens 1989, 1992, France 1992, Rohde et al. 1993, Macpherson y Duarte, 1994, Roy et al. 1994, Ruggiero 1994, Arroyo et al. 1996, Lyon y Willig 1997, Mourelle y Ezcurra 1997, Ruggiero y Lawton 1998). Más raramente, los estudios han considerado medidas areales de extensión contando, por ejemplo, el número de cuadrados de una grilla superpuesta a la distribución geográfica de una especie (ejemplos incluyen: Pagel et al. 1991, Letcher y Harvey 1994, Blackburn y Gaston 1996a, Mourelle y Ezcurra 1997). Todas las medidas pueden transformarse a medidas crudas de ocupación cuando se corrigen por el espacio disponible en cada latitud/altitud (ver p.ej. Blackburn y Gaston 1996, Ruggiero y Lawton 1998). El punto medio o centro de la distribución geográfica de una especie es la mitad de la distancia entre los extremos (N-S, E-W o superior-inferior) de la distribución. Consecuentemente, los rangos latitudinales y altitudinales de las especies son, por definición, *simétricos* a ambos lados de sus puntos medios o centros de distribución geográfica. Gaston (1991, 1994a,b, 1996) presenta un análisis extenso de los métodos de estimación de rangos geográficos (ver también Rapoport 1975, 1982).

El efecto Rapoport usualmente se pone a prueba midiendo la variación promedio de los rangos geográficos de las especies a lo largo del gradiente considerado. Para esto, existen al menos tres metodologías diferentes: (1) de Stevens (1989, 1992a, 1996), (2) del punto medio de Rohde et al. (1993) y (3) del punto más distante de Pagel et al. (1991). Cada uno de estos métodos tiene ventajas y desventajas. Por simplicidad, describo a continuación su aplicación a lo largo del gradiente latitudinal pero, lógicamente, cada método puede extenderse para medir el efecto Rapoport a lo largo de cualquier gradiente ecológico considerado (ver p.ej. Stevens 1989, 1992a, 1996).

Según Stevens (1989) la extensión latitudinal de una especie es la medida que mejor refleja los desafíos climáticos' (sic) que ésta debe enfrentar a lo largo del gradiente latitudinal. Stevens calculó la extensión latitudinal media de todas las especies con rangos geográficos superpuestos en cada banda latitudinal de 5 grados, y graficó esta medida en función de la latitud (ver Figura 1a). El problema básico con esta metodología es que la extensión latitudinal de una especie es computada varias veces en el análisis. Esto produce datos autocorrelacionados espacialmente que no son susceptibles de ser analizados por pruebas estadísticas corrientes (Rohde et al. 1993).

Por otra parte, Roy et al. (1993) han señalado que los promedios de Stevens en cada latitud no son medidas adecuadas de centralización debido a que la distribución de frecuencias de tamaños de rangos geográficos no son, generalmente, normales; utilizar las modas o medianas de la distribución podría resultar más adecuado. Una dificultad adicional es que las áreas geográficas de especies ampliamente distribuidas se utilizan más frecuentemente en los cómputos que las especies con distribución geográfica restringida. Si una especie es ampliamente distribuida, va a extenderse muy probablemente más allá de los trópicos. Por lo tanto, si se asume que la riqueza disminuye desde el ecuador hacia los polos, puede surgir un patrón de Rapoport 'aparente' por el efecto de algunas especies con rangos geográficos centrados en bajas latitudes y áreas geográficas extensas. Estas

especies influyen mucho sobre los promedios calculados en bandas latitudinales templadas donde se registran pocas especies (ver Rohde et al. 1993, Hughes et al. 1996 para una discusión más detallada de este punto).

El método del punto medio de Rohde (Rohde et al. 1993) propone que cada especie se compute una vez, asignando el valor de su rango geográfico al intervalo latitudinal que contenga el punto latitudinal medio entre los extremos norte y sur de su distribución geográfica. La variación latitudinal del tamaño promedio de los rangos geográficos de las especies centradas en el mismo intervalo latitudinal produce datos independientes que pueden ser analizados por pruebas estadísticas con significación. La desventaja, sin embargo, es que se descarta una gran cantidad de información, y puede suceder que en algunos intervalos de latitud queden registradas muy pocas especies a pesar de que la riqueza de especies real es mucho mayor (ver Figura 1b).

El método del punto más distante (Pagel et al. 1991; ver también Lyons y Willig 1997) asigna el valor del tamaño del rango de distribución geográfica de una especie a la latitud más distante del ecuador, dentro de ese mismo rango (Figura 1e). Al igual que el método de Rohde et al. (1993), este método evade el problema de la no-independencia de los datos. Sin embargo, ambos métodos pueden conducir a resultados espúreos. El sesgo surge porque ambos métodos no consideran que los tamaños de los rangos geográficos de las especies no son independientes de la latitud (o altitud) (Lyons y Willig 1997, ver también Colwell y Hurr 1994, Blackburn y Gaston 1996).

En el caso de las especies terrestres, los límites físicos de los continentes representan un límite distribucional preciso. Dado que, por definición, los rangos geográficos de las especies son simétricos a ambos lados de sus puntos medios de distribución, a medida que éstos se aproximan a los bordes de las masas continentales, sus áreas geográficas tienden a ser menores como consecuencia del menor espacio disponible. Asimismo, por definición, los rangos geográficos con puntos más distantes cerca del ecuador tienden a ser más pequeños y menos variables, mientras que rangos geográficos con puntos distales en zonas templadas tienden a ser más grandes y más variables (Colwell y Hurr 1994, Blackburn y Gaston 1996, Lyons y Willig 1997).

Por estos motivos, la aplicación del método del punto medio de Rohde et al. (1993) induce el rechazo del efecto Rapoport, mientras que el método del punto más distante de Pagel et al. (1991) induce su aceptación por efecto exclusivo del azar (Lyons y Willig 1997).

Efectos de la geometría de los continentes

Rapoport (1975, 1982) sugirió que la forma del continente podría determinar el mayor tamaño de las áreas geográficas de las especies que habitan altas latitudes en América del Norte. Separar los efectos confundidos de la forma del continente resulta crucial para determinar si existe un gradiente latitudinal significativo en el tamaño de los rangos geográficos de las especies que pueda explicarse por efecto de una selección a mayor tolerancia climática en especies que habitan altas latitudes o algún otro posible mecanismo biológico (Colwell y Hurr 1994, Blackburn y Gaston 1996, Lyons y Willig 1997, Rahbek 1997).

La forma de los continentes influye de diferente manera sobre los patrones de distribución geográfica de las especies dependiendo de la región del globo considerada. Por ejemplo, el mayor espacio disponible en altas latitudes de América del Norte favorece un incremento del tamaño de las áreas geográficas hacia el norte. En cambio, el angostamiento paulatino del continente sudamericano hacia el sur favorece una disminución del tamaño de los rangos geográficos de las especies en regiones templado-frías de este continente. En general, el efecto de la forma se ve reforzado por el efecto del borde del continente (comentado arriba); ambos influyen sobre el tamaño de los rangos geográficos de las especies terrestres a lo largo del gradiente latitudinal. Análogamente, efectos geométricos relacionados con la forma de las montañas influyen sobre el tamaño de los rangos geográficos a lo largo del gradiente altitudinal (ver Colwell y Hurr 1994, Ruggiero y Lawton 1998).

Pagel et al. (1991) fueron los primeros en tratar de controlar efectivamente por el efecto de la geometría del continente, cuando analizaron la distribución geográfica de 679 especies de mamíferos norteamericanos. Comprobaron que cuando se grafica el área geográfica media de las especies o las áreas geográficas individuales (ambas medidas expresadas como porcentaje de la

superficie continental ocupada) en función de la latitud, la proporción de continente ocupado por las especies se incrementa hacia el norte de América del Norte. Pagel et al. (1991) presentaron una prueba más fuerte del fenómeno Rapoport, y concluyeron que los tamaños de los rangos geográficos de las especies de mamíferos norteamericanos dependen más de los cambios climáticos asociados con la latitud que de variaciones en el espacio continental disponible. Actualmente, es común poner a prueba el fenómeno Rapoport utilizando medidas de extensión y ocupación (sensu Gaston 1991, 1994a,b, 1996, Blackburn y Gaston 1996, Ruggiero y Lawton 1998).

Colwell y Hurtt (1994) y Blackburn y Gaston (1996a) han sugerido remover del análisis a aquellas especies terrestres cuyos rangos de distribución geográfica se superponen al límite físico del continente para remover efectos geométricos. No es posible distinguir si la distribución geográfica de estas especies (denominadas 'latitudinalmente restringidas'; Blackburn y Gaston (1996)) está determinada por el efecto de mecanismos biológicos o simplemente por la existencia del borde continental que representa un límite infranqueable ('hard boundary' sensu Colwell y Hurtt 1994). La exclusión de especies latitudinalmente restringidas permite reducir, pero no eliminar, el efecto de borde del continente (Blackburn y Gaston 1996). Asimismo, queda aún por explorar si esta manipulación de los datos no introduce otros sesgos sobre los resultados (ver p.ej. Lyons y Willig (1997) para una discusión).

No es fácil evadir completamente la influencia de los efectos confundidos de la geometría de los continentes. Colwell y Hurtt (1994) propusieron el desarrollo de modelos de simulación, pero ellos no convalidaron sus modelos con datos reales. En general, los estudios empíricos no siguen este enfoque, a excepción de Lyons y Willig (1997), quienes presentan el primer análisis del efecto Rapoport en marsupiales y quirópteros del Nuevo Mundo aplicando modelos de aleatorización. Es interesante comparar sus resultados con un análisis previo realizado para la fauna de mamíferos sudamericanos (Ruggiero 1994).

Cuando el efecto Rapoport se puso a prueba aplicando solamente el método de Stevens se concluyó que, en América del Sur, los quirópteros apoyan el patrón y los marsupiales lo contradicen (Ruggiero 1994). Cuando Lyons y Willig (1997) reanalizaron los datos de marsupiales por el método de Stevens también observaron que esos datos contradicen el efecto Rapoport: los rangos geográficos promedio más grandes se registran en América del Norte y los más pequeños en el sur de América del Sur. Sin embargo, cuando ellos utilizaron modelos de simulación que tienen en cuenta el efecto de las restricciones impuestas por la geometría del continente sobre los tamaños de los rangos geográficos, observaron que las especies templadas (en ambos hemisferios) tienen rangos más grandes y las tropicales más pequeños que los esperados por el azar. Este patrón es consistente con el efecto Rapoport.

Efectos filogenéticos

La influencia de la historia evolutiva de los taxones sobre el tamaño de sus rangos geográficos no está del todo probada, pero existen evidencias en un número variado de taxones (para una revisión de los ejemplos más relevantes consultar Lawton et al. (1994), y referencias mencionadas en la introducción de este trabajo). En América del Norte, por ejemplo, existen diferencias sustanciales en el tamaño promedio de los rangos geográficos entre distintos taxones de mamíferos: carnívoros y artiodáctilos tienen, relativamente, áreas geográficas extensas; quirópteros, roedores y lagomorfos tienen áreas geográficas mucho más pequeñas (Pagel et al. (1991), y también Rapoport (1975, 1982)). Esto complica el análisis del efecto Rapoport. Diferencias entre los tamaños promedio de los rangos geográficos de las especies en el norte y sur de ese subcontinente podrían no deberse a un efecto latitudinal, sino a la presencia de un alto número de especies de roedores en regiones tropicales y un alto número de artiodáctilos en regiones templado-frías de ese continente (ver p.ej. Pagel et al. (1991) para una discusión más detallada de este ejemplo).

Desde el punto de vista estadístico, poner a prueba el patrón de Rapoport sobre la base de utilizar especies individuales representa un problema análogo al de pseudorreplicación en estudios experimentales comparativos (Harvey y Pagel (1991); ver Hurlbert (1984) para una discusión general del fenómeno de pseudorreplicación). Las especies individuales dentro de cada taxón o clado son pseudorreplícas por estar relacionadas a través de su filogenia. El método comparativo

filogenético (revisiones mayores se encuentran en Harvey y Pagel 1991, Eggleton y Vane-Wright 1994, Martins 1996), provee varias técnicas especialmente diseñadas para transformar los datos originales (i.e., latitud/altitud y tamaño de rangos geográficos de especies individuales) en observaciones independientes. Se destacan, por su aplicabilidad, el método de autorregresión filogenética (Cheverud et al. 1985, Gittleman y Kot 1990), y de los contrastes independientes (Felsenstein 1985, Purvis y Rambaut 1995). En Gittleman y Luh (1992, 1994) y Purvis, Gittleman y Luh (1994) se compara en detalle la aplicación general de estos dos métodos y se analizan sus ventajas y desventajas.

Tanto el modelo autorregresivo (Gittleman y Kot 1990), como el modelo de los contrastes independientes (Felsenstein 1985, Purvis y Rambaut 1995) pueden utilizarse para combinar los datos cuantitativos continuos (e.g., medidas de extensión de rangos geográficos, latitud, altitud) con la información filogenética o taxonómica. El modelo autorregresivo (para una descripción formal consultar Gittleman y Luh 1992, 1994) está basado en la estadística utilizada para el análisis de problemas de autocorrelación espacial. Divide la variación de un carácter (e.g., tamaño de rango geográfico) en un componente filogenético y otro residual específico, que es independiente de la filogenia. Se asume que el componente residual refleja el efecto de la selección natural. Consecuentemente, el efecto Rapoport debe probarse sobre la base de este componente.

Un pre-requisito en el modelo autorregresivo es probar la existencia de correlación filogenética; si ésta es no significativa, es estadísticamente lícito usar las especies individuales como puntos independientes para medir la correlación entre el tamaño de los rangos geográficos y la latitud/altitud (Gittleman y Kot 1990, Gittleman y Luh 1992, 1994, Purvis et al. 1994). El programa estadístico 'Phylogenetic Autocorrelation' (abreviado PA) desarrollado por Luh, Gittleman y Kot está diseñado para diagnosticar y remover efectos filogenéticos. PA aplica el índice de Moran (I), que es un coeficiente de correlación producto-momento, para medir la correlación filogenética en un conjunto de datos comparativos cuantitativos continuos. PA comienza computando la correlación filogenética en el nivel más bajo de la jerarquía taxonómica (dentro de géneros), luego en el nivel siguiente (e.g., subfamilia o familia) y, así sucesivamente, hasta el nivel taxonómico más alto considerado. Relaciones significativas se obtienen con valores de I cercanos a +1 ó -1.

PA estandariza los valores de I dividiéndolos por I_{\max} para poder comparar los resultados obtenidos entre distintos linajes. Los valores de I/I_{\max} se calculan para cada nivel taxonómico considerado y se grafican para elaborar un correlograma filogenético que permite detectar la extensión y localización de la autocorrelación filogenética en la jerarquía taxonómica. PA provee los valores de I/I_{\max} junto con los valores de otro estadístico z. Existe correlación filogenética significativa cuando al menos uno de los valores de z es mayor que 1.96 (i.e., autocorrelación filogenética observada para $p < 0.05$) (consultar fórmulas y detalles del procedimiento estadístico en Gittleman y Kot 1990, ver también Gittleman y Luh (1992, 1994)).

Existen escasos ejemplos empíricos que apliquen la técnica de autocorrelación filogenética al estudio de los patrones espaciales en los rangos geográficos. Price et al. (1997) calculan un coeficiente de autocorrelación filogenética para medir si existe una asociación entre la distancia filogenética y hábitos ecológicos (incluyendo posición geográfica) en especies de paseriformes Paleárticos del género *Phylloscopus*.

El modelo CAIC (Comparative Analysis by Independent Contrasts: Purvis y Rambaut 1995) permite aplicar el método de los contrastes independientes de Felsenstein (1985) para analizar la relación rango geográfico: latitud/altitud, usando el método de Pagel (1992) para filogenias no-resueltas. Sobre la base de la filogenia o taxonomía del grupo estudiado, el método de Felsenstein particiona la variancia en partes independientes, y da a estas partes la misma variancia esperada, como se requiere en los análisis de regresión y correlación corrientes (Purvis y Rambaut 1995, Harvey y Pagel 1991). CAIC calcula las diferencias (=contrastos) en los valores de las variables analizadas entre pares adyacentes de nodos o taxones terminales en un árbol filogenético. Debido a que dos contrastes nunca comparten las mismas ramas del árbol, ellos son estadísticamente independientes. Por ejemplo, para cuatro taxones A-D con el siguiente arreglo filogenético: ((A B) (C D)), existen tres contrastes independientes. Las especies A y B han divergido a partir (de un ancestro a'_{AB}), por lo cual cualquier diferencia entre ellas $d_{AB}=(A-B)$ ha ocurrido desde entonces y

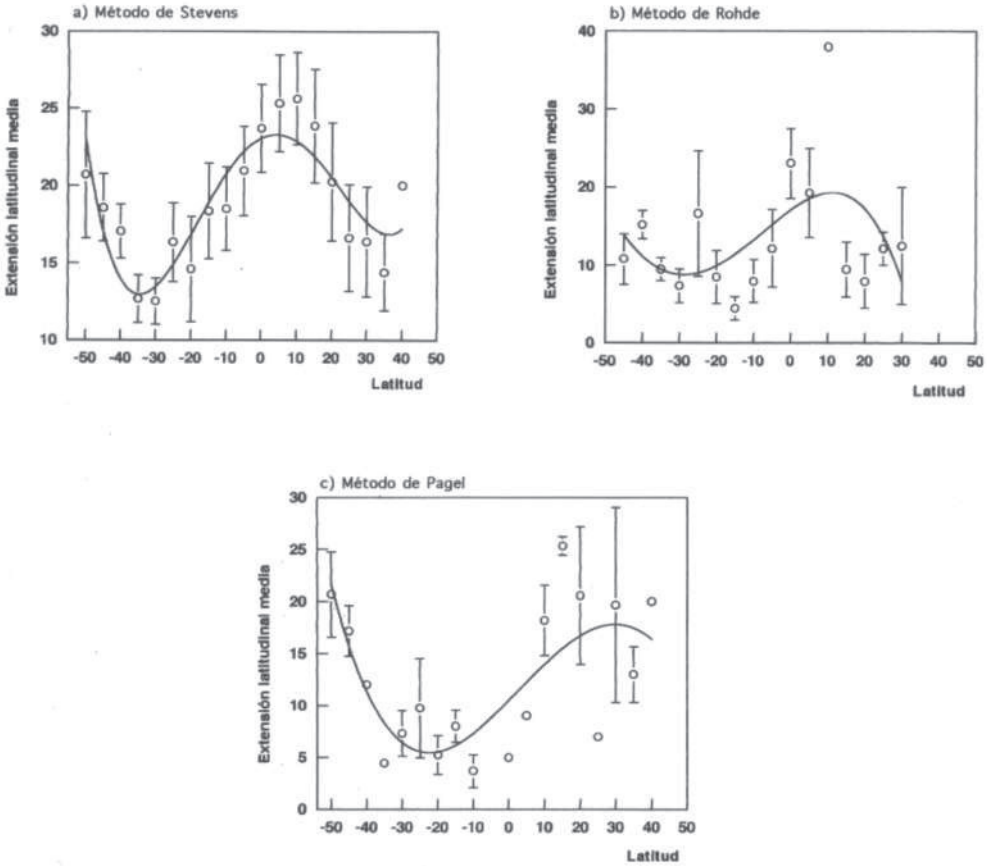


Figura 1. Relación entre la latitud y la extensión latitudinal media de las especies de tortugas americanas aplicando los métodos de Stevens (a), Rohde (b) y Pagel (c). Las latitudes negativas están en el hemisferio N. Los tamaños de las muestras de izquierda a derecha son: a) 8, 20, 26, 39, 41, 24, 19, 22, 28, 22, 19, 13, 13, 12, 13, 8, 8, 5, 1; b) 3, 8, 22, 10, 5, 10, 2, 9, 6, 8, 4, 1, 2, 3, 5, 2; c) 8, 12, 6, 15, 8, 4, 8, 6, 7, 1, 1, 5, 3, 7, 1, 3, 4, 1.

Figure 1. Relationship between latitude and mean latitudinal extent of species of American turtles applying Stevens's (a), Rohde's (b) and Pagel's (c) methods. Negative latitudes are in the northern hemisphere. Sample sizes from left to right are: : a) 8, 20, 26, 39, 41, 24, 19, 22, 28, 22, 19, 13, 13, 12, 13, 8, 8, 5, 1; b) 3, 8, 22, 10, 5, 10, 2, 9, 6, 8, 4, 1, 2, 3, 5, 2; c) 8, 12, 6, 15, 8, 4, 8, 6, 7, 1, 1, 5, 3, 7, 1, 3, 4, 1.

es independiente de la filogenia. Un segundo contraste se identifica entre las especies C y D, $d_2=(C-D)$, que han divergido a partir de un ancestro b'_{CD} . Los valores de los nodos, a'_{AB} y b'_{CD} , se calculan como un promedio de los valores de taxones terminales A-B y C-D respectivamente, y el tercer contraste es la diferencia entre los ancestros $d_3=(a'_{AB}-b'_{CD})$.

A diferencia del modelo autorregresivo, LAIC no requiere probar estadísticamente la existencia de correlación filogenética *a priori*. Consultar Felsenstein (1985), Purvis y Rambaut (1995), Harvey y Pagel (1991), Gittleman y Luh (1992) para una descripción exhaustiva y formal del modelo. Garland, Harvey y Ives (1992) discuten muchos aspectos de análisis comparativos usando análisis de contrastes independientes. Estudios que ponen a prueba el efecto Rapoport sobre contrastes independientes incluyen: Letcher y Harvey (1994); Blackburn y Gaston (1996);

Cowlshaw y Hacker (1997); Ruggiero y Lawton (1998). Un enfoque similar se presenta en Pagel et al. (1991).

Ejemplo de aplicación

Aunque, en lo personal, estoy en desacuerdo con brindar prescripciones metodológicas estrictas, a continuación sugiero una serie de ideas y pasos metodológicos básicos para el desarrollo de un trabajo práctico que puede ser ensayado por estudiantes de grado y postgrado. Iverson (1992) ha compilado datos de distribución geográfica, taxonomía y filogenia para un total de 257 especies de tortugas en todo el globo. La idea básica es partir de un objetivo general relativamente simple: poner a prueba el efecto Rapoport en el ensamble de especies de tortugas terrestres y de agua dulce americanas ($N=100$; marinas excluidas), cuya distribución se extiende entre los 50°N y 42°S (Iverson 1992). Con esta información, es posible analizar el gradiente latitudinal en el tamaño de los rangos geográficos de las especies aplicando distintos métodos de análisis y estimación de rangos geográficos. Esto permite discutir algunos de los conceptos y dificultades metodológicas comentados arriba, y su influencia sobre los resultados. He intercalado en el texto algunas preguntas que pueden ser de utilidad para motivar la discusión y reflexión en clase.

1. Razonamiento inicial El patrón de Rapoport predice un incremento latitudinal progresivo en el tamaño de los rangos geográficos en ambos subcontinentes, que sea independiente de efectos geométricos o filogenéticos. En cambio, si el tamaño de los rangos geográficos de las especies se explica por el efecto de la geometría del continente, esto predice un incremento del tamaño de los rangos geográficos de las tortugas en altas latitudes de América del Norte y un decrecimiento al sur de América del Sur.

2. Toma de datos

Iverson presenta mapas de puntos, donde se registran las localidades de colección de cada especie sobre la base de colecciones de museos y la literatura. Para estimar el tamaño del rango latitudinal de cada especie individual, se registra la latitud de las localidades de colección más extremas de cada especie. La diferencia entre los extremos norte y sur de la distribución geográfica de cada especie es la extensión latitudinal de cada especie.

Preguntas para la reflexión y discusión:

Sobre la base de los mapas publicados por Iverson (1993)

- ¿Qué otras medidas de estimación de rango geográfico podrían emplearse para probar el efecto Rapoport?

- Utilizar medidas areales de extensión (i.e., incorporar información acerca de la variación longitudinal en la distribución geográfica de especies): ¿ofrecería alguna ventaja metodológica para poner a prueba el patrón?

3. Puesta a prueba del efecto Rapoport.

Efecto de los distintos métodos de estimación de rango geográfico. Los datos de distribución geográfica de las tortugas americanas permiten mostrar la influencia de los distintos métodos empleados para medir el efecto Rapoport: a) de Stevens, b) del punto medio de Rohde y c) del punto más distante de Pagel.

Un primer análisis basado en el método de Stevens (1989) no detecta el efecto Rapoport en América del Sur. En cambio, la extensión latitudinal media de las especies se incrementa con la latitud en América del Norte, al norte de los 30°N (Figura 1a). Estos datos no son susceptibles de ser analizados por pruebas estadísticas corrientes. La significación estadística puede conocerse aplicando los otros dos métodos (Figuras 1b y 1c), aunque los resultados se ven afectados por el método empleado. Aplicando el método de Rohde los datos contradicen el efecto Rapoport, mientras que usando el método de Pagel el patrón se verifica en el hemisferio norte (Tabla 1).

Preguntas para la reflexión y discusión:

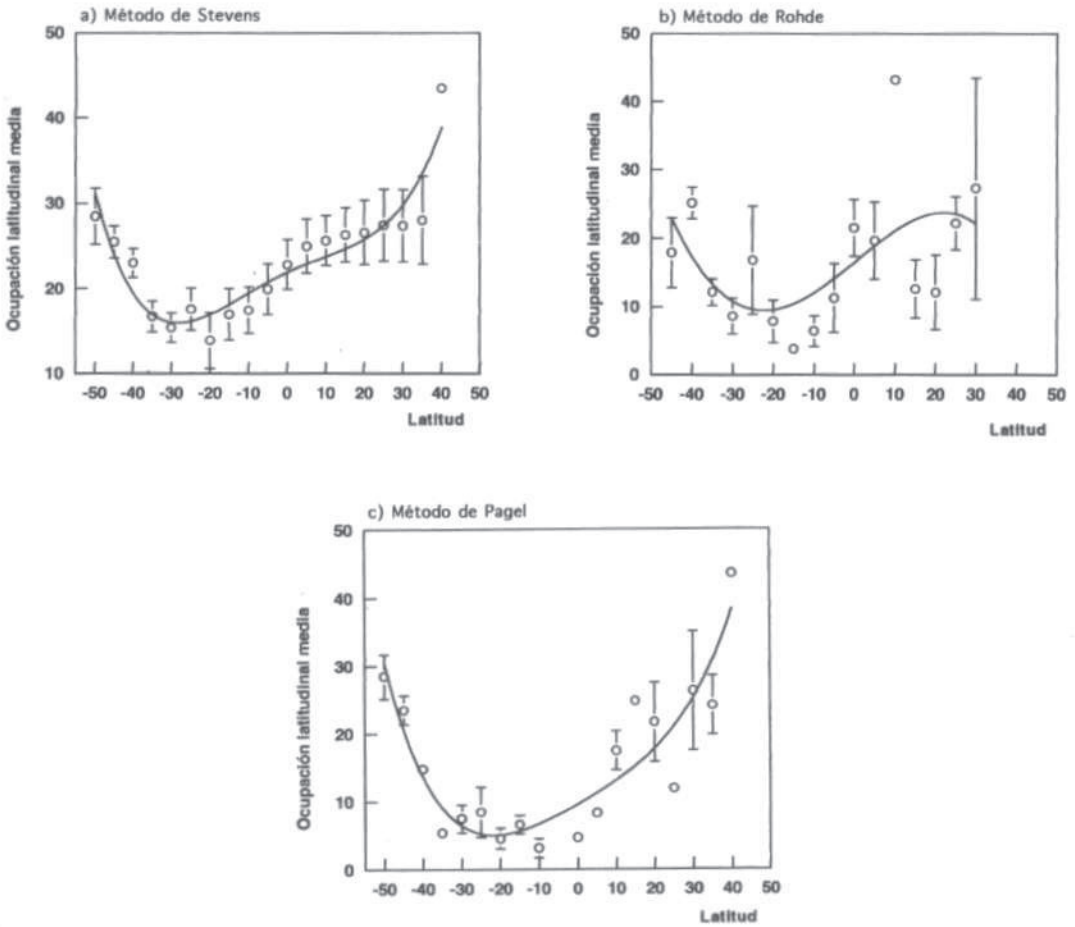


Figura 2. Relación entre la latitud y la ocupación latitudinal media de las especies de tortugas americanas aplicando los métodos de Stevens (a), Rohde (b) y Pagel (c). Las latitudes negativas están en el hemisferio N. número de muestras en Fig. 1.

Figure 2. Relationship between latitude and mean latitudinal occupancy of species of American turtles applying Stevens's (a), Rohde's (b) and Pagel's (c) methods. Negative latitudes are in the northern hemisphere. Sample sizes as in Fig. 1

- ¿Es posible extraer una interpretación de los resultados en este punto?.
- ¿De que manera artefactos relacionados con la geometría del continente podrían introducir sesgos sobre los resultados en el hemisferio N? ¿y en el hemisferio S?

Prueba del efecto Rapoport controlando por el efecto de la geometría del continente. El borde del continente no representa un problema para estudiar la variación latitudinal de los rangos geográficos de las especies analizadas, ya que ninguna se extiende hasta tocar los extremos norte y sur del continente americano. Sin embargo, es necesario repetir los análisis controlando por los efectos confundidos de la geometría del continente, porque un patrón consistente con el efecto Rapoport podría estar enmascarado por la geometría del continente sudamericano en el hemisferio sur. Similarmente, el 'patrón' positivo observado en el hemisferio norte es el favorecido por la geometría de América del Norte.

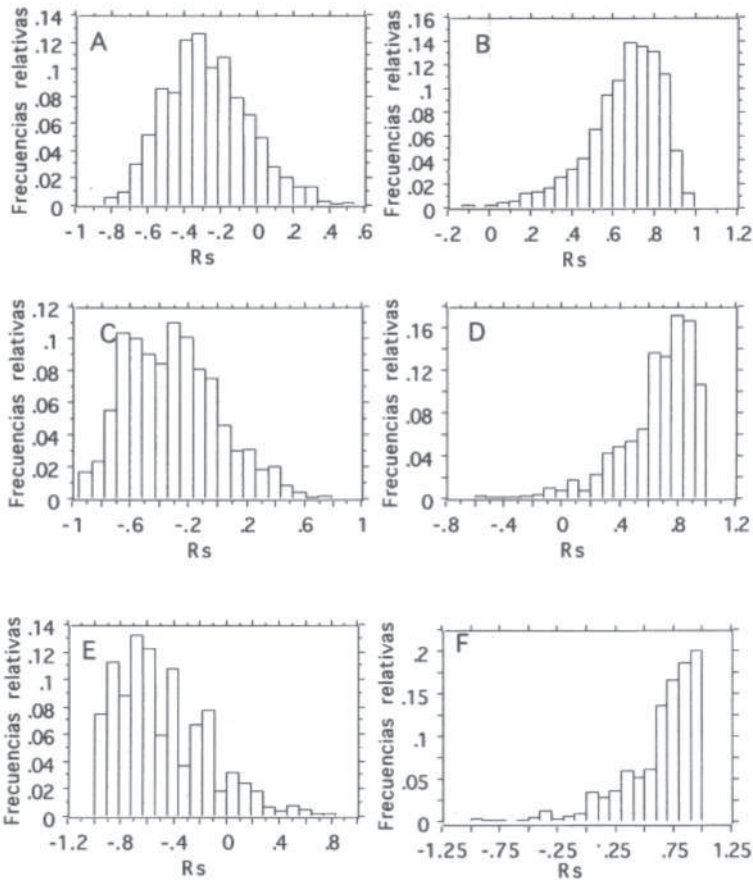


Figura 3. Distribuciones de frecuencias de Coeficientes de Correlación por Rangos de Spearman (R_s) para la relación entre la latitud y la extensión latitudinal de 100 rangos geográficos aleatorios. A y B= bandas totales; C y D=hemisferio N; E y F=hemisferio S.

Figure 3. Frequency distributions of Random Spearman Rank Correlation Coefficients (R_s) for the relationship between latitude and the latitudinal extent of 100 random geographic ranges. A y B=total bands; C y D=northern hemisphere; E y F=southern hemisphere.

Transformación de los datos originales: Una forma sencilla de controlar por el efecto de la geometría del continente es transformar los datos de extensión a ocupación; esto es, medir la proporción de continente ocupado en cada latitud. Se puede asumir que la distribución latitudinal máxima de las especies, i.e., sin considerar la existencia de barreras, físicas, biológicas o climáticas, se puede extender entre los 72°N en el extremo norte de América del Norte continental y los 55°S en el extremo austral de América del Sur continental. La localización de los rangos geográficos de las especies (la posición de los puntos medios latitudinales a lo largo del gradiente latitudinal) sirve para estimar las extensiones potenciales de cada especie. Para cada punto medio latitudinal, la extensión latitudinal potencial es la diferencia entre los límites norte y sur máximos posibles. El cociente entre la extensión latitudinal real y potencial de cada especie $\times 100$ define la ocupación latitudinal de cada especie. Este enfoque es análogo al empleado en Ruggiero y Lawton (1998). En este ejercicio práctico, se promedian los valores de ocupación de las especies individuales aplicando los métodos de Stevens, Rohde y Pagel.

Los tamaños de rangos geográficos transformados a valores de ocupación revelan que la proporción de continente ocupado por las especies se incrementa con la latitud en ambos subcontinentes. Sin embargo, el gradiente no está centrado en el ecuador sino alrededor de los 20°N (Figura 2) y el patrón es significativo al sur del ecuador sólo cuando se aplica el método de Pagel (Tabla 1).

Preguntas para la reflexión y discusión:

- ¿Es posible extraer una conclusión de los resultados en este punto?
- ¿Es posible elaborar una explicación general para entender la variación en el tamaño de los rangos geográficos de las especies en ambos hemisferios?
- Lea el trabajo de Stevens (1989) poniendo especial atención al enunciado de la ‘hipótesis de la favorabilidad climática’. Dado que las tortugas americanas han mostrado que los rangos geográficos de las especies son mínimos alrededor de los 20°N ; qué implicancias tiene este resultado en el contexto de esa hipótesis?

Desarrollo de un modelo nulo aleatorio: Lyons y Willig (1997) han mostrado que los resultados obtenidos por métodos de Rohde y Pagel están afectados por sesgos sutiles que sólo quedan en evidencia mediante el desarrollo de modelos de simulación como se muestra a continuación.

La construcción de un modelo aleatorio simple para probar la significación de la asociación entre la latitud y la extensión latitudinal de las 100 especies de tortugas americanas involucra varios pasos. Primero, se generan 100 valores al azar, entre 72°N y 55°S, que asigno como puntos latitudinales medios aleatorios de cada especie. Esta información se combina con otros 100 valores, generados al azar entre 0.5 y 127 (por definición, estos son los tamaños mínimos y máximos posibles de extensión latitudinal de una especie), que asigno como tamaños aleatorios de los rangos geográficos de cada especie. Aquellos rangos geográficos centrados a altas latitudes que, por efectos del azar, exceden los límites de los bordes continentales son corregidos para simular el efecto del borde continental. Esto implica truncar sus extremos norte y sur en la misma medida para mantener las relaciones de simetría entre el centro y los bordes en esos rangos geográficos. Estos datos permiten generar una distribución de frecuencias de tamaños de rangos geográficos aleatoria en cada latitud. El proceso se repite 1000 veces y aplicando los métodos de Rohde y Pagel sobre estas distribuciones se calculan los coeficientes de correlación aleatorios para ser contrastados con los coeficientes de correlación reales. El nivel de probabilidad de los coeficientes de correlación reales se obtiene comparando su valor con la correspondiente función de distribución de probabilidad de los coeficientes de correlación obtenidos en las simulaciones. La prueba es a dos colas: un coeficiente es significativo si ocurre en el 2.5% superior o inferior de cada distribución. Debe tenerse en cuenta que la delimitación de la zona de rechazo se ve afectada por el número de repeticiones involucradas en la construcción de las funciones de distribución de probabilidad (ver e.g., Lyons y Willig 1997); 1000 es un número mínimo de iteraciones considerado válido en análisis de aleatorización (e.g., Crowley 1992).

La Figura 3 resume los resultados y, muy claramente, muestra los sesgos de los métodos sobre los resultados: las modas de las distribuciones de frecuencias están corridas hacia los valores positivos cuando se aplica el método de Pagel y hacia los negativos al aplicar el método de Rohde (ver también Lyons y Willig 1997). La localización de los coeficientes de correlación reales en estas funciones de densidad de probabilidad (Figura 3) indica que no existen tendencias latitudinales significativas de variación en el tamaño de los rangos geográficos de las tortugas americanas (Tabla 1). Nótese las diferencias en las conclusiones al comparar estos resultados con los valores de la Tabla 1.

Preguntas para la reflexión y discusión:

- Lea atentamente el trabajo Lyons y Willig (1997): ¿de qué manera podrían desarrollarse otros modelos de simulación (p.ej. pseudo-aleatorios) para el mismo conjunto de datos analizados? ¿Cree Ud que podrían modificarse los resultados?

Tabla 1. Coeficientes de correlación por rangos de Spearman (R_s) entre la extensión latitudinal y la ocupación media de las especies de tortugas americanas y la latitud para cada uno de los hemisferios y para ambos combinados (bandas totales). Las especies con rangos geográficos centrados en el ecuador fueron excluidas de los análisis por hemisferio. Para el caso de extensión latitudinal se muestra entre paréntesis el nivel probabilidad (P) obtenido a partir de funciones de densidad de probabilidad para coeficientes de correlación generados a partir de simulaciones aleatorias de extensión latitudinal y punto latitudinal medio (ver Figura 3). Se destacan las tendencias significativas consistentes con el efecto Rapoport. N: número de intervalos de latitud; P:nivel de probabilidad.

Table 1. Spearman Rank Correlation Coefficients (R_s) of the relationship between latitude and mean latitudinal extent and latitudinal occupancy of species of American turtles for each hemisphere and for the globe (total bands). Species with ranges centred at the equator were excluded from the analyses by hemisphere. P values in brackets were obtained from probability density functions for correlation coefficients generated by random simulations of latitudinal extent and location (see Figure 3). Significant trends supporting the Rapoport effect are in bold. N: number of latitudinal intervals; P:probability level.

	Bandas totales			Hemisferio N			Hemisferio S		
	R_s	N	P	R_s	N	P	R_s	N	P
Extension latitudinal									
de Rohde	-0.21	16	0.43 (0.62)	0.28	9	0.46 (0.54)	-0.43	6	0.40 (0.59)
de Pagel	0.34	18	0.16 (0.07)	0.75	9	0.02 (0.56)	0.09	8	0.82 (0.08)
Ocupación latitudinal									
de Rohde	0.14	16	0.6	0.73	9	0.02	0.09	6	0.87
de Pagel	0.56	18	0.02	0.85	9	0.004	0.71	8	0.05

Prueba del efecto Rapoport controlando por el efecto de la filogenia. Aplicación de la técnica de autocorrelación filogenética: Las especies se clasifican en géneros y familias siguiendo a Iverson (1992). Se calculan los valores de I/Imáx para tres niveles taxonómicos: orden, familia y género, y sobre tres atributos geográficos: punto latitudinal medio, extensión y ocupación latitudinal. Cabe destacar que al aplicar técnicas comparativas sobre información taxonómica se asume que los taxones, e.g., todos los géneros analizados, son monofiléticos y han divergido al mismo tiempo (supuesto no siempre válido: ver Harvey y Pagel 1991 y Gittleman y Luh 1994 para una discusión). PA no puede aplicarse cuando hay categorías monotípicas, ie. debe haber por lo menos dos especies en cada género, dos géneros en cada familia, etc. Por este motivo, en este trabajo se excluyen once especies de este análisis. La muestra de especies restantes es todavía demasiado grande (N=90) como para poder aplicar PA sin problemas. Para disminuir el número de observaciones en cada corrida del programa clasifico las especies pueden clasificarse en dos grupos, según la localización de sus centros de distribución geográfica sea (i) en el hemisferio S (N=26), o (ii) en el hemisferio N (N=64).

PA sugiere que, en el caso de las tortugas americanas, es lícito usar los tamaños (extensión y ocupación) de los rangos geográficos de las especies individuales para poner a prueba el efecto Rapoport (Figura 4). PA no detecta efectos filogenéticos sobre los puntos latitudinales medios y la extensión y ocupación latitudinal de las especies con rangos geográficos centrados en el hemisferio sur (Figuras 4b, 4d y 4f). Similarmente, tampoco son influenciadas la extensión y ocupación latitudinal de especies con rangos centrados en el hemisferio N (Figuras 4c y 4e). La aplicación del modelo autorregresivo sobre estas variables podría conducir a resultados erróneos. Sin embargo, todavía existe una razón por la cual es conveniente aplicar otra técnica comparativa. Existe un efecto significativo de la filogenia sobre la localización de los puntos medios latitudinales de especies congénicas. En el hemisferio N, los rangos geográficos de los congéneres tienden a estar centrados a la misma latitud (Figura 4a). Para controlar este efecto al poner a prueba el efecto Rapoport se aplica el modelo CAIC.

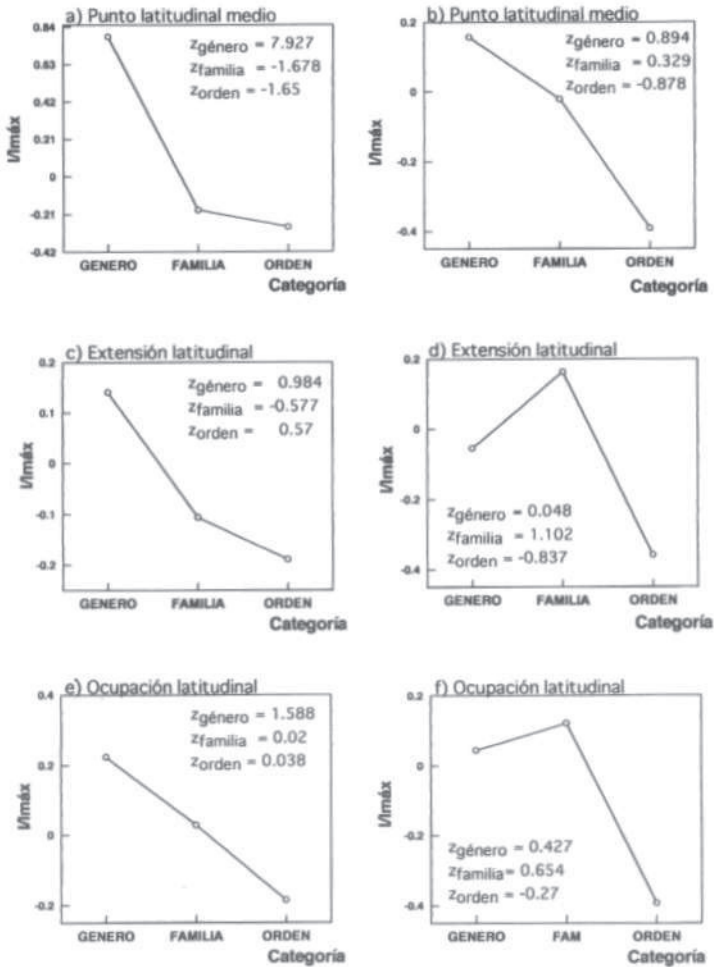


Figura 4. Correlogramas filogenéticos para diagnosticar patrones de cambio filogenético en el punto medio latitudinal (a-b), la extensión (c-d) y ocupación latitudinal (e-f) de especies de tortugas americanas con rangos geográficos centrados en el hemisferio N (a,c,e) y S (b,d,f).

Figure 4. Phylogenetic correlograms to diagnose patterns of phylogenetic change in the latitudinal midpoint (a-b), the latitudinal extent (c-d) and occupancy (e-f) of species of american turtles whose ranges centred in the northern (a,c,e) and southern (b,d,f) hemispheres.

Aplicación del modelo CAIC: CAIC permite combinar los datos de distribución geográfica con la información filogenética presentada en Iverson (1992). Primero, se examina la relación entre los contrastes en el punto latitudinal medio y los contrastes en la extensión y ocupación latitudinal de las 100 especies de tortugas consideradas como un único conjunto de datos. Luego, se dividen los datos de especies con rangos centrados en el hemisferio N y S, y se aplica CAIC separadamente sobre los datos correspondientes a cada hemisferio. Las relaciones filogenéticas entre las especies estudiadas se establecen por simple combinación y amalgama de las filogenias presentadas en Iverson (1992). Asumiendo un modelo puntuacional de cambio evolutivo, CAIC fija todas las ramas del árbol a un mismo valor inicial arbitrario (Purvis y Rambaut 1994). Esto es equivalente a suponer que cambios en la localización y tamaño de los rangos geográficos ocurren solamente cuando ocurre cladogénesis. Las tres variables analizadas son log-transformadas previo al análisis, para que su distribución pueda modelarse como un proceso de 'random walk' (ver Purvis y Rambaut 1994).

Antes de examinar las relaciones entre las variables distribucionales es necesario probar si se cumplen los supuestos del modelo. En particular, el modelo de Felsenstein (1985), asume un

modelo de cambio evolutivo de tipo Browniano, que implica que la variancia esperada de los contrastes de taxones lejanamente emparentados es mayor que la variancia esperada de los contrastes entre taxones hermanos. Este supuesto se cumple si las pendientes de regresión de los valores absolutos de los contrastes de cada variable sobre los valores estimados en los nodos no difieren significativamente de cero (Purvis y Rambaut 1994). El análisis de contrastes indica que solamente la ocupación latitudinal de las tortugas americanas, puede modelarse satisfactoriamente como un proceso de 'random walk' (punto latitudinal medio: $a=0.531$, $b=-0.327$; $F=63.998$; $P<0.0001$; extensión latitudinal: $a=0.165$, $b=-0.182$, $F=4.905$, $P=0.030$; ocupación latitudinal: $a=0.179$, $b=-0.128$, $F=2.293$, $P=0.135$). Consecuentemente, conviene analizar los datos aplicando CRIC sin asumir ningún tipo de cambio evolutivo.

El modelo, cuyo único supuesto es la independencia de las ramas del árbol (ver Purvis y Rambaut 1994, 1995; el algoritmo se describe en Burt 1989), produce 36 contrastes independientes. Bajo la hipótesis nula de que la evolución del tamaño de los rangos geográficos no está correlacionado con la latitud, la predicción es que la mitad de los contrastes serán negativos y la mitad positivos. Una prueba U de Mann-Whitney aplicada sobre las medianas de los contrastes de extensión ($U=145$, $P=0.601$) y ocupación latitudinal ($U=147$, $P=0.646$) no rechaza esta hipótesis. Se concluye que las tortugas americanas no convalidan el efecto Rapoport cuando se aplica este método. Resultados similares se obtienen aplicando CAIC sobre especies centradas en el hemisferio norte (ocupación latitudinal: $U=89$, $P=0.311$; extensión latitudinal: $U=109$, $P=0.839$, número de contrastes=31) y sur (ocupación latitudinal: $U=6$, $P=0.355$; extensión latitudinal: $U=4$, $P=0.827$, $N=6$).

Preguntas para la reflexión y discusión:

- En este trabajo se han aplicado dos técnicas de comparación filogenética combinando, alternativamente, los datos comparativos con la información taxonómica y filogenética de las especies estudiadas. ¿Cuáles son las relaciones entre taxonomía y filogenia? ¿Existe alguna razón que justifique el uso preferible de la información filogenética (en lugar de la taxonómica) al aplicar técnicas comparativas?

Conclusiones

En este trabajo he mostrado cómo el efecto Rapoport puede utilizarse para mostrar tres aspectos analíticos claves que son objeto de discusión actual en macroecología. Varios de los problemas implícitos en estudios macroecológicos se han hecho bien evidentes sólo a partir de mediados de la década de los noventa, y son actualmente motivo de amplio análisis (una discusión general del tema se encuentra en Blackburn y Gaston (1998) y, para el caso particular del efecto Rapoport, ver también Gaston et al. (1998a y b), Cowlshaw y Hacker (1998). Como en esta disciplina las posibilidades de experimentación son limitadas o nulas, su enfoque de trabajo se asemeja más al de otras ciencias observacionales -e.g., astronomía- que a la gran mayoría de la ecología actual (Blackburn y Gaston 1998a y b). Todas las técnicas de observación y cuantificación que disponemos actualmente en este campo -y en particular para estudiar el patrón de Rapoport- tienen, en mayor o menor medida, limitaciones. Algunos métodos pueden producir artefactos o sesgar los resultados de nuestros análisis como se ha visto en este trabajo. Otros, como la aplicación del método filogenético comparativo-son útiles para cierto tipo de problema específicos -i.e., eliminar el problema de correlación filogenética-. Sin embargo, los efectos filogenéticos no son los únicos efectos confundidos al estudiar el patrón de Rapoport.

El ejemplo analizado en este trabajo muestra la sensibilidad de los resultados a los distintos métodos de análisis. Los datos de distribución de las tortugas del Nuevo Mundo sugieren que la hipótesis más parsimoniosa para entender la variación latitudinal en los tamaños de los rangos geográficos de las especies involucra a las restricciones que la geometría de las masas continentales ejercen sobre los patrones de distribución. Sin embargo, una conclusión diferente podría haberse extraído de mi análisis si éste hubiera involucrado solamente la aplicación del método de Pagel.

Esto alerta en contra de poner a prueba el fenómeno Rapoport utilizando un único enfoque de trabajo. Al igual que ocurre en otras áreas de la ecología (e.g., Diamond 1986) el estudio de los gradientes geográficos en el tamaño de los rangos geográficos de las especies se ve beneficiado por la aplicación simultánea de varios tipos de análisis. Esto permite convalidar aquellas tendencias que surgen repetidamente luego de la aplicación de técnicas diferentes y lleva a sospechar de aquellos ‘patrones’ que aparecen sólo cuando se aplica una determinada metodología.

Algunos de los problemas metodológicos analizados en este trabajo han sido el producto de indefiniciones o ambigüedades en el enunciado original del patrón. Por ejemplo, Rapoport (1975, 1982) sugirió que la forma del continente podría determinar el mayor tamaño de las áreas geográficas de las especies que habitan altas latitudes en América del Norte. Sin embargo, no ahondó en mayores consideraciones metodológicas acerca de cómo medir la amplitud geográfica de las especies. Luego Stevens (1989, 1992a, 1996) enfatizó únicamente el papel de la estacionalidad climática y, sin considerar los efectos de la geometría continental, sugirió dos restricciones metodológicas para poner a prueba el patrón: (1) los taxones deben ser lo suficientemente ricos en especies como para permitir una comparación estadística y (2) sus rangos geográficos deben estar igualmente bien conocidos en todas las latitudes que se comparan para evitar ‘sesgos de muestreo’ (Stevens 1989, 1992a). Tal vez, si en esos primeros trabajos se hubieran hecho más explícitas las consecuencias de medir el tamaño absoluto vs. el tamaño relativo de los rangos geográficos, esto hubiera ahorrado mucho camino en la discusión que siguió después en torno a la presencia de artefactos relacionados con la geometría del continente.

Otros problemas metodológicos han derivado de la extensión o extrapolación del enunciado de la regla. Es interesante que Rapoport (1975, 1982) comparó el tamaño y posición relativa de los rangos geográficos entre taxones estrechamente emparentados (=subespecies de una misma especie) (ver pág. 50 del presente trabajo). Todos los estudios posteriores (con excepción del trabajo de Price et al. 1997) se apartan de este enfoque. Resulta lógico pensar que si existe algún efecto de selección hacia mayor tolerancia climática en especies que habitan altas latitudes, la correlación positiva entre el tamaño de los rangos geográficos y la latitud podría observarse a distintas escalas taxonómicas - i.e. desde especies y subespecies estrechamente relacionadas a familias de un mismo orden o, aún, manifestarse en un taxón de rango superior (e.g., aves o mamíferos). De hecho, el patrón de Rapoport ha sido verificado en grandes ensambles de especies (ver cuadro comparativo en Gaston et al. 1998a). Sin embargo, si los investigadores no hubieran extrapolado el patrón más allá de la comparación entre subespecies, esto habría conducido al desarrollo de pruebas del efecto Rapoport libres de efectos filogenéticos.

El efecto Rapoport es una teoría simple que a lo largo del tiempo ha probado ser inexacta. Esto implica que ha sido falsificada repetidas veces: tomando en cuenta un total 50 trabajos publicados en el tema, y que 31 de ellos sustentan el efecto Rapoport, la tasa de excepción para este patrón es 38%; el porcentaje de excepción aumenta (48%) si sólo se consideran aquellos análisis que han solucionado los problemas de autocorrelación espacial (datos básicos tomados de Gaston et al. (1998a) y Cowlshaw y Hacker (1998)). Otras de las así llamadas ‘reglas’ ecogeográficas también han probado ser inexactas (e.g., regla de Bergmann, tasa de excepción 68%; de Allen: 36%) (Peters, 1991). Sin embargo, por diversas razones el interés en estos temas sigue subsistiendo en la literatura actual. Gaston et al. (1998a) señalan que, en realidad, el interés es histórico más que actual. Peters (1991) cree que la durabilidad de las reglas ecogeográficas se debe a que existen explicaciones biológicas fuertes y que resultan aparentemente muy lógicas para explicar estos patrones, y también para ‘acomodar’ las excepciones dentro del marco teórico.

El efecto Rapoport puede asumirse como una hipótesis inicial de trabajo para poner a prueba al tratar de identificar patrones en la distribución geográfica de las especies a escala continental. Aun cuando se compruebe que los datos contradicen las predicciones del efecto Rapoport, ese primer paso es útil para elaborar una explicación alternativa sobre la variación en el tamaño de los rangos geográficos de las especies encontrada en la naturaleza.

Agradecimientos. A E.M. Lopasso por haber diseñado un programa ad-hoc que aceleró muchísimo el sorteo de los tamaños de rangos geográficos de las especies para la elaboración del modelo nulo aleatorio. Dos revisores anónimos y M. Oesterheld ofrecieron valiosos comentarios para mejorar este trabajo. El CONICET, la Universidad Nacional del Comahue y la ANPCyT han brindado financiamiento para poder completar este trabajo.

Bibliografía

- Arroyo, K.M.T., M. Riveros, A. Peñaloza, L. Cavieres y A.M. Faggi. 1996. Phytogeographic relationships and regional richness patterns of the cool temperate rainforest flora of southern South America. Pp. 134-172. En: Lawford, R.G., P.B. Alaback y E. Fuentes (eds.) High-latitude rainforests and associated ecosystems of the west coast of Americas. Springer-Verlag, New York.
- Auerbach, M. y A. Shmida. 1987. Spatial scale and determinants of plant species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 2:238-242.
- Blackburn, T. M. y K.J. Gaston. 1996. Spatial patterns in the geographic ranges of bird species in the New World. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London*, B351:897-912.
- Blackburn, T.M. y K.J. Gaston. 1998. Some methodological issues in macroecology. *The American Naturalist* 151:68-83.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago. 269 pp.
- Brown, J. H. y B.A. Maurer. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243:1145-1150.
- Burt, A. 1989. Comparative methods using phylogenetically independent contrasts. Pp. 33-54. En: Harvey, P.H. y L. Partridge (eds.). *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Cheverud, J., M. Dow y W. Leutenegger. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic restraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 36:914-933.
- Colwell, R.K. y G.C. Hurr. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist* 144:570-595.
- Cowlishaw, G. y J.E. Hacker. 1997. Distribution, diversity, and latitude in African primates. *The American Naturalist* 150:505-512.
- Cowlishaw, G. y J.E. Hacker. 1998. Too much latitude for Rapoport's-rule? *Trends in Ecol. and Evol.* 13:241.
- Crowley, P.H. 1992. Resampling methods for computation-intensive data analysis in ecology and evolution. *Annual Review in Ecology and Systematics* 23:405-447.
- Diamond, J. 1986. Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. Pp 3-22. En: Diamond, J. y T.J. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper and Row, New York.
- Edwards, P.J., R. M. May y N.R. Webb. 1994. *Large-scale ecology and conservation biology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 375 pp.
- Eggleton, P. y R. Vane-Wright. 1994. *Phylogenetics and ecology*. The Linnean Society simposium Series, Number 17. Academic Press, London. 376 pp.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125:1-15.
- France, R. 1992. The North American latitudinal gradient in species richness and geographical range of freshwater crayfish and amphipods. *The American Naturalist* 139:342-354.
- Garland, T.Jr., P.H. Harvey y A.R. Ives. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using independent contrasts. *Systematic Biology* 41:18-32.
- Gaston, K.J. 1991. How large is a species' geographic range? *Oikos* 61:434-438.
- Gaston, K.J. 1994a. *Rarity*. Chapman y Hall, London. 205 pp.
- Gaston, K.J. 1994b. Measuring geographic range sizes. *Ecography* 17:198-205.
- Gaston, K.J. 1996. Species-range-size distributions: patterns, mechanisms, and implications. *Trends in Ecol. and Evol.* 11:197-201.
- Gaston, K.J., T.M. Blackburn y J.I. Spicer. 1998a. Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends in Ecol. and Evol.* 13:70-74.
- Gaston, K.J., T.M. Blackburn y J.I. Spicer. 1998b. Reply to G.Cowlishaw and J.E. Hacker. *Trends in Ecol. and Evol.* 13:242.
- Gittleman, J.L. y M. Kot. 1990. Adaptation: statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Systematic Zoology* 39:227-241.
- Gittleman, J.L. y H.-K. Luh. 1992. On comparing comparative methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:383-404.

- Gittleman, J.L. y H.-K. Luh. 1994. Phylogeny, evolutionary models and comparative methods: a simulation study. Pp. 103-122. En: Eggleton, P. y R. Vane-Wright (eds.) *Phylogenetics and Ecology*. The Linnean Society Symposium Series, Number 17. Academic Press, London.
- Graves, G.R. 1985. Elevational correlates of speciation and intraspecific geographic variation in plumage in Andean forest birds. *Auk* 102:556-579.
- Harvey, P.H. y M. Pagel. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford. 239 pp.
- Hughes, L., E.M. Cawsey y M. Westoby. 1996. Geographic and climatic range sizes of Australian eucalypts and a test of Rapoport's rule. *Global Ecology and Biogeography Letters* 5:128-142.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54:187-211.
- Iverson, J.B. 1992. A revised checklist with distribution maps of the turtles of the World. Privately printed, Richmond Indiana. 363 pp.
- Lawton, J. H. 1996. Patterns in ecology. *Oikos* 75:145-147.
- Lawton, J.H., S., Nee, A.J. Letcher y P.H. Harvey. 1994. Animal distributions: patterns and processes. Pp. 41-58. En: P.J. Edwards, R.M. May y N.R. Webb (eds.) *Large-scale ecology and conservation biology*. The British Ecological Society by Blackwell Science, Oxford. 375 pp.
- Letcher, A.J. y P.H. Harvey. 1994. Variation in geographical range size among mammals of the Palearctic. *The American Naturalist* 144:30-42.
- Levin, R. 1989. Biologists disagree over bold signature of nature. *Science* 244:527-528.
- Lyons, S.K. y M.R. Willig. 1997. Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *Oikos* 79:568-580.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper y Row, New York. 269 pp.
- Martins, E.P. 1996. *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*. Oxford University Press, Oxford. 415 pp.
- Mourelle, C. y E. Ezcurra. 1997. Rapoport's Rule: A comparative analysis between South and North American columnar cacti. *The American Naturalist* 150:131-142.
- Patterson, B.D., V. Pacheco y S. Solari. 1996. Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology, London* 240:637-658.
- Pagel, M.D., R.M. May y A.R. Collie. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The American Naturalist* 137:791-815.
- Peters, R.H. 1991. *A critique for ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 366 pp.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist* 100:33-46.
- Platnick, N.I. 1991. Patterns of biodiversity: tropical vs. temperate. *Journal of Natural History* 25:1083-1088.
- Purvis, A., J.L. Gittleman y H.-K. Luh. 1994. Truth or consequences: accuracy of phylogenetic accuracy on two comparative methods. *Journal of Theoretical Biology* 167:293-300.
- Purvis, A. y A. Rambaut. 1994. *Comparative Analysis by Independent Contrasts (CAIC)*, version 2. Oxford University. 26 pp.
- Purvis A., y A. Rambaut. 1995. *Comparative analysis by independent contrasts (LAIC): an Apple Macintosh application for analysing comparative data*. *Computer Applications in the Biosciences* 11:247-251.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *The American Naturalist* 149:875-902.
- Rapoport, E.H. 1975. *Areografía. Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México. 214 pp.
- Rapoport, E.H. 1982. *Areography. Geographical strategies of species*. The Fundación Bariloche Series. Pergamon Press, Oxford. 269 pp.
- Ricklefs, R.E. y D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago. 414 pp.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527.
- Rohde, K. 1996. Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiversity Letters* 3:10-13.
- Rohde, K., M. Heap y D. Heap. 1993. Rapoport's rule does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness. *The American Naturalist* 142:1-16.
- Rohde, K. y M. Heap. 1996. Latitudinal ranges of teleost fish in the Atlantic and Indo-Pacific Oceans. *The American Naturalist* 147:659-665.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge. 436 pp.

- Roy K., D. Jablonski y J.W. Valentine. 1994. Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: no evidence for "Rapoport's Rule". *Proceedings of the National Academic of Science, USA* 91:8871-8874.
- Ruggiero, A. 1994. Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *Journal of Biogeography* 21:545-559.
- Ruggiero, A. y J.H. Lawton. 1998. Are there latitudinal and altitudinal Rapoport effects in the geographic ranges of Andean passerines birds? *Biological Journal of the Linnean Society* 63:283-304.
- Smith, F.D.M., R.M. May y P.H. Harvey. 1994. Geographical ranges of Australian mammals. *Journal of Animal Ecology* 63:441-450.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist* 133:240-256.
- Stevens, G.C. 1992a. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140:893-911.
- Stevens, G.C. 1992b. Spilling over the competitive limits to species coexistence. Pp. 40-58. En: Elredge, N. (ed.). *Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis*. Columbia University Press, New York.
- Stevens, G.C. 1996. Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. *Journal of Biogeography* 23:149-154.

Recibido: Julio 28, 1998

Aceptado: Mayo 24, 1999