

Inferencia paleoecológica en mamíferos cenozoicos: limitaciones metodológicas

Palaeoecological inference in cenozoic mammals: methodological constraints

Manuel Nieto¹ y Jesús Rodríguez¹

Resumen: La inferencia de ambientes y climas del pasado o de modos de vida de especies extintas es uno de los objetivos principales de la Paleoecología. El presente trabajo lleva a cabo una revisión de varios métodos autoecológicos –análisis taxonómicos y funcionales– y sinecológicos –análisis de estructura de comunidades, diversidad, cenogramas y espectros de diversidad ecológica– de inferencia aplicados comúnmente en mamíferos del Cenozoico. Como consecuencia, se demuestra la existencia de diversos errores y limitaciones metodológicas y conceptuales en su mayor parte debidos a dos causas: el uso incorrecto de herramientas estadísticas y la asunción implícita de premisas no aceptables. La fiabilidad de los estudios de inferencia pasa por la solución de estos problemas mediante la profundización en el conocimiento de la actualidad, el replanteamiento de las limitaciones del actualismo y el uso correcto de los métodos disponibles.

Palabras clave: Paleoecología Mamíferos, Métodos, Actualismo, Ecomorfología, Diversidad, Estructura Comunidades, Revisión.

Abstract: Environmental, climatic and natural history inference is one of the main aims of Palaeoecology. We have reviewed several autoecological –taxonomic and functional analysis– and sinecological studies –community structure analysis, diversity, cenograms and ecological diversity spectra– generally applied to cenozoic mammals. As a result, theoretical as well as methodological limitations and mistakes are identified, mainly caused by erroneous use of statistical tools and the implicit assumption of non-acceptable statements. Reliability of future studies must be based on solving those problems, specially by a deeper knowledge of recent processes and patterns, the revision of the actualistic principles and the careful use of available methods.

Key words: Palaeoecology, Mammals, Methods, Actualism, Ecomorphology, Diversity, Community Structure.

LA PALEOECOLOGÍA: OBJETIVOS Y APROXIMACIONES

La Paleoecología ha sido definida por algunos autores (LAWRENCE, 1971; DE RENZI *et al.*, 1975) como la parte de la Paleobiología que estudia las relaciones de los organismos con otros organismos y el medio en el pasado. De esta manera, la Paleoecología incorpora a la Neoecología o Ecología de especies actuales, la posibilidad de observar y analizar el registro de los cambios que han ocurrido en tiempo evolutivo.

Según ANDREWS (1996) existen varios objetivos en los estudios de Paleoecología: documentar los cambios climáticos ocurridos en el pasado, asociar cambios evolutivos a dichos cambios climáticos,

reconstruir el medio de los yacimientos fósiles, buscar evidencias de cambios ecológicos o ambientales a lo largo del tiempo y asociar los resultados de los análisis paleoambientales a los filogenéticos para relacionar los cambios evolutivos con los cambios ecológicos. La mayoría de estos objetivos pueden considerarse como relativos a la inferencia, quedando aquellos que relacionan los cambios ambientales o ecológicos con los cambios evolutivos dentro del ámbito de la paleoecología evolutiva. Estos objetivos han sido abordados tradicionalmente en Paleoecología desde dos aproximaciones que difieren tanto en la metodología como en los sujetos de estudio: los estudios autoecológicos, que analizan especies individuales y los estudios sinecológicos, que se centran en las

¹ Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. C/ José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid. España. E-mail (MN): mcnd153@mncn.csic.es; (JR): jrm@mncn.csic.es

comunidades en su conjunto (véase esquema en la figura 1). Esta distinción no implica una separación funcional entre estas escalas de organización, sino que refleja las diferencias en las metodologías que se han aplicado.

En el presente artículo pretendemos revisar varios métodos comúnmente empleados en la inferencia paleoecológica, tanto auto- como sinecológica, de mamíferos del Terciario y Cuaternario, dejando de lado aquellos métodos aplicados a la paleoecología evolutiva propiamente dicha. Nuestra intención es comentar las limitaciones de dichos métodos y las posibles formas de superarlas que hemos encontrado durante los años que hemos dedicado a la investigación en este campo. No incluiremos en nuestra revisión los estudios que entendemos que son puramente paleoclimáticos, es decir, aquellos que sólo pretenden obtener estimaciones de variables como temperatura, precipitación etc., a partir de fósiles de mamíferos, pero sin implicar en su método mecanismos o procesos ecológicos en sentido estricto. Nos estamos refiriendo, por ejemplo, a las estimaciones de paleotemperaturas a partir de la composición isotópica de restos fósiles (SÁNCHEZ CHILLÓN *et al.*, 1994; REIHARD *et al.*, 1996; STEPHAN, 2000). Los ejemplos que incluimos proceden de las investigaciones que hemos llevado a cabo en el pasado así como de algunos artículos que consideramos representativos. Salvo que se indique otra cosa, la nomenclatura de las especies citadas en este texto sigue a WILSON & REEDER (1993).

A lo largo del texto no mencionamos explícitamente los problemas y limitaciones de la paleoecología derivados de los procesos sedimentarios o tafonómicos. Esto no implica que no consideremos importantes sus implicaciones y la necesidad perentoria del estudio de ambas disciplinas para la paleoecología. No puede haber duda de que los procesos implicados en la formación de los yacimientos crean discrepancias entre las comunidades de especies originales y los asociaciones de fósiles, haciendo complicada la interpretación del registro paleoecológico. Las evidencias acumuladas revelan que el registro fósil no

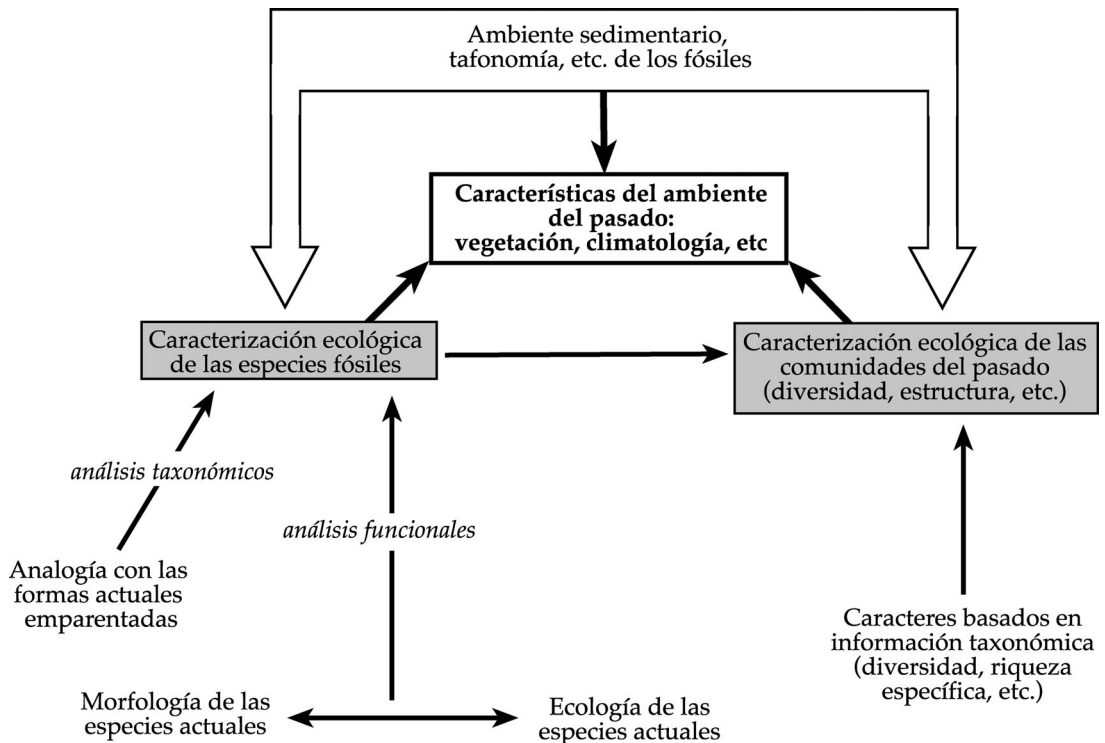


Figura 1.- Diagrama explicativo de los métodos aplicados en los estudios paleoecológicos. A la izquierda en el enfoque autoecológico y a la derecha con el sinecológico. (modificado de WING *et al.*, 1992).

Figure 1.- Diagram showing the different methods applied to palaeoecological inference. The autoecological approach is shown on the left and the sinecological one on the right. (modified from WING *et al.*, 1992).

puede ser aceptado literalmente, es decir, no es posible tratar las muestras del registro fósil de manera equivalente a como se usan las muestras de ecosistemas actuales. Esta problemática y sus implicaciones han sido tratadas con gran profusión y profundidad (vease, por ejemplo, BEHRENSMEYER *et al.*, 1992) y quedan fuera de los márgenes de este artículo, enfocado a la revisión de métodos de paleoecología.

El artículo está dividido en 3 partes: un apartado donde se analizan diversos problemas existentes en los estudios de autoecología, otro dedicado a los de sinecología y, finalmente, una discusión y las conclusiones conjuntas de ambos enfoques.

PALEOAUTOECOLOGÍA

Los estudios autoecológicos se caracterizan por analizar especies o poblaciones individuales. En el ámbito de la Paleoecología, estos estudios tienen por objeto principal inferir la forma de vida y el hábitat de las formas fósiles. La inferencia paleoecológica se basa en mayor o menor medida en el actualismo. Según este principio, se asume que los procesos acaecidos en el pasado son análogos a los que se pueden observar en el presente y, por tanto, los patrones registrados en tiempos pretéritos pueden ser interpretados a la luz de los procesos que ocurren en la actualidad (ODUM, 1971). Partiendo de este principio se han planteado dos metodologías generales para inferir el modo de vida de las especies del pasado:

Análisis taxonómicos (*sensu* ANDREWS, 1996). Consiste en suponer que el modo de vida de las especies extintas era similar al de las especies actuales más estrechamente emparentadas con ellas y, por tanto, se efectúa una transferencia de la información acerca de los taxa actuales a los extintos (DOOD & STANTON, 1981).

Los estudios morfofuncionales, consistentes en asociar funciones a aspectos de la morfología independientemente del taxón empleado. Este tipo de estudios también se denominan por algunos autores como estudios *ecomorfológicos*, aunque otras corrientes mantienen que estos últimos sólo estudian la correlación entre morfología y ecología dejando de lado las causas de dichas relaciones. En este artículo trataremos uno y otro enfoque de igual manera usando indistintamente ambos términos.

Los estudios morfofuncionales pueden incluirse dentro de lo que algunos autores (por ejemplo,

ANDREWS, 1996) denominan bajo el término más amplio de estudios funcionales, que abarcan también las inferencias realizadas a partir de los efectos que las actividades realizadas por los organismos dejan sobre sus restos, o los efectos de la ecología de los organismos sobre su composición química. Los primeros tienen un buen ejemplo en los estudios de microdesgaste en la dentición (vease, por ejemplo, SOLOUNIAS *et al.*, 1988 ó LEWIS *et al.*, 2000). Entre los estudios relativos a la composición se encuentran los análisis de isótopos tanto para inferir temperatura (SÁNCHEZ CHILLÓN *et al.*, 1994; REIHARD *et al.*, 1996; STEPHAN, 2000) como para ver proporciones de consumo de plantas C3 y C4 en herbívoros (MACFADDEN *et al.*, 1996). La discusión de la problemática de estos estudios, en muchos aspectos completamente distinta a la de los estudios morfofuncionales estrictos, queda fuera de los objetivos del presente artículo.

PROBLEMAS DE LOS MÉTODOS

Las limitaciones de los análisis taxonómicos son inherentes a su carácter y se resumen en la dependencia de formas actuales suficientemente próximas a las especies estudiadas para llevar a cabo las inferencias. Este requerimiento hace inviable el estudio en especies sin parientes vivos próximos y conlleva así mismo el descenso progresivo de la confianza en las inferencias con el aumento de la distancia temporal y evolutiva. Por otra parte, este enfoque asume que en la actualidad existen ejemplos de todos los posibles escenarios del pasado, aserción difícil de aceptar en muchos casos. Así pues, su uso se debe restringir a las formas fósiles más recientes o aquellas cuyas tasas de evolución y diferenciación con respecto a las actuales sean lo suficientemente bajas. Todas estas limitaciones han sido sobradamente comentadas en la bibliografía de forma que no nos extenderemos más en ellas. Son múltiples los estudios aplicando este enfoque con distintos organismos; un ejemplo aplicado a formas fósiles de mamíferos puede verse en por ejemplo KOLFSCHOTEN (1995).

Los estudios morfofuncionales subsanan, en principio, las limitaciones que se plantean en los métodos taxonómicos. Al basarse en relaciones entre forma y función se consideran independientes de la taxonomía y, por tanto, pueden aplicarse en cualquier momento del registro y sobre cualquier taxón siempre y cuando podamos asociar de manera precisa forma y función. En principio este enfoque cubre todos

los aspectos necesarios para realizar inferencias fiables y como tal ha sido empleado en diversos estudios. Sin embargo, existen diversas consideraciones que limitan o incluso pueden impedir su aplicación según las circunstancias. La asociación entre forma y función es la premisa básica de los estudios morfofuncionales, pero ¿Están forma y función inseparablemente ligados? ¿Determina la forma la función? Las estructuras biológicas y sus funciones asociadas tienen a veces relaciones muy complejas y en algunos casos no tienen relación alguna (ver LAUDER, 1995) y, obviamente, llevar a cabo predicciones acerca de la función partiendo de las estructuras puede volverse complicado. Siguiendo el proceso aplicado en los estudios morfofuncionales, vamos a revisar los distintos problemas que pueden surgir y las limitaciones que suponen.

Los análisis ecomorfológicos o morfofuncionales parten de una observación detenida de la variabilidad morfológica y ecológica existente en las especies actuales. Es común encontrar patrones repetidos en unas y otras variables que presenten un alto grado de correlación. A partir de aquí resulta tentador intentar extender estas correlaciones a las especies fósiles e inferir distintos aspectos de su modo de vida. Sin embargo, es de sobra conocido que la correlación no implica relación causa-efecto y, por tanto que, aunque exista una perfecta correlación en las especies analizadas, no es posible inferir sin ulteriores estudios el comportamiento o la ecología de las formas fósiles. Así, aunque es común realizar predicciones en base a correlaciones tanto univariantes (por ejemplo, JANIS, 1982) como multivariantes (por ejemplo, KAPPELMAN, 1991), las inferencias que se realizan sólo resultarán aceptables dentro de los márgenes en que se realizan las correlaciones. Es decir, no es posible extrapolar a otros escenarios y, por tanto, se vuelve a problemas análogos a los planteados por los métodos de análisis taxonómico.

Un ejemplo ilustrativo de este caso puede hallarse en las correlaciones observadas entre el tamaño de los cuernos en los bóvidos y distintos aspectos de su comportamiento social (GEIST, 1966; CLUTTON-BROCK *et al.*, 1980; JARMAN, 1983; ESTES, 1991). Las conclusiones de estos estudios se han aplicado en diversas ocasiones a la hora de inferir el comportamiento de especies fósiles de rumiantes (JANIS, 1982). Sin embargo, un estudio detenido de las relaciones propuestas (NIETO, 1998) nos lleva a la conclusión de que tanto el tamaño de los cuernos como

las distintas variables socioecológicas descritas están fuertemente relacionadas con la talla del animal y, por tanto, no es determinante la relación planteada entre la morfología de los cuernos y las variables ecoetológicas analizadas. De esta manera, las correlaciones observadas sólo serán predictivas si las especies a estudiar mantienen una misma relación entre la talla y el tamaño de los cuernos y entre la talla y las variables ecoetológicas. De hecho, este caso plantea dos posibles interpretaciones: interpolación o extrapolación. En el primer caso, suponemos que los fósiles mantienen las mismas correlaciones entre las variables ecológicas y morfológicas analizadas y, por tanto, se pueden interpolar los valores de las variables de interés en los fósiles. En caso contrario se plantea la interpretación alternativa, la extrapolación, y asociada a ella la interpretación más que la inferencia cuando aplicamos los resultados de esas relaciones a los fósiles.

Subsanar este problema pasa por el planteamiento de hipótesis de relación entre forma y función y la contrastación de las predicciones asociadas. De esta forma las relaciones propuestas se plantean en forma de relaciones funcionales con unas causas y unos efectos que dan sentido a las correlaciones observadas. Dicho de otra manera, la manera de solucionar los problemas previos es demostrar que los rasgos morfológicos analizados son adaptaciones a una función determinada. En este punto se hace necesario recapitular: el objetivo básico de los análisis morfofuncionales es obtener relaciones entre forma y función que sean aplicables a las especies extintas independientemente de su historia filogenética. Pero, realmente ¿Son estas relaciones independientes de la filogenia?

Una primera forma de identificar relaciones morfofuncionales independientes de la filogenia pasa por realizar estudios mecánicos, matemáticos, ... (englobables dentro del denominado método del paradigma; ver RUDWICK, 1964) que demuestren una relación inequívoca entre forma y función. Sin embargo, estos métodos se han demostrado inaplicables en muchos casos, dada la complejidad de los sistemas que tratan de modelizar, los seres vivos. Así, realizar modelos suficientemente precisos es una tarea en muchos casos imposible o requiere necesariamente asumir premisas difícilmente contrastables en especies extintas. Estos métodos han sido empleadas en paleoecología pero, en general, están más encaminados a hipotetizar posibles funciones de estructuras sin correspondencia en especies actuales, estando su uso

en inferencia paleoecológica mucho más restringido.

La alternativa pasa por los denominados métodos filogenéticos (LAUDER, 1995) basados en asociar forma y función mediante estudios comparados en taxa actuales relacionados con la especie del registro fósil que se pretende estudiar. Estos métodos están planteados de manera que permiten aseverar si la relación que se observa es independiente del taxón elegido dentro del grupo que estamos considerando. En este punto se plantean dos posibles escenarios. Un primero, donde la relación entre forma y función es homóloga, es decir, que dicha relación se ha heredado de un ancestro común y se ha mantenido igual a lo largo del tiempo evolutivo. Según RAUP & STANLEY (1971) esta aserción está justificada si las estructuras son homólogas en las especies analizadas (actuales y fósiles), en cuyo caso se puede considerar que las funciones serán también las mismas en todas las especies, incluyendo los fósiles. Sin embargo, algunos autores han señalado diversas dificultades que se pueden plantear (ver LAUDER, 1995): ¿qué hacemos cuando encontramos varias funciones para una misma estructura? ¿qué ocurre si en un mismo clado las especies usan la misma estructura para distintas actividades?, o incluso ¿se mantiene la misma relación entre forma y función cuando otros aspectos relacionados cambian dentro de los organismos? Un segundo escenario se plantea si consideramos que el rasgo morfológico en estudio o su supuesta función han aparecido en varias ocasiones dentro del grupo en estudio. En este caso es necesario realizar estudios que consideren la filogenia del grupo de forma que se verifique la relación entre forma y función a lo largo de los distintos eventos que han sucedido en el grupo que estamos estudiando. Es decir, es necesario demostrar que la similitud morfológica entre los organismos surge como una respuesta similar desarrollada independientemente ante una presión de selección similar, como analogía. Este caso permite demostrar el carácter adaptativo de un rasgo o rasgos morfológicos a una función o funciones determinadas dentro del clado analizado (HARVEY & PAGEL, 1991) y permiten una mayor fiabilidad a la hora de realizar inferencias en el registro fósil. Intentaremos explicar este caso con el siguiente ejemplo tomado de la bibliografía.

En un artículo de 1995, Solounias y colaboradores (SOLOUNIAS *et al.*, 1995) emplearon la relación entre el tamaño de los músculos masticadores y el tipo de alimentación en bóvidos actuales para inferir el tipo

de alimentación de especies fósiles. Los autores proponían que las características de los alimentos y de la forma de procesarlos provocan diferencias adaptativas en el tamaño de los maseteros (los principales músculos masticatorios en los bóvidos) que se reflejan en las áreas de anclaje que éstos tienen en el cráneo. Para contrastar esta hipótesis y poder efectuar inferencias en el material fósil, comparaban el tamaño de las áreas de inserción en varias especies actuales con diferentes tipos de alimentación por medio de un análisis de la varianza (ANOVA) y usando el peso como covariante para eliminar su efecto sobre las medidas. Los resultados obtenidos eran altamente significativos y llevaban a SOLOUNIAS *et al.* (1995) a aplicarlos en una especie fósil, *Eotragus sansaniensis* (LARTÉT, 1851).

El estudio en sí es, en gran medida, ejemplar: para llevar a cabo inferencias sobre los fósiles estudia las adaptaciones morfológicas que puedan estar relacionadas con las variables ecológicas que quiere inferir. Las relaciones se plantean en forma de hipótesis morfofuncionales cuyas predicciones son posteriormente contrastadas (figura 2). Es en este punto donde los autores cometen un error que resta fiabilidad a sus resultados: a la hora de demostrar el carácter adaptativo de los rasgos morfológicos a los diferentes tipos de alimentación en las especies actuales no consideran el efecto de la filogenia sobre la asociación entre forma y función observada. Por tanto, asumen implícitamente que todas las similitudes en el tamaño de los maseteros han aparecido como respuesta a las presiones de selección derivadas de cambios en el tipo de alimentación, sin considerar que también pueden ser fruto de la herencia filogenética, es decir, homologías. Si replicamos el análisis considerando los posibles efectos de la filogenia, observamos que las comparaciones entre especies con diferentes modos de alimentación dan resultados coherentes con el patrón propuesto por SOLOUNIAS *et al.* (1995) pero sin alcanzar un nivel de significación aceptable ($p > 0,05$ en todos los casos). Esta diferencia es consecuencia de que el número de comparaciones válidas, que podamos asegurar que no son fruto de la herencia común, se reduce fuertemente hasta niveles en que el test estadístico aplicado no puede resolver el problema. Este error es común a muchos otros estudios. No considerar la filogenia a la hora de analizar las relaciones entre forma y función en la muestra actual implica asumir que todas las similitudes son adaptativas, es decir, análogas y en pocas ocasiones

se puede llegar a esta conclusión *a priori*. Como consecuencia de este error estamos aceptando resultados que estadísticamente no son válidos (violando la asunción de la independencia muestral) y que biológicamente son irreales y, por tanto, inaplicables a la hora de inferir los modos de vida de las especies extintas. Estos problemas han sido comentados en la bibliografía y pueden leerse en la revisión realizada por Harvey y Pagel en su libro "The comparative method in evolutionary biology" (HARVEY & PAGEL, 1991).

SOLUCIONES DE FUTURO

La inferencia autoecológica es, con todas sus limitaciones y problemas, un campo de innegable interés en si mismo, al tiempo que resulta básico para otras disciplinas, desde los análisis de comunidades hasta los estudios evolutivos. Todo ello supone una fuerte responsabilidad por parte de estos estudios. Con objeto de alcanzar resultados cada vez más fiables y robustos creemos que hay varios frentes en los que es necesario avanzar:

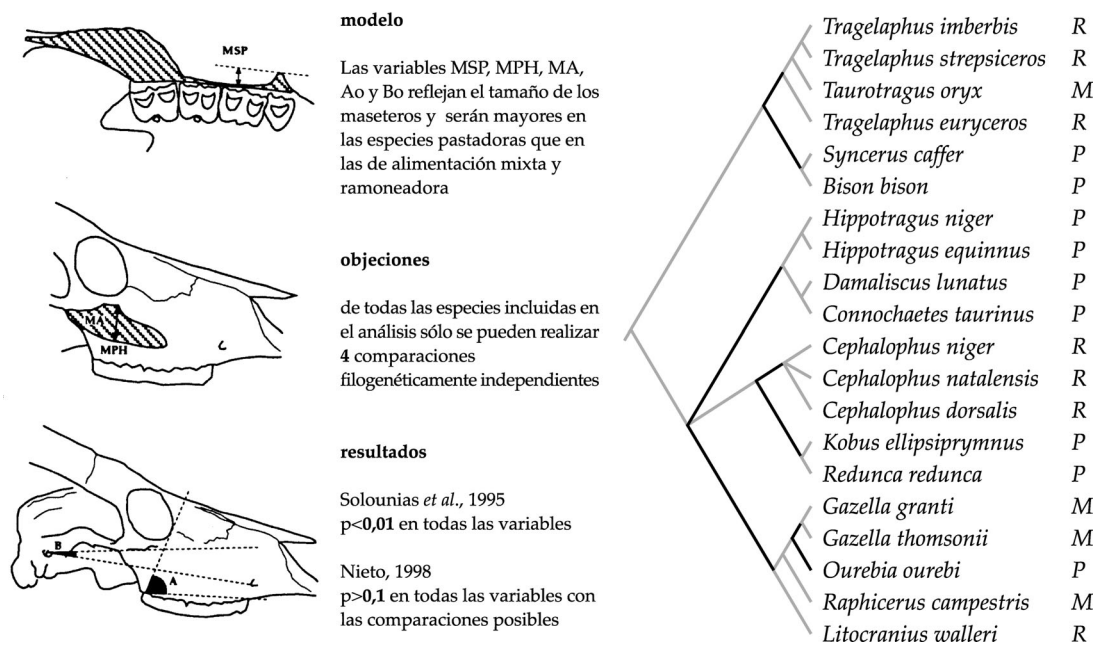


Figura 2.- Resumen de los análisis efectuados por SOLOUNIAS *et al.* (1995) y las diferencias de los resultados obtenidos empleando métodos que consideren o no el efecto de la filogenia sobre las similitudes observadas. En la figura se muestran las medidas de la morfología ósea facial empleadas para describir el tamaño de las inserciones de los maseteros (izda.). A la derecha se presenta una filogenia (basada en NIETO, 1998) de las especies estudiadas por SOLOUNIAS *et al.* (1995) en la que se detallan las comparaciones posibles que aseguren resultados independientes de la filogenia (lineas negras). En el centro se incorpora el modelo de relación propuesto y los resultados que se obtienen según consideremos o no el efecto de la filogenia a la hora de contrastar dicho modelo. Las abreviaturas corresponden a R: ramoneador; P: pastador; M: alimentación mixta; MSP: altura de la protuberancia de inserción del masetero superficial; MPH: altura del masetero profundo; MA: área de la fosa maxilar=área del masetero; A y B: ángulos A y B como se aprecian en la figura (para una descripción detallada de las medidas ver SOLOUNIAS *et al.*, 1995).

Figure 2.- Model and results of the analysis of SOLOUNIAS *et al.* (1995) compared to the results obtained considering phylogeny. Cranial measurements used to describe the masseteric insertion size are shown (left) Phylogenetic relationships of the species considered with phylogenetic independent comparisons (black lines) are drawn (based on NIETO, 1998). Central text resumes the proposed relationships and the results obtained by Solounias and coworkers compared to those of NIETO (1998) considering phylogeny effects. Abbreviatures are as follow R: browser; P: grazer; M: mixed feeder; MSP: height of the protusion for the insertion of the masseter superficialis muscle; MPH: masseter profundus height; MA: area of the maxilar fossa=masseteric area; A y B: angles A and B as seen in the figure (see SOLOUNIAS *et al.*, 1995 for a detailed description of the measurements).

Dada la base actualista de los métodos de inferencia autoecológica, estos dependen de forma fundamental de nuestro conocimiento de la biología de las especies actuales. Cada método depende de una serie particular de datos pero, de forma general, resulta imprescindible conocer las características ecológicas y etológicas de las especies actuales y los condicionantes que determinan dichas características. Lo mismo se puede aplicar a la morfología y de forma particular a los efectos que sobre ella puedan tener procesos relacionados con la alometría, el desarrollo ontogenético, la compensación entre las partes del organismo, ... Además la dependencia del conocimiento de las relaciones filogenéticas en varias aproximaciones hace especialmente valioso el avance en este campo.

De forma menos general resulta necesario considerar que los diferentes métodos existentes en la actualidad tienen unas restricciones que no deben ser ignoradas. La aplicación de unos u otros deben hacerse dentro de sus posibilidades y contrastando que las premisas básicas de dichos métodos se cumplen. Así, los estudios taxonómicos pueden ser aceptables siempre que se pueda demostrar que las características ecológicas o etológicas que se deseen inferir estén indisolublemente ligada a los taxa donde se incluyen las especies extintas. De igual manera, los estudios "ecomorfológicos" basados en correlaciones entre forma y función sólo son aplicables a la inferencia paleoecológica siempre y cuando las relaciones entre forma y función sean coherentes en todas las especies actuales y en que el resto de las variables ecológicas y morfológicas de las especies fósiles se mantengan dentro de los parámetros de la muestra estudiada en la actualidad. En ambos casos (análisis taxonómicos y correlaciones), el empleo de estos métodos implica asumir que las relaciones entre taxa y ecología, y forma y función no han cambiado a lo largo del periodo de tiempo abordado (ver LAUDER, 1995), lo cual sólo es razonable en circunstancias muy determinadas y siendo consciente que su generalización implica implícitamente negar la realidad de la evolución (GOULD, 1965; LAWRENCE, 1971)

Los métodos morfofuncionales filogenéticos (*sensu* LAUDER, 1995), basados en biología comparada, tampoco están exentos de limitaciones. Para su aplicación es fundamental demostrar el carácter adaptativo de las estructuras que se vayan a emplear en la inferencia. Esto implica el planteamiento y contrastación de hipótesis de relación entre las variables morfológicas y las ecológicas, es decir, entre forma y

función. La contrastación ha de tener en cuenta las posibles causas de covariación entre ambos tipos de variables por razones diferentes a la adaptación, con especial atención a la adquisición de similitudes por herencia filogenética. Estos métodos muestran, por tanto, una especial dependencia de la fiabilidad de las reconstrucciones filogenéticas realizadas.

Las aproximaciones morfofuncionales basadas en modelos biomecánicos y similares son una fuente de hipótesis de relación de gran importancia. La elaboración de los modelos y su fiabilidad está muy limitada por la complejidad de los sistemas tratados y, por tanto, parece más apropiado su uso coordinado con análisis filogenéticos (*sensu* LAUDER, 1995) así como con la experimentación en distintas condiciones de forma que se puedan validar los modelos obtenidos teóricamente.

Una propuesta de metodología para analizar las especies actuales y generar modelos de relación que usar con los fósiles puede verse en la figura 3. Esta propuesta integra en cierta medida los distintos métodos planteados previamente. Se parte de la observación en las especies actuales relacionadas con los taxa extintos que se vayan a estudiar. En este sentido cuanto mayor sea la amplitud del estudio, es decir, cuanto mayor sea el rango filogenético de especies estudiado, mayor será la fiabilidad de las conclusiones que se obtengan. A partir de los datos observados se han de proponer hipótesis de relación entre forma y función. El estudio de las relaciones entre forma y función debe de apoyarse en lo posible en análisis biomecánicos, de forma que se documenten las limitaciones y restricciones de esta relación en el mayor grado posible. El siguiente paso es contrastar el modelo de relación en las especies actuales. Una posibilidad que debería incorporarse es la experimentación aunque en la mayoría de los casos resulta difícil por las condiciones que requieren muchas de las especies a analizar. Alternativamente o complementariamente se han de aplicar los denominados métodos filogenéticos para aseverar el carácter adaptativo y, por tanto, la asociación de forma y función en términos evolutivos. La aplicación de todas estas herramientas conjuntamente permitirá conocer el grado y tipo de relación entre las variables morfológicas y ecológicas en estudio, de manera que su aplicación a los especies extintas pueda hacerse dentro de unos márgenes de incertidumbre conocidos y con unas restricciones determinadas.

PALEOSINECOLOGÍA

La necesidad de un enfoque sinecológico de la Paleoecología de mamíferos viene siendo reclamada desde los años 50 (SHOTWELL, 1955). Los estudios paleosinecológicos pueden referirse tanto a la estructura como al funcionamiento de las poblaciones, comunidades, o ecosistemas, aunque en la práctica poco se ha hecho para describir o modelizar su funcionamiento y más para describir y comparar la estructura de estos diferentes niveles de organización. Aún más, y pese a las amplias posibilidades que en teoría tiene este enfoque, en la práctica la mayoría de autores restringen su objetivo a una reconstrucción paleoambiental basada en la estructura de la paleocomunidad y su comparación con la de comunidades actuales.

MÉTODOS EMPLEADOS

La diversidad

Una de las propiedades de una comunidad más fáciles de medir es la diversidad. A esto hay que añadir

la enorme cantidad de trabajos prácticos y teóricos desarrollados por los neocólogos sobre este tema desde los años 60 (v.g. MACARTHUR, 1957, 1960; CURRIE, 1991; ROHDE, 1992).

No es de extrañar, por tanto, que diversos autores hayan intentado trasladar este tipo de estudios a las paleocomunidades de mamíferos. ROSE (1981) compara la diversidad de diferentes paleobiocenosis del Paleoceno y Eoceno utilizando diferentes índices de diversidad y cotejando el patrón de diversidad de sus paleobiocenosis con los modelos teóricos de MacArthur. Estos modelos predicen la diversidad que encontraríamos en comunidades que se hubiesen “ensamblado” bajo determinadas condiciones. Así, si las especies que forman la comunidad se hubieran repartido los nichos disponibles sin solapamiento entre ellos, en un ambiente no fluctuante y homogéneo y sus nichos son contiguos, la distribución debería seguir el modelo llamado del “bastón roto” o “broken stick”. En el caso de que las especies solaparan parcialmente sus nichos el patrón debería seguir un modelo diferente (VANDERMEER & MACARTHUR,

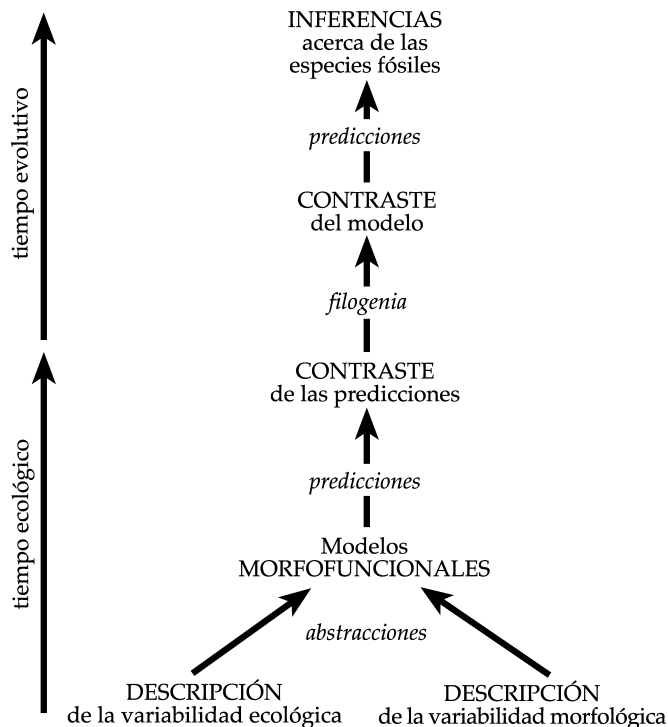


Figura 3.- el presente diagrama detalla el proceso de inferencia paleoecológica que nosotros consideramos más acertado en aproximaciones autoecológicas.

Figure 3.- Proposed process for palaeoecological inference in autoecological analysis.

1966). Otro modelo teórico alternativo es el de la serie logarítmica (MAGURRAN, 1988) que predice el patrón de diversidad para una comunidad formada por especies que llegan a un hábitat sin saturar a intervalos de tiempo no regulares y acaparan igual proporción de la cantidad de recursos remanente. Una revisión de estos modelos clásicos puede verse en MAGURRAN (1988). En los trabajos más recientes se observa que las distribuciones que mejor se ajustan son las lognormales, pero éstas no se deben a causas estrictamente ecológicas, si no que esta distribución sería la propia de cualquier variable resultado a su vez de la interacción de múltiples factores independientes. Por ejemplo, también tienen distribución lognormal el Producto Interior Bruto de las Naciones o la población mundial (MAY, 1975, 1999).

En los años 90 varios autores aplicaron los modelos de diversidad al estudio de paleobiocenosis (BONIS *et al.*, 1992; GUNNELL, 1994; LEGENDRE, 1995), con el objeto de interpretar si el medio era estable o fluctuante. Sin embargo, estos trabajos olvidan una de las premisas fundamentales de las que parten algunos de los modelos teóricos de diversidad, en especial los que asumen nichos contiguos, es decir similares, como el modelo 3 de MacArthur (KING, 1964). Si se aplican estos modelos no tiene sentido comparar los modelos teóricos con la diversidad de toda una biocenosis, incluyendo macro y microfauna, carnívoros y herbívoros, artiodáctilos y roedores. A este error metodológico se suma un defecto del propio registro ya que la abundancia de cada especie en la muestra no es únicamente dependiente del tamaño de su población en la paleobiocenosis. Aún admitiendo que en la acumulación no hayan intervenido agentes selectivos, la abundancia de una especie en la muestra dependerá del tamaño de la población y de la tasa de mortalidad específica de la especie, cuya relación llega a ser de 25:1 entre una musaraña y un elefante (WESTERN, 1980). La tasa de mortalidad real de una población concreta depende de las condiciones ambientales y de la tasa específica, que es parte de la estrategia de la especie y función de su tamaño corporal. Traducido a los términos que nos interesan, esto significa que si tuviéramos una población de elefantes y otra de musarañas con el mismo número de individuos, la segunda produciría en un año 25 veces más cadáveres que la primera. Este es sin duda un ejemplo extremo, que además viola la premisa de incluir solamente en el análisis especies ecológicamente semejantes. Sin embargo, la tasa de mortalidad

específica de un Kongoni (*Alcelaphus buselaphus*), es del 26% y la de un búfalo (*Synceros cafer*) del 17% (WESTERN, 1980). La diferencia es mucho menor que en el caso anterior, pero sin duda tiene su influencia en el análisis. A esto hay que añadir que los procesos de acumulación y diagénesis introducen con frecuencia sesgos que determinan que nuestra colección de fósiles no se corresponda con lo que sería un muestreo al azar de la paleobiocenosis.

No obstante, es preciso señalar que estas objeciones no significan que no puedan aplicarse estos modelos a estudios paleoecológicos, si no simplemente que hay que tener presentes sus restricciones. Así, los modelos que asumen nichos contiguos pueden aplicarse a especies de un mismo "gremio" (guild) presentes en un yacimiento. El problema de la diferente abundancia en el registro en función de la tasa de mortalidad puede también subsanarse fácilmente si se seleccionan para el análisis especies de tamaños similares. Un buen ejemplo de este tipo de estudios podemos verlo en DAAMS *et al.*, 1999, donde además se intenta corregir el efecto que tienen diferentes tamaños muestrales, o yacimientos de diferente riqueza de restos, cuando se compara la diversidad o la riqueza de especies. Ver también VAN DAM (1997), donde se describe un método para corregir el efecto de la tasa de renovación de las poblaciones sobre la proporción de cada especie en la muestra fósil.

Estructura de comunidades

Se entiende por comunidad biológica el conjunto de organismos que viven en un área geográfica concreta, y que mantienen entre sí relaciones de intensidad variable (MARGALEFF, 1991). La estructura de la comunidad sería el conjunto de nichos ecológicos ocupados por todas las especies que componen dicha comunidad (ANDREWS, 1996). Los métodos de que hablaremos a continuación pretenden describir esa estructura usando una o varias variables que definan los distintos nichos. El objetivo es comparar la estructura de las comunidades fósiles con la de comunidades actuales y reconstruir así el paleoambiente. El concepto teórico que justifica este proceder es la "convergencia en la estructura de las comunidades", un principio según el cual comunidades que han evolucionado en ambientes similares tienen estructuras semejantes (CODY & MOONEY, 1978; CROWDER, 1980). Cabe aquí señalar una limitación que debe tenerse presente. En las comunidades actua-

les observamos el “nicho realizado” de cada especie que la compone, pero para las especies fósiles solamente podemos inferir el “nicho potencial”, que no siempre tiene que ser coincidente con el realmente realizado por la especie en esa paleobiocenosis concreta. No obstante, la importancia de esta limitación será directamente proporcional al grado de precisión con que pretendamos caracterizar los nichos, siendo despreciable en muchos casos.

Aunque sin hacer explícita esta base teórica, LEGENDRE (1986, 1989) desarrolló el método de los cenogramas siguiendo estos mismos principios, sobre una idea previa de VALVERDE (1967). Los cenogramas utilizan como única variable para describir la estructura de la comunidad la distribución de pesos de las especies presentes en la misma (figura 4.A), excluyendo quirópteros y carnívoros. En la mayoría de trabajos que aplican este método las comparaciones entre la distribución de pesos de diferentes comunidades se establecen sin recurrir a tratamientos numéricos ni procedimientos estadísticos. El autor del método dictó tres reglas empíricas para la interpretación de las gráficas resultantes de su aplicación (LEGENDRE, 1986), basándose en las faunas de 42 localidades actuales. La primera regla dice que la receta definida por las “micropresas”, especies menores de 500 g, es más inclinada cuanto más cálido es el medio. La segunda regla defiende que cuanto más árido es el ambiente mayor es la pendiente de “macropresas”, especies mayores de 500 gr. Por último, la tercera regla dice que el salto en las tallas medias es mayor cuanto más abierta es la vegetación. (figura 4). Sin embargo, estas variables ambientales a las que se refieren las reglas no estaban cuantificadas en la base de datos original empleada por dicho autor. La validez de dichas reglas ha sido puesta en cuestión por el trabajo de revisión de uno de nosotros (RODRÍGUEZ, 1999), en el que se emplea una base de datos más amplia y en la que también se incluyen variables físicas, a partir de la cual se someten las reglas enunciadas por LEGENDRE (1986) a tests estadísticos. Un problema añadido es que la estructura de tamaños de una comunidad puede verse afectada por factores históricos y biogeográficos, no relacionados con el ambiente, problema descrito por CROFT (2001) en su trabajo sobre faunas de Sudamérica previas al Gran Intercambio Faunístico.

El método de la diversidad ecológica, ideado por FLEMMING (1973) e introducido en paleoecología por P. ANDREWS (ANDREWS *et al.*, 1979), emplea tres

variables para definir el nicho de cada especie: el peso, la adaptación locomotora y el tipo de alimentación. Los métodos empleados para comparar unas comunidades con otras incluyen desde la simple inspección visual de gráficas, hasta estadística univariante y multivariante (ANDREWS, 1992, 1996; HOOKER, 1994; REED, 1998). Este método se ha aplicado fundamentalmente a comunidades tropicales, donde ha dado buenos resultados, permitiendo distinguir entre comunidades de sabana, de bosque tropical, pradera, etc. (ANDREWS *et al.*, 1979; ANDREWS, 1992; REED, 1998). Sin embargo, la extrapolación directa de los resultados a comunidades del Holártico requiere cierta precaución, pues los patrones observados en la estructura de comunidades actuales de Eurasia y Norteamérica no son los mismos que se observan en comunidades tropicales (RODRÍGUEZ, 1997, 2001). En la figura 5 vemos un caso que ejemplifica este problema. Las proporciones de mamíferos con adaptaciones arborícolas y pastadoras se ha citado con frecuencia como útil para discriminar entre tipos de hábitat (v.g. ANDREWS *et al.*, 1979; REED, 1998) sin embargo, aunque esta norma es útil en el trópico no es igualmente válida en el Holártico (figura 5).

Otros métodos

Quando hablamos de la comunidad de mamíferos estamos en realidad refiriéndonos a una taxocenosis (MARGALEF, 1991), la comunidad sería el conjunto de seres vivos que habitan una región. Sin embargo, podemos considerar la comunidad de mamíferos como un subsistema con entidad propia (VALVERDE, 1967). En la discusión precedente nos hemos centrado en los métodos que tratan la comunidad de mamíferos en su conjunto, si bien no podemos dejar de mencionar otros trabajos que se centran en el estudio de taxocenosis de menor rango. En particular cabe destacar los trabajos realizados sobre taxocenosis de roedores, que generalmente tienen como objetivo la inferencia de las condiciones paleoclimáticas. Un grupo de metodologías basan sus inferencias en los requerimientos o características ecológicas de las especies que aparecen en cada asociación, inferidos a su vez a partir de estudios ecomorfológicos o por extrapolación a partir de especies próximas actuales (VAN DER WEERD & DAAMS, 1978; DAAMS & VAN DER MEULEN, 1984; VAN DAAM & WELTJE, 1999). Estos trabajos suelen tener un ámbito regional y pretenden recoger las tendencias climáticas a muy largo plazo, aportando interesantes resultados. Sin embargo, coin-

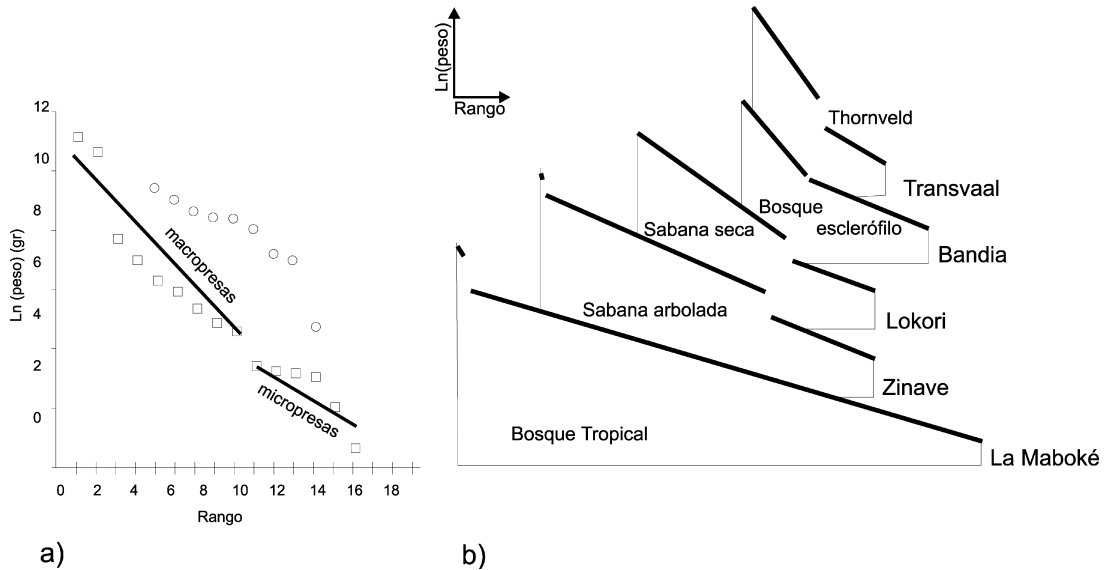


Figura 4.- a) Cenograma de la comunidad de mamíferos de Doñana según LEGENDRE (1989). En abscisas se disponen las especies por tamaño decreciente y en ordenadas el logaritmo de su peso en gramos. Las variables empleadas en la interpretación de la gráfica son la inclinación de las rectas de las macropresas y las micropresas, así como el espacio entre ambas. Círculos: depredadores; cuadrados: presas. b) Ejemplo de varias comunidades africanas en un gradiente de humedad, temperatura y fisionomía de la vegetación según LEGENDRE (1989).

Figure 4.- a) Cenogram of the mammalian community from Doñana National Park according to LEGENDRE (1989). The species are arranged by size in the X-axis versus the log body weight (in grams) in the Y-axis. The slope of the line of macro- and micropreys and the gap in the medium size species are the variables used in the interpretation of cenograms. Open dots: predators, squares: preys. b) Cenograms of some African communities in a gradient of humidity, temperature and vegetation structure.

cidimos con ANDREWS (1996) en la necesidad de una cierta prudencia a la hora de extrapolar las características de especies actuales a las fósiles, ya que podemos caer en un actualismo a ultranza que niegue la propia posibilidad de evolución, al suponer que todas las especies de una familia han mantenido siempre las mismas estrategias reproductoras, de alimentación etc, a lo largo de millones de años. Otros trabajos tratan de estimar, a veces con pretendida gran precisión, valores de variables como precipitación anual o temperatura media a partir del número de especies de determinados taxa (MONTUIRE *et al.*, 1997, MONTUIRE, 1999) mediante interpolación en rectas de regresión calculadas a partir de la distribución actual de dichos taxa. En este caso cabe también señalar la misma restricción respecto a suponer que las relaciones entre la distribución de los taxa considerados y el clima se ha mantenido inmutable a lo largo del tiempo geológico.

Para finalizar cabe también mencionar la necesidad de explorar nuevas metodologías para analizar la

estructura de las comunidades, no aplicadas todavía en paleoecología. Un buen ejemplo es el método desarrollado por SHEPHERD (1998) para describir la diversidad morfológica en comunidades actuales de Norteamérica empleando el Análisis de Componentes Principales para establecer diferencias morfológicas entre especies.

SOLUCIONES DE FUTURO

El estudio de la estructura de las paleocomunidades y su comparación con la de comunidades actuales es un campo que, sin duda, debe continuar su expansión. Sin embargo, para que los frutos sean lo más sólidos posible es preciso corregir algunos errores del pasado, lógicos cuando una disciplina está en sus inicios. Con este objetivo en mente nos permitimos sugerir algunas normas que pensamos deberían ser observadas en todos los trabajos de este tipo, centrándonos especialmente en aquellos casos en que el objetivo es la reconstrucción paleoambiental. Cabe

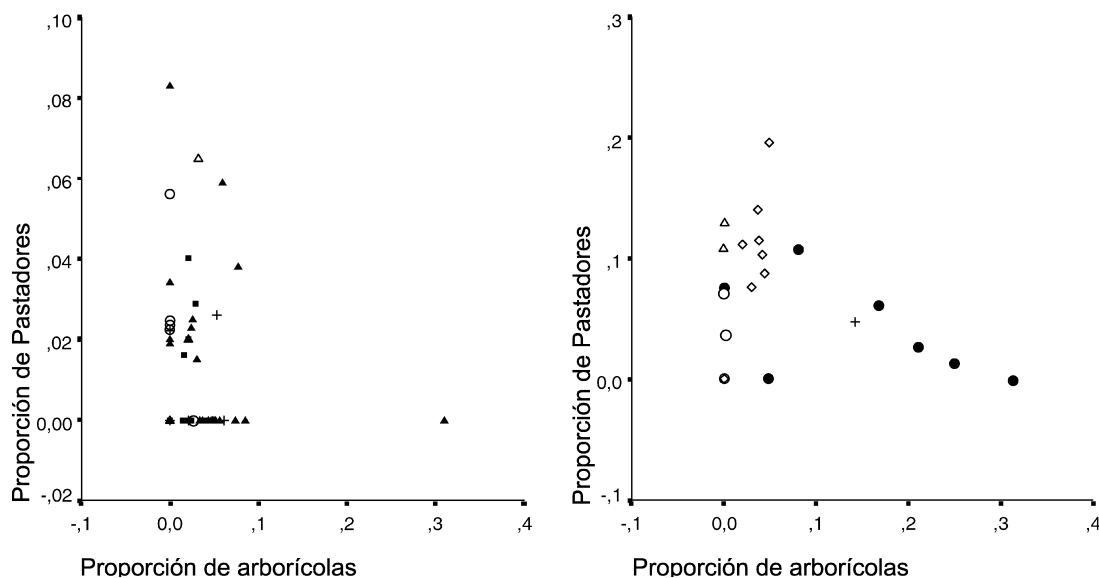


Figura 5.- Relación entre la proporción de mamíferos pastadores y mamíferos arborícolas en comunidades actuales del Holártico (a) y tropicales (b). Triángulos blancos: praderas; rombos blancos: sabanas; círculos blancos: desiertos y semidesiertos; triángulos negros: bosques templados y esclerófilos, cuadrados negros: sistemas montañosos templados; cruces: humedales; círculos negros: bosques tropicales. Datos tomados de RODRÍGUEZ (2001).

Figure 5.- Relationship between the proportion of grazers and tree-dwelling mammals in recent holarctic (a) and tropical (b) communities. Open triangles: grasslands; open diamonds: savannahs; open dots: deserts and semideserts; black triangles: temperate and sclerophyllous forests; black squares: temperate mountain systems; crosses: semi-aquatic ecosystems; black dots: tropical forests. Data from RODRÍGUEZ (2001).

señalar que estas normas son igualmente válidas cuando se trata con taxocenosis de menor rango.

El método empleado para describir la estructura de una comunidad debería descomponer cada nicho en tantas variables como sea posible, con el fin de poder comparar la estructura de paleocomunidades que no tengan análogos actuales.

Cuando se pretende inferir los valores de variables físicas (temperatura, precipitación...) o el aspecto de la vegetación a partir de las variables que describen la estructura de la comunidad es preciso partir una base de datos de comunidades actuales en la que se incluyan esas variables físicas, ya sea como variables continuas o discretas, con el fin de poder cuantificar las relaciones en caso de que existan.

Para emplear una relación entre la estructura de la comunidad y variables ambientales para una reconstrucción paleoambiental debe constatarse primero una relación de dependencia entre ambas variables. Como paso previo, deben emplearse métodos estadísticos para contrastar la hipótesis de que las variables en cuestión están correlacionadas. No debería

emplearse con fines inductivos ninguna relación que no sea estadísticamente significativa en las comunidades actuales.

La muestra de comunidades actuales debe ser adecuada y suficientemente amplia para recoger la posible variabilidad existente. Esta muestra debería incluir los posibles biomas que, *a priori*, suponemos que podrían existir en la región de donde procede el yacimiento durante el periodo de estudio, o bien los biomas que actualmente encontramos en las regiones geográficas que tienen un clima semejante al que se infiere (*a priori*) que debió haber en el periodo de estudio.

Si se observa que determinadas relaciones sólo se cumplen en un área biogeográfica determinada, no deben extrapolarse estas relaciones a otras áreas o biomas, salvo que exista un conocimiento teórico de los mecanismos causales de esta relación que justifique su generalización. En ausencia de este marco teórico, estas relaciones sólo deberían ser aplicadas a la interpretación de comunidades fósiles si previamente se ha comprobado su validez para el periodo y región

de estudio, mediante la contrastación con evidencias independientes.

Dos ejemplos recientes de trabajos que pretenden seguir estas premisas son HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ (2001) y RODRÍGUEZ (2001)

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La Paleocología de mamíferos es una rama joven del árbol de la ciencia, y como tal adolece de los mismos problemas que cualquier otra disciplina incipiente. Así, la mayoría de trabajos realizados hasta la fecha corresponden a lo que sería una fase descriptiva de esta ciencia. En este caso, los objetos a describir son el paisaje, reconstrucción paleoambiental, o la forma de vida de una especie concreta (que muchas veces se usa después para la reconstrucción paisajística, entendida ésta en un sentido lato, es decir, como variaciones en la temperatura o la humedad, tipo de vegetación, etc.). Es necesario, pues, trascender esta fase descriptiva para pasar a estudiar y entender los procesos ecológicos que suceden a lo largo del tiempo. Es precisamente esta dimensión temporal, diacrónica, la que confiere a la Paleocología una entidad diferente a la Neocología, que solamente puede estudiar los procesos en periodos de tiempo muy breves, instantáneos desde el punto de vista de la evolución biológica. Los estudios paleoecológicos deben, por tanto, pasar a una fase en la que se describan los procesos observados y se construyan modelos que los expliquen, en lugar de limitarnos únicamente a inferir unas condiciones estáticas en un instante del pasado. No queremos decir con esto que deban abandonarse totalmente los trabajos clásicos cuyos fines son reconstruir ambientes del pasado o la forma de vida de una determinada especie, ya que muchas veces estas informaciones son datos complementarios importantes y útiles para investigadores de este y de otros campos. De lo que se trata es de ampliar nuestros objetivos. En realidad este llamamiento a cambiar de objetivos no es nada nuevo, está implícito en el concepto de Paleocología Evolutiva entendida como el estudio del contexto biótico y abiótico de los organismos fósiles y la influencia de dicho contexto en la evolución de linajes y morfotipos (WING *et al*, 1992). Claramente, los trabajos que han predominado hasta el momento, de reconstrucción paleoambiental, no entran dentro del campo de la Paleocología Evolutiva.

Nos enfrentamos ahora a la pregunta de qué medios debemos emplear para conseguir estos fines. El actualismo ha sido siempre nuestra herramienta básica, y necesariamente deberá seguir siéndolo. Sin embargo, precisamente por ello, porque constituye los cimientos sobre los que edificamos toda nuestra construcción, debe necesariamente ser una base sólida. Es imprescindible recoger la máxima información posible sobre los procesos actuales y mantener el máximo rigor a la hora de extraer del presente las reglas que vamos a extrapolar al pasado para estudiar éste. Nuestra capacidad para realizar inferencias fiables acerca del registro fósil es directamente proporcional a nuestro conocimiento y capacidad de comprensión de los procesos que ocurren en la actualidad. Como ha quedado patente a lo largo del texto, muchos de los estudios de Paleocología han fallado en este aspecto. Se han obviado factores determinantes a la hora de proponer modelos, tales son los casos ya comentados del efecto de la filogenia sobre los estudios comparados o los efectos de la historia biogeográfica o la mano del hombre sobre la estructura, diversidad y composición de las comunidades actuales. Quizás lo que más llama la atención es la existencia de un conocimiento suficientemente amplio sobre este tema que no se ha tenido en cuenta al realizar muchos estudios.

Por otro lado, el presente tiene que proporcionarnos el método, pero no la respuesta. La respuesta debemos buscarla en los fósiles. Si, por ejemplo, queremos contrastar la hipótesis de que un cambio morfológico es respuesta a una determinada presión ambiental, debemos cuantificar ambas variables en los fósiles. Aquí el problema es, obviamente, encontrar una buena aproximación a la variable ambiental, ya que prácticamente nunca podremos hacer una medida directa de la misma. Pero esto no es un problema, en muchas otras disciplinas históricas se trabaja con variables que son aproximaciones de la variable de interés. Siguiendo con el ejemplo, si nuestra hipótesis es que un cambio morfológico responde a un cambio en la temperatura, el planteamiento debe ser seguir ese cambio morfológico en una línea evolutiva y contrastar su correlación con una variable que nos aproxime la variable "temperatura", por ejemplo, la concentración de un isótopo que sea dependiente de la temperatura. Si repetimos el estudio con diferentes líneas evolutivas nuestro resultado será cada vez más robusto. Si tenemos éxito habremos conseguido un doble objetivo. Hemos

identificado el proceso, que luego podremos modelizar, y además tendremos una base firme para dar la vuelta al enfoque si nos interesa. Es decir, ahora sí podemos utilizar el carácter morfológico como indicador ambiental en nuevos estudios.

Aunque ya se mencionó en la introducción no está de más recordar uno de los problemas fundamentales a los que se enfrentan los científicos a la hora de realizar estudios de Paleocología: los sesgos presentes en el registro fósil debido a los procesos de formación (acumulación y diagénesis) de los yacimientos. No vamos a extendernos en este aspecto, pero no sería correcto obviar una de las limitaciones fundamentales de la Paleocología, objeto de estudio de la Tafonomía.

Concluyendo, en nuestra opinión, la Paleocología de mamíferos es uno de los campos de la Paleobiología con más posibilidades de futuro. Aunque desde el enfoque de la neoeología pueden también abordarse algunos problemas de la ecología evolutiva, es el estudio de los fósiles el que puede acercarnos a un conocimiento profundo de los procesos ecológicos ocurridos en el tiempo geológico. Temas como el cambio morfológico y la especiación frente a las migraciones, como respuesta a presiones ambientales; la existencia, o no, de las biocenosis como entidades reales, dotadas de propiedades emergentes; la comprensión de los procesos de extinción; o el estudio de los procesos de coevolución, son campos abiertos para los paleoecólogos. Por otra parte, en un mundo como el actual, acuciado por las incógnitas frente a la respuesta de los organismos y ecosistemas a los cambios ambientales, por una u otra causa, sólo la comprensión de los procesos por los que se producen esas respuestas puede permitir predecirlas y tomar decisiones adecuadas. Y sólo el estudio de los procesos a largo plazo puede proporcionarnos esa comprensión.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar queremos agradecer a los editores de este número especial por darnos la oportunidad de rendir un homenaje a un colega y un amigo. Recordando los años que tuvimos el placer de compartir Museo, conversaciones, ciencia y alegría con Remmert ambos coincidimos en evocar varias facetas suyas, tanto personales como profesionales. En el ámbito laboral Remmert era, a nuestros ojos, una per-

sona con una ingente capacidad de trabajo y un enorme rigor, tanto a la hora de trabajar como a la hora de enjuiciar los trabajos ajenos. Es este aspecto la inspiración del presente trabajo: la búsqueda del rigor que siempre deseó Remmert aplicada al campo de la Paleocología de mamíferos.

También queremos expresar nuestro agradecimiento a Pedro Rincón, Pablo Peláez-Campomanes, Manuel Hernández y un revisor anónimo por sus acertados comentarios en las versiones iniciales de este manuscrito. Este trabajo se inscribe dentro de los proyectos de investigación de la DGESIC, BX X 2000-1258-CO3-01 y PB98-0513, y ha podido realizarse gracias a sendas becas postdoctorales de la Comunidad de Madrid y el Fondo Social Europeo.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDREWS, P. 1992. Community evolution in forest habitats. *Journal of Human Evolution*, **22**: 423-438
- . 1996. Paleoecology and hominid paleoenvironments. *Biological Review*, **71**: 257-300
- ANDREWS, P.; LORD, J. & NESBIT EVANS, E. M. 1979. The environments of Ramapithecus in Africa. *Paleobiology*, **5**: 22-30
- BEHRENSMEYER & HOOK, R.W. 1992. Paleoenvironmental context and taphonomic modes. In: *Terrestrial ecosystems through time*. A. K. BEHRENSMEYER, J. D. DAMUTH, W. A. DiMICHELE, R. POTTS, H-D SUES & S. L. WING, Eds. págs 15-136. University of Chicago Press. London.
- BONIS, L. DE; BOUBRAIN, G; GERAADS, D. & KOUFOS, G. 1992. Diversity and palaeoecology of Greek late Miocene mammalian faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **91**: 99-121
- CLUTTON-BROCK, T. H.; ALBON, S. D. & HARVEY, P. H. 1980. Antlers, body size, and breeding group size in the Cervidae. *Nature, London*, **285**: 565-567
- CODY M. L. & MOONEY H. A. 1978. Convergence versus non-convergence in mediterranean climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **9**: 265-321
- CROFT, D. 2001. Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions. *Diversity and distributions*, **7**: 271-287.
- CROWDER, L. B. 1980. Ecological convergence of community structure: a neutral model analysis. *Ecology*, **61**: 194-204
- CURRIE, D. 1991. Energy and large scale patterns of animal and plant species richness. *The American Naturalist*, **137**: 26-49
- DAAMS, R. & VAN DER MEULEN, A. J., 1984. Paleoenvironmental and paleoclimatic interpretation of micromammal faunal successions in the upper oligocene and Miocene of North Central Spain. *Paléobiologie Continentale*, **15** (2): 241-257.
- DAAMS, R.; VAN DER MEULEN, A. J.; PELÁEZ-CAMPOMANES, P. & ALVAREZ-SIERRA, M. A.. (1999). Trends in rodent assemblages from the aragonian (early-middle Miocene), of the Cala-

- tayud-Daroca Basin, Aragón, Spain. In: *The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe*. J. AGUSTÍ, L. ROOK, & P. ANDREWS Eds. Vol 1. págs. 127-139. Cambridge University Press. Cambridge.
- DE RENZI, M.; MARTINELL, J. & REGUANT, S. 1975. Biostratigrafía, tafonomía y paleoecología. *Acta Geológica Hispánica*, **10**: 80-86
- DOOD, J. R. & STANTON, R. J. 1981. *Paleoecology, concepts and applications*. John Wiley and Sons.
- ESTES, R. D. 1991. The significance of horns and other male secondary sexual characters in female bovids. *Applied Animal Behavioural Science*, **29**: 403-451
- FLEMMING, T. H. 1973. Number of mammalian species in north and central american forest communities. *Ecology*, **54**: 555-562.
- GEIST, V. 1966. The evolution of horn like organs. *Behaviour*, **27**: 353-361
- GOULD, S. J. 1965. Is uniformitarianism necessary? *American journal of Science*, **263**: 223-228.
- GUNNELL, G. 1994. Paleocene mammals and faunal analysis of the Chappo type locality (Tiffanian), Gren River Basin, Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14**: 81-104
- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press. Oxford.
- HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ, M. 2001. Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology & Biogeography*, **10**: 189-204.
- HOOKER, J. J. 1994. Mammalian taphonomy and palaeoecology of the Bembridge Limestone formation (Late Eocene, S. England). *Historical Biology*, **8**: 49-69
- JANIS, C. M. 1982. Evolution of horns in ungulates: ecology and paleoecology. *Biological Reviews*, **57**: 261-318
- JARMAN, P. J. 1983. Mating systems and sexual dimorphism in large, terrestrial, mammalian herbivores. *Biological Research*, **58**: 215-267
- KING, C. 1964. Relative Abundance of species and MacArthur model. *Ecology*, **45**: 716-727.
- KAPPELMAN, J. 1991. The paleoenvironment of *Kenyanpithecus* at Fort Ternan. *Journal of Human Evolution*, **20**:95-129
- KOLFSCHOTEN, T. 1995. On the application of fossil mammals to the reconstruction of the paleoenvironments of Northwestern Europe. *Acta Zoológica Cracoviana*, **38**: 73-84
- LARTET, E. 1851. notice sur la colline de Sansan. *Journal Annuaire Portès Auch*, **1851**: 1-45.
- LAUDER, G. V. 1995. On the inference of function from structure. In: *Functional morphology in vertebrate paleontology*. J.J. THOMASON, Ed. págs. 1-18, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- LAWRENCE, D. R. 1971. The nature and structure of paleoecology. *Journal of Paleontology*, **45**: 393-407
- LEGENDRE, S. 1986. Analysis of mammalian communities from the late eocene and oligocene of Southern France. *Palaeo-vertebrata*, **16**: 191-212
- 1989. Les communautés de mammifères du Paléocène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale: structures, milieux et évolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **16**: 1-110.
- 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocene, MP25) des phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leur faunes de vertebres. 14. Paleoecologie. *Paleontographica, Abt. A*, **236**: 327-343
- LEWIS, P.J.; GUTIÉRREZ, M. & JOHNSON, E. 2000. *Ondatra zibeticus* (Arvicolinae, Rodentia) dental microwear patterns as a potential tool for paleoenvironmental reconstructions. *Journal of Archaeological Science*, **27**: 789-798.
- MACARTHUR, R. H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)*, **43**: 293-295.
- 1960. On the relative abundance of species. *American Naturalist*, **44**: 25-26.
- MACFADDEN, B.J.; CERLING, T.E. & PRADO, J.L., 1996. Cenozoic terrestrial ecosystem evolution in argentina: evidence from carbon isotopes of fossil mammal teeth. *Palaios*, **11**: 319-327
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm. London.
- MARGALEF, R. 1991. *Ecologia*. Omega. Barcelona.
- MAY, R. 1975. Patterns of species abundance and diversity. En: *Ecology and Evolution of Communities*. M. L. CODY & J. M. DIAMOND eds. Harvard University Press. Massachusets.
- 1999. Unanswered questions in ecology. *Philosophical Transactions of The Royal Society, London B*, **354**: 1951-1959
- MONTUIRE, S. 1999. Mammalian Faunas as indicators of environmental and Climatic changes in Spain during the Pliocene-Quaternary Transition. *Quaternary Research*, **52**: 129-137.
- MONTUIRE, S.; MICHAUX, J.; LEGENDRE, S. & AGUILAR, P. 1997. Rodents and climate. 1. A model for estimating past temperatures using arvicolid (Mammalia: Rodentia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **128**: 187-206.
- NIETO, M. 1998. *Relaciones entre comportamiento, ecología y morfología en formas actuales de bóvidos: aplicaciones a la paleoecología*. Tesis Doctoral. UAM. Inédita
- ODUM, E. P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia. 574 pp.
- RAUP, D. M. & STANLEY, S. M. 1971. *Principles of Paleontology*. W. H. Freeman & Co., San Francisco, CA.
- REED, K. E. 1998. Using large mammals communities to examine ecological and taxonomic structure and predict vegetation in extant and extinct assemblages. *Paleobiology*, **24**: 384-408
- REIHARD, E. TORRES, T & O'NEIL, J. R. 1996. 18O/16O ratios in cave bear tooth enamel: a record of climate variability during the Pleistocene. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, **107**: 317-328.
- RODRÍGUEZ, J. 1997. *Análisis de la estructura de las comunidades de mamíferos del Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca. Revisión de metodologías*. Tesis Doctoral. UAM. Inédita
- 1999. Use of Cenograms in mammalian paleoecology. A critical review. *Lethaia*, **32**: 331-347
- 2001. Structure de la communauté de mammifères pléistocènes de Gran Dolina (Sierra de Atapuerca, Burgos, Espagne). *L'Anthropologie*, **105**: 131-157
- ROHDE, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity, the search for the primary cause. *Oikos*, **65**: 514-527

- ROSE, K. D. 1981. Composition and species diversity in Paleocene and Eocene mammal assemblages. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **1**: 367-388
- RUDWICK, M. J. S. 1964. The inference of function from structure in fossils. *British Journal of the Philosophy of Science*, **15**: 27-40
- SÁNCHEZ CHILLÓN, B. ALBERDI, M. T., LEONE, G. BONADONNA, F. B., STENNI, B. & LONGINELLI, A. 1994. Oxygen isotopic composition of fossil equid tooth and bone phosphate: an archive of difficult interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **107**: 317-328.
- SHEPHERD, U. (1998). A comparison of species diversity and morphological diversity across the North American latitudinal gradient. *Journal of Biogeography*, **25**: 19-29.
- SHOTWELL J. A. 1955. An Approach to the palaeoecology of mammals. *Ecology*, **36**: 327-337
- SOLOUNIAS, N., MOELLEKEN, S. M. C. & PLAVCAN, J. M. 1995. Predicting the diet of extinct bovids using masseteric morphology. *Journal of vertebrate Paleontology*, **15**: 795-805.
- SOLOUNIAS, N., TEAFORD, M. F. & WALKER, A. 1988. Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology*, **4**: 287-300.
- STEPHAN, E. 2000. Oxigen Isotope analysis of animal bone phosphate: method refinement, influence of consolidants, and reconstruction of paleotemperatures for holocene sites. *Journal of Archaeological Science*, **27**: 523-535.
- VANDERMEER, J. H. & MACARTHUR, R. H. 1966. A reformulation of alternative (b) of the broken stick model of species abundance. *Ecology*, **47** (1): 139-140.
- VALVERDE, J. A. 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. *Monografías de la Estación Biológica de Doñana*, **1**: 1-129.
- VAN DAM, J. A. 1997. The small mammals from the upper Miocene of the Teruel-Alfambra region (Spain): paleobiology and paleoclimatic reconstructions. *Geologica Ultraiectina*, **156**: 1-203.
- VAN DAM, J. A. & WELTJE, G. J. 1999 Reconstruction of the Late Miocene climate of Spain using rodent paleocommunity successions: an application of end-member modelling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **151**: 267-305.
- VAN DER WEER, A. & DAAMS, R. 1978. Quantitative composition of rodent faunas in the spanish Neogene and paleoecological implications (I). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen series B*, **81** (4): 448-461.
- WESTERN, D. 1980. Linking the Ecology of past and present communities. In: *Fossils in the making*. A. K. BEHRENSMEYER & A. P. HILL, Eds. págs. 41-54. The University of Chicago Press. London.
- WILLSON, D. E. & REEDER, D. M. 1993. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 2ª edición. Smithsonian Institution Press. Washington.
- WING, S.L.; SUES, H.D.; POTTS, R.; DiMICHELE, W.A. & BEHRENSMEYER, A.K. 1992. Evolutionary Palaeoecology. In: *Terrestrial ecosystems through time*. A. K. BEHRENSMEYER, J. D. DAMUTH, W. A. DiMICHELE, R. POTTS, H-D SUES & S. L. WING, Eds. págs 1-14. University of Chicago Press. London.