



## **Bondad del análisis bioclimático en estudios paleoambientales de faunas de mamíferos tropicales**

*Suitability of bioclimatic analysis for palaeoenvironmental studies of tropical mammalian faunas*

Ana R. Gómez Cano<sup>1</sup> y Manuel Hernández Fernández<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Ciudad Universitaria, 28040, Madrid, Spain. anarosa.bio@gmail.com

<sup>2</sup>Unidad de Investigación en Paleontología, Instituto de Geología Económica, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, C/ José Antonio Novais 2, 28040, Madrid, Spain. hdezfdz@geo.ucm.es

### **Resumen**

Este trabajo plantea un primer acercamiento a la problemática derivada de la posible pérdida de especies asociada a los procesos tafonómicos que se dan en los yacimientos de fósiles. Pretendemos determinar la posible utilidad del análisis bioclimático como metodología aplicable en Paleoecología, pues podría suponerse que si eliminamos especies en una comunidad se podrían producir cambios significativos en su estructura que convertirían en no funcional esta metodología. El análisis se ha llevado a cabo sobre ocho comunidades de mamíferos actuales de ambientes tropicales y subtropicales: Medan (Sumatra), Tumaco (Colombia), Jaipur (India), Catamarca (Argentina), Arica (Chile), Mascate (Omán), Puerto Montt (Chile) y Kagoshima (Japón). En cada comunidad se han eliminado progresivamente especies de forma aleatoria. Los resultados obtenidos mediante análisis estadístico de  $\chi^2$  nos han permitido concluir que el análisis bioclimático resulta una metodología útil en Paleoecología, siempre y cuando la pérdida de especies no sea excesivamente elevada (desaparición del 50-85% de las especies originales).

**Palabras clave:** Análisis bioclimático, Comunidades de mamíferos, Metodología, Paleoclimatología, Rarefacción, Redundancia ecológica.

### **Abstract**

In this work we propose a first approach to an issue that relates the potential loss of species associated to taphonomic processes occurring in fossil sites. We attempt to determine the possible utility of bioclimatic analysis as a suitable methodology

in Paleoeology. If a number of species are removed from a community, significant changes in its structure might appear which would make this palaeoecological technique dysfunctional. The analysis has been carried out with the data from eight modern mammalian communities from tropical and subtropical environments: Medan (Sumatra), Tumaco (Colombia), Jaipur (India), Catamarca (Argentina), Arica (Chile), Mascate (Oman), Puerto Montt (Chile) and Kagoshima (Japan). On each community we have deleted species randomly. The results from  $\chi^2$  analyses have allowed us to conclude that the methodology is useful in Palaeoecology since it is functional with a satisfactory level of confidence, as long as the species loss is not excessively elevated (removal of 50-85% of the original species).

**Keywords:** Bioclimatic analysis, Mammalian communities, Methodology, Palaeoclimatology, Rarefaction, Ecological redundancy.

## INTRODUCCIÓN

Los estudios paleoambientales aportan información de gran importancia para el conocimiento del pasado. En torno a esta línea de estudio se han desarrollado variadas metodologías basadas en comunidades de mamíferos, las cuales resultan de interés especial en los estudios paleoecológicos ya que de su estudio se pueden inferir características macroclimáticas (Mares & Willig 1994, Andrews 1995, Hernández Fernández 2001, Mendoza et al. 2005), además de la gran importancia cuantitativa y cualitativa que este grupo tiene en el registro fósil continental (Fortelius et al. 2002).

El análisis bioclimático (Hernández Fernández 2001) es una de tales técnicas de exploración paleoambiental y se basa en la posibilidad de inferir diversos aspectos climáticos a partir de las comunidades de mamíferos (Hernández Fernández & Peláez-Campomanes 2003, 2005). En este procedimiento se emplea el espectro bioclimático propio de cada localidad, que se obtiene a partir del estudio del conjunto de especies que componen la comunidad y sus respectivos índices de restricción climática (Hernández Fernández 2001). Esta metodología ha sido aplicada para inferir, a partir del estudio de listados faunísticos de roedores, los cambios climáticos acaecidos en el Pleistoceno de Europa (Hernández Fernández & Peláez-Campomanes 2003, 2005, Hernández Fernández 2006) y en el Plio-Pleistoceno ibérico (Hernández Fernández 2005).

No obstante, se ha de tener en cuenta que los yacimientos paleontológicos, pueden haber sufrido una variación en la composición de especies respecto a sus paleocomunidades originales. Por tanto, la viabilidad de las metodologías de análisis

paleoambiental basadas en la estructura de las comunidades podría verse afectada como consecuencia de la supuesta falta de representatividad de las comunidades fósiles. Esta problemática no ha sido suficientemente estudiada hasta el momento (Mares & Willig 1994, Andrews 1995, 2006, Gómez Cano et al. 2006). Esta falta de representatividad puede darse tanto por la pérdida de especies presentes en la paleocomunidad original como por un incremento de especies por homogeneización temporal y mezcla espacial de comunidades (*time averaging* y *space averaging*). En el presente trabajo se trata de mostrar un primer acercamiento a esta problemática basado exclusivamente en los procesos que pudieran dar lugar a pérdida de especies en el yacimiento. Para ello, analizamos de forma cuantitativa la relevancia de los cambios sufridos en la estructura bioclimática (Hernández Fernández 2001) de comunidades de mamíferos actuales debido a pérdida virtual de especies, evaluando así su aplicabilidad en comunidades empobrecidas.

Finalmente, los posibles sesgos de representación de las faunas registradas en los yacimientos no constituyen la única problemática asociada a la aplicación del análisis bioclimático, y de cualquier otro análisis paleoambiental. Cuestiones relacionadas con la ausencia de análogos ambientales actuales han de ser tenidas en cuenta, por ejemplo, los biomas del pasado pudieron ser diferentes a los actuales que sirven como modelo. Del mismo modo, los cambios ambientales han afectado a las distintas especies de maneras diferentes, lo cual ha dado lugar a la aparición de las llamadas faunas disarmónicas (Lundelius et al. 1987). Estas problemáticas ya han sido consideradas previamente por Hernández Fernández & Peláez-Campomanes (2003) y no haremos mención adicional de las mismas en este trabajo.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Áreas de estudio**

Se ha desarrollado el trabajo a partir de los datos correspondientes a listados faunísticos de ocho localidades actuales. Se han seleccionado dos localidades de cuatro biomas tropicales y subtropicales (tabla 1): pluvisilva, sabana, desierto y laurisilva (Walter 1970). El estudio se circunscribe a estas tipologías climáticas ya que resultan las de mayor trascendencia para la Península Ibérica durante el Neógeno (Sanz de Siria Catalán 1985, Barrón et al. 1996). En cada caso, se escogió una comunidad situada en América del Sur y otra representante del continente asiático, lo cual nos permitió comprobar que la metodología funciona del mismo modo en dos regiones con historias biogeográficas distintas.

## **Empobrecimiento de comunidades**

Este estudio se basa en la realización de un análisis de rarefacción que persigue simular la pérdida de un porcentaje de especies en un yacimiento respecto de la paleocomunidad original.

Para ello, se ha trabajado con los listados de la fauna de mamíferos de cada comunidad, a partir de cuya composición original se fueron eliminando especies de forma aleatoria. Así se generó una serie de pseudocomunidades cuya composición faunística resultaba empobrecida respecto de la original. El procesado de los datos se realizó de forma secuencial, es decir, se fueron eliminando aleatoriamente especies de la comunidad original en grupos de cuatro especies, y repitiendo el proceso 100 veces para cada secuencia de eliminación. Es decir se obtuvieron 100 pseudocomunidades para cada uno de los conjuntos de especies retiradas (en múltiplos de cuatro). Este procesado se llevó a cabo para cada localidad.

## **Análisis bioclimático**

Se han empleado como variables a estudiar los diez componentes bioclimáticos que conforman el espectro bioclimático de cada comunidad (Hernández Fernández 2001). Para el cálculo del espectro bioclimático se ha procedido según la metodología detallada por Hernández Fernández (2001). Aquí únicamente presentamos un breve resumen de la misma para facilitar la comprensión del espectro bioclimático.

Para cada localidad se realiza una matriz de especies-por-clima. El valor asignado a cada especie en cada clima es 0 si la especie no habita en dicha zona climática o  $1/n$  (Climatic Restriction Index, CRI) si vive en ella, siendo  $n$  el número de climas en los cuales la especie está presente.

Diez componentes bioclimáticos (BC) pueden ser entonces calculados en función de la fórmula:

$$BC_i = (SCRI_i) 100 / S$$

donde  $i$  es la localidad  $i$ , y  $S$  es el número de especies en dicha localidad. De esta manera, cada componente bioclimático representa la proporción de la comunidad que es propia de cada uno de los diez biomas existentes en los medios continentales del globo (Tabla 1). Los diez valores de BC constituyen su espectro bioclimático.

ZONA CLIMÁTICA		ZONOBIOOMA (principalmente tipo de vegetación)	
I	Ecuatorial	I	Pluviisilva
II	Tropical con lluvias estivales	II	Bosque tropical decido
II/III	Tropical semiárido de transición	II/III	Sabana
III	Subtropical árido	III	Desierto subtropical
IV	Lluvia invernal y sequía estival	IV	Formaciones leñosas esclerófilas
V	Templado cálido	V	Laurisilva
VI	Templado típico	VI	Bosque nemoral caducifolio de hoja ancha
VII	Templado árido	VII	Estepa a desierto frío
VIII	Templado frío (boreal)	VIII	Bosque boreal de coníferas (taiga)
IX	Polar	IX	Tundra

**Tabla 1.** Tipología climática mundial y tipo de vegetación relacionada (modificado de Walter 1970).

Los cambios producidos en el espectro climático de cada pseudocomunidad, debidos a la eliminación secuencial de especies en los listados, se analizaron por medio de un análisis de  $\chi^2$ . Se compararon los valores observados en el espectro bioclimático de cada pseudocomunidad con los de la comunidad original (valores esperados). Finalmente, se computó el porcentaje de comunidades empobrecidas con diferencias no significativas respecto a la comunidad original.

## RESULTADOS

Para cada una de las localidades estudiadas, el empobrecimiento secuencial produjo un número de pseudocomunidades distinto: así encontramos desde dos conjuntos de pseudocomunidades para la localidad de Arica (11 especies), hasta un total de 36 conjuntos de pseudocomunidades para Medán (146 especies). No obstante, este hecho no va a afectar las conclusiones obtenidas.

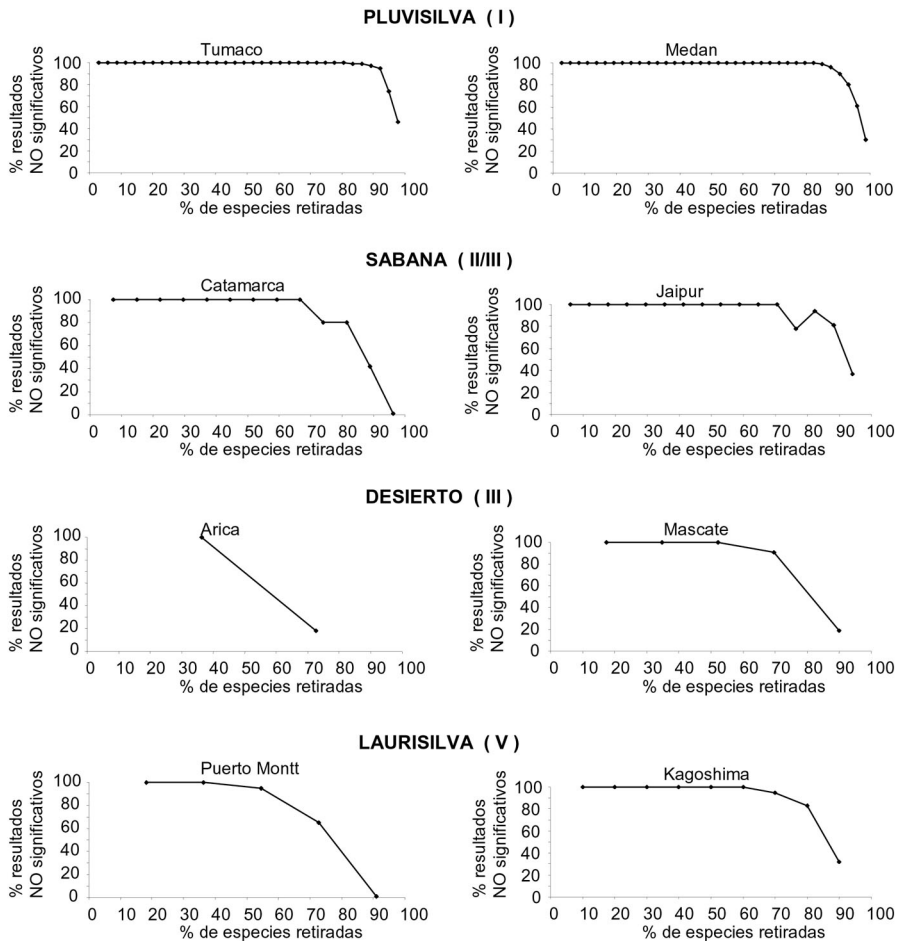
Los espectros bioclimáticos correspondientes a las comunidades completas de las localidades empleadas en el estudio se muestran en la Tabla 2. Nuestros resultados indican que al comparar el espectro bioclimático de las pseudocomunidades con el de las comunidades que quedan englobadas dentro del bioma I (Medán y Tumaco) no aparecen diferencias significativas hasta que no hemos eliminado un porcentaje de especies que supera el 80 % (Fig. 1). En el caso de las localidades del bioma II/III (Jaipur y Catamarca), para que la estructura de la comunidad no se viese seriamente afectada bastaría con una representación de, aproximadamente el 26 % de la fauna original (Fig. 1). En ese caso más del 75 % de las pseudocomunidades empobrecidas no muestran diferencias significativas con respecto a la comunidad original. En el caso del bioma III (Arica y Mascate), cuyas localidades poseen un número muy

LOCALIDAD	Nº TOTAL DE ESPECIES	ESPECTRO BIOCLIMÁTICO										BIOMA
		I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
TUMACO	139	44.9	28.1	19.0	1.1	0.7	4.9	0.4	0.6	0.2	0.0	I
MEDAN	146	69.9	20.1	5.0	0.6	0.5	2.6	1.0	0.2	0.1	0.0	
CATAMARCA	54	7.6	18.7	44.5	5.6	3.8	11.6	2.1	5.7	0.4	0.0	II/III
JAIPUR	68	14.2	29.3	33.8	10.8	5.1	3.9	1.7	1.1	0.0	0.0	
ARICA	11	5.2	5.2	15.0	40.8	18.1	8.2	2.1	4.4	1.0	0.0	III
MASCATE	23	2.4	11.9	13.4	34.3	22.7	5.3	2.8	4.5	1.6	1.1	
PUERTO MONTT	22	1.7	5.2	7.3	4.9	17.4	42.5	13.3	6.5	1.1	0.0	V
KAGOSHIMA	40	5.7	6.8	2.7	1.7	4.6	36.1	34.1	3.0	4.3	1.1	

**Tabla 2.** Valores del espectro bioclimático para las localidades estudiadas (Hernández Fernández 2001). Biomas, ver tabla 1.

reducido de especies, es necesaria la retirada de más del 35% de las especies para obtener diferencias significativas (Fig. 1). Finalmente, los resultados obtenidos para las localidades del bioma V (Puerto Montt y Kagoshima) indican que con un 64% de la fauna original podrían obtenerse resultados similares a los de la fauna original (Fig. 1).

Es decir, resultaría necesario que las comunidades presuntamente empobrecidas de los yacimientos paleontológicos conservasen menos del 15-50 % de las especies presentes en la paleocomunidad original para que el análisis bioclimático se viese afectado por la existencia de diferencias significativas en la estructura de la comunidad de mamíferos.



**Figura 1.** Porcentaje de las 100 pseudocomunidades que no muestran diferencias significativas frente a la comunidad original en un análisis de  $\chi^2$ , dentro de cada categoría de porcentaje de especies eliminadas.

## **DISCUSIÓN**

Los resultados obtenidos para los diferentes tipos de comunidades son similares: únicamente tras haber retirado un gran número de especies aparecieron diferencias significativas respecto al espectro bioclimático de la comunidad original, debido a grandes perturbaciones en la estructura de la comunidad, confirmando los resultados obtenidos en estudios anteriores (Gómez Cano et al. 2006).

Se ha de tener en cuenta el efecto que supone para una comunidad la presencia de especies ecológicamente redundantes (Tokeshi 1999) dado el efecto amortiguador que pueden tener frente a la pérdida de especies (Vilá 1998, Quince et al. 2005). No obstante, los efectos atenuantes serán distintos en cada comunidad, en función de qué especies redundantes se dan y también del contexto ambiental en el que se encuentren las comunidades (Wellnitz & LeRoy Poff 2001). Por tanto, dentro de este marco general resulta natural encontrar pequeñas diferencias entre los resultados obtenidos en los distintos tipos de comunidades. En principio, la eliminación de especies podría afectar en mayor medida a la estructura de comunidades con menor número de especies, dado que una mayor riqueza específica conlleva una mayor probabilidad de aparición de especies ecológicamente redundantes y, como consecuencia, una mayor estabilidad ecológica (Naeem 1998, Fonseca & Ganade, 2001). A la vista de nuestros resultados, esta predicción se cumple plenamente. Las comunidades con mayor riqueza de especies (Medan, Tumaco y Jaipur) parecen responder de una manera más estable, es decir, se muestran menos sensibles a los cambios producidos por la pérdida de especies, siempre y cuando la comunidad no quede drásticamente empobrecida. Un menor número de grupos funcionales en las comunidades con un bajo número de especies (Arica, Mascate y Valdivia) podría suponer que cambios en su composición producirán efectos significativos al retirar un menor porcentaje de especies (Walker 1992, Vilá 1998).

## **CONCLUSIONES**

El análisis bioclimático se ha mostrado como un útil indicador de la estructura de la comunidad a partir de faunas empobrecidas. Esto supone una ventaja a la hora de trasladar esta metodología al área de la Paleontología, ya que permitirá el estudio paleoecológico de comunidades fósiles, en las que habitualmente se asume que no está representado el 100% de la paleocomunidad original (Andrews 1995).

No obstante, la aplicación de esta técnica de análisis a los conjuntos de especies procedentes de yacimientos paleontológicos, requiere asumir que los procesos tafonómicos sufridos en los mismos no han provocado una pérdida de

especies muy elevada (superior al 50-85% según los resultados obtenidos). Por tanto, resulta de gran importancia resolver una incógnita que no ha sido tratada en este trabajo, al no formar parte de los objetivos iniciales del mismo: ¿cuál es el porcentaje de especies perdidas durante la fosilización?

Finalmente, futuros trabajos deberán tener en cuenta, además, la posibilidad de que la pérdida de especies debida a sesgos tafonómicos o paleoecológicos no siga un patrón aleatorio sino que esté determinada selectivamente por diversos factores propios de las especies o del yacimiento. Por ejemplo, se habrá de tener en cuenta la abundancia relativa de las diferentes especies, sus tamaños corporales, etc. Trabajos aún más sofisticados deberían asumir la posibilidad de que haya una mayor diversidad de la esperable, debido a posibles efectos de promediación espacial y temporal, o que ambos procesos (pérdida y ganancia de especies) se dejen sentir de manera combinada.

## **AGRADECIMIENTOS**

Este trabajo se ha beneficiado de diversas discusiones con los Drs. Nieves López Martínez (Universidad Complutense de Madrid) y Pablo Peláez-Campomanes (Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC). Los autores agradecen los comentarios de los Drs. Paul Palmqvist (Universidad de Málaga) y Miquel De Renzi (Universidad de Valencia), que han permitido mejorar el manuscrito original. La presente investigación ha sido parcialmente financiada por los proyectos PR1/06-14470-B (UCM) y CGL2006-01773/BTE (MEC) y por una ayuda de la Universidad Complutense de Madrid y la Comunidad Autónoma de Madrid al Grupo de Investigación UCM-CAM 910607 sobre Evolución de Mamíferos y Paleoambientes Continentales Cenozoicos, dirigido por Marián Álvarez Sierra. M.H.F. disfruta de un contrato UCM del Programa “Ramón y Cajal” del Ministerio de Educación y Ciencia.

## **REFERENCIAS**

- Andrews, P. 1995. Mammals as palaeoecological indicators. *Acta zoologica Cracoviensia*, 38(1), 59-72.
- Andrews, P. 2006. Taphonomic effects of faunal impoverishment and faunal mixing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241, 572-589.
- Barrón, E., Rivas Carballo, M.R. & Valle, M<sup>a</sup>.F. 1996. Síntesis bibliográfica de la vegetación y clima de la Península Ibérica durante el Neógeno. *Revista Española de Paleontología*, N<sup>o</sup>. Extraordinario, 225-236.

- Fonseca, C.R. & Ganade, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89, 118-125.
- Fortelius, M., Eronen, J., Jernvall, J., Liu, L., Pushkina, D., Rinne, J., Tesakov, A., Vislobokova, I., Zhang, Z. & Zhou, L. 2002. Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. *Evolutionary Ecology Research*, 4, 1005–1016.
- Gómez Cano, A.R., García Yelo, B.A. & Hernández Fernández, M. 2006 (en prensa). Cenogramas, análisis bioclimático y muestreo en faunas de mamíferos: implicaciones para la aplicación de métodos de análisis paleoecológico. *Estudios Geológicos*, 62.
- Hernández Fernández, M. 2001. Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 10(2), 113-128.
- Hernández Fernández, M. 2005. *Análisis paleoecológico y paleoclimático de las sucesiones de mamíferos del Plio-Pleistoceno ibérico*. Servicio de publicaciones de la Universidad Complutense de Madrid, Madrid. 379 pp.
- Hernández Fernández, M. 2006. Rodent paleofaunas as indicators of climatic change in Europe during the last 125,000 years. *Quaternary Research*, 65, 308-323.
- Hernández Fernández, M. & Peláez-Campomanes, P. 2003. The bioclimatic model: a method of palaeoclimatic qualitative inference based on mammal associations. *Global Ecology and Biogeography*, 12(6), 507-517.
- Hernández Fernández, M. & Peláez-Campomanes, P. 2005. Quantitative palaeoclimatic inference based on terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 14(1), 39-56.
- Lundelius, E.L., Jr Downs, T., Lindsay, E.H., Semken, H.A., Zakrzewski, R.J., Churcher, C.S., Harington, C.R., Schultz, G.E. & Webb, S.D. 1987. The North American Quaternary sequence. In: *Cenozoic Mammals of North America: Geochronology and Biostratigraphy* (ed. by M.O. Woodburne), University of California Press, Berkeley, 211–235.
- Mares, A. M. & Willig, M.R. 1994. Inferring biome associations of recent mammals from samples of temperate and tropical faunas: paleoecological considerations. *Historical Biology*, 8, 31-48.
- Mendoza, M., Janis, C.M. & Palmqvist, P. 2005. Ecological patterns in the trophic-size structure of large mammal communities: a ‘taxon-free’ characterization. *Evolutionary Ecology Research*, 7, 505–530.

- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, 12 (1), 39-45.
- Quince, C., Higgs, P. G. & McKane, A. J. 2005. Deleting species from model food webs. *Oikos*, 110, 283-296.
- Sanz de Siria Catalán, A. 1985. Datos para el conocimiento de las floras miocénicas de Cataluña. *Paleontologia i Evolució*, 19, 167-177.
- Tokeshi, M. 1999. *Species coexistence. Ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science, 48 págs.
- Vilá, M. 1998. Efectos de la diversidad de especies en el funcionamiento de los ecosistemas. *Orsis*, 13, 105-117.
- Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6(1), 18-23.
- Walter, H. 1970. *Vegetationszonen und Klima*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 245 págs.
- Wellnitz, T. & LeRoy Poff, N. 2001. Functional redundancy in heterogeneous environments: implications for conservation. *Ecology Letters*, 4, 177-179.

# CANTERA PALEONTOLÓGICA



**EDICIONES**  
**PROVINCIALES N° 53**

Referencia de este volumen:

Cambra-Moo, O., Martínez-Pérez, C., Chamero, B., Escaso, F., de Esteban Trivigno, S. y Marugán-Lobón, J. (eds.) 2007. *Cantera Paleontológica*. Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca, 398 pp.

© de los textos, los respectivos autores, 2007

© de la presente edición, Diputación Provincial de Cuenca

© Portada: Diseño de Oscar Cambra Moo

Edita: Diputación Provincial de Cuenca.

C/ Sargal s/n, 16002, Cuenca.

Dirección Técnica: Servicio de Publicaciones-Departamento de Cultura

I.S.B.N: 84-935573-7-4

Depósito Legal: CU-0728-2006

Maquetación: Oscar Cambra Moo

Impresión: Imprenta Provincial, C/ Sargal 21, 16002, Cuenca.

Impreso en España - Printed in Spain