

# DE ARDILLAS Y PERDICES: CLIMA Y EVOLUCIÓN A ESCALA GLOBAL

## Of squirrels and gamefowls: climate and evolution at the global scale

Claudia Rodríguez Ruiz<sup>1</sup> & Manuel Hernández Fernández<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Dept. Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid. C/José Antonio Novais 2, 28040 Madrid, España. E-mail: claudia.roru@gmail.com

<sup>2</sup>Unidad de Investigación de Paleontología, Instituto de Geología Económica, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. C/José Antonio Novais 2, 28040 Madrid, España.

### RESUMEN

La comparación de las conclusiones obtenidas a partir de datos paleontológicos con las derivadas del estudio de taxones actuales permite afinar la precisión de los estudios evolutivos. En este trabajo, analizamos los biomas que ocupan las especies actuales de la familia Sciuridae (Rodentia, Mammalia) y del orden Galliformes (Aves) y obtuvimos resultados que concuerdan con la hipótesis del uso de los recursos. En esta hipótesis se postula que existe un mayor número de especies especialistas de bioma que de generalistas, y que las especies especialistas están concentradas en los biomas con climas extremos, debido a la fragmentación de sus áreas de distribución por la influencia de cambios climáticos globales. Esto se cumple en los casos de la pluvisilva, el desierto y la estepa, pero los resultados obtenidos para la tundra no concuerdan con lo esperable. Esto podría deberse a la escasez de recursos en este bioma, a su juventud, o al bajo número de especies que lo habitan. Nuestros resultados indican la necesidad de estudiar otros grupos de aves y mamíferos a escala global para comparar el camino evolutivo seguido por ellos, y para poder ampliar nuestros conocimientos sobre la relación de la tundra con los procesos de especiación.

**Palabras clave:** Macroevolución, Biología Evolutiva, Vicarianza, Especiación, Cambio Climático Global, Especialización Ecológica.

### ABSTRACT

The comparison of conclusions obtained from paleontological data with the ones derived from the study of modern taxa allows us to refine the accuracy of evolutionary studies. In this work, we analyzed the biomes inhabited by modern species of the family Sciuridae (Rodentia, Mammalia) and the order Galliformes (Aves), and we obtained results concordant with the resource-use hypothesis. This hypothesis proposes that there is a larger number of biome specialist species than that of generalists, and that the specialists are gathered in biomes with extreme climates, because of the fragmentation of their distribution ranges due to the influence of global climatic changes. This is fulfilled in the cases of rainforest, desert and steppe, but the results obtained for tundra do not agree with the ones expected. This could be due to the lack of resources in this biome, to its low age, or the low number of species that inhabit it. Our results show the need to study other groups of birds and mammals at a global scale in order to compare the evolutionary paths they followed, and be able to improve our understanding of the relationship between tundra and speciation processes.

**Keywords:** Macroevolution, Evolutionary Biology, Vicariance, Speciation, Global Climatic Change, Ecological Specialization

## INTRODUCCIÓN

Tomados en su conjunto, los fósiles proporcionan valiosa información acerca de los senderos evolutivos que han seguido distintos linajes de organismos, su desarrollo y los procesos que los han llevado a ser como son hoy en día. Por otro lado, el estudio de las características ecológicas y la distribución geográfica de los representantes actuales de los distintos grupos nos puede permitir obtener otro punto de vista acerca de su evolución. La comparación de los resultados obtenidos por medio de ambas aproximaciones da lugar a hipótesis de trabajo más robustas, así como en nuevas oportunidades de integración entre paleo y neontología (Jablonski, 2008).

A partir del estudio del registro fósil de antílopes africanos, Vrba (1980) postuló que los linajes de especialistas poseen mayores tasas de especiación que los generalistas, y que este hecho está relacionado con las variaciones cíclicas del clima global (Vrba, 1987, 1992). Este planteamiento, conocido como “hipótesis del uso de los recursos”, forma parte de la Teoría del Hábitat (Vrba, 1992) que subraya la importancia de los cambios climáticos en los procesos evolutivos, constituyendo uno de los modelos evolutivos de tipo “Court Jester” (Barnosky, 2001; Benton, 2009). Diversos trabajos basados en el registro fósil de mamíferos de África y otras partes del mundo han aportado datos tanto en contra como a favor de estos modelos (por ejemplo, Behrensmeyer *et al.*, 1997; Barnoski, 2001; van Dam *et al.*, 2006).

El análisis de la ecología y la distribución de las especies actuales nos puede ayudar a comprobar las predicciones derivadas de la hipótesis del uso de los recursos. Los estudios realizados que, desde este punto de vista, se han realizado hasta la fecha, se centran en grupos de mamíferos a escala continental: grandes mamíferos africanos (Hernández Fernández & Vrba, 2005) y el conjunto de todas las especies de mamíferos de Sudamérica (Moreno Bofarull *et al.*, 2008). En ambos trabajos se obtuvieron resultados que apoyan esta hipótesis.

En este estudio pretendemos dar un enfoque global a la hipótesis del uso de los recursos, aportando datos que la apoyen, esta vez a escala mundial. Para ello, analizamos los biomas que ocupan todas las especies actuales de dos grupos

concretos. Los grupos escogidos para este estudio fueron la familia Sciuridae (278 especies) y el orden Galliformes (281 especies). En ambos casos se trata de animales principalmente herbívoros, frugívoros o granívoros, por lo que podemos esperar que su distribución esté determinada básicamente por el ambiente, como estipuló Vrba (1987). Además están distribuidos por todo el mundo y ocupan todos los biomas, por lo que las conclusiones que se pueden obtener de su estudio han de ser más representativas. Finalmente, con este trabajo, por primera vez se analiza la hipótesis del uso de los recursos a partir del estudio de un grupo completo de mamíferos a escala global, y de un grupo de aves, las cuales hasta ahora no habían sido estudiadas dentro del marco evolutivo de la Teoría del Hábitat (Vrba, 1992).

Se comprobaron con este trabajo dos de las predicciones derivadas de la hipótesis del uso de los recursos (Hernández Fernández & Vrba, 2005): 1) como las especies generalistas han sufrido menor vicarianza y especiación a causa de los cambios climáticos globales, en cada grupo debería haber un mayor número de especies especialistas de bioma que de generalistas; 2) algunos biomas han de presentar una mayor proporción de especies especialistas de biomas que otros, debido a que los cambios climáticos han tenido una mayor incidencia en su distribución y han generado procesos de fragmentación que dieron lugar a la vicarianza de poblaciones y especies.

## MATERIAL Y MÉTODO

Para la familia Sciuridae seguimos la taxonomía de Wilson & Reeder (2005), en la que figuran 278 especies distribuidas en ocho tribus (Callosciurini, Marmotini, Protoxerini, Pteromyini, Ratufini, Sciurillini, Sciurini y Xerini). La distribución global de cada especie la obtuvimos de Corbet (1978), Haltenorth & Diller (1980), Hall (1981), Eisenberg (1989), Corbet & Hill (1992), Redford & Eisenberg (1992), Eisenberg & Redford (1999), y Mitchell-Jones *et al.* (1999).

En el caso del orden Galliformes seguimos la taxonomía de del Hoyo *et al.*, (1994) en donde figuran 281 especies distribuidas en siete familias (Cracidae, Megapodidae, Meleagrididae, Numididae, Odontophoridae, Phasianidae y Tetraonidae). La

| Zona climática |  | Zonobioma |                             |
|----------------|--|-----------|-----------------------------|
| I              | Ecuatorial                             | I         | Pluvisilva                  |
| II             | Tropical con lluvias                   | II        | Bosque tropical deciduo     |
| II/III         | Transición tropical semiárido          | II/III    | Sabana                      |
| III            | Subtropical árido                      | III       | Desierto subtropical        |
| IV             | Lluvias invernales y sequías estivales | IV        | Bosque esclerófilo          |
| V              | Cálido-templado                        | V         | Bosque húmedo templado      |
| VI             | Templado                               | VI        | Bosque caducifolio          |
| VII            | Templado-árido                         | VII       | Estepa                      |
| VIII           | Frío-templado (boreal)                 | VIII      | Bosque de coníferas (taiga) |
| IX             | Ártico                                 | IX        | Tundra                      |

**Tabla 1.** Topología climática utilizada en el trabajo y su correspondencia con los tipos de vegetación del mundo (modificado de Walter, 1970)

distribución global de cada especie también fue obtenida de del Hoyo *et al.*, (1994). Para las tres únicas especies con un marcado carácter migratorio (*Coturnix coturnix*, *C. delegorguei* y *C. japonica*, de la familia Phasianidae), sólo tuvimos en cuenta en la distribución el área de cría (es decir, se descartó el área de invernada).

Una vez conocida el área de distribución de cada especie, procedimos a calcular su índice de especialización biómica (BSI), el cual indica el número de zonas climáticas o biomas que habita (Hernández Fernández & Vrba, 2005), siguiendo la tipología climática definida por Walter (1970) y cartografiada por Allué Andrade (1990) (Tabla 1). Las especies estenobiómicas o especialistas de bioma son aquellas cuyo BSI=1, mientras que las generalistas son aquellas cuyo BSI>1 (Hernández Fernández & Vrba, 2005). La decisión sobre el número de biomas habitados se basó en lo siguiente. Si el 15% o más del área de distribución geográfica de una especie se sitúa dentro de un bioma, la especie fue registrada como presente en tal bioma. Dado que algunos dominios climáticos son tan pequeños que, aunque sean ocupados en su totalidad, no llegan a suponer el 15% del área de distribución de las especies más extendidas, una especie también se registró como presente en un bioma si ocupa el 50% o más de un dominio climático (Hernández Fernández, 2001).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Abundancia de especialistas frente a generalistas

En la familia Sciuridae se observa un mayor número de especies especialistas en relación con el número de especies que ocupan más de dos biomas (figura 1). Al separar las distintas tribus (figura 2) se observa que esa tendencia se mantiene en los grupos con mayor número de especies (Marmotini, Protoxerini, Pteromyini, Sciurini y Callosciurini), cosa que, por meras cuestiones de muestreo, no sucede en las tribus con menor número de especies (Xerini, Ratufini y Sciullirini).

En los Galliformes los resultados son similares. El número de especies especialistas (BSI=1) es muy alto, aunque predominan levemente las que ocupan dos biomas en lugar de uno solo (figura 3), como es habitual que ocurra en este tipo de análisis debido a la distribución estadística de los datos (Hernández Fernández & Vrba, 2005; Moreno Bofarull *et al.*, 2008). Los resultados del análisis por familias son variables (figura 4). Cracidae y Phasianidae, las dos familias con mayor número de especies, siguen un patrón similar a aquel de todo el orden. En las Tetraonidae hay las mismas especies que ocupan dos y tres biomas, aunque el número de especies no es lo suficientemente alto como para poder sacar alguna conclusión. En las Megapodidae y Odontophoridae, que en conjunto reúnen el 18% de todas las especies de galliformes, hay un claro predominio de las especies cuyo BSI=1. Las dos familias restantes (Numididae y Meleagrididae) son muy poco significativas, por tener muy pocas especies que las representen (seis y dos especies, respectivamente).

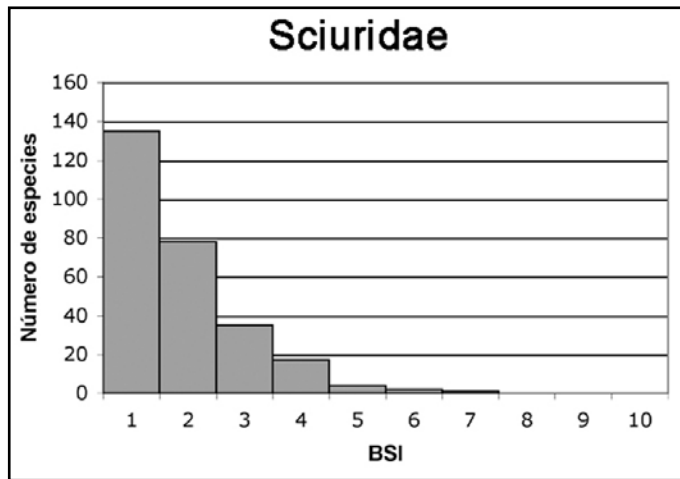


Figura 1. Frecuencia de distribución del índice de especialización biómica (BSI; número de biomas habitados) en Sciuridae

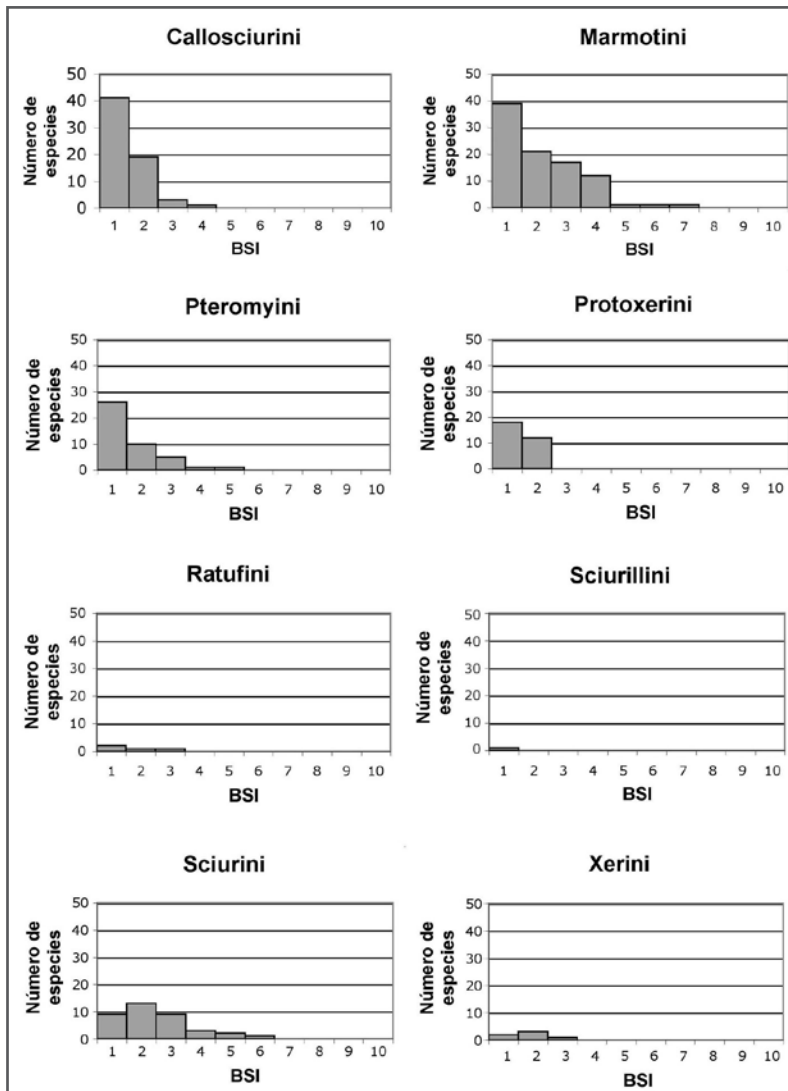


Figura 2. Histogramas del BSI (número de biomas habitados) en las tribus dentro de Sciuridae.

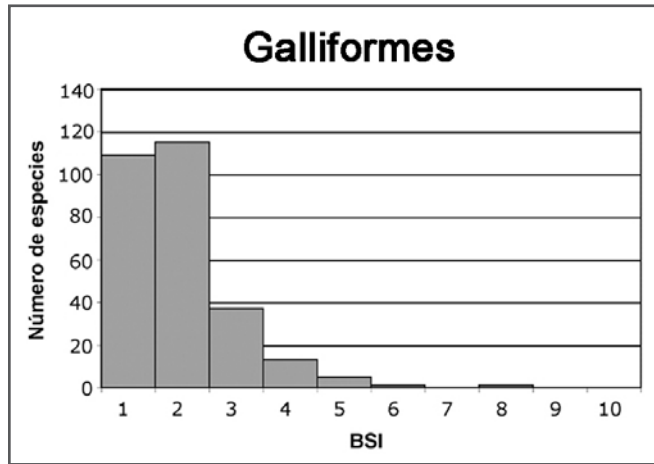


Figura 3. Frecuencia de distribución del BSI (número de biomas habitados) en Galliformes.

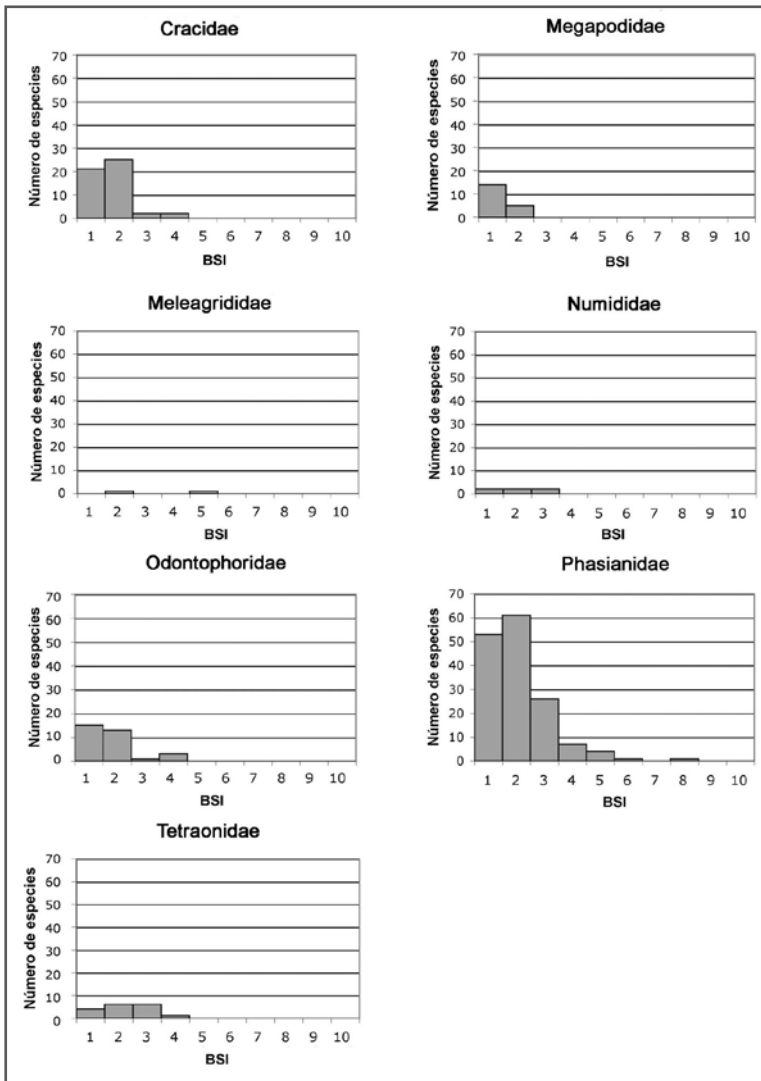


Figura 4. Histogramas del BSI (número de biomas habitados) en las familias dentro de Galliformes.

### Diferencias entre biomas

En relación con el porcentaje de especies que son especialistas en cada bioma respecto al total de especies que ocupan ese bioma, los resultados concuerdan en gran medida con la hipótesis del uso de los recursos (tablas 2 y 3). En ambos grupos hay un mayor porcentaje de especialistas en aquellos biomas que se corresponden con climas extremos: pluvisilva (bioma I), desierto (bioma III) y estepa (bioma VII). Según esta hipótesis, también cabría esperar un alto porcentaje de especialistas en la tundra (bioma IX) donde, sin embargo, no se encuentra ninguno. Esto podría deberse a la hipótesis del tiempo y el área (Mittelbach *et al.*, 2007), que explica la escasa especiación que existe en las altas latitudes debido a la menor extensión y antigüedad de los biomas asociados. Otra posibilidad es que, al ser la tundra un ambiente frío, la escasez de recursos impida que exista una tasa de especiación tan alta como la de climas templados y tropicales. No obstante, esto también podría deberse al pequeño número de especies que habitan ese bioma (seis de la familia

Sciuridae y dos del orden Galliformes), por lo que este porcentaje podría no ser significativo.

Comparando los resultados de nuestro trabajo con los obtenidos en trabajos anteriores, basados en el estudio de los mamíferos de Sudamérica (Moreno Bofarull *et al.*, 2008) y de los grandes mamíferos de África (Hernández Fernández & Vrba, 2005), se observan claras coincidencias. Hay una gran proporción de especialistas en los biomas I, II y III (y VII en Sudamérica) y escasez de especialistas para el bioma II/III. Sin embargo, hay una diferencia notable: el gran porcentaje de Sciuridae y Galliformes especialistas en el bioma IV (bosque esclerófilo). Esto probablemente se deba a la escasa extensión que ocupa este bioma en Sudamérica y en África. El porcentaje nulo de especialistas de tundra, tanto en Sciuridae como en Galliformes, no puede compararse con ninguno de los dos trabajos, pues este bioma no se encuentra en África, y en Sudamérica se encuentra tan reducido que no hay presencia en él de los grupos estudiados anteriormente.

| Bioma  | sp. | sp. (BSI=1) | %     |
|--------|-----|-------------|-------|
| I      | 114 | 61          | 53,51 |
| II     | 99  | 28          | 18,18 |
| II/III | 27  | 1           | 3,70  |
| III    | 18  | 5           | 27,78 |
| IV     | 19  | 5           | 26,32 |
| V      | 43  | 4           | 9,30  |
| VI     | 66  | 7           | 10,61 |
| VII    | 65  | 23          | 35,38 |
| VIII   | 55  | 4           | 7,27  |
| IX     | 6   | 0           | 0,00  |

**Tabla 2.** Número de especies estenobiómicas (BSI=1; habitan sólo un bioma) en Sciuridae y porcentaje que representan.

| Bioma  | sp. | sp.(BSI=1) | %     |
|--------|-----|------------|-------|
| I      | 131 | 42         | 32,06 |
| II     | 183 | 52         | 28,42 |
| II/III | 58  | 1          | 1,72  |
| III    | 18  | 2          | 11,11 |
| IV     | 22  | 1          | 4,55  |
| V      | 32  | 1          | 3,13  |
| VI     | 47  | 4          | 8,51  |
| VII    | 34  | 5          | 14,71 |
| VIII   | 14  | 1          | 7,14  |
| IX     | 2   | 0          | 0,00  |

**Tabla 3.** Número de especies estenobiómicas (BSI=1; habitan sólo un bioma) en Galliformes y porcentaje que representan.

## CONCLUSIONES

Nuestros resultados concuerdan con la hipótesis del uso de los recursos de Vrba (1980, 1987). Las especies especialistas de bioma tienden a ser más numerosas, y en los climas extremos (exceptuando la tundra) se detecta un mayor porcentaje de especialistas, debido a que en estas áreas las especies especialistas sufrieron mayor fragmentación de sus áreas de distribución y subsecuente especiación.

En el futuro la continuación de estos estudios por medio de una ampliación de los grupos estudiados a escala mundial nos permitiría abordar dos problemas diferentes. Por un lado, podrían obtenerse datos con los que profundizar en la importancia evolutiva del bioma de tundra. Por otro, la comparación de nuevos grupos de aves y mamíferos nos permitiría determinar si el camino evolutivo que siguieron fue similar en ambos casos y, en caso contrario, establecer qué diferencias hubo.

Para terminar, parece claro que los estudios ecológicos en los que se combinen fósiles con formas actuales posibilitará una mayor comprensión de la influencia de los grandes cambios climáticos del pasado sobre la evolución de las especies.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos a Ana Moreno Bofarull (UCM), Antón Arias Royo (CSIC), Belén Luna (UCLM) y Ana Márquez (UAM) el habernos proporcionado muchos de los datos referentes a las especies de Sciuridae. También queremos resaltar la labor de los revisores, María Teresa Alberdi (CSIC) y Edgardo Ortiz Jaureguizar (UNLP), cuyos comentarios han mejorado la versión original. El proyecto CGL2006-01773/BTE del MEC ha contribuido a la financiación parcial de esta investigación. Este trabajo es una contribución del grupo de investigación UCM-CAM 910607 sobre Evolución de Mamíferos y Paleoambientes Continentales Cenozoicos. M.H.F. disfruta de un contrato UCM del programa Ramón y Cajal del MEC.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allué Andrade, J.L. (1990) - Atlas fitoclimático de España. *Monografías del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias*, **69**: 1-223.
- Barnosky, A.D. (2001) - Distinguishing the effects of the Red Queen and Court Jester on Miocene mammal evolution in the Northern Rocky Mountains. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**: 172-185.
- Benton M.J. (2009) - The Red Queen and the Court Jester: Species diversity and the role of biotic and abiotic factor through time. *Science*, **323**: 728-732.
- Behrensmeier, A., Todd, N.E., Potts, R. & McBrinn, G.E. (1997) - Late Pliocene Faunal Turnover in the Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. *Science*, **278**: 1589-1594.
- Corbet, G.B. (1978) - The Mammals of the Palearctic Region: A Taxonomic Review. Cornell University Press, Londres, 314 pp.
- Corbet, G.B. & Hill, J.E. (1992) - The Mammals of the Indomalayan Region: A Systematic Review. Oxford University Press, Londres, 488 pp.
- Dam, J.A. van, Abdul Aziz, H., Álvarez Sierra, M.A., Hilgen, F.J., Hoek Ostende, L.W. van den, Lourens, L., Mein, P., Meulen, A.J. van der, Pelaez-Campomanes, P. (2006) - Long-period astronomical forcing of mammal turnover. *Nature*, **443**: 687-691.
- Eisenberg, J.F. (1989) - Mammals of the Neotropics, Vol. 1: The northern Neotropics: Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana. The University of Chicago Press, Chicago, 550 pp.
- Eisenberg, J.F. & Redford, K.H. (1999) - Mammals of the Neotropics, Vol. 3: The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brasil. The University of Chicago Press, Chicago y Londres, 609 pp.
- Hall, E.R. (1981) - The Mammals of North America, Vol. I-II. John Wiley and Sons, Nueva York, 1.175 pp.
- Haltenorth, T. & Diller, H. (1980) - Mammals of Africa including Madagascar. Collins, Londres, 400 pp.
- Hernández Fernández, M. (2001) - Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*, **10**: 189-204.
- Hernández Fernández, M. & Vrba, E. (2005) - Macroevolutionary processes and biomic specialization: testing the resource-use hypothesis. *Evolutionary Ecology*, **19**: 199-219.
- Hoyo, J. del, Elliott, A. & Sargatal, J. (1994) - Handbook of the Birds of the World, Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl. Lynx Edicions, Barcelona, 638 pp.
- Jablonski, D. (2008) Species selection: theory and data. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **39**: 501-524.
- Mitchell-Jones, A.J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P.J.H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J.B.M., Vohralík, V., Zima, J. (1999) - The Atlas of European Mammals. Academic Press, Londres, 484 pp.
- Mittelbach G.G., Schemske D.W., Cornell H.V., Allen A.P., Brown J.M., Bush M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L.A., McPeck, M.A., Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobe, J.M., & Turelli, M. (2007) - Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology letters*, **10**: 315-331.

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).

Redford, K.H. & Eisenberg, J.F. (1992) - Mammals of the Neotropics, Vol 2: The Southern Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. The University of Chicago Press, Chicago, 435 pp.

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 a key to evolutionary theory. *Journal of Mammalogy*, **73**: 1-28.

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

Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (2005) - *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press, 2. 142 pp.