

Paleoecología, analizando la cuarta dimensión de la biodiversidad

S. Varela^{1,*}

(1) Museum für Naturkunde, Leibniz-Institut für Evolutions und Biodiversitätsforschung, Invalidenstraße 43, 10115 Berlin, Germany.

* Autor de correspondencia: S. Varela [svarela@paleobiogeography.org]

> Recibido el 24 de enero de 2018 - Aceptado el 25 de enero de 2018

Varela, S. 2018. Paleoecología, analizando la cuarta dimensión de la biodiversidad. *Ecosistemas* 27(1): 1-4. Doi.: 10.7818/ECOS.1552

El tiempo es una dimensión muy poco explorada en ecología. La historia evolutiva de las especies que habitaron el planeta y su contexto ecológico y climático han sido investigados mayoritariamente por geólogos. Los departamentos de paleontología se encuentran frecuentemente en facultades de geología y esto hace que el registro fósil resulte un tema “ajeno” para la mayoría de los ecólogos. Sin embargo, el registro fósil ofrece una información indispensable para interpretar correctamente la biodiversidad actual. Por ejemplo, si nos basamos en la distribución de los marsupiales hoy en día, Sudamérica, Australia y - tras la formación del Istmo de Panamá - Norteamérica, podríamos concluir que este grupo se ha originado y ha evolucionado en Gondwana. Y cometeríamos un error. Analizando el registro fósil los datos indican que también Laurasia fue un importante centro de diversificación, hay trabajos que proponen Norteamérica como lugar de origen del grupo ([Horovitz et al. 2008](#)), y sí, en Europa ha habido marsupiales, incluso antes de que éstos colonizaran Sudamérica o Australia ([Vullo et al. 2009](#); [Martin et al. 2005](#)).

Es cierto que ciertos taxones o épocas tienen un registro fósil más detallado que otros, pero es hora de dejar a un lado nuestros prejuicios sobre los datos paleontológicos, que básicamente se resumen en que son fragmentarios y, por tanto, irrelevantes. Las preguntas que nos planteamos en ecología son cada vez más complejas y necesitamos tener mayor perspectiva para poder responderlas. Al usar datos y variables del pasado podemos comprender, por ejemplo, cómo la tectónica de placas se relaciona con los límites actuales de las regiones zoogeográficas ([Ficetola et al. 2017](#)), cómo los patrones de migraciones de las especies se pueden relacionar con los cambios climáticos del pleistoceno ([Gauthreaux et al. 2006](#)), cómo diferentes especies de homínidos han afectado a las comunidades de grandes mamíferos con las que co-habitaron ([Nenzén et al. 2014](#)) o cómo el paisaje y las especies que habitaron la península ibérica han ido cambiando a lo largo del tiempo (e.g. [Fig. 1](#) y portada de este especial. Autor de ambas reconstrucciones: O. Sanisidro).

Este monográfico tiene diferentes objetivos, por un lado, romper la barrera psicológica que separa la paleoecología de la ecología actual, y por otro, consolidar la incipiente presencia de la paleoecología dentro de la AEET. Como ejemplo, en la pasada edición del congreso de la AEET, celebrada en conjunto con MEDECOS, en Sevilla, se organizó por primera vez un simposio sobre paleoecología ([Gil-Romera et al. 2018](#)). Fomentar y establecer vínculos fuertes entre ambas disciplinas podría traer consigo una revolución

dentro de la ecología, ya que los datos y variables del pasado ofrecen la perspectiva suficiente para revisar las teorías actuales y ayudarnos a afrontar nuevas hipótesis.

En este especial sobre paleoecología añadimos la cuarta dimensión, el tiempo, a temas fundamentales en ecología como lo son la relación entre temperatura y tamaño de los individuos (regla de Bergmann) ([Martínez Monzón et al. 2018](#)), la relación entre los cambios climáticos y la diversidad ([Furió et al. 2018](#)), cómo interpretar los cambios bióticos en un contexto de cambio global ([Pelegriñ et al. 2018](#)), los efectos del impacto humano en los ecosistemas ([Montoya 2018](#); [Torres y Baena 2018](#)) y en los rangos geográficos de especies relictas ([Alba-Sánchez et al. 2018](#)), o la necesidad de replantearnos los métodos que utilizamos para testar nuestras hipótesis ([Nieto-Lugilde et al. 2018](#); [Guevara et al. 2018](#); [Moreno-Amat 2017](#)). Por último, recomendamos un libro con entrevistas a 22 paleontólogos como una buena manera de iniciarse en el mundo de la paleobiología ([Pimiento 2018](#)).

El pasado determina el presente

A grandes rasgos, la tectónica de placas ha determinado las conexiones entre las diferentes regiones biogeográficas a lo largo del tiempo, y los subsecuentes cambios climáticos originados por la cambiante configuración geográfica de las masas continentales han establecido las condiciones de vida de estas regiones en cada momento. En su contribución, [Alba-Sánchez et al. 2018](#) explican cómo la tectónica de placas y la crisis del Mesiniense (cuando el Mediterráneo se secó y hubo continuidad entre África y Europa durante 2 millones de años) son claves para entender los procesos de aislamiento y especiación de las especies mediterráneas de abetos y cedros; cómo la distribución de estas especies habría sufrido alteraciones debidas a los cambios climáticos del Cuaternario (los últimos 2.6 millones de años) y, por último, cómo la llegada de los humanos y la explotación maderera de estas especies, junto con la agricultura y la ganadería, habrían reducido sus poblaciones, relegando estas especies a su reducida distribución actual.

Continuando dentro de la península ibérica, los datos fósiles indican que también los anfibios y reptiles se vieron afectados por las oscilaciones climáticas del Pleistoceno ([Martínez Monzón et al. 2018](#)). Por un lado, la península ibérica habría actuado como refugio para especies que perdieron sus poblaciones en el resto de Europa a consecuencia de los ciclos glaciares, y por otro, los cambios climáticos afectan al tamaño de los individuos. Los datos fósiles de



Figura 1. Amanece en els Hostalets de Pierola (Cataluña, España) hace 12 millones de años. Un gran *Deinotherium* se alimenta en el claro del bosque. En primer plano, un pequeño rumiante, *Micromeryx*, y un mustélido, *Trocharion*, lo observan desde un árbol caído. Justo debajo de ellos, una hembra del súido *Listriodon* y sus rayones buscan comida entre la maleza. Al fondo, entre los árboles, un cérvido del género *Euprox* contempla la escena mientras un pavo del género *Miophasianus* levanta el vuelo. No hay registro de plantas en este yacimiento, así que la reconstrucción de la vegetación se ha hecho en base a evidencias de localidades cercanas. Para conocer la lista completa de especies de plantas y animales incluidas en esta reconstrucción pincha el siguiente enlace: <https://www.youtube.com/watch?v=A3idfsLJRSc>. Reconstrucción de Óscar Sanisidro, cortesía del Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP).

Figure 1. Early morning at els Hostalets de Pierola (Catalonia, Spain) during the late Middle Miocene (12 Ma). A huge *Deinotherium* feeds from the lush vegetation growing in a forest clearing. In the foreground, the musk deer *Micromeryx* and the mustelid *Trocharion* stand on a fallen tree. Below them, a female of the suid *Listriodon* and her piglets patrol the undergrowth in search of fallen fruits. Hidden between the background trees, a male of the cervid *Euprox* contemplates the scene while a peafowl of the genus *Miophasianus* flies away. No plant fossils have been recovered at this fossil site, so the vegetation is based on evidence from nearby sites. Click here to check all plant and animal species in this reconstruction: <https://www.youtube.com/watch?v=A3idfsLJRSc>. Artwork by Óscar Sanisidro, image courtesy of Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (ICP).

Bufo calamita excavados en la península apoyan la validez de la regla de Bergmann y la TSR (Temperature-size rule), ya que los individuos de mayor tamaño aparecen en periodos de bajas temperaturas.

En el caso de los insectívoros ibéricos, la precipitación aparece como un factor clave que regula su diversidad (Furió et al. 2018). En los últimos 20 millones de años hay cuatro picos de diversidad que se detectan en el registro fósil, y todos ellos coinciden con momentos cálidos y lluviosos. La crisis del Mesiniense permite la llegada de nuevos géneros desde el norte de África, igual que para abetos y cedros, y a partir del Pleistoceno los cambios climáticos cíclicos habrían favorecido las formas generalistas en detrimento de las especialistas.

Cambiando de continente, Pelegrin et al. (2018) hacen una revisión sobre el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI), cuando el continente sudamericano colisionó con Norteamérica después de haber permanecido aislado durante más de 50 millones de años. Los últimos datos apuntan a que hubo múltiples procesos de colonización en una horquilla temporal que podría haber abarcado hasta 20 millones de años. El GABI es, por tanto, un evento prolongado en el tiempo, un intercambio biótico norte-sur donde es vital entender qué especies y qué familias cruzaron en cada dirección, y cuáles no, y qué familias diversificaron y cuáles se extinguieron.

El impacto de los homínidos en los ecosistemas

El impacto humano en un ecosistema tan complejo, diverso y difícil de estudiar como es el Amazonas ha tardado en ser objeto de debate. En este campo se ha pasado de un extremo a otro, del mito del “buen salvaje” (los pobladores nativos no generan impacto ecológico), a afirmar que la selva es un “Cultural Parkland”, donde la biodiversidad es un simple reflejo de las necesidades de los seres humanos que la han habitado. Los datos paleontológicos y palinológicos indican que en el Amazonas existe un manejo humano muy antiguo y que ha habido culturas que, sin haber dejado un registro arqueológico conspicuo, sí han alterado su biodiversidad (Montoya 2018).

Alejándonos en el tiempo, Torres y Baena (2018) exponen cómo las especies de homínidos que habitaron la península ibérica durante los últimos 500 000 años también dejaron huellas visibles de su gestión del medio. La explotación de los recursos (materia prima – rocas para generar herramientas) generaba notables acumulaciones de material desechado, lo cual indica que las poblaciones de estos linajes europeos de homínidos, heidelbergensis y neandertales, no tendrían conciencia de la escasez real de estos materiales en el medio.

Cómo hacer la línea de tiempo continúa uniendo datos actuales con datos fósiles

El último bloque de este especial aborda cuestiones metodológicas. Combinar datos sobre la biodiversidad del presente y del pasado con predicciones climáticas de esos escenarios no es trivial (Varela et al. 2011; Svenning et al. 2011). Primero, debemos entender que la escala temporal, espacial o taxonómica a la que paleontólogos y ecólogos responden sus preguntas es diferente. Cuando se trabaja con datos fósiles es raro, por ejemplo, poder estimar dinámicas diarias o comportamientos individuales dentro de las especies, cuestiones que a menudo se abordan dentro de la ecología actual. Además, los datos fósiles van a presentar una resolución temporal decreciente en el tiempo. Por debajo del límite de datación del carbono-14 (~50 000 años), la asignación temporal de los fósiles más antiguos puede tener márgenes de error grandes (e.g. +/- 100 000 años). Esto quiere decir que cuanto más atrás nos movamos en el tiempo, menos precisión tendrán las asignaciones temporales de nuestros datos. Sumado a esto, las estimas de las variables climáticas para los escenarios del pasado tienen una resolución espacial grosera (~2500 km²) (Lima-Ribeiro et al. 2015; Varela et al. 2015). Por lo tanto, si trabajamos con observaciones

del presente y del pasado lo más probable es que estemos combinando datos con distinta resolución temporal, espacial, e incluso taxonómica. De manera que, según mi punto de vista, uno de los grandes retos a la hora de unir datos paleoecológicos y datos actuales es crear un nuevo marco metodológico que permita combinar datos y variables tomados a diferentes resoluciones.

En su tesis, Elena Moreno-Amat discute cómo se deberían incorporar datos paleobotánicos para calibrar y evaluar las proyecciones de los modelos de distribución de especies en el pasado o cómo usar imágenes de satélite para validar estos modelos en el presente (Moreno-Amat 2017). Además, expone cómo los datos del pasado pueden ayudarnos a optimizar dichos modelos. Por ejemplo, la complejidad de los modelos de distribución de especies arbóreas se relaciona negativamente con su capacidad de predicción a largo plazo, al ser validada con el registro polínico.

Otra fuente de incertidumbre pueden ser los modelos climáticos y la incertidumbre asociada a sus predicciones para tiempos pasados (Guevara et al. 2018). Por ejemplo, los modelos MIROC y CCSM4 dan estimaciones diferentes para el último máximo glacial (hace 21 000 años). En esta comparación, el modelo climático MIROC ofrece estimas de temperatura más bajas y mayor precipitación en dos de los tres ecosistemas estudiados. Incluir y entender la incertidumbre asociada a estos modelos climáticos será un paso clave para optimizar nuestros análisis sobre la relación entre los cambios climáticos y los cambios bióticos.

Para finalizar, Nieto-Lugilde et al. 2018 discuten la importancia de unir paleoecología y ecología. Hacen una revisión sobre los trabajos de ensamblaje de comunidades florísticas, los datos y los tipos de modelos que se han utilizado para este fin, que sugieren que tanto el filtrado ambiental (el clima) como las interacciones bióticas son factores que regulan los cambios observados en las comunidades a lo largo del tiempo. Además, presentan una serie de bases de datos, tanto de biodiversidad como de variables del pasado, y discuten los sesgos asociados a estos datos fósiles.

Agradecimientos

En primer lugar, me gustaría agradecer la labor anónima de los 19 investigadores que han revisado y, con su trabajo, han ayudado a mejorar los trabajos de este especial. Además, quiero agradecer a Gabriela Gil Romera, Ana Rosa Gómez Cano y Diego Nieto Lugilde sus comentarios y mejoras sobre el editorial, y a Leyre Jiménez Eguizábal y a Susana Rodríguez Echeverría su labor de edición y maquetación. Mi investigación está financiada por una beca postdoctoral del gobierno alemán a través de la Humboldt Foundation.

Referencias

- Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J.A., Sabariego Ruiz, S., Pérez-Díaz, S., González-Hernández, A. 2018. Paleobiogeografía de *Abies* spp. y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo Occidental (península ibérica y Marruecos). *Ecosistemas* 27(1): 26-37. Doi.:10.7818/ECOS.1441.
- Ficetola, G.F., Mazel, F., Thuiller, W. 2017. Global determinants of zoogeographical boundaries. *Nature Ecology and Evolution* (1): 0089.
- Furió, M., van den Hoek Ostende, L.W., Agustí, J., Minwer-Barakat, R. 2018. Evolución de las asociaciones de insectívoros (Eulipotyphla, Mammalia) en España y su relación con los cambios climáticos del Neógeno y el Cuaternario. *Ecosistemas* 27(1):38-51. Doi.: 10.7818/ECOS.1454
- Gauthreaux, S.A., Belser, C.G., Welch, C.M. 2006. Atmospheric trajectories and spring bird migration across the Gulf of Mexico. *Journal of Ornithology* 147 (2): 317-325.
- Gil-Romera, G., Gómez-Cano, A.R., González-Sampériz, P. 2018. Primer simposio sobre Paleoecología en el encuentro XIV de MEDECOS y XIII de la AEET. *Ecosistemas* 27(1): 147-148. Doi.: 10.7818/ECOS.1548.
- Guevara, L., León-Paniagua, L., Ríos, J., Anderson, R.P. 2018. Variación entre Modelos de Circulación Global para reconstrucciones de distribuciones geográficas del Último Máximo Glacial: relevancia en la filogeografía. *Ecosistemas* 27(1): 62-76. Doi.: 10.7818/ECOS.1443.

- Horovitz, I., Martin T., Bloch, J., Ladevèze, S., Kurz, C., et al. 2009. Cranial Anatomy of the Earliest Marsupials and the Origin of Opossums. *PLOS ONE* 4(12): e8278.
- Lima-Ribeiro, M.S., Varela, S., González-Hernández, J., de Oliveira, G., Diniz-Filho, J.A.F., Terribile, L.C. 2015. ecoClimate: a database of climate data from multiple models for past, present, and future for Macroecologists and Biogeographers. *Biodiversity Informatics* 10: 1-21.
- Martin, J.E., Case, J.A., Jagt, J.W.M., Schulp, A.S., Mulder, E.W.A. 2005. A New European Marsupial Indicates a Late Cretaceous High-Latitude Transatlantic Dispersal Route. *Journal of Mammalian Evolution* 12 (3): 495-511.
- Martínez Monzón, A., Bisbal Chinesta, J.F., Blain, H.A. 2018. El Cuaternario ibérico como escenario para el estudio de patrones globales evolutivos y biogeográficos en anfibios y reptiles. *Ecosistemas* 27(1): 87-95. Doi.: 10.7818/ECOS.1435.
- Montoya, E. 2018. Historia de la Amazonía: Contribución de la paleoecología al debate de ocupación precolombina y sus efectos en el ecosistema. *Ecosistemas* 27(1): 18-25. Doi.: 10.7818/ECOS.1444.
- Moreno-Amat, E. 2017. Reducción de la incertidumbre de los modelos de distribución de especies con datos ecológicos y paleoecológicos. *Ecosistemas* 26(3): 106-109. Doi.: 10.7818/ECOS.2017.26-3.13.
- Nenzén, H.K., Montoya, D., Varela, S. 2014. The Impact of 850,000 Years of Climate Changes on the Structure and Dynamics of Mammal Food Webs. *PLOS ONE* 9(9): e106651.
- Nieto-Lugilde, D., López-Sáez, J.A., Alba-Sánchez, F. 2018. Estudiar los determinantes de la composición de comunidades y sus dinámicas en el pasado incorporando información filogenética y funcional al registro fósil. *Ecosistemas* 27(1): 52-61. Doi.: 10.7818/ECOS.1438.
- Pelegriñ, J.S., Gamboa, S., Menéndez, I., Hernández Fernández, M. 2018. El Gran Intercambio Americano: una revisión paleoambiental de evidencias aportadas por mamíferos y aves neotropicales. *Ecosistemas* 27(1): 5-17. Doi.: 10.7818/ECOS.1455.
- Pimiento, C. 2018. Nombres y apellidos de la Paleobiología: "Issues in Paleobiology, a global view", de Marcelo Sánchez-Villagra y Norman MacLeod, 2014. *Ecosistemas* 27(1): 142. Doi.: 10.7818/ECOS.1550.
- Svenning, J.C., Fløjgaard, C., Marske, K.A., Nógues-Bravo, D., Normand, S. 2011. Applications of species distribution modeling to paleobiology. *Quaternary Science Reviews* 30: 2930-2947.
- Torres Navas, C., Baena Presley, J. 2018. Cada cosa en su lugar. Neandertales y modelos de ocupación de los ecosistemas a lo largo del Pleistoceno superior en la región de Madrid. *Ecosistemas* 27(1): 77-86. Doi.: 10.7818/ECOS.1440.
- Varela, S., Lobo, J.M., Hortal, J. 2011. Using species distribution models in paleobiogeography: A matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 310: 451-463.
- Varela, S., Terribile, L.C., Oliveira, G., Diniz-Filho, J.A.F., González-Hernández, J., Lima-Ribeiro, M.S. 2015. ecoClimate: un nuevo repositorio open-access con variables climáticas para el pasado, presente y futuro. *Ecosistemas* 24(3): 88-92. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.11.
- Vullo, R., Gheerbrant, E., de Muizon, C., Néraudeau, D. 2009. The oldest modern therian mammal from Europe and its bearing on stem marsupial paleobiogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(47) 19910-19915.