



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

ESTRUCTURA FILOGENETICA DE LAS COMUNIDADES DE ANUROS DE LOS ANDES DEL NORTE Y SU RELACIÓN CON EL GRADIENTE ALTITUDINAL

CARLOS EDUARDO ORTIZ YUSTY

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de ciencias agrarias

Área curricular de bosques y conservación ambiental

Medellín, Colombia

Noviembre 2013

ESTRUCTURA FILOGENETICA DE LAS COMUNIDADES DE ANUROS DE LOS ANDES DEL NORTE Y SU RELACIÓN CON EL GRADIENTE ALTITUDINAL

CARLOS EDUARDO ORTIZ YUSTY

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título
de:

Máster en Bosques y Conservación Ambiental

Director (a):

Joan Gastón Zamora Abrego, PhD

Codirector (a):

Juan Manuel Daza, PhD

Grupo de Investigación:

Ecología y Conservación de Fauna Silvestre

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de ciencias agrarias

Área curricular de bosques y conservación ambiental

Medellín, Colombia

Noviembre 2013

Resumen

Entender como los procesos ecológicos e históricos determinan la diversidad de especies a lo largo de los gradientes ambientales es uno de los grandes desafíos de investigación en ecología. Una de las hipótesis que integra los factores ecológicos y evolutivos para generar predicciones sobre los patrones globales de la diversidad es la hipótesis de conservatismo de nicho, que se puede definir como la retención de caracteres ecológicos a través del tiempo entre clados o especies cercanas. Esta hipótesis ha sido formulada principalmente para explicar los gradientes latitudinales pero sus predicciones también pueden ser probadas a través de gradientes altitudinales. En este estudio se evaluó si el conservatismo de nicho durante la cladogénesis determina los procesos de estructuración de las comunidades de anuros de los Andes del norte, específicamente se puso a prueba si: 1) la estructura filogenética (PSV) y la distancia media a la raíz de la filogenia (MRD) están correlacionados con el clima, 2) la riqueza de especies (SR) está correlacionada con estructura filogenética y la distancia media a la raíz de la filogenia, y 3) si la riqueza de especies se relaciona más fuertemente con la estructura filogenética que con el clima. Se encontró que tanto SR, PSV y MRD mostraron gran variación geográfica a lo largo de los Andes. SR y PSV tienden a disminuir al aumentar la elevación, mientras que MRD tiende a aumentar levemente con la elevación, lo que indica que las comunidades de alta montaña tienden a presentar comunidades de anuros menos ricas, agrupadas filogenéticamente y con especies más derivadas. PSV y MRD se correlacionaron con la temperatura principalmente, lo que concuerda con la primera predicción de la hipótesis de conservatismo de nicho, sin embargo SR no se encuentra determinada por PSV o MRD lo que es contrario a lo esperado por las predicciones 2 y 3. Los resultados obtenidos indican que el clima afecta la diversidad de anuros por diferentes vías y que las dinámicas de nicho durante la especiación establecen la composición de especies de una comunidad, al influir en la estructura filogenética pero no la cantidad de especies que pueden persistir en ella.

Palabras clave: Conservatismo de nicho, Macroecología, RandomForest, Colombia, Filogenia, Rango de distribución.

Abstract

How historical processes affect contemporary patterns of biodiversity across environmental gradients is a central question in ecology and biogeography. According to the phylogenetic niche conservatism hypothesis, the evolutionary niche dynamics during lineage divergence results in the altitudinal diversity gradient. Here we test three predictions of the phylogenetic niche conservatism hypothesis for the altitudinal gradient of frog assemblages from the northern Andes by examining geographical patterns of species richness (SR), phylogenetic structure of communities (PSV) and mean root distance (MRD). Distribution maps for 670 anuran species and four environmental variables were generalized onto grid maps of 10,938 5km x 5km cells covering the northern Andean region in Colombia. Correlation analysis and RandomForest tree regressions were used to relate richness, phylogenetic structure and mean root distance with annual mean temperature, annual precipitation, temperature and precipitation seasonality. We found a high geographical variation across the altitudinal gradients in the northern Andean region. Communities at high elevations and cooler regions tend to be phylogenetically clustered, more derived and less diverse than communities at low elevations and warm areas. Both PSV and MRD were correlated with temperature, however SR was mainly correlated with precipitation and no dependence between SR and PSV or MRD was detected. In general, we did not find support for the phylogenetic niche conservatism hypothesis as the process determining the altitudinal diversity gradient in anuran communities. These results indicate that climate affects anuran diversity in different ways and niche dynamics during speciation influences the species composition in a community through the phylogenetic structure but not the number of species that can persist in it.

Keywords: Niche conservatism, Macroecology, RandomForest, Colombia, Phylogeny, Species distribution range

Contenido

	Pág.
Resumen	III
Lista de figuras	VI
Lista de tablas	VII
Introducción	1
Métodos	5
Área de Estudio, Riqueza de Especies y Datos Ambientales	5
Súper Árbol Filogenético	6
Índices de Estructura Filogenética.....	9
Análisis Estadístico	11
Resultados	13
Discusión	25
Literatura Citada	32

Lista de figuras

	Pág.
<i>Figura 1. Área de estudio. Andes colombianos, incluyendo las cordilleras Occidental, Central y Oriental más la Sierra Nevada de Santa Marta, definidas como las porciones de zona montañosa por encima de los 500 m.s.n.m. y delimitada siguiendo la clasificación de biomas Andinos para Colombia.....</i>	8
<i>Figura 2. Variación geográfica de la riqueza de especies (SR) en las diferentes escalas espaciales estudiadas.</i>	15
<i>Figura 3. Variación de la estructura filogenética de las comunidades (PSV).....</i>	16
<i>Figura 4. Variación espacial de la distancia media a la raíz de la filogenia (MRD)...</i>	17
<i>Figura 5. Relación entre la Riqueza de especies (SR), Estructura filogenética (PSV), y Distancia media a la raíz de la filogenia (MRD) con la altitud en las cuatro escalas estudiadas.</i>	19
<i>Figura 6. Estructura filogenética (PSV) y distancia media a la raíz de la filogenia (MRD) respecto a la temperatura y la precipitación en las escalas de 5 km (arriba) y 50 km (abajo).....</i>	21
<i>Figura 7. Importancia relativa de las variables usadas como predictores de la Riqueza de especies (SR), Estructura filogenética (PSV), y Distancia media a la raíz de la filogenia (MRD) en los modelos de árboles de regresión para cada escala estudiada. Los modelos explicaron de 48 a 84% la variación en SR; de 42 a 76% la variación en PSV; y de 28 a 71% la variación en MRD, siendo la escala de 50 km la que obtuvo menor variación explicada en los tres casos y la escala de 5 km la que más variación explicada presenta.</i>	23

Lista de tablas

	Pág.
<i>Tabla 1. Número de ensamblajes definidos (n), Valores promedio para Riqueza de especies (SR), Estructura filogenética (PSV y NRI), y Distancia media a la raíz de la filogenia (MRD) en las cuatro escalas estudiadas. Los valores entre paréntesis corresponden a la desviación estándar.....</i>	13
<i>Tabla 2. Correlaciones entre SR, PSV y MRD con las variables ambientales y su significancia teniendo en cuenta la corrección en el número de grados de libertad con el estimador de Dutilleul. * indica un valor de 0.05 de significancia y ** un valor de 0.001.....</i>	22

Introducción

La composición y estructura de las comunidades son resultado de procesos ecológicos y biogeográficos, tales como las características ecológicas y tolerancias ambientales de las especies que determinan la distribución de las especies o los eventos regionales o históricos que pueden facilitar la presencia de las especies en las comunidades locales (Wiens, J. J. 2011). Dado que estos procesos están generalmente relacionados entre sí, se ha hecho énfasis en la necesidad de proveer una dimensión temporal/evolutiva a los análisis de diversidad y ecología de comunidades para comprender mejor los mecanismos que determinan la permanencia de las especies en una comunidad natural (Cavender-Bares, J. et al. 2004, Cavender-Bares, J. et al. 2009, Chave, J. et al. 2007, Emerson, B. C. and Gillespie, R. G. 2008, Graham, C. H. and Fine, P. V. A. 2008, Graham, C. H. et al. 2009, Stevens, R. D. 2006, Vamosi, S. et al. 2009). Debido a esto, se ha utilizado información filogenética para examinar las relaciones evolutivas (i.e., parentesco) entre las especies que coexisten dentro de una comunidad (i.e., estructura filogenética) y determinar la influencia del ambiente y las interacciones ecológicas sobre la riqueza, estructura y composición de especies de las comunidades locales.

Estudiar en qué condiciones la estructura filogenética observada en las comunidades naturales es diferente de lo esperado por ensamblajes aleatorios puede proveer información importante sobre cómo se estructuran las comunidades. Por ejemplo, si las especies cercanamente emparentadas comparten características ecológicas, morfológicas y funcionales similares (i.e., conservatismo de nicho; Kozak, K. H. and Wiens, J. J. 2006, Peterson, A. et al. 1999, Wiens, J. J. 2004), interacciones ecológicas como la competencia interespecífica pueden generar ensambles de especies menos emparentados que lo esperado por azar (i.e., Sobredispersión filogenética). Por otra parte, las condiciones ambientales pueden promover la coexistencia de especies cercanamente emparentadas (i.e., Agrupamiento filogenético), permitiendo el asentamiento de especies que comparten características ecológicas que les facilitan sobrevivir a ambientes particulares (i.e., filtros ambientales; Cavender-Bares, J. et al.

2009, Webb, C. O. et al. 2002). Alternativamente, la ausencia de estructura filogenética sugiere que procesos neutrales podrían estar determinando la composición de las comunidades (Kembel, S. W. and Hubbell, S. P. 2006).

Fuertes correlaciones entre diferentes elementos del clima y la diversidad de especies han sido reportadas en muchos estudios, sugiriendo que el clima es un determinante primario de los patrones de la biodiversidad. Sin embargo, otros procesos como la especiación, extinción y dispersión pueden influenciar directamente los patrones de riqueza y composición de especies (Wiens, J. J. 2007), por lo que el estudio de estos patrones puede ayudar a entender cómo se originan y mantienen los patrones de diversidad. Una de las hipótesis que integra los factores ecológicos y evolutivos para explicar los patrones globales de diversidad de especies es la hipótesis de conservatismo de nicho, que es definida como la retención de caracteres ecológicos a través del tiempo entre clados o especies cercanas (Wiens, J. J. 2004, Wiens, J. J. et al. 2010). Según esta hipótesis, durante la cladogénesis el conservatismo de nicho mantiene las barreras climáticas a la dispersión y expansión de los rangos que resultan en una acumulación de especies cerca al área de origen, pues los eventos que producen linajes capaces de vivir y reproducirse en condiciones climáticas nuevas son escasos (Wiens, J. J. et al. 2010, Wiens, J. J. and Donoghue, M. J. 2004). Estos nuevos linajes pueden seguir diversificándose y produciendo nuevas especies capaces de invadir ambientes cada vez más inhóspitos.

La hipótesis de conservatismo de nicho ha sido formulada principalmente para explicar el gradiente latitudinal de la riqueza de especies a nivel global (Algar, A. C. et al. 2009, Stevens, R. D. 2006, Wiens, J. J. 2004). Desde esta perspectiva, según el conservatismo de nicho, pocos linajes o clados pueden escapar a los trópicos, lo que resulta en un decrecimiento en el número de especies desde los trópicos (ambientes cálidos y húmedos) hacia los polos (ambientes fríos y/o secos). De acuerdo con esta hipótesis se puede esperar que: 1) que la riqueza de especies sea mayor en regiones cálidas y húmedas debido a que estas condiciones caracterizaron los nichos ancestrales de muchos clados, 2) que las especies en zonas frías o secas tiendan a estar más relacionadas filogenéticamente que lo esperado por azar (i.e., Agrupamiento filogenético), y 3) las especies o clados tienden a ser más jóvenes (más derivadas) en las zonas frías o secas.

Los gradientes altitudinales generados por las cadenas montañosas pueden ser vistos como análogos a los gradientes latitudinales en una escala espacial menor, por lo que la hipótesis de conservatismo de nicho podría ser probada en ambientes montañosos a pesar de haber sido pensada para explicar un patrón latitudinal. Los gradientes altitudinales han sido usados comúnmente como modelos para estudiar los efectos de los cambios ambientales sobre la riqueza de especies y la estructura filogenética de las comunidades encontrando diversos resultados (Graham, C. H. et al. 2009, Hoiss, B. et al. 2012, Machac, A. et al. 2011). Por ejemplo, Bryant, J. A. et al. (2008) encontró que las comunidades microbianas tienden a presentar agrupamiento filogenético a lo largo de todo el gradiente de elevación, mientras que las comunidades de plantas presentan sobredispersión filogenética a elevaciones altas. En animales en diferentes sistemas montañosos se ha encontrado que al aumentar la altitud las especies presentes en las comunidades locales tienden a presentar mayor grado de parentesco, es decir, hay tendencia al agrupamiento filogenético; sugiriendo un papel importante de la competencia interespecífica en zonas bajas y filtros ambientales en zonas altas en la estructuración de las comunidades (Graham, C. H. et al. 2009, Hoiss, B. et al. 2012, Machac, A. et al. 2011). A pesar del creciente número de trabajos sobre estructura filogenética y riqueza de especies a través de gradientes altitudinales, ninguno de estos ha puesto a prueba directamente las predicciones que se generan a partir de la hipótesis de conservatismo de nicho.

En este estudio se exploró como los cambios en el ambiente afectan la estructura de las comunidades de anuros, analizando los patrones de riqueza de especies, estructura filogenética y la distancia media a la raíz de la filogenia (medida de que tan derivados son en promedio las especies que componen una comunidad local), en los Andes del norte con el fin de determinar si el conservatismo de nicho durante la especiación o cladogénesis determinan el patrón de diversidad a través de los gradientes altitudinales. Para determinar si el conservatismo de nicho durante la cladogénesis determina los procesos de estructuración de las comunidades de anuros de los Andes del norte se probaron las predicciones expuestas por Algar, A. C. et al. (2009): 1) La variación geográfica de la estructura filogenética y la distancia media a la raíz de la filogenia deben estar correlacionados con el clima; si las zonas bajas, cálidas y húmedas representan las condiciones de nicho de los clados ancestrales o basales (Wiens, J. J. et al. 2006), el

conservatismo de nicho debe producir comunidades agrupadas filogenéticamente y más derivadas en promedio en zonas frías y/o secas. 2) La riqueza de especies debe estar correlacionada positivamente con la estructura filogenética y negativamente con la distancia media a la raíz de la filogenia; es decir, comunidades con mayor número de especies tienen a estar sobredispersas filogenéticamente y contener especies más basales. Y 3) luego de tomar en cuenta el efecto de la estructura evolutiva poca o nula correlación residual debe quedar entre el clima y la riqueza de especies; lo que significa que la estructura evolutiva determina la riqueza de especies y no el clima.

Los Andes representan una gran oportunidad para el estudio de los gradientes ambientales y su relación con la biodiversidad, específicamente de anuros, ya que presentan elevaciones que pueden alcanzar más de 5000 m.s.n.m., en ellos convergen diferentes ecorregiones y provincias biogeográficas (Morrone, J. J. 2006) y su alta complejidad orográfica ofrece oportunidades para el aislamiento y la diversificación de especies (Kattan, G. H. et al. 2004). Los anuros son un grupo altamente diverso en la región Andina y debido a que generalmente son susceptibles a los cambios en el ambiente, sus rangos de distribución y los patrones de riqueza de especies en las comunidades naturales son influenciados por variables como la temperatura y la precipitación (Boone, R. B. and Krohn, W. B. 2000, Kiestler, A. R. 1971, Owen, J. G. 1989). La condición de ectotermia, sus modos reproductivos dependientes de la humedad y características de historias de vida, hacen que los anuros exhiban ajustes ecológicos, fisiológicos y comportamentales para mitigar los efectos de las bajas temperaturas en el desempeño de los individuos (Navas, C. A. 2002, Navas, C. A. 2006, Pearson, O. P. and Bradford, D. F. 1976).

Métodos

Área de Estudio, Riqueza de Especies y Datos Ambientales

Este estudio se centra en los Andes colombianos, incluyendo las cordilleras Occidental, Central y Oriental más la Sierra Nevada de Santa Marta, definidas como las porciones de zona montañosa por encima de los 500 m.s.n.m. y delimitada siguiendo la clasificación de biomas Andinos para Colombia (*Figura 1*). Se obtuvieron los mapas de distribución de especies de anuros presentes en los Andes colombianos de la base de datos de la IUCN (<http://www.iucnredlist.org/initiatives/amphibians>). Los análisis de estructura filogenética de especies requieren definir ensamblajes locales de especies que se comparan con un conjunto regional de especies. Con el fin de incluir los posibles efectos de la escala en la que se definen los ensambles locales de especies, estos mapas fueron generalizados sobre cuadrículas con celdas de 5km x 5km, 10km x 10km, 20km x 20km, 50km x 50km. La presencia de una especie en una celda (ensamble local) se definió por el sobrelapamiento de al menos un 50% del rango de distribución sobre la celdas, la riqueza de especies por celda (SR) se obtuvo sumando el número de presencias dentro de la celda. Celdas con menos de cinco especies ($SR < 5$) no fueron tenidas en cuenta en los análisis.

Debido a que las diferencias geográficas, históricas y ecosistémicas pueden afectar la estructura filogenética de los conjuntos regionales de especies, el área de estudio fue dividida en cuatro regiones siguiendo las cordilleras Occidental, Central y Oriental y Sierra Nevada de Santa Marta. Los cálculos realizados con el conjunto regional definido por toda el área de estudio y los realizados con los conjuntos regionales divididos fueron comparados para determinar la influencia de la escala geográfica en los resultados.

Se extrajo información de cuatro variables ambientales más la elevación de la base de datos en línea *WorldClim* (Hijmans, R. J. et al. 2005) a una resolución espacial de aproximadamente un kilómetro cuadrado. La información de temperatura anual promedio, variabilidad en temperatura, precipitación anual, variabilidad precipitación y altura sobre el nivel del mar fueron ajustados a cada una de las cuadrículas definidas para los ensambles locales.

Súper Árbol Filogenético

Para evaluar la estructura filogenética de las especies de anuros de los Andes se utilizó la hipótesis filogenética propuesta por Pyron, R. A. and Wiens, J. J. (2011). Esta filogenia, construida utilizando 2871 (aproximadamente 40% de las especies de todo el mundo), incluye la mayoría de los géneros de anuros presentes en Colombia. Esta filogenia fue construida con base en datos moleculares y es en general bien soportada, con 64% de sus nodos teniendo proporciones de bootstrap

mayores a 70 y es consistente en general con otras propuestas filogenéticas (Pyron, R. A. and Wiens, J. J. 2011). Esta filogenia contiene aproximadamente 30% de las especies y la mayoría de los géneros (>90%) presentes en los Andes colombianos, el resto de especies incluidas en este análisis se adicionaron a la filogenia como politomías a nivel de género utilizando información taxonómica y asumiendo la monofilia de cada género. La filogenia final fue una topología no temporal a nivel de especie que incluyó 670 especies nombradas (Especies no determinadas [sp, aff, gr] no fueron tomadas en cuenta) con todas las longitudes de rama definidas con un valor de uno (1) para los análisis (Fritz, S. A. and Rahbek, C. 2012). A pesar de la baja resolución taxonómica a nivel de especies (sólo 30% de las especies en los Andes colombianos está representado en la filogenia global), la filogenia incluyó 670 terminales y 335 nodos internos, por lo que es mucho más informativa que la clasificación taxonómica tradicional (*i.e.*, orden, familias, géneros, especies).

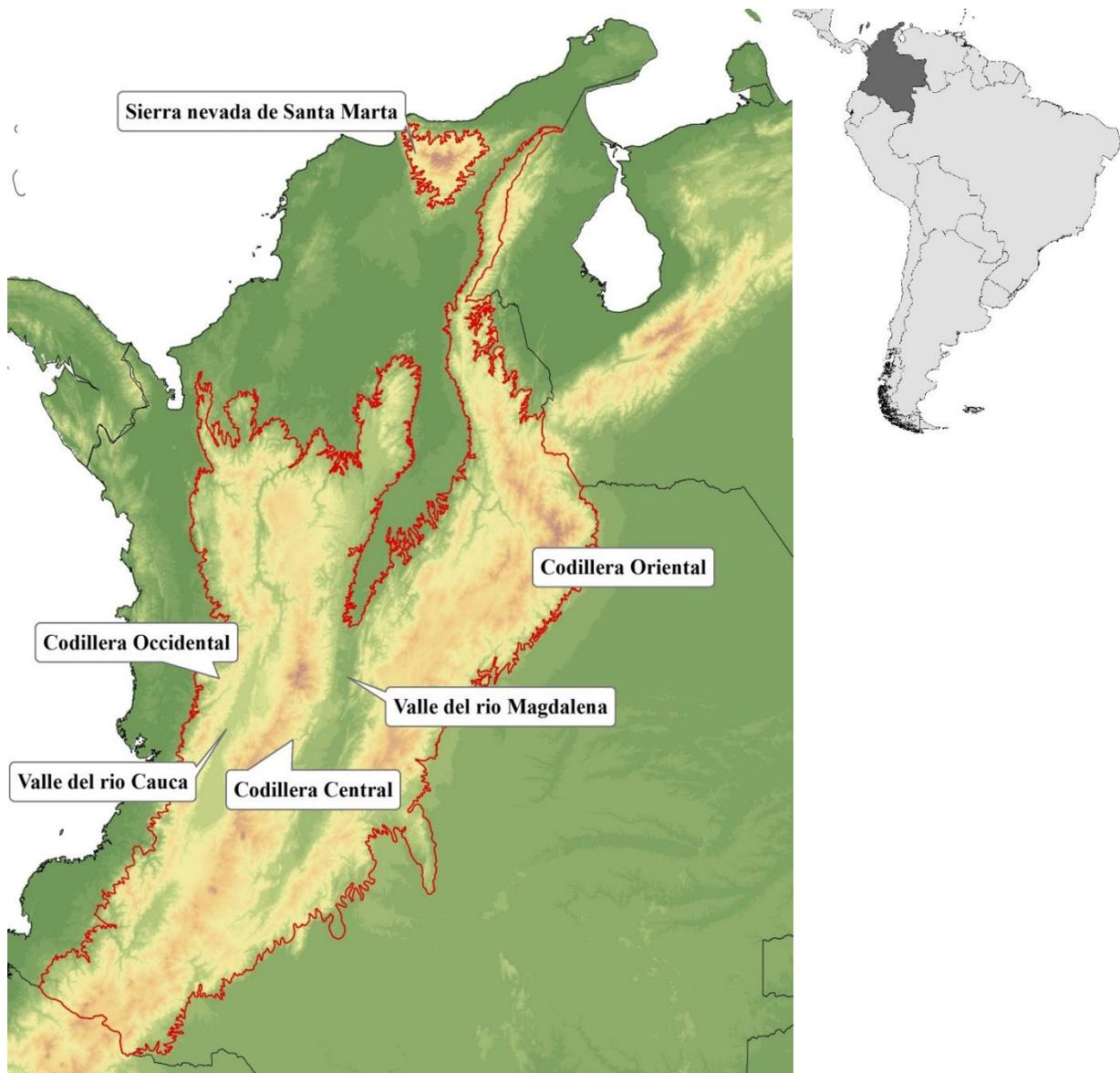


Figura 1. Área de estudio. Andes colombianos, incluyendo las cordilleras Occidental, Central y Oriental más la Sierra Nevada de Santa Marta, definidas como las porciones de zona montañosa por encima de los 500 m.s.n.m. y delimitada siguiendo la clasificación de biomas Andinos para Colombia

Índices de Estructura Filogenética

Se utilizaron dos medidas para caracterizar la estructura filogenética de las comunidades en cada una de las cuadrículas definidas anteriormente y con los conjuntos regionales total y dividido: índice de variación filogenética de especies (PSV; (Helmus, M. R. et al. 2007) e índice de relación neta (NRI; (Webb, C. O. et al. 2002). Ambos índices miden el grado de relación filogenética entre las especies dentro de un ensamble local. PSV es definido como:

$$PSV = \left(n \text{tr} \mathbf{C} - \sum C/n(n-1) \right)$$

Donde, n es el número de especies, \mathbf{C} es la matriz de covarianza filogenética resumiendo las relaciones filogenéticas de las especies presentes en una comunidad y $\text{tr} \mathbf{C}$ es la suma de los elementos de la diagonal de \mathbf{C} . PSV varía desde 0, indicando relación absoluta (agrupamiento), hasta 1, indicando que las especies dentro de la comunidad están pobremente relacionadas.

NRI mide el efecto estandarizado de la distancia filogenética media (MPD), un estimado de la relación filogenética promedio entre todas las parejas posibles de taxa dentro de una comunidad local (Webb, C. O. et al. 2002). NRI describe la diferencia entre las distancias filogenéticas promedio observadas en la comunidad y las esperadas en una comunidad generada por un modelo nulo, estandarizadas por la desviación estándar de las distancias filogenéticas en la comunidad nula (Hunter Jr, M. L. et al. 1988). NRI es definido como:

$$NRI = -1X(MPD_{obs} - MPD_{rndm}/sdMPD_{rndm})$$

Donde, MPD_{obs} es el valor de MPD observado, MPD_{rndm} es el valor MPD esperado de una comunidad generada por un modelo nulo ($n=999$) y $sdMPD_{rndm}$ es la desviación estándar de MPD a partir de la comunidad nula. Valores positivos de este índice indican que las especies dentro de la comunidad están más relacionados que lo esperado por azar (agrupamiento filogenético), mientras que valores negativos indican que las especies están menos relacionadas que lo esperado por azar (sobredispersión filogenética).

La significancia de PSV y NRI para cada cuadrante de las cuatro cuadrículas fue definida comparando los valores observados con los esperados bajo un modelo nulo que aleatoriza el patrón de co-ocurrencia de las comunidades 999 veces usando el algoritmo de intercambio de Gotelli (Independent Swap Algorithm; (Gotelli, N. J. 2000)). Este algoritmo mantiene la frecuencia de ocurrencia de las especies y la riqueza de especies de cada comunidad y en general se ha mostrado que tiene un alto poder para detectar procesos de ensamble de comunidades basados en nicho.

Por último se calculó la distancia media a la raíz (MRD) para cada comunidad. MRD mide que tan derivadas son las especies respecto a la raíz de la filogenia y se define como el número de nodos que separan las especies de una región o

comunidad de la raíz del árbol filogenético (Algar, A. C. et al. 2009, Hawkins, B. A. et al. 2005). Todos los índices fueron calculados utilizando las librerías picante (Kembel, S. W. et al. 2010) y plyr (Wickham, H. 2009) para el lenguaje de programación estadística R (R Development Core Team 2013).

Análisis Estadístico

Debido a que los índices de estructura filogenética, NRI y PSV, estuvieron correlacionados moderada a fuertemente en las cuatro escalas utilizadas (60-90%), sólo se usó PSV para los análisis posteriores ya que teóricamente esta métrica presenta propiedades estadísticas superiores a NRI (Helmus, M. R. et al. 2007).

La importancia relativa de las variables climáticas en predecir SR, PSV y MRD para cada escala espacial (5, 10, 20, 50km) fue determinada realizando análisis de correlaciones de Pearson y análisis de árboles de regresión. Ya que los cuadrantes en cada una de las cuadrículas no serían independientes entre sí (Diniz-Filho, J. A. F. et al. 2008, Legendre, P. 1993), las pruebas de hipótesis tradicionales pueden ser menos robustas ya que se sobreestima el número real de grados de libertad, inflando la probabilidad de cometer errores Tipo I (H-Acevedo, D. and David, J. C. 2003). El número de grados de libertad para determinar la significancia de cada análisis de correlación fueron recalculados con el estimador propuesto por Dutilleul, P. et al. (1993).

Los árboles de regresión se construyeron utilizando la librería randomForest para R (Liaw, A. and Wiener, M. 2002). El algoritmo randomForest es una herramienta poderosa para minería de datos en estadística que se desempeña bien cuando existen relaciones no lineales y variables predictoras con distribuciones no normales. Se calcularon series de árboles de regresión (ntree= 1000) a partir de muestras aleatorizadas para examinar las relaciones entre SR, PSV y MRD y una combinación de hasta cuatro variables climáticas en cada escala espacial. La ganancia en varianza explicada por los modelos con las diferentes combinaciones de variables climáticas fue comparada con la ganancia en varianza máxima explicada por el modelo completo (con todas las variables climáticas).

Resultados

En total, los análisis incluyeron 670 especies de anuros de los Andes de Colombia. Para las cuatro cuadrículas se definieron de 153 a 10938 ensamblajes con un promedio de 16 a 42 especies por comunidad (*Tabla 1*). Al comparar los cálculos de PSV obtenidos con el conjunto total de especies con los obtenidos para cada conjunto regional por cordillera no se encontró que para todas las escalas estudiadas esos cálculos se encontraban altamente correlacionados ($r = 0.82 \sim 0.93$), por lo que todos los análisis posteriores se realizaron con los cálculos obtenidos con el conjunto total de especies. La riqueza de especies, la estructura filogenética de las comunidades y la distancia media a la raíz de la filogenia mostraron una variación geográfica sustancial, que se mantiene en general en todas las escalas estudiadas (*Figura 2 - 4*).

Tabla 1. Número de ensamblajes definidos (n), Valores promedio para Riqueza de especies (SR), Estructura filogenética (PSV y NRI), y Distancia media a la raíz de la filogenia (MRD) en las cuatro escalas estudiadas. Los valores entre paréntesis corresponden a la desviación estándar.

Escala	50	20	10	5
n	153	773	2856	10938
SR	42.93 (20.08)	25.85 (14.69)	19.39 (12.24)	15.85 (10.73)
PSV	0.34 (0.04)	0.34 (0.05)	0.33 (0.06)	0.52 (0.07)
NRI	0.2 (0.83)	-0.14 (0.44)	-0.09 (0.31)	0.05 (0.15)
MRD	12.05 (0.48)	12.1 (0.75)	12.15 (0.86)	11.23 (0.89)

La mayor riqueza de especies se concentra en las tierras bajas sobre el flanco occidental de la cordillera occidental y en la zona del Valle del Magdalena, mientras que tiende a ser menor a medida que aumenta la altitud y en la zona del Valle del Cauca (*Figura 2 y 5*). La estructura filogenética de las comunidades, medida con el índice PSV, presenta valores mayores (indicando tendencia sobredispersión filogenética) en las tierras bajas del Valle del Magdalena, flanco occidental de la Cordillera Occidental y Sierra nevada de Santa Marta; valores menores de PSV (indicando tendencia al agrupamiento filogenético) se presentan en general en las zonas altas de las Cordilleras Occidental, Oriental y Central (*Figura 3*). Aunque existe gran variación en PSV respecto a la altitud, se observó una tendencia al agrupamiento filogenético en las comunidades (valores más cercanos a cero) al aumentar la altura (*Figura 5*). Las comunidades con especies más basales (menor distancia hasta la raíz del árbol) parecen principalmente, en el flanco occidental de la Cordillera Occidental, las zonas bajas de la Sierra nevada de Santa Marta, Valle del Magdalena, Valle del Cauca y algunas zonas altas al norte de la Cordillera Central (*Figura 4*). MRD también muestra gran variación respecto a la altitud, sin embargo, se puede notar una tendencia a aumentar al aumentar la altitud (*Figura 5*).

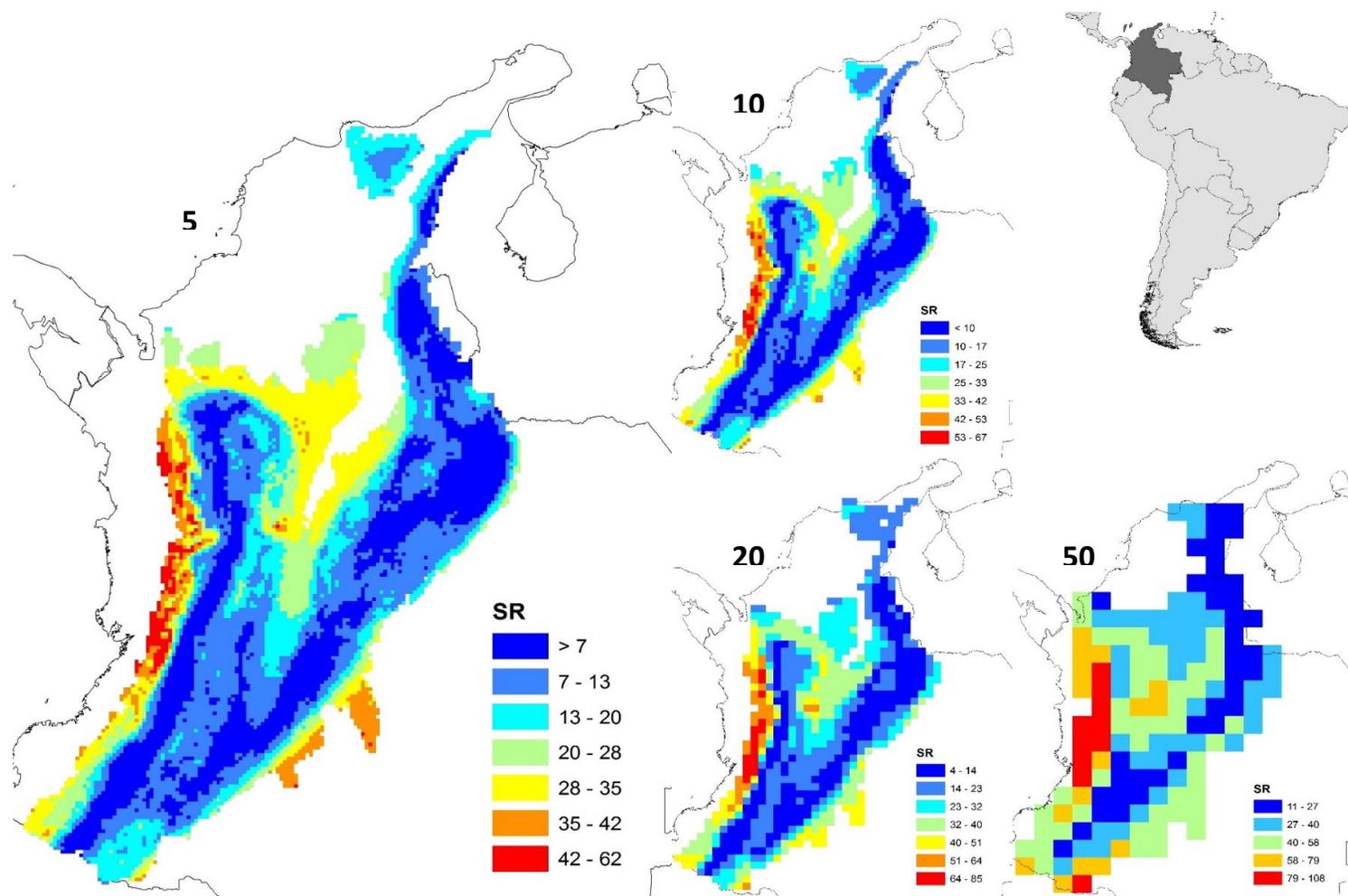


Figura 2. Variación geográfica de la riqueza de especies (SR) en las diferentes escalas espaciales estudiadas.

Estructura filogenética de las comunidades de anuros de los Andes del norte y su relación con el gradiente altitudinal

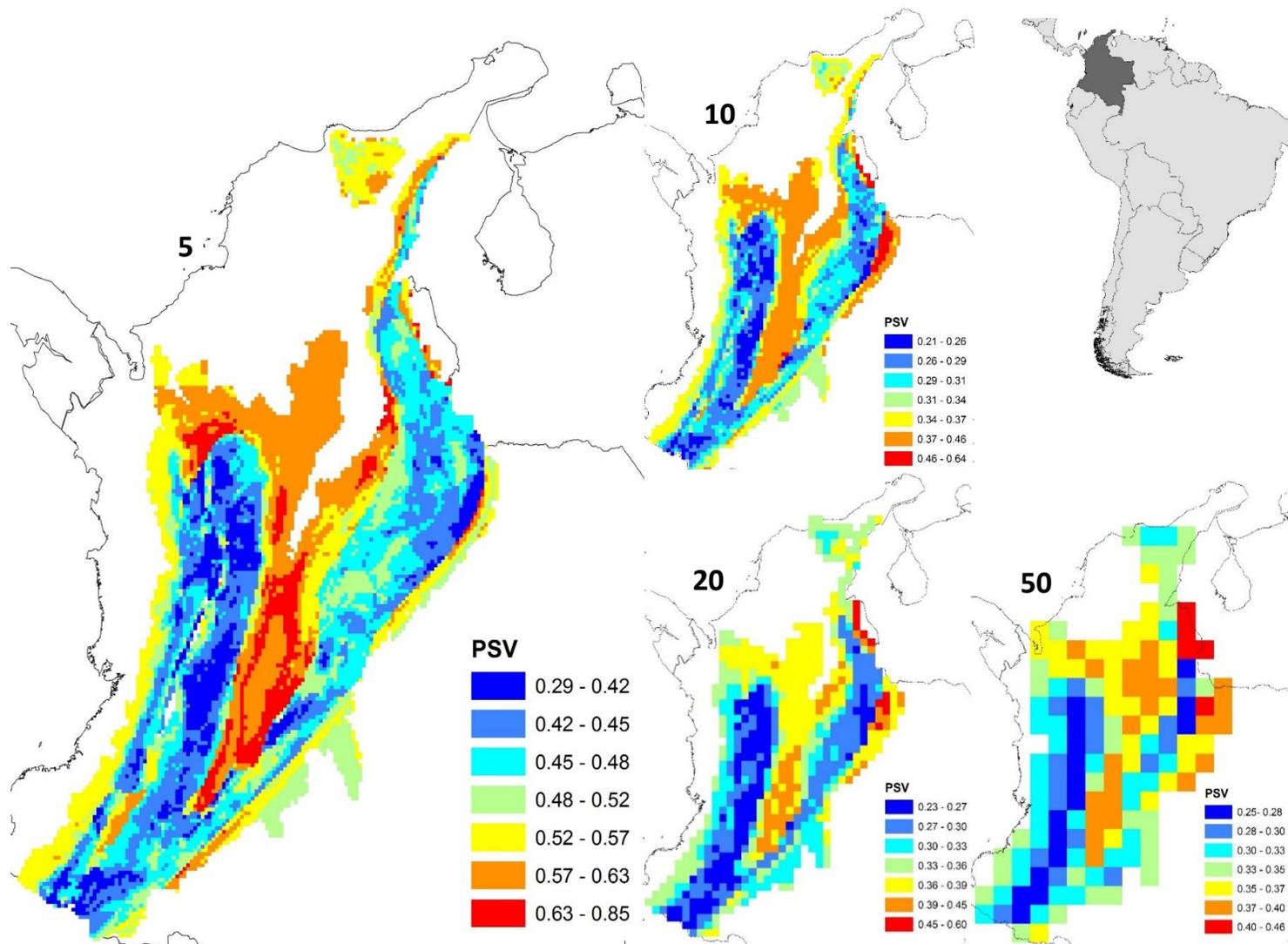


Figura 3. Variación de la estructura filogenética de las comunidades (PSV

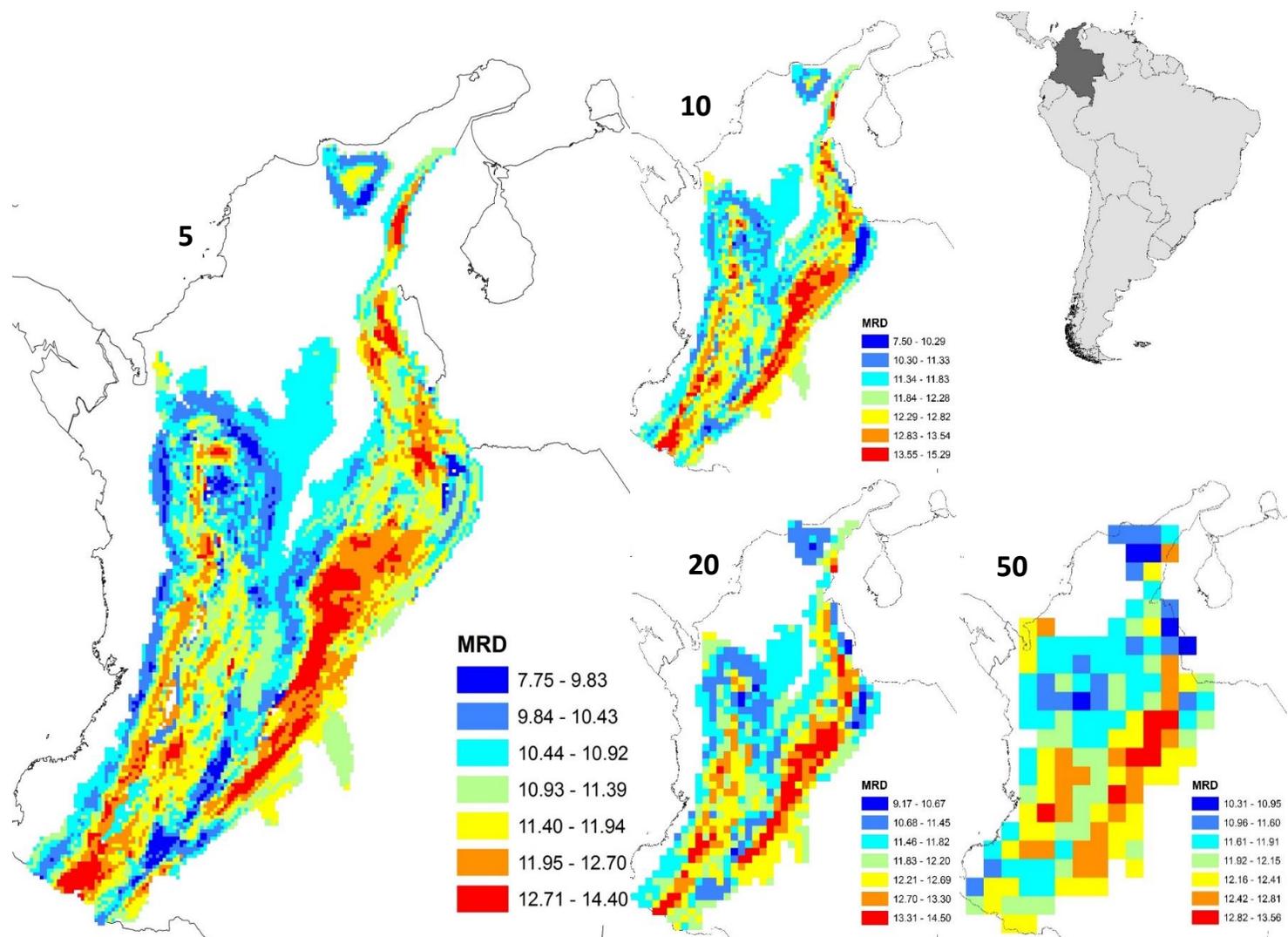


Figura 4. Variación espacial de la distancia media a la raíz de la filogenia (MRD).

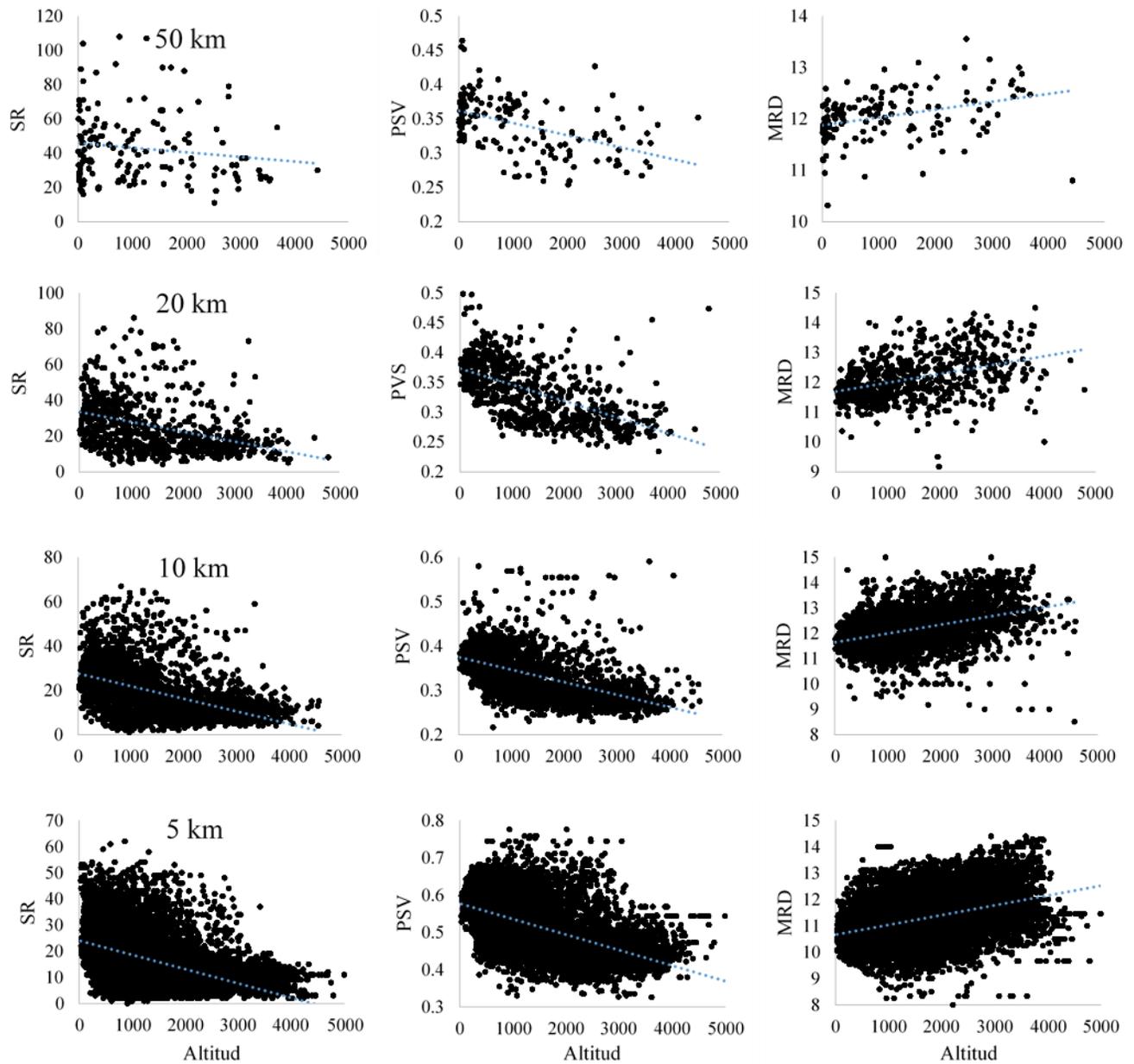


Figura 5. Relación entre la Riqueza de especies (SR), Estructura filogenética (PSV), y Distancia media a la raíz de la filogenia (MRD) con la altitud en las cuatro escalas estudiadas.

En general, las zonas frías y las zonas más secas tienden a presentar comunidades con menos especies, filogenéticamente agrupadas (valores de PSV cercanos a cero) y especies en promedio más derivadas (Mayor distancia

promedio a la raíz de la filogenia), mientras que las zonas cálidas y más húmedas presentan comunidades con mayor número de especies, filogenéticamente sobredispersas y con especies basales (menor distancia promedio a la raíz de la filogenia; *Figura 6*).

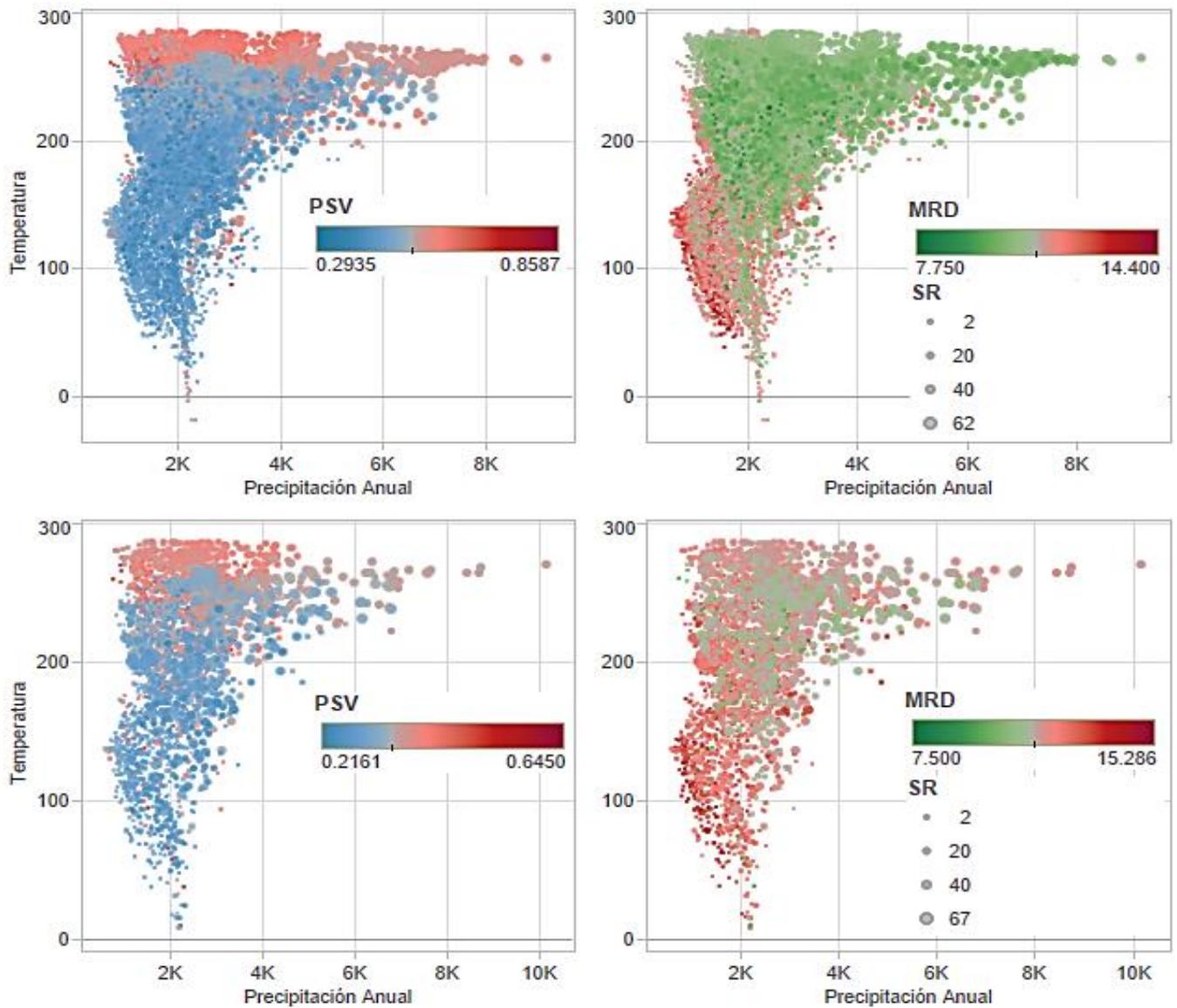


Figura 6. Estructura filogenética (PSV) y distancia media a la raíz de la filogenia (MRD) respecto a la temperatura y la precipitación en las escalas de 5 km (arriba) y 50 km (abajo).

La riqueza de especies (SR) se relacionó principalmente con la precipitación (P) y la temperatura anual (T) en las escalas de 5, 10 y 20 km, mientras que en la escala de 50 km se relacionó principalmente a la variación en precipitación (P_var) y la precipitación (P). El patrón geográfico de la estructura filogenética de las comunidades de anuros en los Andes (PSV) y la distancia media a la raíz de la filogenia de cada comunidad (MRD) se encuentran relacionados principalmente con la temperatura anual (T) en todas las escalas estudiadas (*Tabla 2, Figura 7*). PSV se relacionó positivamente con la temperatura, mientras que MRD se relacionó negativamente con esta variable en todas las escalas estudiadas, lo que concuerda con la predicción realizada (predicción *i*).

Tabla 2. Correlaciones entre SR, PSV y MRD con las variables ambientales y su significancia teniendo en cuenta la corrección en el número de grados de libertad con el estimador de Dutilleul. * indica un valor de 0.05 de significancia y ** un valor de 0.001.

	5 km								20 km							
	SR	PSV	NRI	MRD	T	T_var	P	P_var	SR	PSV	NRI	MRD	T	T_var	P	P_var
SR	1.00	*		**	**		**	*	1.00			**	**		**	*
PSV	0.34	1.00	**	**	**	*	**	*	0.12	1.00	**	**	**	*	*	*
NRI	-0.21	-0.73	1.00	**	**		*		0.08	0.85	1.00	**	**			*
MRD	-0.37	-0.43	0.28	1.00	**		**		-0.33	-0.56	-0.42	1.00	**		**	
T	0.48	0.58	-0.44	-0.42	1.00	*	**		0.37	0.55	0.55	-0.41	1.00	*	**	
T_var	-0.01	0.16	-0.10	0.01	0.14	1.00		**	-0.08	0.27	0.21	-0.10	0.21	1.00	-0.03	**
P	0.54	0.20	-0.14	-0.36	0.39	0.00	1.00	*	0.52	0.17	0.14	-0.33	0.36	-0.03	1.00	*
P_var	-0.16	0.21	-0.17	-0.01	0.11	0.60	-0.21	1.00	-0.27	0.35	0.34	-0.14	0.15	0.61	-0.26	1.00

	10 km								50 km							
	SR	PSV	NRI	MRD	T	T_var	P	P_var	SR	PSV	NRI	MRD	T	T_var	P	P_var
SR	1.00	*		**	**		**	*	1.00						**	**
PSV	0.19	1.00	**	**	**	*	**	*	0.23	1.00	**	*	**			
NRI	0.13	0.60	1.00	**	**		*		0.21	-0.91	1.00		**			
MRD	-0.34	-0.57	-0.26	1.00	**		**		-0.01	-0.42	0.30	1.00	*			
T	0.44	0.50	0.40	-0.40	1.00	*	**		0.12	0.47	-0.45	-0.35	1.00		**	
T_var	-0.03	0.24	0.14	-0.04	0.18	1.00		**	-0.30	0.31	-0.23	-0.13	0.20	1.00		**
P	0.52	0.17	0.14	-0.33	0.39	0.02	1.00	*	0.50	0.03	-0.04	-0.23	0.37	-0.13	1.00	**
P_var	-0.19	0.31	0.19	-0.09	0.14	0.60	-0.20	1.00	-0.52	0.39	-0.39	-0.17	0.24	0.60	-0.40	1.00

La riqueza de especies esta débilmente relacionada con PSV ($r = 0.12 \sim 0.34$) en todas las escalas (Tabla 2), y siempre se relacionó más fuerte con las variables ambientales aun al incorporar PSV como predictor en los árboles de regresión (Figura 7). Como se esperaba, la riqueza de especies se relaciona negativamente con MRD (predicción *ii*), sin embargo esta relación también es débil ($r = -0.01 \sim -0.37$) e incluso no significativa en la escala de 50 km. PSV y MRD no son determinadas por la precipitación, lo que indicaría que los elementos del clima afectan por vías separadas la riqueza de especies y las dinámicas de nicho durante la cladogénesis. La temperatura afecta la riqueza de especies, sin embargo, el efecto de esta variable parece ser más importante sobre PSV y MRD.

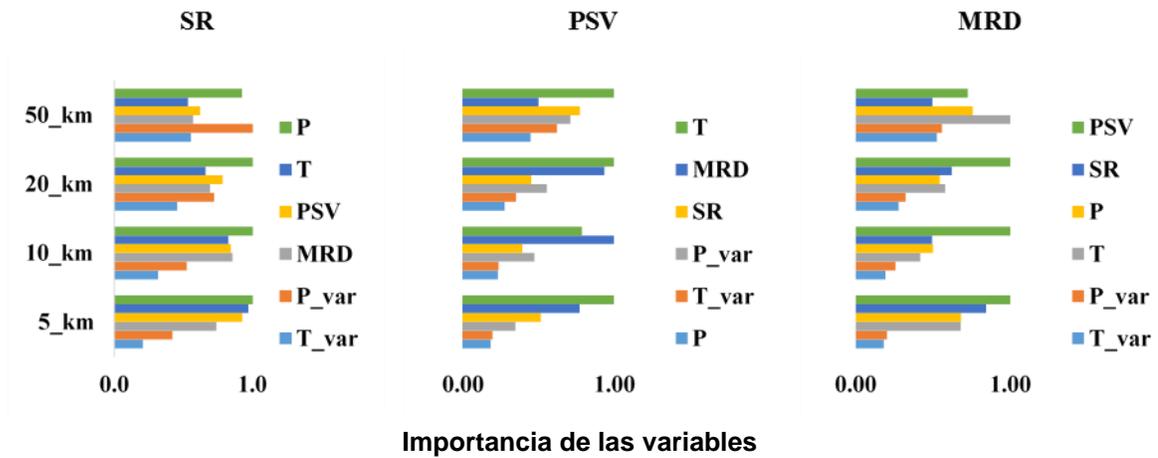


Figura 7. Importancia relativa de las variables usadas como predictores de la Riqueza de especies (SR), Estructura filogenética (PSV), y Distancia media a la raíz de la filogenia (MRD) en los modelos de árboles de regresión para cada escala estudiada. Los modelos explicaron de 48 a 84% la variación en SR; de 42 a 76% la variación en PSV; y de 28 a 71% la variación en MRD, siendo la escala de 50 km la que obtuvo menor variación explicada en los tres casos y la escala de 5 km la que más variación explicada presenta.

Discusión

Según la hipótesis de conservatismo de nicho, las dinámicas evolutivas del nicho junto con el origen tropical de muchos clados, producen el gradiente latitudinal en la riqueza de especies que se observa a nivel global (Algar, A. C. et al. 2009, Qian, H. et al. 2013, Stevens, R. D. 2006, Wiens, J. J. 2004, Wiens, J. J. et al. 2010, Wiens, J. J. et al. 2006). Esta hipótesis, aunque ha sido planteada para explicar el gradiente latitudinal, permite realizar predicciones para entender los procesos que determinan el gradiente altitudinal en la diversidad de especies de las zonas montañosas. Si el clima, específicamente los elementos asociados a la temperatura y precipitación, afecta la estructura filogenética de las comunidades y ésta a su vez determina la riqueza de especies, entonces la riqueza de especies debería estar más relacionada con la estructura filogenética que con el clima (Algar, A. C. et al. 2009). En este estudio, la estructura filogenética mostró una gran variación geográfica, la cual se explica principalmente por la variación en la temperatura, con una tendencia clara a la sobredispersión filogenética a medida que se aumenta la temperatura y al agrupamiento filogenético en temperaturas frías, indicando que la tolerancia al frío es un carácter filogenéticamente conservado. Este resultado es consistente con la predicción 1 de la hipótesis de conservatismo de nicho, y con la mayoría de estudios que relacionan gradientes ambientales con la estructura filogenética de las comunidades (Brehm, G. et al.

2013, Gomez, J. P. et al. 2010, Graham, C. H. et al. 2009, Hoiss, B. et al. 2012, Machac, A. et al. 2011, Pellissier, L. et al. 2012).

Si los clados cercanamente emparentados comparten características ecológicas, morfológicas y funcionales similares (Wiens, J. J. et al. 2005), el patrón observado indicaría que la composición de las comunidades a bajas elevaciones se encuentra determinadas por la competencia entre especies con características similares. Por otra parte, el incremento en el parentesco filogenético al aumentar la elevación, indica que el ensamblaje de las comunidades en tierras altas puede estar determinado por filtros ambientales, donde las especies de ciertos linajes son filtradas por poseer características adaptivas que les permiten sobrevivir a condiciones extremas como las bajas temperaturas (Kraft, N. J. B. et al. 2007, Vamosi, S. et al. 2009, Webb, C. O. et al. 2002). Diferentes grupos de organismos muestran diferentes patrones de estructura filogenética en gradientes altitudinales y adicionalmente, presentan diferentes umbrales a los que las condiciones ambientales tienen un efecto de filtro (Machac, A. et al. 2011). En este estudio, las variables ambientales explican sólo una parte de la variación en estructura filogenética, siendo la temperatura la variable más importante en todas las escalas espaciales estudiadas, mientras que variables relacionadas con la precipitación aportan poco, por lo que se podría decir que las bajas temperaturas en tierras altas comprenden un filtro importante para la estructura filogenética de las comunidades de anuros.

Las comunidades en zonas bajas, por otra parte, mostraron una tendencia hacia la sobredispersión filogenética, indicando que filtros ambientales de las zonas altas podrían ser reemplazados, al disminuir la elevación, por procesos tales como la competencia interespecífica (Kraft, N. J. B. et al. 2007, Webb, C. O. et al. 2002). Por ejemplo, la competencia por el recurso alimenticio ha sido reportada como uno de los procesos más importantes en la estructuración de comunidades de anuros así como de la rápida diversificación de los tamaños corporales (Moen, D. S. and Wiens, J. J. 2009). En su estudio, Moen, D. S. and Wiens, J. J. (2009) demostraron que la evolución del tamaño corporal puede estar dirigido por competencia, ya que en los anuros, el tamaño de la presa está muy relacionado con el tamaño corporal, por lo que especies con tamaños corporales similares tenderán a competir por los mismos recursos alimenticios. Así la ocurrencia de especies con tamaños corporales poco similares en una misma comunidad local sugiere un papel importante de las interacciones de competencia entre especies en la estructuración de las comunidades locales.

Dichos patrones también pueden estar influenciados por procesos evolutivos, biogeográficos, otras interacciones ecológicas (facilitación durante sucesión, interacciones denso-dependientes) o limitantes fisiológicos (Cavender-Bares, J. et al. 2009, Emerson, B. C. and Gillespie, R. G. 2008, Graham, C. H. and Fine, P. V. A. 2008, Graham, C. H. et al. 2009, Kembel, S. W. 2009, Kembel, S. W. and Hubbell, S. P. 2006). Por ejemplo, la especiación y la dispersión limitada dentro

de una región pueden causar agrupamiento filogenético, mientras que la especiación entre regiones y altas tasas de dispersión pueden causar sobredispersión filogenética (Emerson & Gillespie 2008).

La correlación entre estructura filogenética y clima sólo representa una parte de la hipótesis de conservatismo de nicho, la segunda parte es la relación entre riqueza de especies y la estructura filogenética (Predicciones 2 y 3). Esta idea implicaría que la disminución de la riqueza de especies que se observa al aumentar la elevación es una consecuencia de la presencia sólo de especies de los linajes que poseen las características que les permiten sobrevivir a bajas temperaturas. Dicha disminución ha sido estudiada ampliamente, encontrando que los elementos del clima, específicamente la temperatura y la precipitación, se encuentran íntimamente relacionados con la riqueza de especies debido probablemente a las características particulares de ecología termal e historias de vida de los anuros (Lynch, J. D. et al. 1997, Navas, C. A. 2002, Navas, C. A. 2006, Ortiz-Yusty, C. E. et al. 2013). Los resultados en este estudio, sin embargo, muestran que la estructura filogenética de las comunidades en todas las escalas espaciales usadas es un pobre predictor de la riqueza de especies y que ésta se relacionó mucho más con la precipitación y con la temperatura por lo que las predicciones 2 y 3 no se cumple en este caso.

Los resultados obtenidos para las predicciones 1 y 2 son consistentes con los hallados por Algar, A. C. et al. (2009), donde los autores sugieren que las

dinámicas de nicho durante la especiación establecen la composición de especies de una región, al influir en la estructura filogenética pero no la cantidad de especies que pueden persistir en ella. Esto quiere decir que los componentes de nicho filogenéticamente limitados, como la tolerancia al frío y a la baja humedad, se encuentran relacionadas con los patrones de co-ocurrencia de especies pero que el conservatismo de nicho durante la cladogenesis no limita la diversidad en una comunidad: comunidades con mayor número de especies no tienen mayor probabilidad de ser agrupadas o sobredispersas filogenéticamente que comunidades con menor número de especies (Algar, A. C. et al. 2009). La historia evolutiva en los anuros determina la composición de especies en las comunidades locales, pero presenta poca influencia sobre la cantidad de especies en el gradiente altitudinal que comprende los Andes del norte.

Teniendo en cuenta lo anterior, se evidencia una clara partición en los efectos del clima sobre la diversidad de anuros en los Andes. El clima entonces, puede afectar la diversidad de anuros en los Andes en zonas altas a través de mecanismos relacionados con la estructura filogenética y otros mecanismos que pueden incluir efectos sobre la abundancia, la capacidad de dispersión, tasas de diversificación o extinción, entre otros (Machac, A. et al. 2011, Santos, J. C. et al. 2009). La fuerte relación entre precipitación y riqueza de especies detectada a la escala espacial en este estudio, así como a nivel global ha sido relacionada principalmente con los requerimientos de humedad de este grupo para la

reproducción y en general para completar todo su ciclo de vida (Buckley, L. B. and Jetz, W. 2007). La relación entre riqueza y precipitación también puede deberse a que las regiones con mayor precipitación pueden contener mayor disponibilidad de hábitats que pueden favorecer la persistencia de un número más alto de especies que las regiones más secas (Algar, A. C. et al. 2009). Ya que la precipitación no se encuentra relacionada con la estructura filogenética de las comunidades, su relación con la riqueza de especies claramente no es resultado de límites impuestos por las dinámicas de nicho.

Los efectos de la temperatura sobre la diversidad de anuros parece ser más compleja pues está relacionada principalmente con la estructura filogenética, pero también tiene un efecto sobre la riqueza de especies. En general se ha propuesto que para los anfibios, la temperatura limita la riqueza de especies en zonas frías ya que afecta el comportamiento, el desempeño, las características de historia de vida, incluyendo tasas de crecimiento, tasas de desarrollo y tamaños corporales (Duellman, W. E. and Trueb, L. 1994, Navas, C. A. 2002). Sin embargo, los anuros de alta montaña conservan sus patrones ecológicos y comportamentales y cambian su fisiología para ajustar sus óptimos de funcionamiento a las bajas temperaturas, lo que ha dejado dudas sobre el papel de la temperatura como limitante primario de la riqueza de especies a medida que aumenta la elevación (Navas, C. A. 2006).

Finalmente, los resultados obtenidos en general son consistentes entre las escalas más finas (5, 10 y 20 km), mientras que las relaciones entre SR, PSV y MRD con los elementos del clima es diferente en términos de la cantidad de variación en las variables respuesta que pueden explicar los modelos y a la importancia relativa de las variables climáticas en dichas relaciones, en la escala más gruesa (50 km). Dichas diferencias pueden deberse al ruido que se incorpora al definir comunidades locales con celdas que comprenden grandes áreas en una región tan compleja como la zona Andina, pues se incluyen especies de gran cantidad de hábitats diferentes e incluso de diferentes altitudes.

Literatura Citada

- Algar, A. C. et al. 2009. Evolutionary constraints on regional faunas: whom, but not how many. — *Ecology Letters* 12: 57-65.
- Boone, R. B. and Krohn, W. B. 2000. Partitioning sources of variation in vertebrate species richness. — *Journal of Biogeography* 27: 457-470.
- Brehm, G. et al. 2013. Phylogenetic diversity of geometrid moths decreases with elevation in the tropical Andes. — *Ecography* 36: 1247-1253.
- Bryant, J. A. et al. 2008. Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. — *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 11505.
- Buckley, L. B. and Jetz, W. 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 1167-1173.
- Cavender-Bares, J. et al. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. — *American Naturalist* 823-843.
- Cavender-Bares, J. et al. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. — *Ecology letters* 12: 693-715.
- Chave, J. et al. 2007. The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies. — *Scaling biodiversity* 151-167.
- Diniz-Filho, J. A. F. et al. 2008. Model selection and information theory in geographical ecology. — *Global Ecology and Biogeography* 17: 479-488.
- Duellman, W. E. and Trueb, L. 1994. *Biology of amphibians*. — Johns Hopkins University Press.
- Dutilleul, P. et al. 1993. Modifying the t test for assessing the correlation between two spatial processes. — *Biometrics* 305-314.
- Emerson, B. C. and Gillespie, R. G. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. — *Trends in Ecology & Evolution* 23: 619-630.
- Fritz, S. A. and Rahbek, C. 2012. Global patterns of amphibian phylogenetic diversity. — *Journal of Biogeography* 39: 1373-1382.
- Gomez, J. P. et al. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. — *Journal of animal ecology* 79: 1181-1192.
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. — *Ecology* 81: 2606-2621.
- Graham, C. H. and Fine, P. V. A. 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. — *Ecology letters* 11: 1265-1277.
- Graham, C. H. et al. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. — *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19673.
- H-Acevedo, D. and David, J. C. 2003. Does climate determine broad-scale patterns of species richness? A test of the causal link by natural experiment. — *Global Ecology & Biogeography* 12: 461-473.
- Hawkins, B. A. et al. 2005. Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. — *Journal of Biogeography* 32: 1035-1042.
- Helmus, M. R. et al. 2007. Phylogenetic measures of biodiversity. — *The American Naturalist* 169: E68-E83.
- Hijmans, R. J. et al. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. — *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

- Hoiss, B. et al. 2012. Altitude acts as an environmental filter on phylogenetic composition, traits and diversity in bee communities. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 4447-4456.
- Hunter Jr, M. L. et al. 1988. Paleoecology and the Coarse Filter Approach to Maintaining Biological Diversity. — *Conservation Biology* 2: 375-385.
- Kattan, G. H. et al. 2004. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. — *Journal of Biogeography* 31: 1829-1839.
- Kembel, S. W. 2009. Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. — *Ecology Letters* 12: 949-960.
- Kembel, S. W. et al. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. — *Bioinformatics* 26: 1463-1464.
- Kembel, S. W. and Hubbell, S. P. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. — *Ecology* 87: 86-99.
- Kiester, A. R. 1971. Species Density of North American Amphibians and Reptiles. — *Systematic Zoology* 20: 127.
- Kozak, K. H. and Wiens, J. J. 2006. Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. — *Evolution* 60: 2604-2621.
- Kraft, N. J. B. et al. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. — *American Naturalist* 271: 271-283.
- Legendre, P. 1993. Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? — *Ecology* 74: 1659-1673.
- Liaw, A. and Wiener, M. 2002. Classification and Regression by randomForest. — *R news* 2: 18-22.
- Lynch, J. D. et al. 1997. Biogeographic patterns of Colombian frogs and toads. — *Revista Academia Colombiana de Ciencias* 21: 237-248.
- Machac, A. et al. 2011. Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. — *Ecography* 34: 364-371.
- Moen, D. S. and Wiens, J. J. 2009. Phylogenetic evidence for competitively driven divergence: body-size evolution in Caribbean treefrogs (Hylidae: *Osteopilus*). — *Evolution* 63: 195-214.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. — *Annu. Rev. Entomol.* 51: 467-494.
- Navas, C. A. 2002. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. — *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology* 133: 469-485.
- Navas, C. A. 2006. Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: Insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. — *Integrative and Comparative Biology* 46: 82.
- Ortiz-Yusty, C. E. et al. 2013. Temperature and precipitation as predictors of species richness in northern andean amphibians from Colombia. — *Caldasia* 35: 65-80.
- Owen, J. G. 1989. Patterns of Herpetofaunal Species Richness: Relation to Temperature, Precipitation, and Variance in Elevation. — *Journal of Biogeography* 16: 141-150.
- Pearson, O. P. and Bradford, D. F. 1976. Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru. — *Copeia* 1976: 155-170.

- Pellissier, L. et al. 2012. Phylogenetic alpha and beta diversities of butterfly communities correlate with climate in the western Swiss Alps. — *Ecography* 36: 541-550.
- Peterson, A. et al. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. — *Science* 285: 1265.
- Pyron, R. A. and Wiens, J. J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. — *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 543-583.
- Qian, H. et al. 2013. Latitudinal gradients in phylogenetic relatedness of angiosperm trees in North America. — *Global Ecology and Biogeography* 22: 1183–1191.
- R Development Core Team 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Santos, J. C. et al. 2009. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. — *PLoS Biology* 7: e1000056.
- Stevens, R. D. 2006. Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 2283.
- Vamosi, S. et al. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. — *Molecular Ecology* 18: 572-592.
- Webb, C. O. et al. 2002. Phylogenies and community ecology. — *Annual Review of Ecology and Systematics* 475-505.
- Wickham, H. 2009. plyr: Tools for splitting, applying and combining data. — R package version 0.1 9: 651.
- Wiens, J. J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. — *Evolution* 58: 193-197.
- Wiens, J. J. 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. — *The American Naturalist* 170: S86-S106.
- Wiens, J. J. 2011. The niche, biogeography and species interactions. — *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366: 2336-2350.
- Wiens, J. J. et al. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. — *Ecology letters* 13: 1310-1324.
- Wiens, J. J. and Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. — *Trends in Ecology & Evolution* 19: 639-644.
- Wiens, J. J. et al. 2005. Hylid frog phylogeny and sampling strategies for speciose clades. — *Systematic Biology* 54: 778.
- Wiens, J. J. et al. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. — *The American Naturalist* 168: 579-596.