

Macroecologia de Icterinae (Aves: Passeriformes): Efeito Rapoport e modelos nulos de distribuição geográfica

Artur Borba Valgas¹, José Alexandre Felizola Diniz-Filho^{1,4} e Carlos Eduardo Ramos de Sant'Ana^{2,3}

¹ Departamento de Biologia Geral, ICB, Universidade Federal de Goiás, Caixa Postal 131, 74001-970, Goiânia, GO, Brasil.

² Coordenação de Química e Biologia, Centro Federal de Educação Tecnológica, Rua 75, nº 46, Centro, 74055-110, Goiânia, GO, Brasil

³ Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília.

⁴ Autor correspondente. E-mail: diniz@icb1.ufg.br; jafdiniz@uol.com.br

Recebido em 09 de setembro de 2002; aceito em 25 de março de 2003.

ABSTRACT. Macroecology of Icterinae (Aves: Passeriformes): Rapoport's effect and null models of geographic ranges. Macroecological patterns of 50 species of Icterinae (Aves: Passeriformes) from South America were analyzed, focused on the spatial patterns in range size (the Rapoport effect) and their underlying ecological processes, including aspects of the geometry of the continent and environmental heterogeneity. A trend surface analysis showed that 58% of the variation in geographic range size can be explained by geographical position along the continent, with larger areas situated in the central portion of the continent, decreasing toward its southern extreme. Although this pattern is the inverse of the expected Rapoport effect, analysis showed that the decrease is less than expected by continental geometry alone, in such a way that the mechanisms involved in Rapoport effect (e.g., variations in tolerance to temperature) can still explain this pattern. This was also confirmed by the analyses of the potential distribution of the species based on two different models (circular and habitat expansions), which showed that equitability of habitat distribution is greater in southern areas, probably indicating greater ecological tolerance. Therefore, both geometric constraints of continent shape and ecological mechanisms explain variations in range size across the continent, but only a complex statistical analysis using specific models can partition these effects and help to explain variation in geographic range size.

KEY WORDS: geometric constraints, Icterinae, macroecology, null models, Rapoport effect.

RESUMO. Foram analisados os padrões espaciais na área de distribuição geográfica (efeito Rapoport), bem como os processos ecológicos envolvidos nesse padrão, ligados à forma do continente e à variação espacial na heterogeneidade ambiental. Uma análise de superfície de tendência quadrática mostrou que cerca de 58% da variação na área de distribuição geográfica das espécies pode ser explicada pela sua posição ao longo do continente, com áreas maiores ocorrendo na região mais central do continente, diminuindo principalmente em direção ao extremo sul. Embora esse padrão seja o inverso do esperado pelo efeito Rapoport, um modelo nulo que leva em consideração a geometria do continente demonstrou que a redução na extensão latitudinal é menor do que a esperada pelo acaso. Isso confirma que os mecanismos originalmente propostos para explicar o efeito Rapoport, relacionados a variações na tolerância térmica, podem ser mantidos. Essa hipótese é confirmada pelos modelos de distribuições geográfica potenciais, assumindo dois modelos (circular e ocupação de habitats). Essas análises mostraram que a equidade da distribuição de habitats foi maior nas espécies situadas no extremo sul da América do Sul, o que pode estar associado à sua maior tolerância ecológica. Assim, tanto mecanismos ecológicos quanto à forma do continente influenciam de forma significativa nas áreas de distribuição geográfica das espécies, embora apenas análises mais detalhadas envolvendo a construção de modelos nulos sejam capazes de desdobrar desses efeitos e, assim, permitir inferências sobre os mecanismos ecológicos associados a esse padrão geográfico.

PALAVRAS-CHAVE: efeito Rapoport, Icterinae, macroecologia, modelos nulos, restrições geométricas.

A macroecologia tem como principal meta compreender a partição do espaço físico/geográfico e dos recursos entre os organismos pela derivação dos modelos empíricos de correlação de variáveis ecológicas, tais como o tamanho do corpo, a densidade populacional e a área de distribuição ecológica, medidas em grandes grupos taxonômicos e em escalas continentais (Brown e Maurer 1987, 1989, Brown 1995, Maurer 1999, Sant'Ana e Diniz-Filho 1999, Gaston e Blackburn 2001). A macroecologia difere da ecologia de comunidades "clássica" no que tange à maior ênfase na observação de padrões empíricos do que em manipulações experimentais, sendo por isso considerada mais indutiva do que a ecologia baseada em experimentos ou no ajuste de modelos teóricos (Brown 1995).

Dentro da macroecologia, um dos padrões mais frequentemente encontrados é uma correlação positiva entre a extensão latitudinal das distribuições geográficas dos organismos que ocorrem a uma determinada latitude e a latitude (em módulo) do centro dessas distribuições ("efeito Rapoport") (Stevens 1989). Em outras palavras, quanto mais distantes forem as distribuições geográficas dos organismos em relação ao Equador, maiores elas serão. Entretanto, o ponto mais polêmico do trabalho de Stevens (1989) foi que ele associou de forma causal o efeito Rapoport a um dos padrões mais discutidos em Ecologia desde o século XIX, os "gradientes latitudinais de diversidade", ou riqueza de espécies.

Apesar de haver dúvidas a respeito de sua existência e

especialmente de sua ligação com os gradientes de diversidade (Rohde *et al.* 1993, Rohde 1996, 1997, Gaston 1998, 2000, Kerr 1998, Ruggiero e Lawton 1998, Taylor e Gaines 1999, Jetz e Rahbek 2001), o efeito Rapoport vem sendo continuamente avaliado nos últimos 10 anos (Ruggiero 1999), havendo pelo menos cinco explicações para a sua existência, baseadas em diferentes mecanismos estocásticos, ecológicos e evolutivos: 1) área disponível para colonização; 2) variabilidade climática; 3) extinção diferencial (efeitos históricos); 4) competição local e; 5) fronteiras biogeográficas (Gaston *et al.* 1998).

Estudos realizados com táxons da América do Norte, incluindo árvores, peixes, moluscos marinhos, anfíbios, répteis e mamíferos, exibiram o padrão de declínio da área com o declínio da latitude, de acordo com o predito pelo efeito Rapoport (Stevens 1989, Pagel *et al.* 1991, Gaston *et al.* 1998). Porém, para muitos grupos de animais em outros continentes, como América do Sul e Oceania, não se detecta esse efeito tão frequentemente (ver Ruggiero 1994). Foi evidenciado por Colwell e Hurtt (1994) que o efeito Rapoport pode ocorrer, em muitos casos, devido a um viés de amostragem em função da forma das áreas continentais, não necessitando portanto de nenhum mecanismo ecológico-evolutivo para explicá-lo.

Estudos realizados com morcegos e marsupiais evidenciaram que, na América do Sul, o padrão observado pelo método do ponto médio seria, de fato, o contrário do previsto pelo efeito Rapoport, ou seja, à medida que as espécies se afastam do Equador, menores são suas áreas de distribuição geográfica (Lyons e Willig 1997, Sant'Ana *et al.* 2002). Na América do Norte, por outro lado, os padrões encontrados devem estar mais frequentemente dentro do previsto originalmente pelo Efeito Rapoport, simplesmente em função do aumento da área disponível (Mourelle e Ezcurra 1997). Isso sugere que, no caso da América do sul, as áreas de distribuição das espécies mais afastadas do Equador são menores talvez em função das restrições estabelecidas pela forma única do continente sul-americano.

A preservação do “espírito do Efeito Rapoport” (Lyons e Willig 1997), entretanto, poderia ser mantida se o coeficiente angular do gradiente de redução na área de distribuição em relação à latitude fosse menor do que o predito pela simples redução na área continental disponível para colonização (estabelecido por um modelo nulo). Em outras palavras, nas regiões mais ao sul do continente, as espécies possuiriam áreas menores quando comparadas às espécies que vivem em regiões mais ao norte (devido ao efeito da forma do continente), mas essas áreas seriam maiores em termos relativos, considerando a possibilidade de colonização das áreas. Assim, o uso de um modelo nulo para estabelecer a expectativa de redução na área considerando a forma do continente passa a ser fundamental para avaliar a existência de um efeito Rapoport em grupos de organismos na América do Sul (Sant'Ana *et al.* 2002).

A subfamília Icterinae (Passeriformes) é um grupo altamente heterogêneo em tamanho, variando de 20g (*Icterus spurius*) a 500g (*Psarocolius montezuma*) (Freeman e Zink 1995) e colorido (na qual dominam o negro e o amarelo), de bico cônico e liso, muitas vezes pontiagudo, em forma de pinça ou compasso. São aves extremamente canoras, sendo que a voz da maioria consiste de assovios. Possuem alimentação variada, indo de frutos e sementes a insetos (Sick 1997). A grande maioria dos Icteríneos da América do Sul ocorre no noroeste do continente sul-americano, ocorrendo também nas regiões Sudeste e Sul do Brasil, e no Uruguai. O presente trabalho teve como objetivos o estudo da macroecologia das espécies de icteríneos da América do Sul (Aves: Passeriformes), analisando os padrões espaciais de variação na área de distribuição geográfica (efeito Rapoport), em relação à forma do continente sul-americano e à sua heterogeneidade de habitats.

MATERIAL E MÉTODOS

Dados básicos. Para o presente trabalho, foram coletados da literatura especializada (Dunning 1987, Sick 1997, Sibley e Monroe 1990, e principalmente Ridgely e Tudor 1989), dados referentes à área de distribuição geográfica (extensão de ocorrência) de espécies de Icterinae (Aves, Passeriformes), cujos pontos médios latitudinais se encontram na América do Sul. De um total de 62 espécies listadas por Ridgely e Tudor (1989), foram excluídas 16 espécies migratórias. Assim, as áreas de distribuição geográfica das 50 espécies residentes foram redesenhadas em mapas-base quadriculados da América do Sul, em escala 1: 31.250.000, com projeção policônica, tendo cada quadrícula cerca de 135 km de lado (Bini *et al.* 2000, Diniz-Filho *et al.* 2002). A extensão de ocorrência de cada espécie foi estimada pelo somatório de quadrículas ocupadas. Para cada quadrícula no continente, foram registradas as suas coordenadas espaciais (latitude e longitude) e o tipo predominante de habitat (bioma), seguindo o mapa da UNESCO (1981), que divide o continente sul-americano em 32 habitats.

Padrões espaciais nas variáveis e efeito Rapoport. Os padrões espaciais na área de distribuição geográfica foram analisados inicialmente através de análises de Superfície de Tendência Quadrática (“*Trend Surface Analysis*” – TSA) (Sokal e Rohlf 1995, Diniz-Filho e Fowler 1998). Tal metodologia foi aplicada com o objetivo de verificar se há um aumento nas áreas de distribuição geográfica à medida que os pontos médios de distribuição das espécies se afastam da linha do Equador.

A Análise de Superfície de Tendência Quadrática (TSA) consiste em uma regressão múltipla na qual as variáveis independentes são coordenadas geográficas, como latitude e longitude e, no caso, suas expansões quadráticas. Assim sendo, o modelo de regressão ajustado aos dados é:

$$Z = a + b_1X + b_2Y + b_3(X * X) + b_4(X * Y) + b_5(Y * Y) + e$$

onde X e Y são os pontos médios de latitude e longitude da extensão de ocorrência das espécies, Z é a variável resposta (área de distribuição geográfica), a é a constante do modelo, os valores de b são os coeficientes angulares e e é o resíduo (o componente local de variação espacial nas áreas de distribuição geográfica). A superfície ajustada é, portanto, uma parábola sobre o espaço de duas dimensões, descrevendo o modo como a área de distribuição das espécies varia ao longo do continente sul-americano (Lyons e Willig 1997, Diniz-Filho e Fowler 1998). A fim de uma melhor visualização desses padrões, os valores estimados foram a seguir mapeados através do algoritmo DWLS (*Distance Weighted Least-Squares*) do SYSTAT/SYGRAPH (Wilkinson 1989).

É importante considerar, entretanto, que a geometria do continente pode afetar a análise do efeito Rapoport, especialmente na América do Sul, que diminui sua área disponível para colonização em direção às latitudes mais altas. Assim, é necessário utilizar um modelo nulo para verificar se a redução da área de distribuição é menor do que a esperada pela redução da área do continente, o que caracterizaria o chamado efeito Rapoport “invertido” (Lyons e Willig 1997). Para este estudo, foi aplicado o modelo nulo proposto por Lyons e Willig (1997), que parte da relação entre a extensão latitudinal e o ponto médio de latitude (sendo, portanto, unidimensional).

Foram geradas aleatoriamente, para cada espécie, 5000 extensões latitudinais (EL) variando de zero ao máximo permitido pela posição do ponto médio latitudinal (com distribuição uniforme), que é dado por duas vezes a distância entre o ponto médio latitudinal e o extremo (sul) do continente (já que todos os pontos médios encontram-se no “domínio” da América do Sul) (ver Lyons e Willig 1998). Esse máximo aumenta de forma linear com a latitude até cerca de 15° N, que é o ponto de divisão equitativa entre as extensões norte e sul do Novo Mundo (ver figura 2). Em seguida, foram realizadas análises de regressão pareando-se os valores das extensões aleatórias (mas restritas pelo máximo permitido em cada posição ao longo do continente) e seus pontos médios latitudinais, para cada simulação, de modo que: $EL = a + b \text{ LAT}$.

Assim, coeficientes angulares (b) positivos indicam que a extensão latitudinal diminui em direção ao sul do continente (já que as latitudes ao sul do equador são expressas por números negativos), enquanto que valores de b negativos indicam que o inverso. O coeficiente angular obtido com os dados reais foi então comparado aos 5000 coeficientes angulares obtidos nas simulações: se o padrão espacial na área de extensão de ocorrência é meramente função da geometria do continente, então o coeficiente angular real será um valor típico da distribuição dos 5000 coeficientes obtidos nas simulações. Por outro lado, se o coeficiente real for significativamente menor que os obtidos nas simulações (já que o ponto médio latitudinal é

expresso negativamente), isso significa que as extensões mais ao sul do continente são significativamente maiores que as esperadas simplesmente pela geometria do continente, o que confirma a idéia do efeito Rapoport invertido (Sant’Ana *et al.* 2002).

Heterogeneidade Ambiental e Modelos de Distribuição Geográfica. Foram calculados, para cada espécie, algumas possibilidades de variação da área de distribuição geográfica, levando-se em consideração a heterogeneidade de habitats de cada espécie e a sua posição relativa no continente sul-americano. Foram utilizados dois modelos empíricos a fim de criar essas distribuições potenciais, denominados Modelo Circular (MC) e de Modelo de Ocupação de Habitats (MH). Cada modelo foi calculado a partir do ponto médio de latitude e longitude de cada espécie.

Para MC, foram contadas as quadrículas constantes dentro de um círculo traçado do ponto médio (latitudinal e longitudinal) até o limite mais distante observado em sua área de distribuição. Assume-se, portanto, que os limites circulares de tolerância da espécie foram alcançados e que é possível que a espécie se expanda até o máximo dentro deste limite circular.

No caso de MH, a área de ocupação da espécie foi dada pelo somatório das áreas contíguas espacialmente de todos os habitats, ao longo do continente sul-americano, que se encontram atualmente dentro da distribuição da espécie. Esse modelo tem como princípio à probabilidade de expansão das espécies a ponto de ocupar integralmente todos os habitats em que ela já se encontra atualmente.

Para a relação entre a área real de distribuição e a ocupação máxima pelos modelos, foi calculada a razão entre o número de quadrículas ocupadas pela espécie e o número máximo de quadrículas que as mesmas poderiam vir a ocupar de acordo com o modelo adotado, bem como a correlação entre a área observada e a área máxima. Assim, tanto MC quanto MH têm como objetivos explicar a “forma” da distribuição geográfica das espécies e sua variação ao longo do continente.

Ainda dentro desse contexto, é possível também determinar como a área de distribuição geográfica uma espécie está alocada em relação aos diferentes habitats no continente, ou seja, se ela ocupa predominantemente um tipo de habitat ou se sua distribuição se estende de forma equitativa por vários deles. Essa equidistribuição, para cada espécie, foi medida através da equidade do índice de diversidade de Shannon (Krebs 1998), dada por: $E = H' / \ln(B)$; sendo B é o número de habitats que se encontram dentro dos limites da distribuição geográfica da espécie e H' é o índice de Shannon, dado por: $H' = -\sum p_i \ln(p_i)$; sendo p_i a proporção de quadrículas no habitat i, em relação ao total de quadrículas ocupadas pela espécie (área de extensão).

RESULTADOS

Padrões espaciais na área de distribuição geográfica. As análises de superfície de tendência mostraram que para a área de distribuição geográfica existe um padrão quadrático significativo ($R^2 = 0,581$; $F = 11,946$; $p < 0,001$), no qual cerca de 58% da variação nas áreas de distribuição geográfica pode ser explicada pela sua posição ao longo do continente (tabela 1). Os mapas através do algoritmo DWLS (figura 1), mostraram que as áreas de distribuição geográfica tendem a diminuir à medida que se aumenta a latitude do ponto médio (padrão inverso ao esperado pelo efeito Rapoport). O termo quadrático do modelo mostrou também que as áreas situadas na região mais central do continente são maiores, em relação às que se encontram em seus extremos, variando principalmente em um sentido longitudinal (ver coeficientes da tabela 1). Isso sugere uma influência da forma do continente sobre as áreas de distribuição (figura 1).

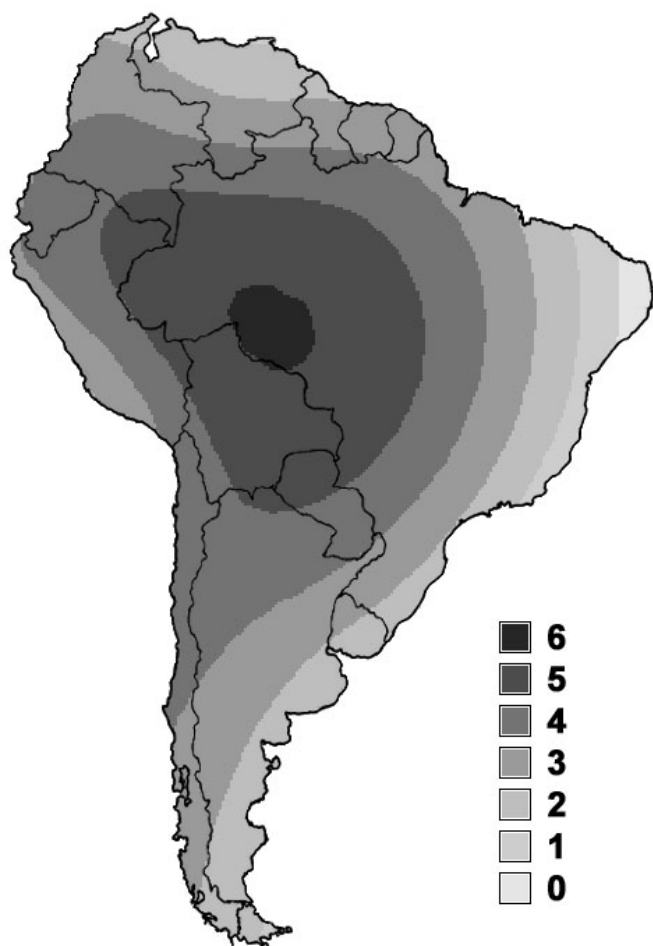


Figura 1. Padrão espacial nas áreas de distribuição geográfica (log), ajustado através do algoritmo DWLS (*distance weighted least-squares*), revelando o padrão quadrático de variação acompanhando a forma do continente sul-americano ($R^2 = 0.581$), principalmente no sentido longitudinal.

Tabela 1. Resultados da análise de superfície de tendência quadrática, incluindo o coeficiente de regressão (b), o seu erro-padrão (ep), o teste t associado (para H_0 sendo $\beta = 0$) e a probabilidade (p) de erro tipo I do coeficiente parcial, para os efeitos de latitude, longitude e os termos quadráticos, e a ANOVA da regressão.

Coefficiente	b ± ep	t	p
Constante	-0,209 ± 3,012	-0,069	0,945
Latitude	0,103 ± 0,126	0,814	0,420
Longitude	0,384 ± 0,201	1,910	0,063
Latitude ²	-0,003 ± 0,002	1,512	0,138
Latitude * Longitude	0,005 ± 0,005	0,987	0,329
Longitude ²	-0,014 ± 0,003	4,990	0,000

ANOVA da regressão				
SQ	GL	QM	F	P
66,887	5	13,377	11,946	0,0001
48,152	44	1,120		

Conforme já discutido, é necessário criar um modelo nulo a fim de verificar se o efeito Rapoport pode ser inferido mesmo quando as áreas diminuem em direção às latitudes mais elevadas. Pode-se observar que análise de regressão entre a extensão latitudinal e o ponto médio latitudinal (figura 2A) não foi significativa ao nível de 5%, com um coeficiente angular observado igual a $-15,4$ e um coeficiente de determinação igual a apenas $0,056$, de modo que as extensões latitudinais observadas tendem a permanecer aproximadamente constantes com o aumento da latitude. Entretanto, o valor médio do coeficiente angular obtido nas 5000 simulações pelo modelo nulo de Lyons e Willig (1997) foi igual a $59,6$, indicando que de fato que em 99,98% das simulações ($1/5000$) as extensões devem diminuir em direção às latitudes mais ao sul do continente (figura 2B). Os coeficientes de determinação obtidos nas 5000 simulações também são em média mais elevados do que o observado (R^2 médio igual a $0,232$), indicando que os padrões espaciais seriam mais marcados sob efeito simples da forma do continente. Portanto, o coeficiente angular observado é significativamente menor do que o observado por acaso ($p < 0.001$), indicando assim que as extensões latitudinais mais ao sul do continente tendem a ser significativamente maiores que as esperadas pelo acaso.

Modelos Circular e de Ocupação de Habitats. Os dois modelos estão significativamente correlacionados com as distribuições geográficas observadas ($r = 0,928$ para MC e $r = 0,582$ para MH – $p < 0.01$ nos dois casos) (figura 3A). O modelo MC explica melhor a variação das distribuições geográficas das espécies. A proporção entre a área real e a área a ser ocupada não varia significativamente

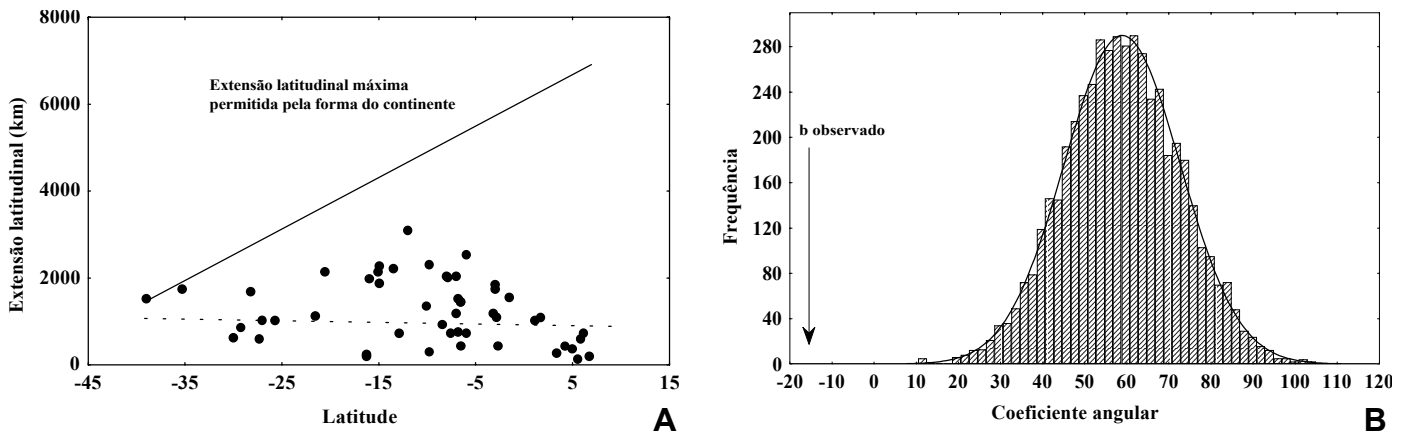


Figura 2. A) Relação entre extensão latitudinal e o ponto médio latitudinal, evidenciando o valor máximo esperado pela geometria do continente (linha cheia), considerando apenas o domínio sul do Novo Mundo (até 15°N). A linha tracejada indica a regressão observada para os valores das 50 espécies de Icterinae; B) Distribuição dos valores dos coeficientes angulares esperados segundo o modelo nulo de Lyons e Willig (1997), indicando que o coeficiente observado (igual a -15,4) é significativamente menor que o esperado segundo a geometria do continente. Valores negativos de latitude indicam latitudes ao sul do equador.

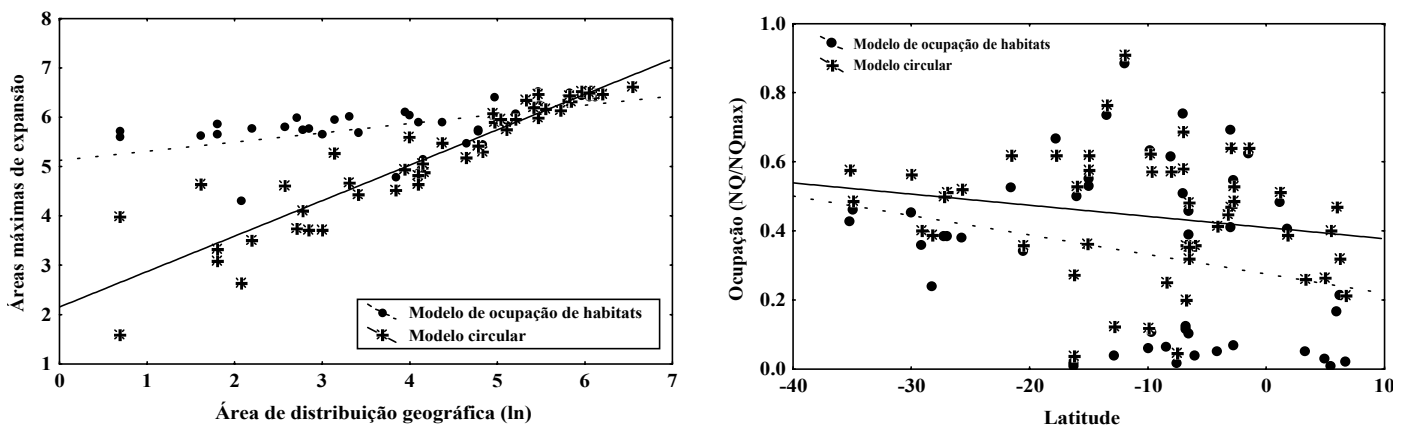


Figura 3. Relação entre as áreas de distribuição observadas para as 50 espécies de Icterinae e as áreas máximas esperadas segundo os dois modelos de ocupação (MC e MH), em escala logarítmica; B) Relação entre ocupação (número observado/ número máximo segundo o modelo) e a posição do ponto médio latitudinal, para os dois modelos (MC e MH). Valores negativos de latitude indicam latitudes ao sul do equador.

com a latitude do ponto médio, nos dois modelos (figura 3B), mas neste caso a ocupação de MH apresenta um padrão espacial um pouco mais claro, com maiores proporções de ocupação tendendo a estar mais ao sul do continente ($p = 0.077$).

O número de habitats ocupados por uma espécie varia exponencialmente em relação à área de distribuição geográfica (figura 4A). Por outro lado, observa-se uma correlação negativa significativa ($r = -0,464$; $p < 0.01$) entre a equidade de Shannon e a área de distribuição geográfica (figura 4B), indicando assim que áreas maiores tendem a possuir uma maior proporção de sua área em alguns poucos habitats.

A relação entre a equidade de Shannon e a latitude mostra uma tendência de que as áreas mais ao sul tenham maior equidistribuição de seus habitats ($r = -0.268$; $p < 0.065$) (figura 5). Entretanto, como as áreas de distribuição geográfica também estão negativamente correlacionadas com a equidade, é preciso verificar se essa relação negativa não é simplesmente uma função indireta do padrão latitudinal nas áreas de distribuição geográfica.

A correlação parcial (Sokal e Rohlf 1995) entre latitude do ponto médio e a equidade de Shannon, mantendo constante a área de distribuição geográfica, foi inclusive maior que a correlação original, sendo igual a -0.371 ($p < 0.01$).

DISCUSSÃO

A macroecologia busca analisar padrões de variação em grandes escalas de tempo e espaço, tentando avaliar a importância relativa de processos ecológicos e evolutivos atuando em diferentes níveis da hierarquia biológica (Brown 1995, Gaston e Blackburn 2001). Em virtude disso, as análises macroecológicas normalmente são em grande parte exploratórias, estando assim sujeitas ao problema de que um mesmo padrão (i.e., aumento das áreas de

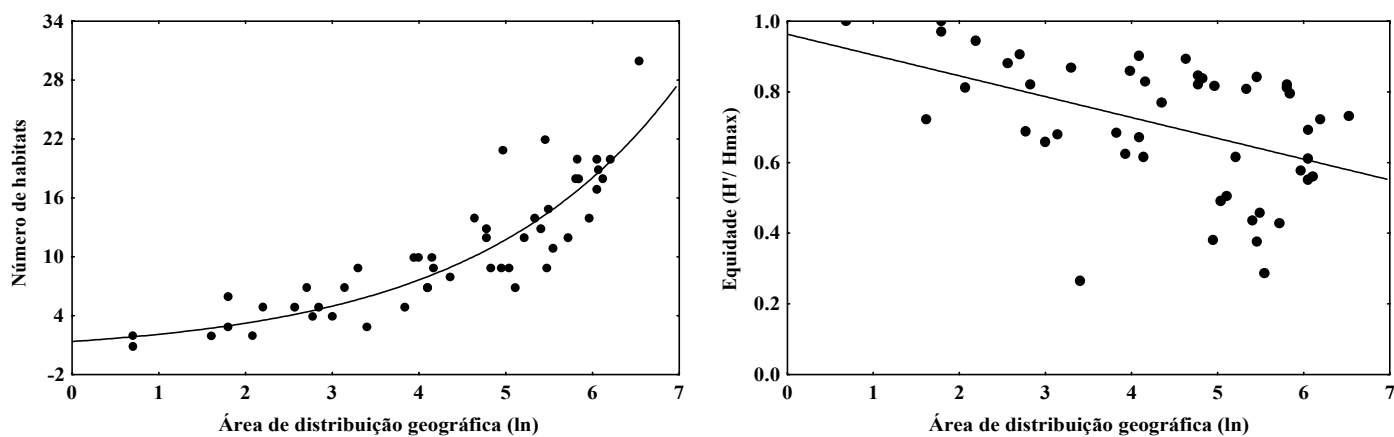


Figura 4. A) Relação entre número de habitats ocupados e área de distribuição geográfica e; B) entre equidade de Shannon e área de distribuição geográfica.

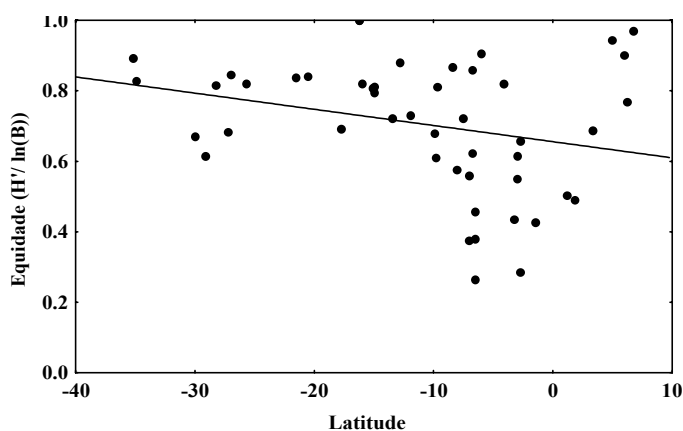


Figura 5. Relação entre equidade de Shannon e latitude do ponto médio, para as 50 espécies de Icterinae da América do Sul. Valores negativos de latitude indicam latitudes ao sul do equador.

distribuição com a latitude) poderia ser explicado por diferentes processos ou mecanismos (i.e., efeito Rapoport – Stevens 1989, ver Gaston *et al.* 1998).

No presente trabalho, alguns padrões macroecológicos foram avaliados para espécies de Passeriformes da subfamília Icterinae cujos pontos médios latitudinais se encontram no “domínio” da América do Sul. A área de distribuição geográfica apresentou um padrão espacial significativo e cerca de 58% da sua variação pode ser explicada pela posição da espécie no continente, formando um padrão quadrático no qual as maiores áreas se encontram no centro do continente, diminuindo principalmente em direção ao sul do continente. A princípio, esse padrão espacial é o inverso do esperado pela regra de Rapoport, tal qual originalmente formulada (Stevens 1989, Gaston *et al.* 1998).

Diversos estudos recentes têm demonstrado a importância da forma e da geometria das áreas continentais na análise do efeito Rapoport e dos gradientes latitudinais de diversidade (Colwell e Hurt 1994, Lyons e Willig 1997, Colwell e Lees 2000). Esse fator pode ser particularmente

importante na América do Sul, já que a forma do continente sul-americano criaria uma restrição espacial atuando exatamente no sentido inverso ao esperado pelo efeito Rapoport (Mourelle e Ezcurra 1997). Assim, é importante testar o que Lyons e Willig (1997) denominaram o “espírito do efeito Rapoport”, ou seja, um padrão no qual as áreas mais ao sul da América do Sul, embora menores que as situadas mais próximas ao equador, em termos absolutos, seriam maiores em termos relativos ao máximo permitido pela restrição criada pela forma do continente. Assim, a explicação original de Stevens (1989) para o padrão (i.e., variações adaptativas na tolerância térmica associadas ao padrão sazonal e refletindo na ampliação da extensão latitudinal) poderia ser mantida.

Para as 50 espécies de Icterinae analisadas neste estudo, o “espírito” do efeito Rapoport pode ser de fato mantido, já que as áreas de distribuição geográfica, embora menores no sul do continente, tendem a ter extensões latitudinais maiores que as esperadas sob um modelo nulo que leva em consideração a geometria do continente. Esses resultados são coerentes com os observados por Lyons e Willig (1997) para dois grupos de mamíferos na América do Sul e por Sant’Ana *et al.* (2002) para Falconiformes na América do Sul.

É importante ressaltar que, no presente trabalho, as análises realizadas com os modelos de expansão potencial apoiam essa idéia, não só em termos do padrão observado (i.e., efeito Rapoport invertido), mas principalmente em termos de processos ecológicos envolvidos. Em primeiro lugar, as áreas de distribuição geográfica das espécies estudadas se ajustam melhor a um modelo circular, que reflete bem mais a forma do continente, o que explica o padrão invertido (ver figura 1). Em segundo lugar, as espécies mais ao sul do continente, embora possuam áreas de distribuição menores (em função das restrições) e, portanto, incluam um menor número de habitats (mensurados em grandes escalas), tendem a possuir maior equidade desses habitats. Isso mostra que, nessas espécies,

es mais ao sul, os diferentes habitats estão distribuídos de forma mais uniforme dentro de suas áreas de distribuição geográfica, o que pode sugerir que elas possuem maior tolerância para ocupação em diferentes habitats. Obviamente, para inferir que menor equidistribuição de habitats implica maior tolerância ecológica é preciso assumir que as diferenças entre os habitats são constantes ao longo do continente, em termos de sua influência sobre os padrões demográficos e de história de vida das espécies (o que não é necessariamente correto). De qualquer modo, as análises exploratórias realizadas a partir das áreas potenciais são coerentes com a explicação de Lyons e Willig (1997) para a manutenção dos mecanismos envolvidos no efeito Rapoport, mesmo invertido em sua direção.

É possível concluir que os padrões macroecológicos dos Icterinae sul-americanos, testados através de diferentes tipos de modelos nulos, corroboram, de um modo geral, os padrões observados para diversos outros grupos de organismos sul-americanos. O padrão espacial encontrado para a área de distribuição geográfica, embora invertido em relação à proposição inicial de Rapoport, aparentemente confirma os mecanismos ecológicos relacionados à variações na tolerância térmica propostos por Stevens (1989) para esse efeito. Mas é importante notar que a forma do continente também influencia de forma significativa as áreas de distribuições, de modo que apenas análises mais detalhadas envolvendo a construção de modelos nulos são capazes de desdobrar desses efeitos e, assim, permitir inferências sobre os mecanismos ecológicos associados a esse padrão geográfico.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Luis Mauricio Bini e Anamaria A. Ferreira pelas sugestões em versões anteriores do manuscrito. Nosso programa de pesquisa em Macroecologia e Biodiversidade tem sido constante apoiado pelo CNPq, CAPES e FUNAPE/UFG, através de diversas bolsas e auxílios.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bini L. M., J. A. F. Diniz-Filho, F. S. Bonfim e R. P. Bastos (2000) Local and regional species richness relationships in Viperid snake assemblages from South America: unsaturated patterns at three different spatial scales. *Copeia* 2000:799-805.
- Brown, J. H. (1995) *Macroecology*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- _____ e B. A. Maurer (1987) Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics of the diversification of North American avifauna. *American Naturalist* 130:1-17.
- _____ e _____ (1989) Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243:1145-1150.
- Colwell, R. K. e G. C. Hurtt (1994) Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport Effect. *Amer. Nat.* 144:570-595.
- Colwell, R. K. e D. C. Lees (2000) The mid-domain effect: geometric constraints of the geography of species richness. *Trends Ecol. Evol.* 15:70-76.
- Diniz-Filho, J. A. F. e H. G. Fowler (1998) Honey-ants macroecology (genus *Myrmecocystus*): effect of spatial pattern on the relationship between worker body-size and geographic range size. *Environ. Entomol.* 27:1094-1101.
- Diniz-Filho, J. A. F., C. E. R. de Sant'ana, M. C. de Souza e T. F. L. V. B. Rangel (2002). Null models and spatial patterns of species richness in South American birds of prey. *Ecol. Letters* 5:47-55.
- Dunning, J. S. (1987) *South American Birds*. Newtown Square: Harrowood Books.
- Freeman, S. e R. M. Zink (1995) A phylogenetic study of the blackbirds based on variation in mitochondrial DNA restriction sites. *Syst. Biol.* 44:409-420.
- Jetz, W. e C. Rahbek (2001) Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:5661-5666.
- Gaston, K. J. (1998) Species-range size distributions: products of speciation, extinction and transformation. *Proceedings of the Royal Society – London.* 353:219-230.
- _____ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.
- _____ e T. M. Blackburn (2001) *Pattern and process in macroecology*. London: Blackwell.
- _____, _____ e J. I. Spicer (1998). Rapoport's rule: time for an epitaph? *Trends Ecol. Evol.* 13:70-74.
- Kerr, J. T. (1998) Weak links: 'Rapoport's rule' and large-scale species richness patterns. *Global Ecol. Biogeogr.* 8:47-54.
- Krebs, J. C. (1998) *Ecological methodology*. New York: Harper and Row.
- Lyons, S. K., M. R. Willig (1997) Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *Oikos* 79:568-580.
- Maurer, B. A. (1999) *Untangling ecological complexity*. Chicago: Chicago Univ. Press.
- Mourelle, C. e E. Ezcurra (1997) Rapoport's Rule: a comparative analysis between south and north american columnar cacti. *Amer. Nat.* 150:131-142.
- Pagel M. D., R. M. May e A. R. Collie (1991) Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *Amer. Nat.* 137:791-815.
- Ridgley, R. S. e G. Tudor (1989) *The birds of South America. The oscine passerines*, v. 1. Austin: Univ.

Texas press.

- Rohde, K. (1996) Rapoport's Rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiv. Letters* 3:10-13.
- _____ (1997) The larger area of the tropics does not explain latitudinal gradients in species diversity. *Oikos*, 79:169-172.
- _____, M. Heap e D. Heap (1993) Rapoport's rule does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness. *Amer. Nat.* 142:1-16.
- Ruggiero, A. (1994) Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *J. Biogeogr.* 21:545-559.
- Ruggiero, A. (1999) Búsqueda de patrones en macroecología: la regla de Rapoport. *Ecología Austral* 9:45-63.
- Ruggiero A. e J. H. Lawton (1998) Are there latitudinal and altitudinal Rapoport effects in the geographic ranges of Andean passerine birds? *Biological Journal of Linnenan Society* 63:283-304.
- Sant'Ana, C. E. R. e J. A. F. Diniz-Filho (1999). Macroecologia de corujas (Aves: Strigiformes) da América do Sul. *Ararajuba* 7:3-11.
- _____, _____ e T. F. L. V. B. Rangel (2002) Null models and Rapoport's effect in Neotropical Falconiformes. *Orn. Neotrop.* 13:247-254.
- Sibley, C. G. e B. L. Monroe Jr. (1990) *Distribution and taxonomy of the birds of the world*. New Haven: Yale Univ. Press.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira.
- Sokal R. R. e F. J. Rohlf (1995) *Biometry*, 3ª ed. New York: W. H. and Freeman.
- Stevens, G. C. (1989) The latitudinal gradient in geographic range: how so many species coexist in the tropics? *Amer. Nat.* 133:240-256.
- Taylor, P. H. e S. D. Gaines (1999) Can Rapoport Rule be rescued? Modeling Causes of the latitudinal gradient in species richness. *Ecology* 80:2474-2482.
- Wilkinson, L. (1989) *SYSTAT: the system for statistics*. Evanston: SYSTAT inc.
- Unesco (1981). *Vegetation maps of South America*. 1: 5,000,000, Paris, 2 sheets.