



Cenogramas, análisis bioclimático y muestreo en faunas de mamíferos: implicaciones para la aplicación de métodos de análisis paleoecológico

A. R. Gómez Cano¹, B. A. García Yelo¹, M. Hernández Fernández^{1, 2}*

RESUMEN

En este trabajo hemos analizado la problemática derivada de la posible pérdida de especies asociada a los procesos tafonómicos que se dan en los yacimientos de fósiles, para determinar la posible utilidad de los cenogramas y el análisis bioclimático como metodologías aplicables en Paleoeología. Podría suponerse que si eliminamos especies en una comunidad se podrían producir cambios significativos en su estructura que convertirían en no funcionales a estas metodologías. El análisis se ha llevado a cabo con los datos de dos comunidades de mamíferos actuales, Barrow (Alaska) y Jaipur (India), de las que hemos eliminado progresivamente especies de forma aleatoria. Los resultados obtenidos nos han permitido concluir que tanto los cenogramas como el análisis bioclimático son útiles en Paleoeología, ya que son funcionales con un nivel de confianza adecuado, siempre y cuando la pérdida de especies no sea excesivamente elevada (en comunidades con un 20-40% de las especies originales).

Palabras clave: análisis bioclimático, cenogramas, comunidades de mamíferos, metodología, paleoclimatología, paleoecología, redundancia ecológica.

ABSTRACT

In this work we analyzed the problems derived from the potential species loss associated to the taphonomic processes occurring in fossil sites. We seek to resolve the possible utility of cenograms and bioclimatic analysis as methodologies applicable in Paleoeology. Supposedly, if species are deleted in a community, significant changes in its structure might appear, which would make these paleoecological techniques dysfunctional. The analysis has been carried out with the data of two modern mammalian communities, Barrow (Alaska) and Jaipur (India), on which we have deleted species randomly. Our results have allowed us to conclude that these methodologies are useful in Paleoeology, since they are functional with a satisfactory level of confidence, as long as the species loss is not excessively elevated (for communities with 20-40% of the original species).

Key words: bioclimatic analysis, cenograms, mammalian communities, methodology, paleoclimatology, paleoecology, ecological redundancy.

Introducción

Los estudios paleoclimáticos y paleoecológicos aportan información de gran importancia para el conocimiento del pasado. En torno a estas áreas de estudio se han desarrollado variadas metodologías que suponen un acercamiento para conocer las características ambientales del pasado. Particular-

mente los mamíferos resultan de interés especial en este ámbito por la importancia cuantitativa y cualitativa que este grupo representa en el registro fósil continental (Fortelius *et al.*, 2002). La comunidad faunística no es una unión fortuita de especies (Roger, 1980) sino que está determinada por numerosos factores, entre ellos las características ambientales del medio. Por ello, el estudio de las comunida-

¹ Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense de Madrid. Ciudad Universitaria. 28040 Madrid, Spain. E-mail: A.R.G.C., anarosa.bio@gmail.com; B.A.G.Y., blancayelo@hotmail.com.

² Unidad de Investigación en Paleontología, Instituto de Geología Económica. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. José Antonio Novais, 2. 28040 Madrid, Spain. E-mail: hdezfdz@geo.ucm.es.

des de mamíferos extintos permite inferir características macroclimáticas del pasado (Mares y Willig, 1994; Andrews, 1995; Hernández Fernández, 2001).

Es importante entender que la relación recíproca de influencias que se da entre los organismos y los factores ambientales (Roger, 1980; Vilá, 1998; Martínez, 2002) aparece no sólo a una escala local, sino que se producen efectos a una escala ecosistémica mayor afectando la estructura y función del ecosistema (Sinclair, 2003). Las perturbaciones pueden afectar a las especies de manera diferencial y las modificaciones en la estructura de la comunidad producen inestabilidad en el ecosistema (Tokeshi, 1999). Diversos estudios han dado muestras de la existencia de una relación entre el funcionamiento del ecosistema y la comunidad de especies que aparecen en una determinada localidad (Walker, 1992; Schwartz *et al.*, 2000; Wellnitz y LeRoy Poff, 2001; Hooper *et al.*, 2005). De manera que alteraciones en el funcionamiento del ecosistema conllevarán modificaciones en la composición faunística, y viceversa. No obstante, la redundancia ecológica es un factor que puede amortiguar el efecto en el ecosistema que supone la desaparición de una especie, debido a la presencia en la comunidad de otras especies ecológicamente similares a la especie desaparecida. De esta manera, dicho ecosistema y la estructura de la comunidad podrían llegar a mantenerse estables en el tiempo (Margalef, 1991; Tokeshi, 1999; Micheli y Halpern, 2005) pese a la desaparición de algunas especies.

Teniendo en cuenta la potencial pérdida de especies que se puede dar en un yacimiento paleontológico con respecto a la paleocomunidad original, en este trabajo se analizó la aplicabilidad en comunidades empobrecidas de dos metodologías de inferencia ambiental: estudio de cenogramas (Valverde, 1964; Legendre, 1986) y análisis bioclimático (Hernández Fernández, 2001). Se analizó de forma cuantitativa la relevancia de los cambios sufridos en la estructura de las comunidades debido a la pérdida de especies, lo cual puede afectar a la viabilidad de estas dos metodologías para su uso en el campo de la Paleoeología.

En los cenogramas se relaciona el peso corporal de las especies de una comunidad con el orden decreciente (en función del peso) de las especies presentes en dicha comunidad (fig. 1). Los quirópteros son excluidos debido tanto a su amplia capacidad de dispersión entre comunidades como a la escasez de estos grupos en los yacimientos paleontológicos. Los carnívoros también suelen excluirse

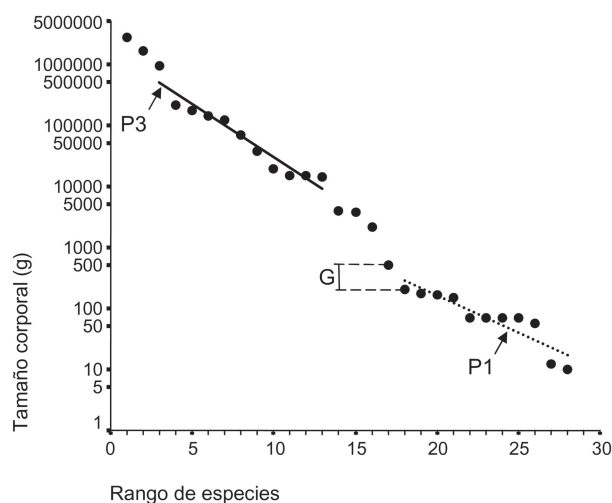


Fig. 1.—Cenograma de la fauna de mamíferos modernos de Patna, India.

o se organizan por separado del resto de las especies (presas). Aunque fueron utilizados inicialmente para deducir una relación entre la talla de los predadores y sus presas (Valverde, 1964), los cenogramas se emplean asiduamente para inferir las condiciones ambientales asociadas a una determinada comunidad animal. Legendre (1986) estableció una relación entre el medio y la estructura del cenograma, basada en el análisis visual de los cenogramas, mediante tres sencillas reglas empíricas:

1. La diferencia de pesos entre la primera especie con un peso superior a 500 g y la última especie con un peso igual o inferior a 500 g determinaría lo abierta que es la vegetación; a mayor diferencia, menos cobertura vegetal.
2. La pendiente de la recta definida por los pesos de las macropresas (peso superior a 8 kg) indicaría el grado de aridez del ambiente; a mayor pendiente, más árido es el medio.
3. La pendiente definida por los datos de las micropresas (peso inferior o igual a 500 g) reflejaría, de forma cualitativa, la temperatura del medio; a mayor pendiente, más cálido es el medio.

Sin embargo, en los últimos años la utilidad de los cenogramas en el campo de la Paleoclimatología ha resultado muy controvertida. Rodríguez (1999) cuestionó la validez de dichas relaciones. Al analizar de forma cuantitativa los cenogramas y una serie de variables físicas, observó que las reglas empíricas descritas por Legendre no se sostenían estadísticamente. Por otro lado, Hernández Fernández *et al.* (2006) han concluido que, si en vez de un

análisis cuantitativo de los cenogramas se realiza uno cualitativo, sí se puede establecer una relación entre la talla de las especies de una comunidad y el clima de la misma, pudiendo inferirse éste del estudio de los cenogramas. No obstante, ninguno de los estudios mencionados ha cuestionado la robustez de los cenogramas como indicadores de la estructura de la comunidad frente a los cambios en la misma que se podrían dar durante el proceso de fosilización, entre ellos la pérdida de especies presentes en la paleocomunidad original. Es decir, no cuestionan la utilidad última de los mismos en Paleoecología.

El análisis bioclimático (Hernández Fernández, 2001) es una técnica de exploración paleoambiental basada en la capacidad de inferencia de diversos aspectos climáticos a partir de faunas de mamíferos (Hernández Fernández y Peláez-Campomanes 2003, 2005). En este procedimiento se emplea el espectro bioclimático, que caracteriza a cada localidad y se obtiene a partir del estudio del conjunto de especies que componen la comunidad y sus respectivos índices de restricción climática (Hernández Fernández, 2001).

Si las variables que definen la estructura de la comunidad en ambas metodologías no sufren cambios significativos con la pérdida progresiva de especies, cenogramas y análisis bioclimático podrían ser utilizados para deducir las condiciones ambientales a partir de las especies presentes en los yacimientos, que supuestamente han sufrido una reducción de especies respecto a sus paleocomunidades originales.

Material y métodos

Áreas de estudio

Se ha desarrollado el trabajo a partir de los datos correspondientes a listados faunísticos de dos localidades caracterizadas por condiciones climáticas distintas.

La localidad de Barrow es la localidad más al norte de Alaska (71° N, 156° W, 9.5 msnm). Se trata de una comunidad compuesta por relativamente pocas especies (21), muy especializadas y adaptadas a vivir en condiciones muy frías (Hall, 1981). Caracterizada por un clima ártico de tipo tundra (Walter, 1970), en el que dominan las masas de aire polar con frecuentes tormentas ciclónicas. Con largos inviernos muy secos y rigurosos, no existe un verdadero verano, sino un corto período en el que las condiciones climáticas se ven suavizadas. Las precipitaciones son escasas y siempre en forma de nieve.

La localidad de Jaipur, en la India (27° N, 76° E, 390 msnm), es una comunidad más rica y diversificada, con 68 especies (Corbet y Hill, 1992). Está caracterizada por un clima tropical de sabana, con variaciones estacionales, resultado de los mon-

Tabla 1.—Variables analizadas en los cenogramas

Variable	Explicación
GAP	Salto entre la primera especie de peso > 500 g (mesopresas) y la última de peso ≤ 500 g (micropresas).
P1	Pendiente de la recta definida por los datos de las micropresas (≤ 500 g).
P3	La pendiente de la recta definida por los datos de las macropresas (> 8.000 g).
mG	Gap mayor en macropresas (> 8.000 g) y mesopresas (500-8.000 g).
MG	Gap mayor en macro-, meso- y micropresas.
WmG	Peso medio de las dos especies que determinan mG.
WMG	Peso medio de las dos especies que determinan MG.
W1	Peso medio de micropresas.
W3	Peso medio de macropresas.
Pc	Pendiente de la recta definida por los datos de carnívoros.
Wc	Peso medio de los carnívoros

Hernández Fernández *et al.*, 2006.

zones suroccidentales y nororientales. Presenta dos estaciones, la seca y la lluviosa o monzónica, desde junio hasta noviembre. La estación invernal se extiende desde principios de diciembre hasta poco después del fin de febrero, acompañada por lo general de un clima muy seco.

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 especies aleatoriamente de la comunidad original en grupos de 4 especies, y repitiendo el proceso 25 veces para cada secuencia de eliminación. Es decir, se obtuvieron 25 pseudocomunidades para cada uno de los conjuntos de especies retiradas (en múltiplos de 4). Este procesado se llevó a cabo para cada localidad. Los conjuntos de 25 pseudocomunidades son denominados como «menos 4 sp», «menos 8 sp», etc.

Cenogramas

Para ambas comunidades se han construido sendos cenogramas (fig. 2). Posteriormente, se han hallado una serie de parámetros o variables que caracterizan los cenogramas (tabla 1). Finalmente, se procedió a calcular los valores de dichas variables para las diferentes pseudocomunidades. De esta manera, se pudo obtener una distribución nula para las diferentes variables en cada uno de los conjuntos de 25 pseudocomunidades.

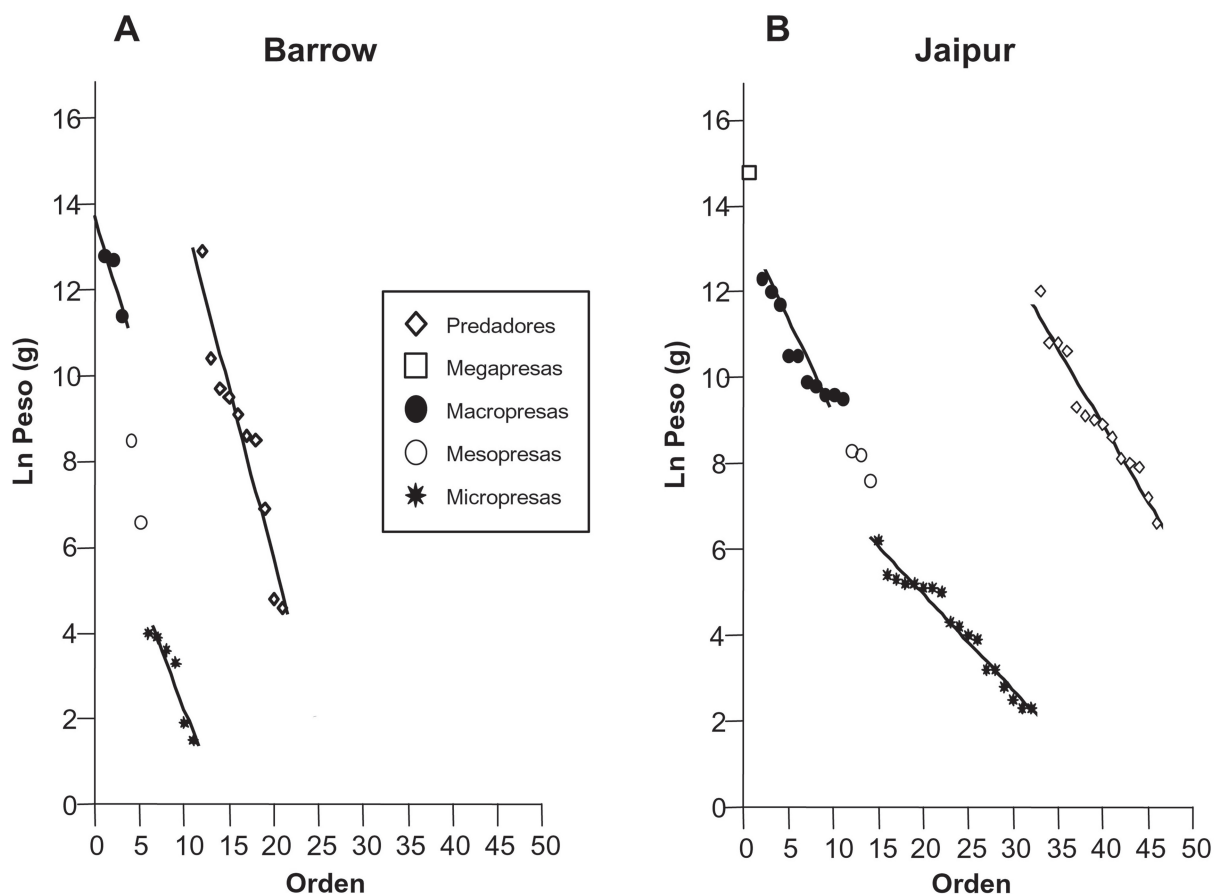


Fig. 2.—**A:** Cenograma de la comunidad de Barrow (Alaska). **B:** Cenograma de la comunidad de Jaipur (India).

Tabla 2.—**Tipología climática mundial y tipo de vegetación relacionada**

Zona climática		Zonobioma (principalmente tipo de vegetación)	
I	Ecuatorial	I	Pluviisilva
II	Tropical con lluvias estivales	II	Bosque tropical deciduo
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

Modificado de Walter, 1970.

Esta distribución nula nos permite calcular la probabilidad de que el valor observado en la comunidad original se diferencie significativamente de dicha distribución obtenida tras la eliminación aleatoria de especies (Manly, 1997). Finalmente, el número de variables que no mostraron diferencias significativas en cada conjunto de pseudocomunidades puede tomarse como un indicador de la robustez del método frente a la pérdida de especies.

Análisis bioclimático

En el caso del análisis bioclimático se han empleado como variables a estudiar los diez componentes bioclimáticos que conforman el espectro bioclimático de cada comunidad (Hernández Fernández, 2001). 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 2).

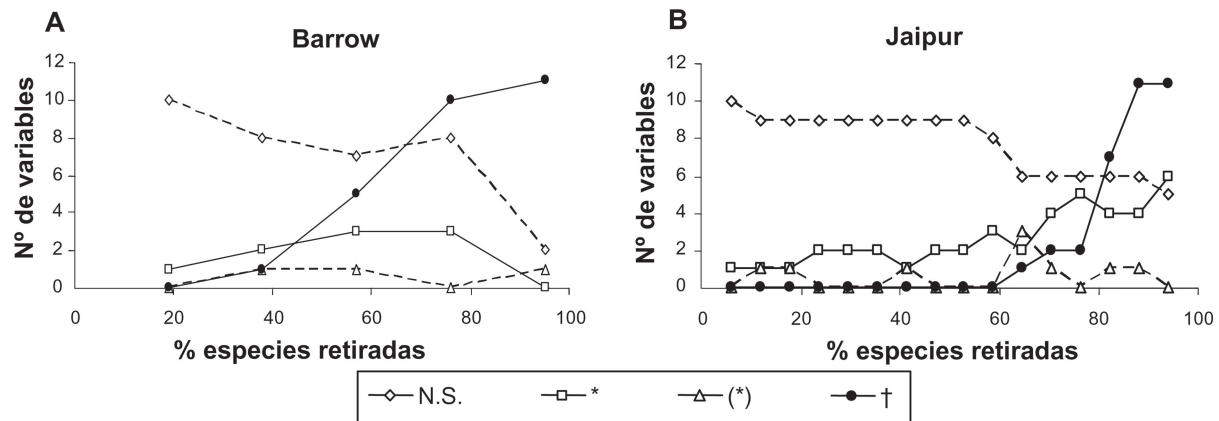


Fig. 3.—Número de variables del cenograma (tabla 1) que no muestran diferencias significativas (N.S.) entre las pseudocomunidades y la comunidad original, en un análisis de Monte Carlo, dentro de cada categoría de porcentaje de especies eliminadas. También se indican las que muestran diferencias significativas *, diferencias marginalmente significativas (*) y en las que se han perdido datos †. **A:** Barrow. **B:** Jaipur.

Los cambios producidos en el espectro climático de cada pseudocomunidad, cuya composición faunística se vio alterada debido a la eliminación secuencial de especies en los listados, se analizaron por medio de un análisis de Chi-cuadrado (X^2), por comparación con el espectro bioclimático de la comunidad original. Se compararon los valores observados en 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

Mientras que el empobrecimiento de la comunidad de Barrow (21 especies) nos dio 5 conjuntos de pseudocomunidades, denominadas «menos 4 sp», «menos 8 sp», «menos 12 sp», «menos 16 sp» y «menos 20 sp» respectivamente, el procesamiento de los datos de la comunidad de Jaipur (68 especies) nos dio 16 conjuntos de pseudocomunidades («menos 4 sp» a «menos 64 sp»). Esto hace que los resultados para Jaipur sean, en cierto modo, más precisos. No obstante, nuestras conclusiones no se ven específicamente afectadas por este hecho.

Cenogramas

Las tablas 3 y 4 muestran los resultados de la comparación entre los valores obtenidos en el cenograma de la comunidad original para las diferentes variables estudiadas y los de los cenogramas de las pseudocomunidades.

En el caso de Barrow, considerando pseudocomunidades que han perdido menos del 75% de las especies, la mayoría de las variables no sufren cambios significativos, a excepción de WmG, WMG y Pc (tabla 3). No obstante, hay que destacar que a partir de una representatividad del 43% (lo cual supone una pérdida del 57% de las especies) la falta de datos en algunas variables comienza a hacerse patente (fig. 3). Esta pérdida de datos se debe a que al eliminar especies, en ciertas pseudocomunidades, resulta inviable el cálculo de algunas variables definitorias del cenograma. Esto no impide que se defina si existen diferencias significativas entre la comunidad original y las pseudocomunidades que aún permiten calcular el valor de esa variable. Este problema se acentúa a medida que se van perdiendo especies, lo que disminuye el grado de confianza de los análisis, pero no hasta el punto de invalidarlos. Para comunidades mermadas, que han perdido más del 75% de las especies, la pérdida de datos es tan elevada, que impide realizar los análisis estadísticos en numerosos casos.

En el caso de Jaipur, para comunidades en las que se han perdido menos del 60% de las especies, las variables no sufren cambios significativos (fig. 3), a excepción de P1 y Pc (tabla 4). En este caso es destacable el hecho de que la falta de datos para ver la mayoría de las variables sólo se hace patente a partir del conjunto de pseudocomunidades «menos 56 sp», siendo anecdótica la pérdida en las pseudocomunidades de «menos 52 sp», «menos 48 sp» y «menos 44 sp» y nula en el resto de pseudocomunidades. Sin embargo, para pseudocomunidades en las que se han perdido más del 60% de las especies,

Tabla 3.—Resultados del análisis para la comunidad de Barrow para cada una de las variables definitorias del cenograma (ver tabla 1) y los diferentes conjuntos de pseudocomunidades derivadas de la misma por medio de rarefacción (menos 4 sp – menos 20 sp)

Especies eliminadas	4 sp	8 sp	12 sp	16 sp	20 sp
Representatividad	80,95%	61,90%	42,86%	23,81%	4,76%
GAP	N.S.	N.S.	N.S.	N.S. †(20%)	†(100%)
P1	N.S.	N.S.	N.S. †(16%)	N.S. †(60%)	†(100%)
P3	N.S.	N.S. †(20%)	N.S. †(56%)	N.S. †(76%)	†(100%)
mG	N.S.	N.S.	(*) †(4%)	* †(36%)	†(100%)
MG	N.S.	N.S.	N.S.	N.S. †(20%)	†(100%)
WmG	N.S.	*	* †(4%)	* †(40%)	†(100%)
WMG	N.S.	*	*	* †(20%)	†(100%)
W1	N.S.	N.S.	N.S.	N.S. †(12%)	(*) †(80%)
W3	N.S.	N.S.	N.S. †(12%)	N.S. †(24%)	N.S. †(84%)
Pc	*	(*)	*	N.S. †(12%)	†(100%)
Wc	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S. †(44%)

N.S.: Cambios no significativos en las variables; *: Cambios significativos en las variables; (*): Cambios marginalmente significativos; † (%): Falta de datos y porcentaje de datos perdidos respecto a una variable dada.

Tabla 4.—Resultados del análisis para la comunidad de Jaipur para cada una de las variables definitorias del cenograma (ver tabla 1) y los diferentes conjuntos de pseudocomunidades derivadas de la misma por medio de rarefacción (menos 4 sp – menos 64 sp)

Especies eliminadas	4 sp	8 sp	12 sp	16 sp	20 sp	24 sp	28 sp	32 sp
Representatividad (%)	94,1%	88,2%	82,4%	76,5%	70,6%	64,7%	58,8%	52,9%
GAP	N. S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
P1	*	*	*	*	*	*	*	*
P3	N. S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
mG	N. S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
MG	N. S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
WmG	N. S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
WMG	N. S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
W1	N. S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
W3	N. S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Pc	N. S.	(*)	(*)	*	*	*	(*)	*
Wc	N. S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Especies eliminadas	36 sp	40 sp	44 sp	48 sp	52 sp	56 sp	60 sp	64 sp
Representatividad (%)	47,1%	41,2%	35,3%	29,4%	23,5%	17,65%	11,76%	5,88%
GAP	N.S.	N.S.	N.S.	*	*	* †(4%)	* †(20%)	* †(48%)
P1	*	*	*	*	*	* †(4%)	* †(32%)	* †(76%)
P3	N.S.	*	*	N.S. †(4%)	N.S. †(12%)	N.S. †(28%)	(*) †(64%)	* †(88%)
mG	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S. †(4%)	N.S. †(16%)	N.S. †(44%)
MG	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S. †(4%)	N.S. †(36%)
WmG	N.S.	N.S.	(*)	*	*	* †(4%)	* †(16%)	* †(44%)
WMG	N.S.	N.S.	(*)	*	*	*	* †(4%)	* †(36%)
W1	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S. †(4%)	N.S. †(20%)
W3	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S. †(8%)	N.S. †(20%)	N.S. †(36%)
Pc	*	*	(*) †(4%)	(*) †(4%)	* †(12%)	(*) †(16%)	N.S. †(76%)	* †(32%)
Wc	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S. †(8%)	N.S. †(28%)

N.S.: Cambios no significativos en las variables; *: Cambios significativos en las variables; (*): Cambios marginalmente significativos; † (%): Falta de datos y porcentaje de datos perdidos respecto a una variable dada.

comienzan a observarse cambios apreciables entre las variables.

En ambas comunidades, P1 y Pc son variables que presentan cambios significativos desde el prin-

cipio. Estas variables presentan un amplio rango de variación (fig. 2), lo cual podría favorecer el que presenten cambios significativos durante todo el análisis.

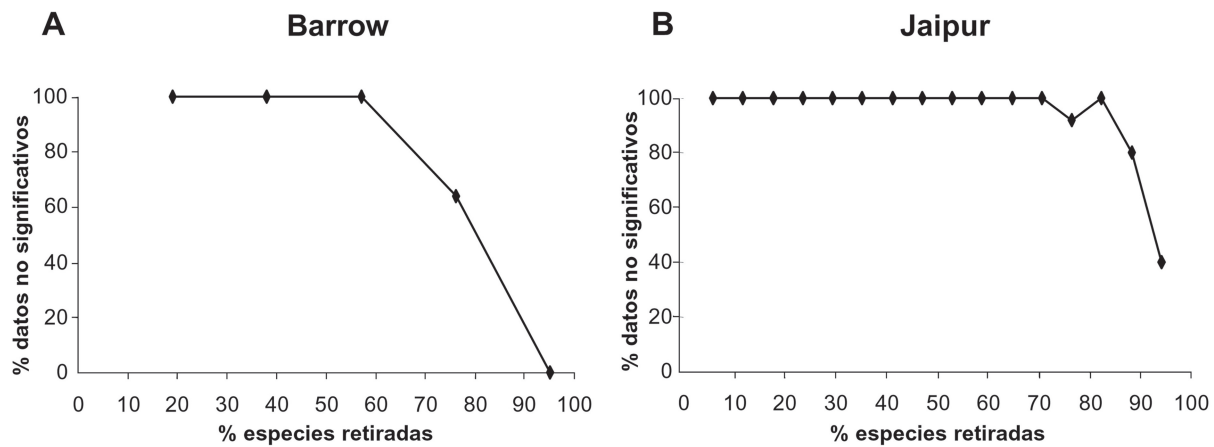


Fig. 4.—Porcentaje de pseudocomunidades que no muestran diferencias significativas frente a la comunidad original en un análisis de χ^2 , dentro de cada categoría de porcentaje de especies eliminadas. **A:** Barrow. **B:** Jaipur.

Tabla 5.—Valores del espectro bioclimático para las localidades de Barrow y Jaipur

Localidad	Componente bioclimático									
	I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Barrow	0,000	1,209	1,209	1,890	3,794	2,162	10,540	7,366	31,969	39,860
Jaipur	14,233	29,296	33,831	10,802	5,130	3,904	1,723	1,082	0,000	0,000

Hernández Fernández, 2001.

Análisis bioclimático

Los espectros bioclimáticos correspondientes a las comunidades completas de Barrow y Jaipur se muestran en la tabla 5. Nuestros resultados indican que al comparar el espectro bioclimático de las pseudocomunidades con el de la comunidad original de Barrow no aparecen diferencias significativas hasta que no hemos eliminado un porcentaje de especies que supera el 60% (fig. 4). En el caso de Jaipur, para que la estructura de la comunidad no se viese seriamente afectada bastaría con una representación del 25% de la fauna original (fig. 4). En ese caso más del 90% de las comunidades empobrecidas no muestran diferencias significativas con respecto a la comunidad original.

Es decir, resultaría necesario que las comunidades presuntamente empobrecidas de los yacimientos paleontológicos conservasen menos del 25-40% 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.

Discusión

Los resultados obtenidos para ambas comunidades mediante las dos metodologías son similares. Únicamente tras haber retirado un gran número de especies aparecieron diferencias significativas en la estructura de la comunidad.

Dado que en este trabajo se realizó la eliminación de especies al azar, hemos asumido *a priori* que la desaparición de cualquiera de las especies tendría la misma posibilidad de producir alteraciones significativas en el ecosistema. Esto se relaciona con las afirmaciones de Lyons *et al.* (2005), que indican la importancia de todas las especies, desde las más abundantes a las menos representativas, en el funcionamiento del ecosistema. No obstante, existen estudios que revelan la importancia del orden de desaparición de especies (Gross y Cardinale, 2005; Larsen *et al.*, 2005), por lo que sería interesante en futuros estudios tener en cuenta este aspecto y poder comparar los resultados obtenidos por eliminación de especies de manera aleatoria o bien fijando un orden de desaparición.

Es importante en este punto tener en cuenta el efecto que supone para una comunidad la presencia de especies ecológicamente redundantes (Tokeshi, 1999) como factor que puede condicionar la respuesta del ecosistema frente a posibles perturbaciones. Vilá (1998) y Quince *et al.* (2005) han estudiado el efecto amortiguador que supone en los procesos que dan lugar a una pérdida de especies, ayudando al mantenimiento del funcionamiento del ecosistema en aquellas comunidades donde aparecen redundantes ecológicos. Los efectos atenuantes serán distintos en cada comunidad, no sólo por el efecto de diferentes especies redundantes, sino también porque depende del contexto ambiental en el que se encuentren las comunidades (Wellnitz y LeRoy Poff, 2001).

Por tanto, dentro de este marco general resulta natural encontrar diferencias entre los resultados obtenidos en ambas comunidades. En principio, resultaría esperable que la eliminación de especies afectase en mayor medida a la estructura de comunidades con menor número de especies que a comunidades más enriquecidas, dado que una mayor riqueza específica conlleva una mayor probabilidad de aparición de especies ecológicamente redundantes. Además, la mayor heterogeneidad biológica generada por una elevada riqueza (Walker, 1992) tiene como consecuencia una mayor estabilidad ecológica (Naeem, 1998; Fonseca y Ganade, 2001). A la vista de nuestros resultados, esta predicción se cumple en el caso de los análisis bioclimáticos. La comunidad de Jaipur, con una riqueza específica mayor parece responder de una manera más estable, es decir, se muestra menos sensible a los cambios producidos por la pérdida de especies, siempre y cuando la comunidad no quede drásticamente empobrecida. En el caso de Barrow, el tener un menor número de especies podría suponer un menor número de grupos funcionales, de manera que al tratarse de un ecosistema más simple, los cambios producirían antes efectos significativos (Walker, 1992; Vilá, 1998). No obstante, ambas comunidades resultan ser conjuntos faunísticos especializados, lo cual hace posible que se infiera el bioma al que pertenecen a partir de un reducido porcentaje de especies (Mares y Willig, 1994). Es factible que comunidades situadas en zonas ecotonales entre varios biomas y, por tanto, menos especializadas, pudieran ser más sensibles a los cambios en su estructura bioclimática.

Por otro lado, los resultados obtenidos con los cenogramas no responden de la misma manera. En

la comunidad con menor número de especies (Barrow) el porcentaje de especies perdidas para considerarla empobrecida es mayor (aproximadamente del 80%) que en la comunidad con mayor diversidad específica (Jaipur; 60%). No obstante, si atendemos a la imposibilidad de obtener datos en algunas variables, entonces sí que se observa un patrón similar al del análisis bioclimático: la comunidad más rica apenas presenta variables con pérdida de datos hasta que se ha eliminado el 85% de las especies, mientras que en Barrow la pérdida de información es apreciable a partir del 60% de especies perdidas.

Así pues, el concepto de comunidad empobrecida cambia en función de que nos encontremos en un tipo u otro de comunidad y depende del tipo de metodología que se utilice para describir su estructura. No obstante, nuestro trabajo se circunscribe al estudio de dos comunidades únicamente. Por tanto, nuestras conclusiones al respecto de las diferencias entre ellas sólo pueden ser, por fuerza, muy limitadas.

Conclusiones

Ambas metodologías se han mostrado como útiles indicadoras de la estructura de la comunidad a partir de faunas empobrecidas. Esto supone una ventaja a la hora de trasladar estas metodologías al área de la Paleontología, ya que permitirían el estudio paleoecológico de comunidades fósiles, en las que se asume habitualmente que no está representado el 100% de la paleocomunidad original (Andrews, 1995).

No obstante, previamente a la aplicación de estas técnicas de análisis a los conjuntos de especies procedentes de yacimientos paleontológicos es necesario asumir que los procesos tafonómicos sufridos en los mismos no han provocado una pérdida de especies muy elevada. Faunas muy pobremente representadas (40% de las especies originales) podrían utilizarse para estudios paleoecológicos por medio de cenogramas o análisis bioclimáticos ya que, con un nivel de confianza aceptable, tanto el espectro bioclimático como las variables analizadas en los cenogramas se mantendrían dentro de un rango de variabilidad válido respecto a la paleocomunidad original de la localidad. Pero no sería posible aplicar dichas metodologías a faunas con una representatividad inferior al 20%.

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, otras cuestiones que han de ser tenidas en cuenta también resultan importantes: ¿Es diferente la representatividad de las faunas en diferentes tipos de yacimientos? ¿La antigüedad de los yacimientos influye en su representatividad? ¿El proceso de rarefacción o pérdida de especies que se da en un yacimiento durante la fosilización es realmente un proceso aleatorio o está preferentemente determinado por las características de las especies presentes en la paleocomunidad —peso, abundancia, rareza, etc.—? En este último caso, sería necesario realizar análisis de rarefacción más sofisticados, en los cuales se tuviese en cuenta qué especies son eliminadas o se determinase un orden de desaparición de especies. No obstante, la pérdida de aplicabilidad de las metodologías de inferencia paleoambiental derivada de la supuesta falta de representatividad de las comunidades fósiles es una problemática que no ha sido suficientemente estudiada hasta el momento (Mares y Willig, 1994; Andrews, 1995) y en el estudio que presentamos aquí se trata de mostrar un primer acercamiento a la misma.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al doctor Jorge Morales su invitación a participar en este homenaje a la doctora M^a Dolores Soria, quien hizo notables contribuciones al estudio paleoecológico de las faunas de macromamíferos en nuestro país. Es un privilegio para nosotros dedicar este estudio a su memoria. Aquellos de nosotros que tuvimos el placer de disfrutar varias campañas de excavación con ella nos maravillamos por su actitud abierta y su optimismo. M.H.F. conoció a Loli hace más de una década mientras se desarrollaba la campaña de excavación en el yacimiento de La Retama (Cuenca) y la recuerda por su amabilidad con los excavadores noveles. Por ello, por sus consejos, y por su mezcla única de generosidad y amistad durante todos estos años, le estamos auténticamente agradecidos.

Este trabajo se ha beneficiado de diversas discusiones con los doctores Nieves López Martínez (Universidad Complutense de Madrid) y Pablo Peláez-Campomanes (Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC). 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. Asimismo, el mencionado grupo de investigación ha financiado la presentación de estos resultados en las XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. 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 Zool. Cracoviensia*, 38: 59-72.
- Corbet, G. B. y Hill, J. E. (1992). *The Mammals of the Indomalayan Region: a Systematic Review*. Oxford University Press, Oxford, 488 págs.
- Fonseca, C. R. y Ganade, G. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *J. Ecol.*, 89: 118-125.
- Fortelius, M., Eronen, J., Jernvall, J., Liu, L., Pushkina, D., Rinne, J., Tesakov, A., Vislobokova, I., Zhang, Z. y Zhou, L. (2002). Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. *Evol. Ecol. Res.*, 4: 1005-1016.
- Gross, K. y Cardinale, B. J. (2005). The functional consequences of random vs. ordered species extinctions. *Ecol. Letters*, 8: 409-418.
- Hall, E. R. (1981). *The Mammals of North America*, Vol. I-II. John Wiley y Sons, New York, 1.265 págs.
- Hernández Fernández, M. (2001). Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecol. Biogeogr.*, 10: 113-128.
- Hernández Fernández, M., Alberdi, M. T., Azanza, B., Montoya, P., Morales, J., Nieto, M. y Peláez-Campomanes, P. (2006). Identification problems of arid environments in the Neogene-Quaternary mammal record of Spain. *J. Arid Environ.*, 66: 585-608.
- Hernández Fernández, M. y Peláez-Campomanes, P. (2003). The bioclimatic model: a method of palaeoclimatic qualitative inference based on mammal associations. *Global Ecol. Biogeogr.*, 12: 507-517.
- Hernández Fernández, M. y Peláez-Campomanes, P. (2005). Quantitative palaeoclimatic inference based on terrestrial mammal faunas. *Global Ecol. Biogeogr.*, 14: 39-56.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J. H., Lodge D. M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Seta LA H., Symstad A. J., Vandermeer J. y Wardle D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *ESA Report. Ecological Monographs*, 75: 3-35.
- Larsen, T. H., Williams, N. M. y Kremen, C. (2005). Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecol. Letters*, 8: 538-547.
- Legendre, S. (1986). Analysis of mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata*, 16: 191-212.
- Lyons, K. G., Brigham, C. A., Traut, B. H. y Schwartz, M. W. (2005). Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biol.*, 19: 1019-1024.
- Manly, B. F. J. (1997). *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo methods in Biology*. 2ª edición. Chapman and Hall, London, 399 págs.
- Mares, A. M. y Willig, M. R. (1994). Inferring biome associations of recent mammals from samples of temperate and tropical faunas: paleoecological considerations. *Historical Biol.*, 8: 31-48.

- Margalef R., (1991). *Teoría de los sistemas ecológicos*. Universitat de Barcelona, Barcelona, 290 págs.
- Martínez, J. G. (2002). La evolución y la conservación de la biodiversidad. En: *Evolución: La Base de la Biología* (M. Soler, edit.). Proyecto Sur ediciones, 407-416.
- Micheli, F. y Halpern, B. S. (2005). Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecol. Letters*, 8: 391-400.
- Naeem, S. (1998). Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biol.*, 12: 39-45.
- Nieto, M. & Rodríguez, J. (2003). Inferencia paleoecológica en mamíferos cenozoicos: limitaciones metodológicas. *Coloq. Paleontol.*, Vol. Ext. 1: 459-474.
- Quince, C., Higgs, P. G. y McKane, A. J. (2005). Deleting species from model food webs. *Oikos*, 110: 283-296.
- Rodríguez, J. (1999). Use of cenograms in mammalian palaeoecology. A critical review. *Lethaia*, 32: 331-347.
- Roger, J. (1980). *Paleoecología*. Paraninfo, Madrid, 202 págs.
- Schwartz M. W., Brigham, C. A., Hoeksema, J. D., Lyons K. G., Mills M. H. y Van Mantgem, P. J. (2000). Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia*, 122: 297-305.
- Sinclair, A. R. E. (2003). The role of mammals as ecosystem landscapers. *Alces*, 39: 161-176.
- Valverde, J. A. (1964). Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. *Monografías de la Estación Biológica de Doñana*, 1: 1-129.
- Vilá, M. (1998). Efectos de la diversidad de especies en el funcionamiento de los ecosistemas. *Orsis*, 13: 105-117.
- Tokeshi, M. (1999). *Species coexistence. Ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science, 48 págs.
- Walker, B. H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biol.*, 6: 18-23.
- Walter, H. (1970). *Vegetationszonen und Klima*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 245 págs.
- Wellnitz, T. y LeRoy Poff, N. (2001). Functional redundancy in heterogeneous environments: implications for conservation. *Ecol. Letters*, 4: 177-179.

Recibido el 26 de agosto de 2006
Aceptado el 15 de septiembre de 2006