

FACTORES MACROEVOLUTIVOS EN LOS MAMÍFEROS TERRESTRES DE AMÉRICA DEL SUR

Macroevolutionary factors in terrestrial mammals of South America

Ana Moreno Bofarull¹, Antón Arias Royo², Manuel Hernández Fernández^{1,3}, Edgardo Ortiz-Jaureguizar⁴ & Jorge Morales⁵

¹Dept. Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid. C/ José Antonio Novais 2. 28040 Madrid, España. Email: a.m.bofarull@gmail.com

²Dept. Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. C/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain.

³U.E.I Paleontología, Instituto de Geología Económica, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. C/ José Antonio Novais 2, 28040 Madrid, Spain.

⁴Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (LASBE), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de la Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Argentina.

⁵Dept. Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. C/ Pinar 25, 28006 Madrid, Spain.

RESUMEN

Utilizando la información existente de toda la fauna actual de mamíferos continentales sudamericanos hemos podido probar y dar consistencia a la Hipótesis de Uso de los Recursos propuesta por Vrba, la cual predice que las especies generalistas tienen tasas de especiación y extinción más bajas que las especies especialistas. Hemos utilizado el índice de especialización biómica (BSI) de cada especie, basado en su distribución geográfica dentro de las diferentes zonas climáticas. Nuestros resultados son consistentes con las cuatro predicciones de la Hipótesis del uso de los recursos: (1) existe una elevada frecuencia de especies restringidas a un solo bioma, un 42% son especies estenobiómicas; (2) ciertos clados, como Carnivora, son más eurobiómicos que otros, como los herbívoros. Sin embargo, Artiodactyla, muestra una distribución diferente de la esperada; (3) hay un mayor número de especialistas biómicos en biomas que sufrieron con mayor fuerza los Ciclos de Milankovitch. Los especialistas biómicos son predominantes en los biomas de pluvial bosque tropical seco y desierto. No obstante, los micromamíferos son más propensos a la especialización biómica; (4) ciertas combinaciones biómicas aparecen con más frecuencia que otras. Las combinaciones más frecuentes son aquellas con pocos biomas, aquellos que sufrieron altas tasas de vicarianza debido a ciclos climáticos. Los resultados obtenidos apoyan la idea de que los cambios climáticos del pasado son determinantes en la evolución de los mamíferos actuales, y además las desviaciones obtenidas en el estudio proponen una mirada hacia nuevos factores como la historia paleogeográfica del continente y los caracteres reproductivos de las especies.

Palabras claves: especialización ecológica, Macroevolución, Mammalia, especiación, América del Sur.

ABSTRACT

Using the extant information of the complete fauna of South American terrestrial mammals we proved the Vrba's resource-use hypothesis, which predicts that speciation and extinction rates are lower in generalist species than specialist. We used the biomic specialization index (BSI) for each species, which is based on its geographical distribution within different climate-zones. Our results are consistent with four predictions of the resource-use hypothesis: (1) there is a high frequency of species restricted to single biomes, which henceforth are referred to as stenobiomic species; we found that 42% of the species inhabit only one biome; (2) certain clades, as Carnivora, are more eurybiomic than others. However, Artiodactyla, shows a distribution along the specialization gradient different from the one expected; (3) there is a higher proportion of biomic specialists in biomes that underwent high fragmentation during the Milankovitch Cycles. The biomic specialists are predominant in rainforest, dry tropical forest and desert biomes. Nevertheless, micromammals appear as more prone to biomic specialization than macromammals; (4) certain climatic combinations occur more frequently than do others. The most frequent combinations are those with few biomes, the ones that suffered a higher rate of vicariance due to climatic cycles. Our results support an idea defending the major role of the past climatic changes as drivers of mammalian evolution, and suggest a new view towards other factors like paleobiogeographic history and the differences in reproductive traits of the species.

Keywords: Ecological Specialization, Macroevolution, Mammalia, Speciation, South America.

INTRODUCCIÓN

Existe una clara relación entre los patrones globales que provocan la diversidad de las especies y las actuales condiciones ambientales. Sin embargo los procesos macroevolutivos y la historia biogeográfica continental determinan también los patrones evolutivos observados en las especies de un continente particular (Moreno Bofarull et al, 2008). En Macroevolución, acorde con la Teoría del Hábitat (Vrba, 1992, 1999), el principal promotor de la especiación y extinción son los cambios climáticos y tectónicos. La Hipótesis del Uso de los Recursos (Vrba, 1980, 1987) forma parte de esa teoría, y hace hincapié en la importancia que tiene el grado de especialización ecológica de las especies para determinar las diferencias en las tasa de especiación y extinción entre clados.

América del Sur es un zona continental que ha sufrido grandes cambios faunísticos y tectónicos. Se caracteriza por haber estado geográficamente aislada durante el Cenozoico hasta su completa unión con Norteamérica en el Plioceno inferior-medio por medio del Istmo de Panamá (Flynn & Wyss, 1998). Esta conexión permitió el Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) entre ambos continentes (Marshall, 1981, 1988; Webb, 1976; MacFadden, 2006). Además, en ese mismo periodo se produjo una reactivación del proceso de elevación de los Andes,

lo que generó nuevas superficies altitudinales cuyos hábitats muestran fuerte tendencia a la vicarianza. Todos estos fenómenos hacen que este continente sea único y de gran interés para el estudio del efecto de los cambios climáticos en la evolución de las especies. Además ofrece la posibilidad de comparar los resultados con el estudio que realizaron Hernández Fernández & Vrba (2005) con grandes mamíferos africanos, ayudando a entender los procesos responsables de las diferencias entre ambos continentes (Moreno Bofarull et al., 2008).

En este trabajo, se probaron en el continente sudamericano cuatro predicciones derivadas de la Hipótesis del Uso de los Recursos (Hernández Fernández & Vrba, 2005), utilizando el índice de especialización biómica (BSI); 1) los clados de especies especialistas han sufrido una amplia incidencia de vicarianza, una mayor especiación y mayor extinción, por tanto, estas especies deberían ser más numerosas que las especies euribiómicas; 2) algunos clados deberían ser más generalistas que otros, porque pueden encontrar los recursos en ambientes que varían mucho respecto al clima; 3) los biomas que experimentan un alto grado de fragmentación durante situaciones extremas ambientales, derivadas de los ciclos climáticos globales (Ciclos de Milankovitch), deberían poseer una alta proporción de especies

estenobiómicas respecto a otros que no tienden a esa fragmentación. Los biomas que corresponderían a los extremos climáticos del ciclo en América del Sur son la selva tropical, el desierto y la estepa; 4) ciertas combinaciones de biomas habitados, las que incluyen pocos biomas y cuyos biomas son los mencionados en el punto anterior, deberían aparecer más frecuentemente entre las especies que otras combinaciones.

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio es la masa continental sudamericana, excluyendo a todas las islas. Los datos representan la distribución geográfica de todos los mamíferos terrestres actuales que aparecen en América del Sur: 709 especies de micromamíferos de los órdenes Didelphimorphia, Paucituberculata, Microbiotheria, Insectívora, Chiroptera, Rodentia y Lagomorpha, y 170 especies de macromamíferos de los órdenes Xenarthra, Primates, Carnívora, Perissodactyla y Artiodactyla. Se ha tomado como micromamíferos a aquellos órdenes en los cuales el peso medio de todas sus especies es inferior a 2 Kg., siendo macromamíferos aquellos órdenes en los que el peso medio es superior a 2 Kg. Se excluyen las especies introducidas por los humanos. Para la toma de datos seguimos la clasificación taxonómica a nivel de especie de Wilson & Reeder (1993).

Para indicar el grado de especialización se utilizó el índice de especialización biómica (BSI) propuesto por Hernández Fernández & Vrba (2005), que muestra el número de zonas climáticas o biomas en el que habita cada especie siguiendo la

clasificación climática de Walter (1970) que consta de 10 zonas climáticas (Tabla 1). Se consideran especialistas aquellas especies cuyo BSI=1 y generalistas las que tienen un BSI > 1.

Para probar la validez estadística de nuestros resultados se utilizaron simulaciones de Monte Carlo, que distribuyeron aleatoriamente los datos reales obtenidos para el conjunto de especies sudamericanas. Para comparar las frecuencias observadas entre las combinaciones climáticas de biomas con respecto al modelo teórico generado por el número potencial total de combinaciones climáticas se utilizó un análisis de χ^2 (Moreno Bofarull et al., 2008).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Distribución de BSI en América del Sur

El número de especies que viven en uno o dos biomas es mucho más abundante que el de especies con un BSI mayor (Fig. 1). La mayor parte de los mamíferos terrestres de América del Sur viven en una estrecha gama de condiciones ecológicas (biomas). Probablemente, el grado de especialización requerida para poder ocupar los biomas extremos evita la ocupación de todos los biomas por una única especie, como ya adelantaron Hernández Fernández & Vrba (2005).

Distribución de BSI en los diferentes órdenes de mamíferos

La Figura 2 muestra los histogramas de frecuencias para los valores de BSI en los diferentes

	Zona climática	Zonobioma
I	Ecuatorial	Selva ecuatorial
II	Tropical con lluvias en verano	Bosque tropical decíduo
II/III	Transición de la zona semiárida a la tropical	Sabana
III	Subtropical árida	Desierto subtropical
IV	Mediterráneo con Invierno lluvioso y verano seco	Bosque mediterráneo esclerófilo
V	Templado cálido	Laurisilva
VI	Templado típico	Bosque caducifolio
VII	Templado árido	Estepa, desierto frío
VIII	Templado frío (boreal)	Bosque boreal de coníferas (Taiga)
IX	Ártico	Tundra

Tabla 1. Tipología climática de Walter (1970) y su correspondencia con los tipos de vegetación que hay en el mundo.

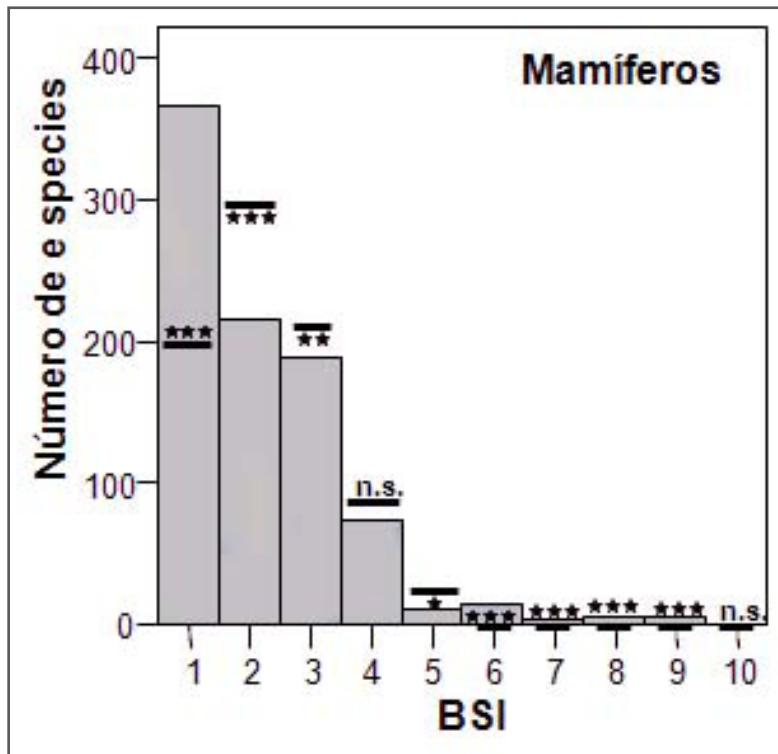


Figura 1. Distribución de frecuencias del índice de especialización (BSI) para los mamíferos sudamericanos (Moreno Bofarull *et al.*, 2008). Las líneas muestran el número medio de especies (± 2 S.E.) para cada BSI. Las líneas indican el número medio de especies (± 2 S.E.) para cada BSI calculado en 100 simulaciones de Monte Carlo. ***, $p < 0.001$; **, $0.01 > p > 0.001$; *, $0.05 > p > 0.01$; n.s., no significativa.

grupos de mamíferos. La mayor parte de los clados confirman los planteamientos de Vrba (1987). Los carnívoros se inclinan hacia un extremo euribiómico y generalista mientras que grupos mayoritariamente herbívoros o frugívoros como los primates o roedores muestran una distribución claramente estenobiómica.

Destacamos la distribución obtenida en el orden Chiroptera, generalistas moderados, probablemente debido a los diferentes orígenes evolutivos de las superfamilias que lo componen y su capacidad de volar. Por otro lado, para los ungulados sudamericanos se esperaba una distribución más estenobiómica de la obtenida, por su condición de herbívoros. Los factores que podrían haber provocado este comportamiento ecológico generalista de los ungulados de este continente están relacionados con la paleobiogeografía y la historia evolutiva de América del Sur, particularmente con su reciente colonización por parte de este grupo durante el GIBA y la actuación del Istmo de Panamá como filtro ecológico (Vrba, 1992; Moreno Bofarull

et al., 2008).

Proporción de especialistas biómicos en los biomas sudamericanos

A escala global, los biomas que sufren mayores ciclos de expansión-retracción y altos grados de fragmentación durante los recurrentes cambios climáticos, con los asociados procesos de vicarianza y especiación, se sitúan en los extremos climáticos (Hernández Fernández & Vrba, 2005). Nuestros resultados sobre la proporción de especies especialistas en cada bioma (Tabla 2) coinciden en gran medida con esta predicción; los órdenes de macromamíferos muestran unos valores significativamente mayores de lo esperado en los biomas pluvisilva (I), bosque tropical seco (II) y desierto (III). Sin embargo, en el caso de los micromamíferos la mayoría de los biomas muestran unas proporciones de especies estenobiómicas mayores de lo esperado, independientemente de si se trata de biomas extremos o de transición. La diferencia en la fisiología, ecología y capacidad

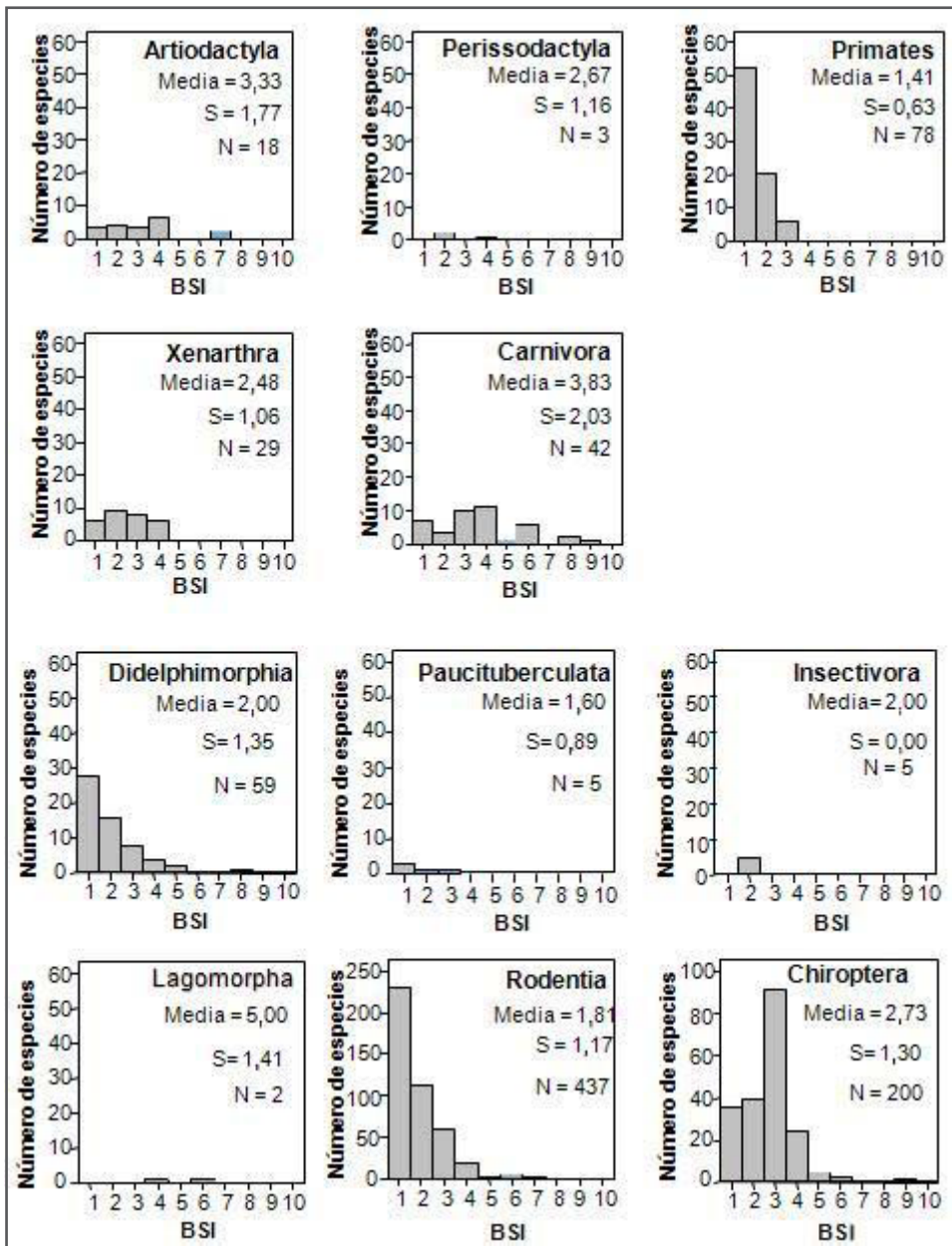


Figura 2. Histogramas de órdenes de macromamíferos; a) Artiodactyla, b) Perissodactyla, c) Primates, d) Xenarthra, e) Carnivora, y micromamíferos: e) Didelphimorfia, f) Paucituberculata, g) Insectivora, h) Lagomorfa, i) Rodentia, j) Chiroptera. Microbiotheria no se incluye por la escasez de especies. Cambio de escala vertical en (e) y (f) debido al gran número de especies (modificado de Moreno Bofarull et al., 2008).

adaptativa de los micromamíferos pueden ser los responsables de estas diferencias entre estos dos grandes grupos de mamíferos.

Combinaciones climáticas

Hay una diferencia substancial entre el número potencial total de combinaciones climáticas

y las combinaciones climáticas presentes en los mamíferos actuales de América del Sur, habiendo significativamente más combinaciones de pocos biomas que las esperadas en un muestreo aleatorio ($\chi^2=860,4$, $p<0,001$). Las combinaciones climáticas con el mayor número de especies son las que incluyen los biomas I y II. Otras combinaciones

Bioma	Macromamíferos						
	América del Sur			Análisis de Monte Carlo			
	sp.	sp. (BSI=1)	%	% medio	d.e.	Intervalo	p
I	123	50	40,65	12,05	2,58	4,88-20,33	<0,001
II	96	12	12,50	7,71	2,48	1,04-14,58	0,028
II-III	60	2	3,33	5,37	2,73	0,00-16,67	0,358
III	15	2	13,33	3,69	4,96	0,00-26,67	0,019
IV	12	0	0,00	3,92	5,29	0,00-33,33	0,602
V	52	1	1,92	4,88	2,84	0,00-15,38	0,260
VI	18	1	5,56	4,02	4,56	0,00-22,22	0,836
VII	22	1	4,55	3,85	4,16	0,00-22,73	0,795
VIII	15	0	0,00	3,86	4,77	0,00-26,67	0,541
Bioma	Micromamíferos						
	América del Sur			Análisis de Monte Carlo			
	sp.	sp. (BSI=1)	%	% medio	d.e.	Intervalo	p
I	386	98	25,39	13,99	1,57	8,88-19,84	<0,001
II	409	92	22,49	15,22	1,50	10,51-19,80	<0,001
II-III	222	16	7,21	9,37	1,82	4,50-15,32	0,150
III	49	14	28,57	7,01	3,71	0,00-20,41	<0,001
IV	27	3	11,11	6,62	4,67	0,00-25,93	0,096
V	175	23	13,14	8,43	2,02	3,43-16,00	0,006
VI	47	6	12,77	6,81	3,65	0,00-21,28	0,038
VII	89	21	23,60	7,32	2,84	1,12-21,35	<0,001
VIII	90	24	26,67	7,38	2,68	0,00-16,67	<0,001

Tabla 2. Número de especies estenobiómicas (BSI=1) en MAC y MIC sudamericanos (Moreno Bofarull *et al.*, 2008). Sp, número de especies, % proporción de especies con BSI=1 en relación al total de especies; d.e., desviación estándar; p, probabilidad de cada bioma con una proporción de especies con BSI=1 de ser mayor o igual a (normal) o menor o igual a (cursiva) la proporción real observada en los mamíferos sudamericanos.

también numerosas pero mucho menos frecuentes incluyen preferentemente los biomas III (desierto) y VII (estepa). Es decir, las combinaciones climáticas más frecuentes implican, en general, pocos biomas y éstos son principalmente los que han sufrido mayor fragmentación durante los ciclos de Milankovitch (Moreno Bofarull *et al.*, 2008).

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en América del Sur no solo corroboran las cuatro predicciones de la Hipótesis del Uso de los Recursos (Vrba, 1980, 1987) sino que nos aportan nuevos factores susceptibles de estudio gracias a las desviaciones obtenidas. Parte de los resultados no coinciden con los que se obtuvieron en el estudio de Hernández Fernández & Vrba (2005) en el continente africano, y dichas desviaciones se deben principalmente a las

diferencias en la historia evolutiva y biogeografía de cada continente. Además, el presente estudio reúne a los órdenes de micromamíferos, los cuales nos permiten comprender la influencia de factores internos de las especies en los procesos evolutivos; debido principalmente a su mayor tasa reproductiva estas especies tienen una mayor capacidad de especialización en cualquier bioma donde habitan.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos aquí nuestra gratitud a los revisores de este trabajo, Leopoldo H. Soibelzon (UNLP, La Plata), Richard A. Fariña (UDELAR, Montevideo) y Martín Ubilla (UDELAR, Montevideo), por sus comentarios constructivos sobre el mismo. Agradecemos la financiación de esta investigación, tanto por parte de la UCM (PRI/06-14470-B) como del MEC (CGL2004-004000/BTE, CGL2005-

03900/BTE y CGL2006-01773/BTE). La UCM y la Comunidad Autónoma de Madrid han financiado el grupo de investigación UCM-CAM 910607 sobre Evolución de Mamíferos y Paleoambientes Continentales Cenozoicos. M.H.F. posee un contrato UCM del programa "Ramón y Cajal" del MEC.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Flynn, J.J & Wyss, A.R. (1998) - Recent advances in South American mammalian paleontology. *Tree*, **13**: 449-454.

Hernández Fernández, M. & Vrba E.S. (2005) - Macroevolutionary processes and biomic specialization: testing the resource-use hypothesis. *Evolutionary Ecology*, **19**: 199-219.

MacFadden, B.J. (2006) - Extinct mammalian biodiversity of the ancient New World tropics. *Trends in Ecology and Evolution*, **2**: 157-165.

Marshall, L.G. (1981) - The Great American Interchange - An invasion induced crisis for south American Mammals. In *Biotic Crises in Ecological and Evolutionary Time*. Edited by Nitecki M.H. New York: Academic Press, pp.133-229.

Marshall, L.G. (1988) - Land Mammals and the Great American Interchange. *American Scientist*, **76**: 380-388.

Moreno Bofarull, A., Arias Royo, A., Hernández Fernández, M., Ortiz-Jaureguizar, E. & Morales, J. (2008) - Influence of continental history on the ecological specialization and macroevolutionary processes in the mammalian assemblage of South America: differences between small and large mammals. *BMC Evolutionary Biology*, **8**: 97 (doi:10.1186/1471-2148-8-97).

Vrba E.S. (1980) - Evolution, species and fossils: How does life evolve? *South African Journal of Science*, **76**: 61-84.

Vrba, E.S. (1987) - Ecology in relation to speciation rates; some case histories of Miocene-Recent mammal Clades. *Evolutionary Ecology*, **1**: 283-300

Vrba, E.S. (1992) - Mammals as key to evolutionary theory. *Journal of Mammalogy*, **73**: 1-28.

Vrba, E.S. (1999) - Habitat theory in relation to the evolution in African Neogene biota and hominids. In T.G. Bromage and F. Schrenk (eds.), *African Biogeography, Climate change and Human evolution*. Oxford Univ. Press, New York. pp. 19-39.

Walter, H. (1970) - *Vegetationszonen und klima*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 244 pp.

Webb, S.D. (1976) - Mammalian faunal dynamics of the Great American Interchange. *Paleobiology*, **2**: 216-234.

Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (1993) - *Mammal species of the World; A taxonomic and geographic Reference*. Smithsonian Institution Press, Washington, 2. 142 pp.