



# 1. PALEOBIOLOGÍA: INTRODUCCIÓN



# 1.1. Conceptos básicos y contexto histórico



La **paleobiología** es la rama de la paleontología y de la biología que se ocupa del estudio de los organismos del pasado (entidades paleobiológicas) que conocemos a partir del registro fósil, así como de las relaciones que hubiera habido entre ellos y con su entorno (paleoecología), de la distribución espacial (paleobiogeografía) y de las relaciones filogenéticas que los vinculan (evolución biológica).





Los **fósiles** (del latín *fosillis*, que significa 'excavado') son evidencias directas o indirectas de organismos contenidas en la litosfera.

**Evidencias directas:** Cuando el fósil consiste en la conservación de un organismo o parte de su cuerpo.

**Evidencias indirectas:** Cuando se conservan estructuras o huellas de actividad orgánica, pero nunca partes del cuerpo.

Crédito imagen: [Creative commons](#)







¿Cuál es la principal aportación del registro fósil para entender la evolución?

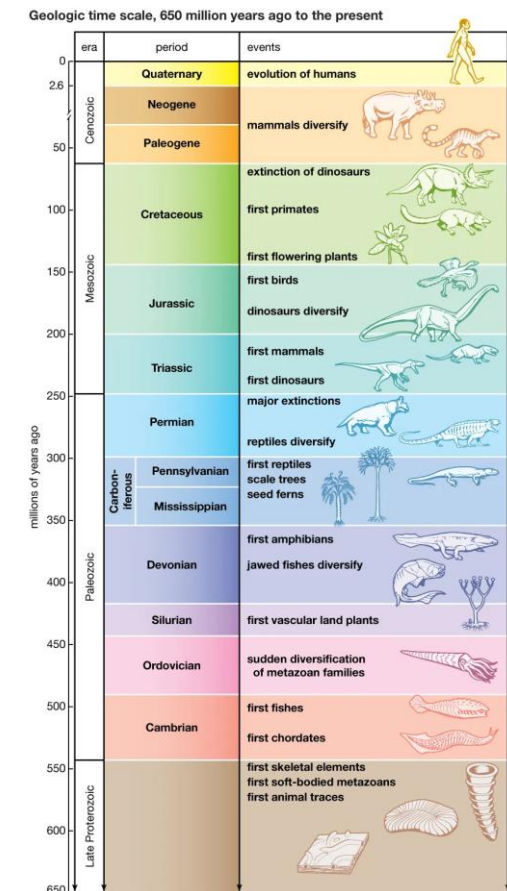


¿Cuál es la principal aportación del registro fósil para entender la evolución?



La paleobiología es una disciplina histórica.

Crédito imagen: © [Encyclopedia Britanica](https://www.britannica.com/)





¿Cuál es la principal aportación del registro fósil para entender la evolución?

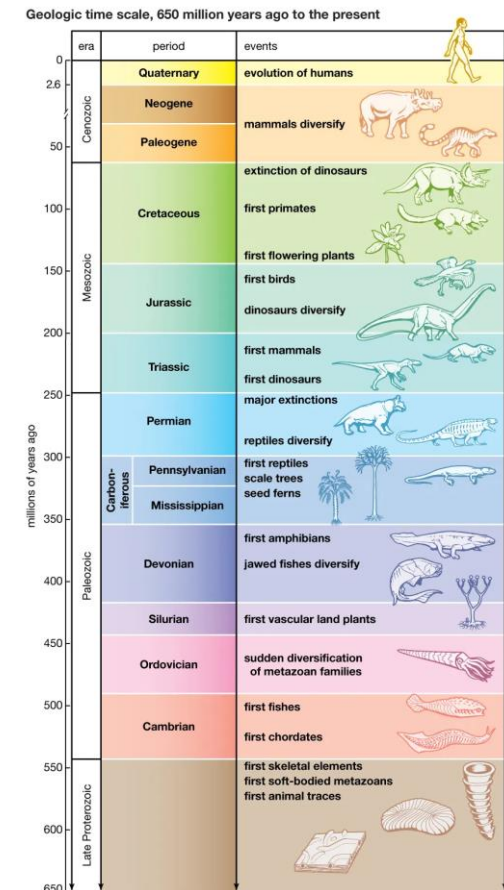


La paleobiología es una disciplina histórica.



Las ciencias históricas hacen referencia a todas y cada una de las disciplinas científicas que estudian los sucesos del pasado a través de sus diferentes fuentes y metodologías.

Crédito imagen: © [Encyclopedia Britanica](https://www.britannica.com/)





¿Cuál es la principal aportación del registro fósil para entender la evolución?



La paleobiología es una disciplina histórica.

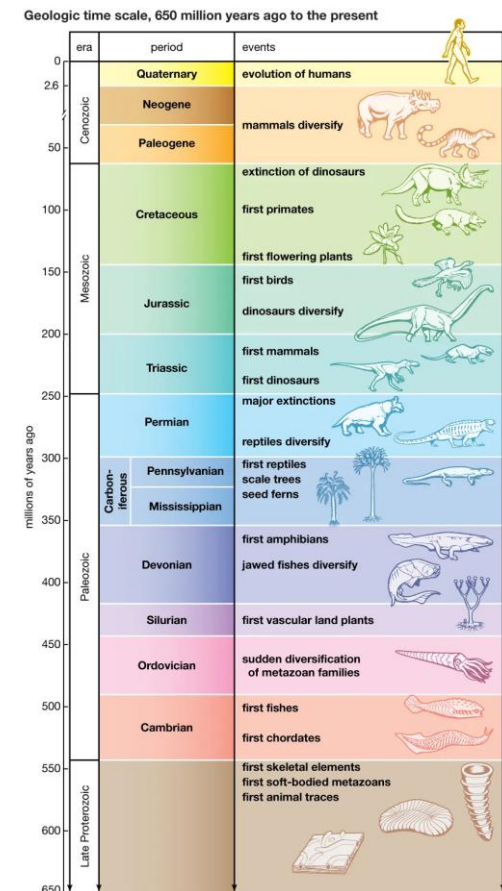


Las ciencias históricas hacen referencia a todas y cada una de las disciplinas científicas que estudian los sucesos del pasado a través de sus diferentes fuentes y metodologías.



Contingencia (Posibilidad de que una cosa suceda o no suceda.)

Crédito imagen: © [Encyclopedia Britanica](https://www.britannica.com/)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Ferenc Nopcsa (1877 - 1933).**

Uno de los fundadores de la Paleobiología.

Aristócrata austrohúngaro nacido en Transilvania.

Estudio geología en la Universidad de Viena.

Interés por la independencia de Albania.

Espía durante la 1ª guerra mundial.

Jefe del Instituto Geológico de Hungría.

Se traslada a Viena con su amante.

Suicidio en 1933.

Ferenc Nopcsa. Crédito imagen: [Creative Commons](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)





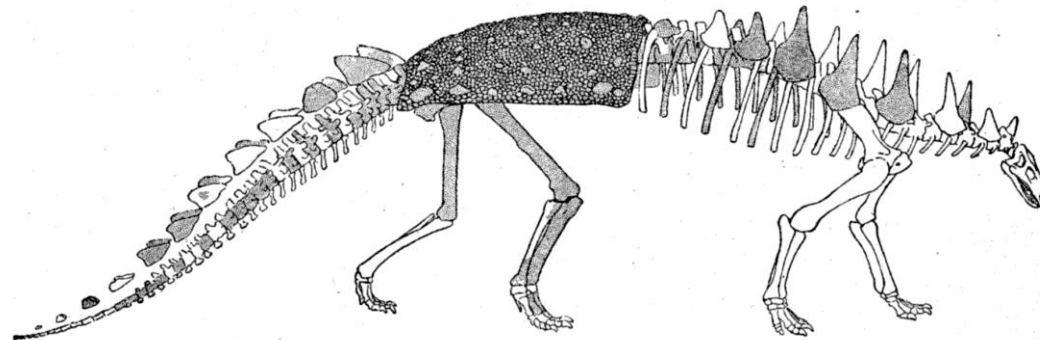
¿Cuándo surge la paleobiología?

**Ferenc Nopcsa (1877 - 1933).**

**Contribuciones:**

- Padre de la **paleobiología** (que él llamó **paleofisiología**): interesado en lo que podría inferir sobre la biología animal antigua a partir de fósiles (el término 'paleobiología' fue acuñado por Othenio Abel en 1911).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)







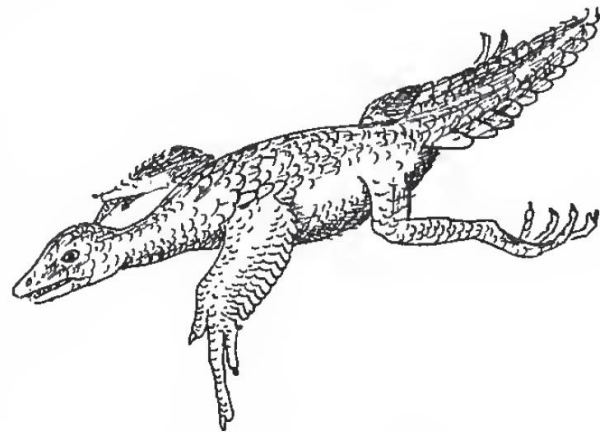
¿Cuándo surge la paleobiología?

**Ferenc Nopcsa (1877 - 1933).**

**Contribuciones:**

- Padre de la **paleobiología** (que él llamó **paleofisiología**): interesado en lo que podría inferir sobre la biología animal antigua a partir de fósiles (el término 'paleobiología' fue acuñado por Othenio Abel en 1911).
- Apoyo por primera vez un **ancestro cursorial en dinosaurios** para el origen del vuelo en las aves.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



ILL. 12.—ONE OF THE PRO-AVES

Crédito imagen: [© UCL Culture Blog](#)







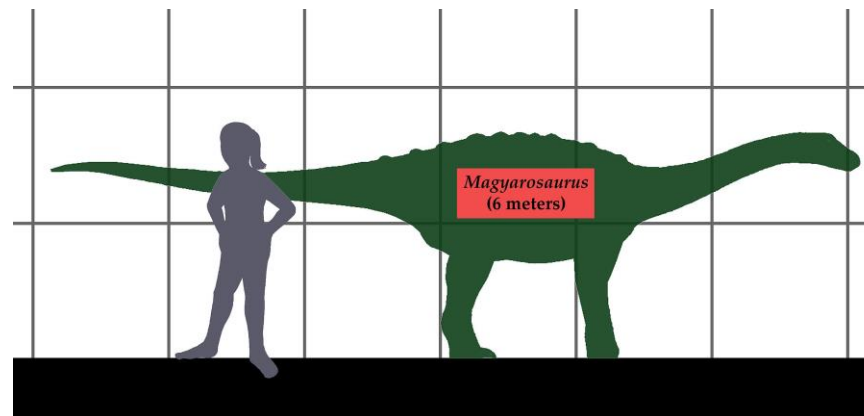
¿Cuándo surge la paleobiología?

**Ferenc Nopcsa (1877 - 1933).**

**Contribuciones:**

- Padre de la **paleobiología** (que él llamó **paleofisiología**): interesado en lo que podría inferir sobre la biología animal antigua a partir de fósiles (el término 'paleobiología' fue acuñado por Othenio Abel en 1911).
- Apoyo por primera vez un **ancestro cursorial en dinosaurios** para el origen del vuelo en las aves.
- Reconoció el enanismo insular: estudió en detalle los **dinosaurio enanos** de Transilvania.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





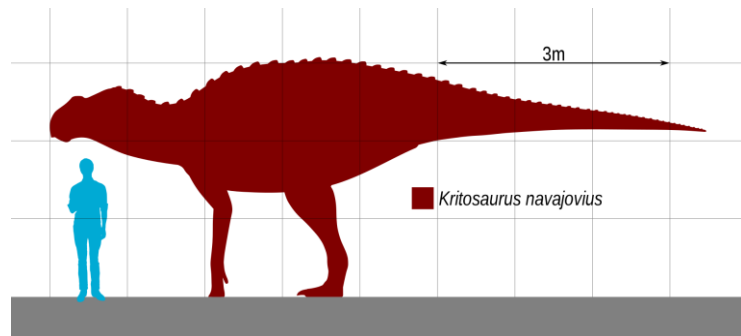
¿Cuándo surge la paleobiología?

**Ferenc Nopcsa (1877 - 1933).**

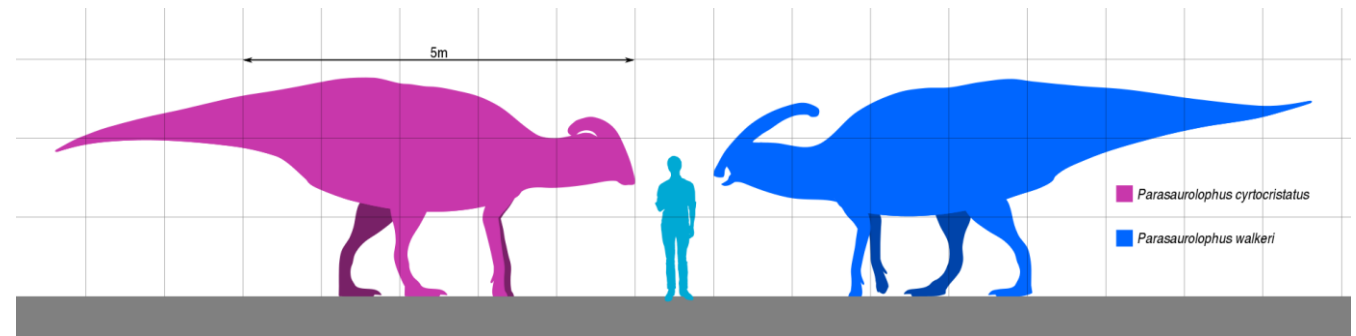
**Contribuciones:**

- Padre de la **paleobiología** (que él llamó **paleofisiología**): interesado en lo que podría inferir sobre la biología animal antigua a partir de fósiles (el término 'paleobiología' fue acuñado por Othenio Abel en 1911).
- Apoyo por primera vez un **ancestro cursorial en dinosaurios** para el origen del vuelo en las aves.
- Reconoció el enanismo insular: estudió en detalle los **dinosaurio enanos** de Transilvania.
- Discutió sobre el **dimorfismo sexual** en dinosaurios.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Ferenc Nopcsa (1877 - 1933).**

**Contribuciones:**

- Padre de la **paleobiología** (que él llamó **paleofisiología**): interesado en lo que podría inferir sobre la biología animal antigua a partir de fósiles (el término 'paleobiología' fue acuñado por Othenio Abel en 1911).
- Apoyo por primera vez un **ancestro cursorial en dinosaurios** para el origen del vuelo en las aves.
- Reconoció el enanismo insular: estudió en detalle los **dinosaurio enanos** de Transilvania.
- Discutió sobre el **dimorfismo sexual** en dinosaurios.
- Uno de los primeros geólogos de los balcanes occidentales.



¿Cuándo surge la paleobiología?

**Othenio Abel (1875 - 1946).** Ver [Kutschera \(2007\)](#).

Uno de los fundadores de la Paleobiología.

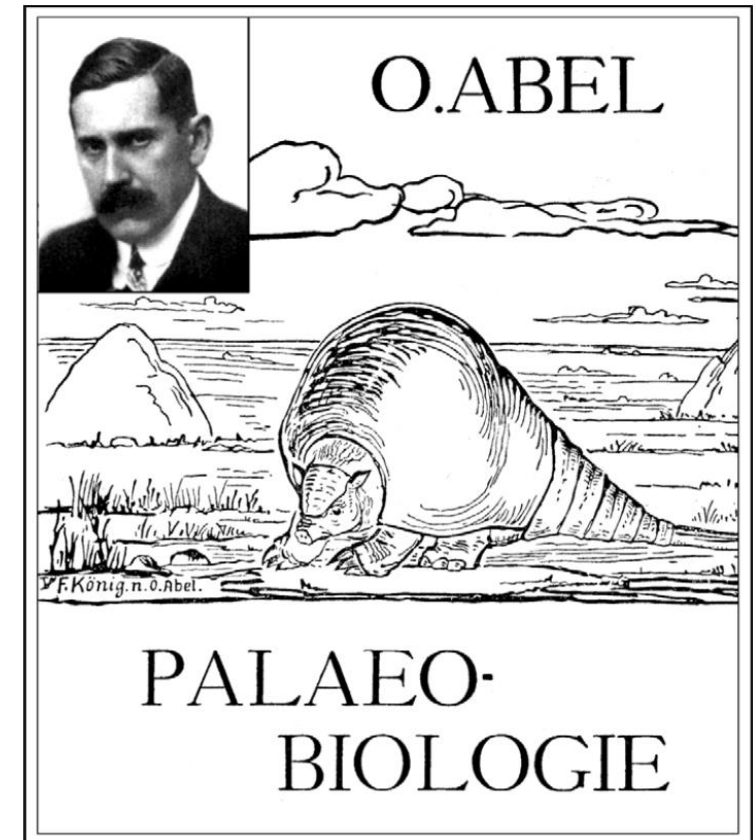
Paleontólogo austrohúngaro nacido en Viena.

Introduce el término 'Paleobiología' en su libro 'Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere' (Principios de la paleobiología de los vertebrados).

En su libro dice: “para la rama de las ciencias naturales que pretende dilucidar las adaptaciones de los organismos fósiles y su modo de vida, yo introduzco el termino ‘paleobiología’”, y al mismo tiempo incluía para el también “la dilucidación de las relaciones filogenéticas”.

Estas ideas iban a contracorriente en su época y asienta las bases de la paleobiología moderna.

Othenio Abel. [Kutschera \(2007\)](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**¿Por qué es necesario un contexto histórico?**



¿Cuándo surge la paleobiología?

**¿Por qué es necesario un contexto histórico?**

Para comprender como se ha alcanzado el estado actual de conocimiento (contingencia).



¿Cuándo surge la paleobiología?

**¿Por qué es necesario un contexto histórico?**

Para comprender como se ha alcanzado el estado actual de conocimiento (contingencia).

Ejercicio de humildad:

- Cosas tenidas por ciertas no lo son.
- Es peligroso hablar de progreso.
- Que muchas veces la 'fe mueve montañas'.





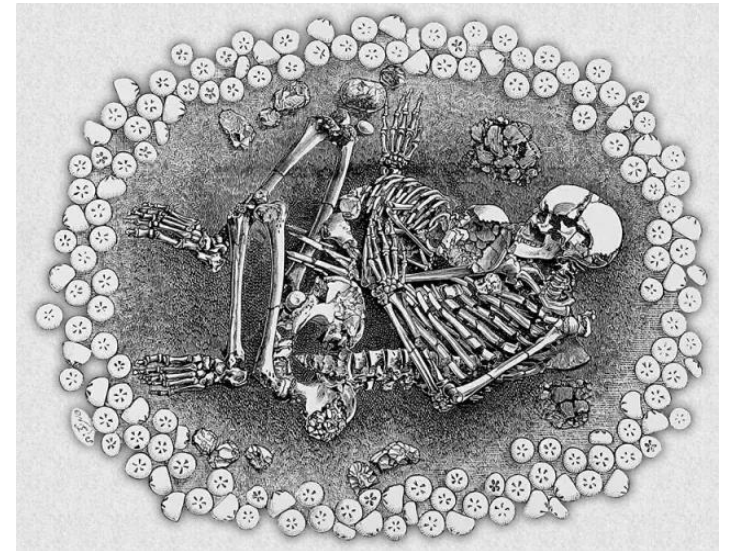
¿Cuándo surge la paleobiología?

## PREHISTORIA

Restos fósiles despertaban ya el interés de los humanos desde la prehistoria: armas, adornos e incluso ofrendas en rituales funerarios o religiosos:

Paleolítico (hace 80.000 años): Pequeña colección de gasterópodos y corales fósiles que se cree fue formada por un grupo de neandertales que ocuparon la Cueva de Arcy-sur-Cure en Borgoña (Francia).

Neolítico (hace 10.000 años): Entierro encontrado en la cueva de Dunstable Down, Inglaterra. Alrededor del cuerpo de una presunta madre que abraza a su hijo se colocaron equinoideos irregulares fósiles.



Crédito imagen: © [Digital digging](#)

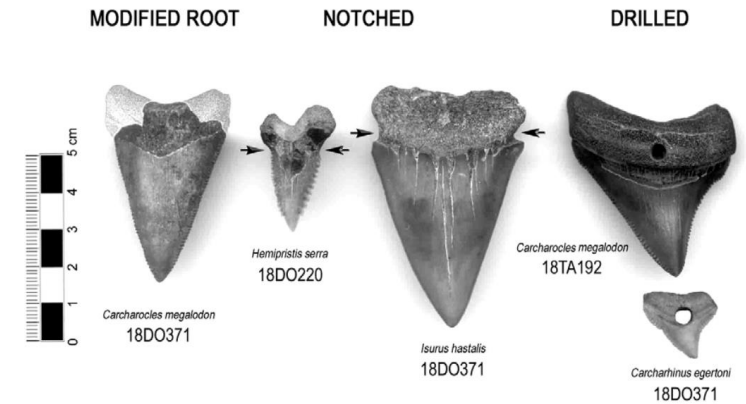


¿Cuándo surge la paleobiología?

## PREHISTORIA

Restos fósiles despertaban ya el interés de los humanos desde la prehistoria: armas, adornos e incluso ofrendas en rituales funerarios o religiosos:

- Culturas prehistóricas en América del Norte utilizaron dientes fósiles de tiburón durante los últimos 10.000 años.
- Las raíces de estos dientes fósiles se modifican, muescan o perforan de diversas formas.



[Lowery et al. \(2011\)](#)

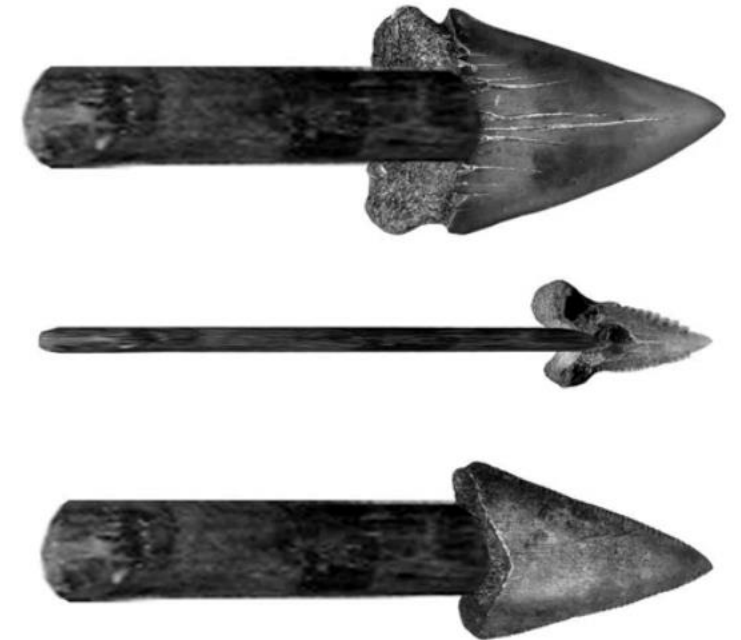


¿Cuándo surge la paleobiología?

## PREHISTORIA

Restos fósiles despertaban ya el interés de los humanos desde la prehistoria: armas, adornos e incluso ofrendas en rituales funerarios o religiosos:

- Culturas prehistóricas en América del Norte utilizaron dientes fósiles de tiburón durante los últimos 10.000 años.
- Las raíces de estos dientes fósiles se modifican, muescan o perforan de diversas formas.
- Se usaron como puntas de proyectil, cuchillos o herramientas para raspar (otros como adornos, con fines religiosos o como curiosidades).
- Sesgo en las especies de tiburones fósiles usadas.



[Lowery et al. \(2011\)](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

## EDAD ANTIGUA: LEYENDAS GRECOLATINAS

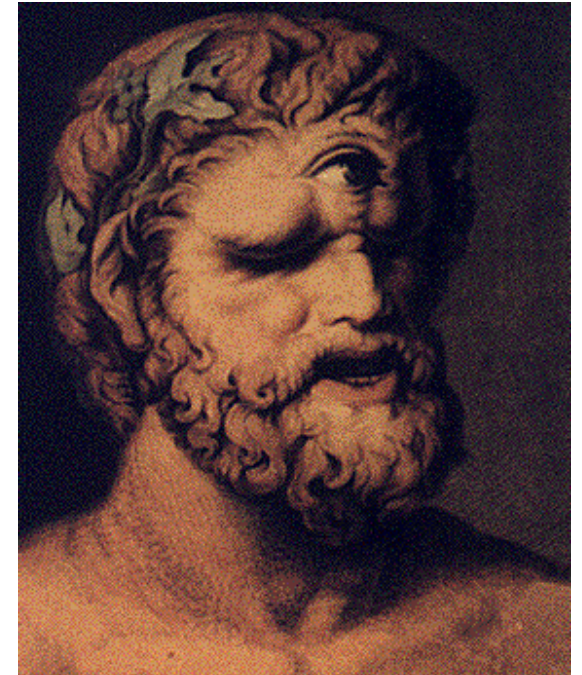
Grecia y roma: Prueba de la existencia de parte de su diversidad mitológica.

Yacimientos reflejados en leyendas (e.g., isla de Samos: relatos de Éforo sobre las aneades y los relatos de Plutarco).

Hace 5000 años marineros aqueos observan grandes proboscidos de Sicilia y los llaman cíclopes.

Este hallazgo alimentó leyendas posteriores sobre ciclopes y seres gigantes (e.g., algunos pasajes de la Odisea de Homero).

Crédito imagen: [© Natural history museum](#)



Crédito imagen: [Creative commons](#)

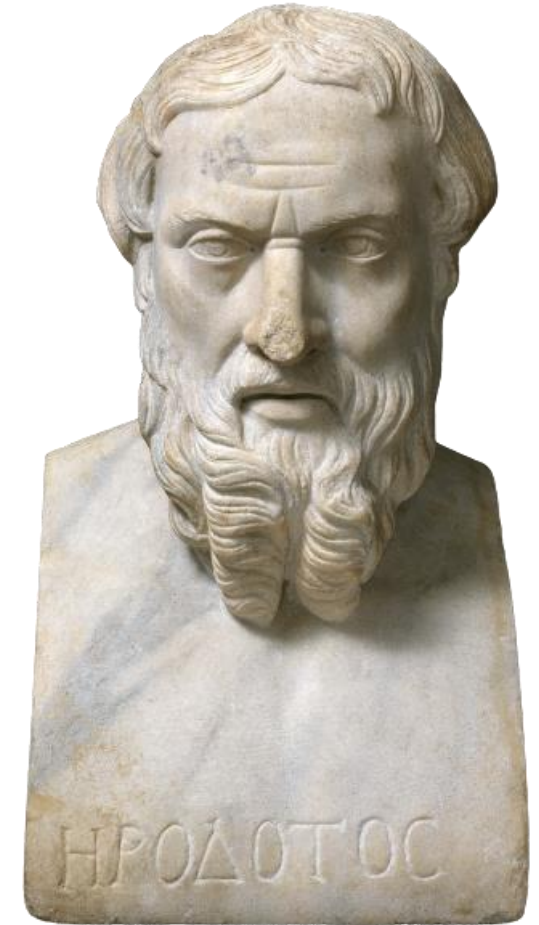




¿Cuándo surge la paleobiología?

## EDAD ANTIGUA

Algunos pensadores griegos (siglos V y VI a.C.), como Anaximandro, Jenófanes o Heródoto, proponen que los fósiles marinos en zonas montañosas evidencian cambios ocurridos en la configuración o en el nivel de los océanos en el pasado (ver [Martin, 2014](#) y [García et al., 2002](#)).



Herodoto. Crédito imagen: [Creative commons](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

## LOS FÓSILES EN OTRAS CULTURAS

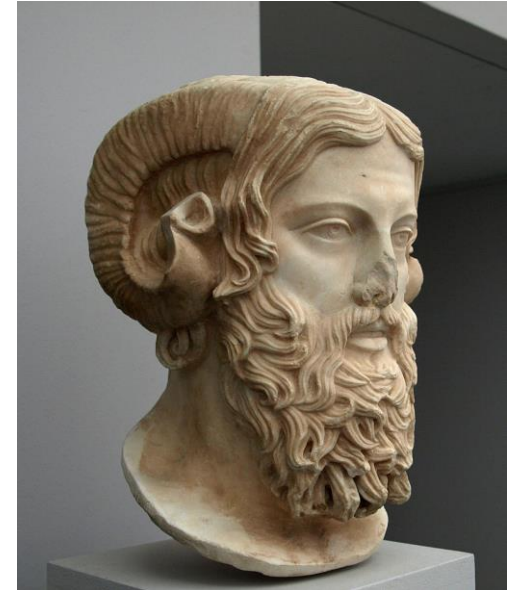
### En China:

Diversas piezas dentales fósiles interpretadas como dientes de dragón (amuletos, talismanes y sobre todo como medicamentos casi milagrosos).

### En Egipto:

Los sacerdotes utilizaban los amonites (i.e. cuernos de Amón) porque permitían tener premoniciones y visiones divinas durante el sueño. Similitud con cuernos del carnero (representación del dios Amón-Ra).

Zeus-Ammon. Crédito imagen: [Creative commons](#)



Crédito imagen: [Creative commons](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

## LA EDAD DEL OSCURANTISMO (EDAD MEDIA)

Ambiente dominado por la religión: fósiles considerados simples curiosidades de la naturaleza, trampas puestas por el diablo para poner a prueba la fe de los creyentes, inflorescencias de las rocas o bien, siguiendo los ideas de Aristóteles, exhalaciones de la tierra a las que les faltó la vis plastica, la entelequia o un soplo divino para alcanzar el nivel de seres vivos.

Plinio el Viejo (Siglo I):

- Dientes de tiburón -> *Glossopetrae* (lenguas petrificadas).
- Erizos de mar -> pequeñas tortugas o huevos de serpiente.
- Ambar -> *Electrum* (orina de lince petrificada).

Crédito imagen: [Creative commons](#)







¿Cuándo surge la paleobiología?

## LA EDAD DEL OSCURANTISMO (EDAD MEDIA)

Muchas de estas ideas y otras, generadas en distintos tiempos y en diversas culturas, se transmitieron a lo largo de la Edad Media.

Amonites -> serpientes petrificadas. Los falsificadores esculpían una cabeza en las amonitas para poder venderlas. En algunas culturas prehispánicas de México las amonitas han sido interpretadas como rayos de sol petrificados.

Ostras del genero *Gryphae* -> pezuñas perdidas por el diablo.

[Tovar & Barroso \(2014\)](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## LA EDAD DEL OSCURANTISMO (EDAD MEDIA)

*Glossopetrae* renombradas 'lenguas de San Pablo' (dientes de serpientes). El apóstol fue mordido por una de ellas en la isla de Malta -> Poderes medicinales y utilizadas como elementos capaces de absorber venenos.

En contraste, fueron uno de los primeros tipos de fósiles a partir de los cuales se postula el origen orgánico de los fósiles.

Crédito imagen: [Creative commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## LA EDAD DEL OSCURANTISMO (EDAD MEDIA)

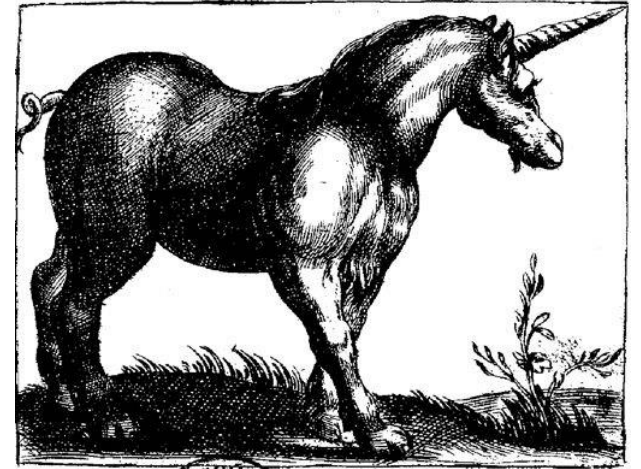
El unicornio: observación e interpretación distorsionada de diversos animales (rinoceronte o el órix).

Atributos medicinales y afrodisiacos (cuerno de rinoceronte).

A la venta en mercados (defensas de proboscidos o los incisivos de narvales actuales y fósiles).

Narval: forma espiralada que inspiró las representaciones al del unicornio en el arte del medioevo y del Renacimiento.

Crédito imagen: [Creative commons](#)



Crédito imagen: [© Biologuando](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## LA EDAD DEL OSCURANTISMO (EDAD MEDIA)

El unicornio: observación e interpretación distorsionada de diversos animales (rinoceronte o el órix).

Atributos medicinales y afrodisiacos (cuerno de rinoceronte).

A la venta en mercados (defensas de proboscidos o los incisivos de narvales actuales y fósiles).

Narval: forma espiralada que inspiró las representaciones al del unicornio en el arte del medioevo y del Renacimiento.

Crédito imagen: © [El Prado](#)



Crédito imagen: © [Biologuando](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

## LA EDAD DEL OSCURANTISMO (EDAD MEDIA)

(Re)interpretación de fósiles como restos de gigantes:

Leyenda de Teotobocus: rey de los teutones y de otras tribus germánicas que a finales del siglo II antes de Cristo invadió el sur de Europa y derrotado por el ejército romano. Alrededor de 1613 restos óseos en tumba de 10 metros.

Restos de algunos personajes cristianos, como San Cristóbal o San Pablo, de quienes se creía poseían cuerpos de grandes proporciones.

Seres malignos y perversos contra los que tuvieron que combatir diversos héroes cristianos

Crédito imagen: [Creative commons](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:St_Crispian_and_Dragon.jpg)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## LOS FÓSILES EN LA AMÉRICA PREHISPÁNICA

Hallazgo de grandes huesos o troncos fosilizados generó la creencia en gigantes.

Troncos fosilizados:

- Navajo: huesos del gigante Yetso.
- Anasazi: flechas o armas rotas de batallas entre gigantes.

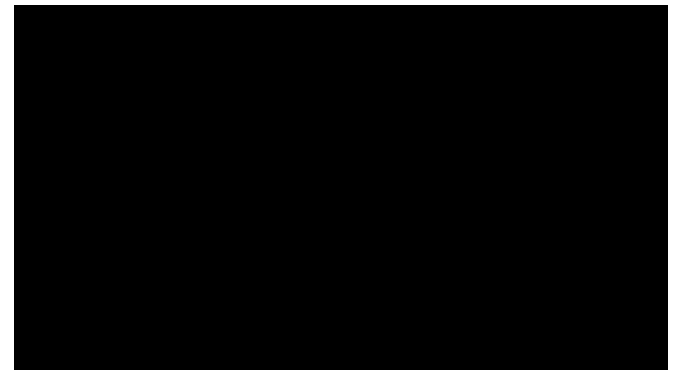
Huesos de mamíferos terciarios en diversas crónicas:

- Tolteca. Gigantes Quinametín.

Amonites:

- Totonaca: rayos de luz petrificados.
- Ritual de los voladores.

[Tovar & Barroso \(2014\)](#)



Crédito video: [© Aristegui Noticias](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

## EL RENACIMIENTO (S.XV-XVI)

Se retoman ideas griegas de los siglos V y VI a.C. de que los fósiles marinos en zonas montañosas evidencian cambios ocurridos en la configuración o en el nivel de los océanos en el pasado.

Ideas religiosas seguían determinando las interpretaciones: el supuesto diluvio universal como explicación.

Expuesta por primera vez en el S. XIII por Ristoro de Arezzo.

Jacob Scheuchzer expone el *Homo diluvii testis*.

George Cuvier demuestra que se trataba una salamandra.

Crédito imagen: [Creative commons](#)







¿Cuándo surge la paleobiología?

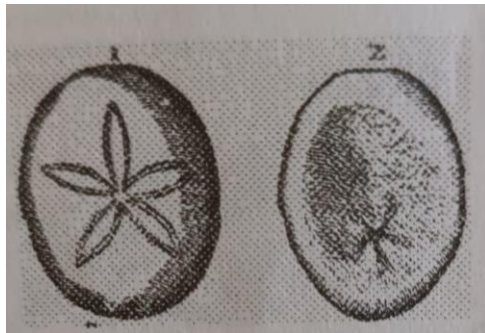
## EL RENACIMIENTO (S.XV-XVI)

S.XVI.: Estudio sistemático, sin atender a su parecido con entidades orgánicas:

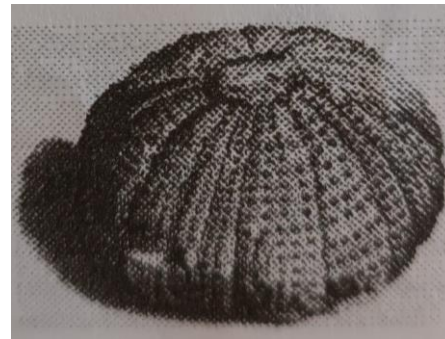
Primeras representaciones de fósiles (Encellius, 1557).

Imprenta y técnicas de reproducción seriada.

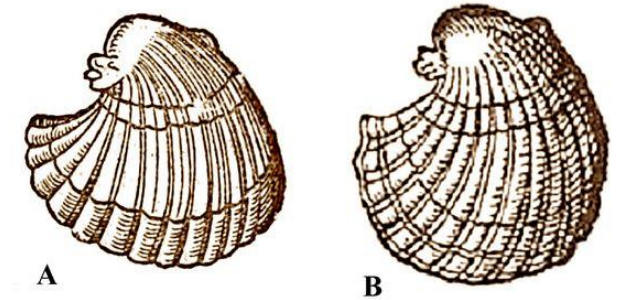
Xilografía



Grabado sobre cobre



Crédito imagen: Miquel de Renzi



Crédito imagen: [@athenaclub](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

## EL RENACIMIENTO (S.XV-XVI)

S.XVI.: Estudio sistemático, sin atender a su parecido con entidades orgánicas:

### Georgius Agricola (1494-1555).

- Médico y farmacéutico en Sajonia.
- Objetos fósiles: 'De Natura Fossilium' (1546).
- Clasificación basada en propiedades físicas: dureza, lustre y facilidad para pulirlos.
- Creía que los fósiles se formaban por la acción de un fluido cementante que circulaba dentro de la Tierra.

Georgius Agricola. Crédito imagen: [Creative commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

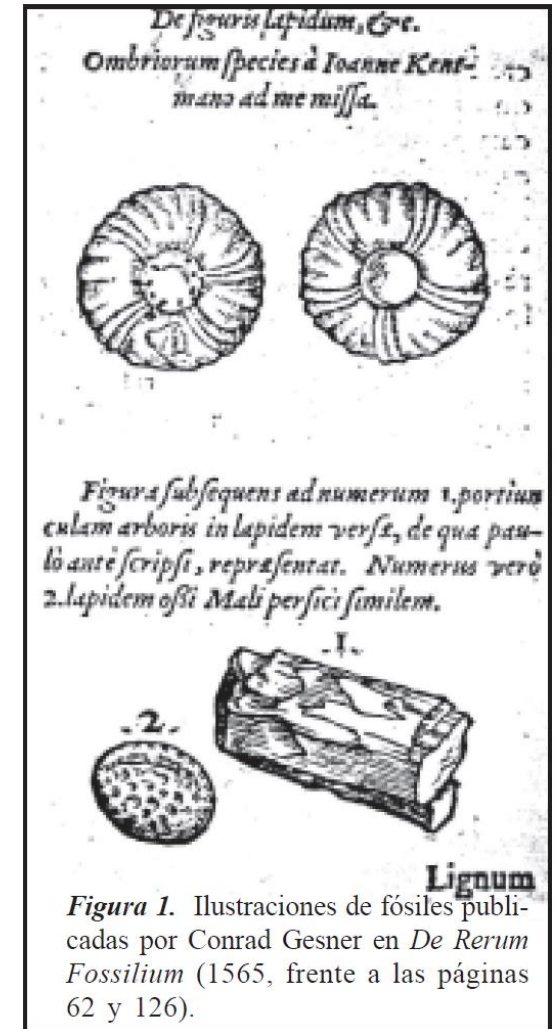
## EL RENACIMIENTO (S.XV-XVI)

S.XVI.: Estudio sistemático, sin atender a su parecido con entidades orgánicas:

### Conrad Gesner (1516-1565).

- De 'Rerum Fossilium Lapidum et Gemmarum' (1565): primera monografía ilustrada sobre fósiles.
- 15 clases de fósiles: su forma o el material. Algunas contenían objetos como plantas, partes de animales, objetos del mar, y formas geométricas. Sus descripciones incluyen opiniones de autores previos, significado y origen del nombre y una relación de las propiedades medicinales.

[García et al. \(2002\)](#)



**Figura 1.** Ilustraciones de fósiles publicadas por Conrad Gesner en *De Rerum Fossilium* (1565, frente a las páginas 62 y 126).





¿Cuándo surge la paleobiología?

## EL RENACIMIENTO (S.XV-XVI)

Finales del siglo XVI y principios del XVII: Italia se convierte en el centro de interés en los fósiles.

Cuatro grandes colecciones: Bolonia (Ulisse Aldrovandi, 1522-1605), Verona (Francesco Calceolari, c. 1521-c. 1606), Nápoles (Ferrante Imperato, 1550-1625) y Roma (Vaticano, Michele Mercati publicado en S. XVIII).

Uno de los grabados del catálogo inédito de Mercati fue usado casi 100 años después por Niels Stensen (1638-1686).

Crédito imagen: [Creative commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVII

Primera interpretación documentada sobre el origen orgánico de los fósiles.

**Niels Stensen** (1638-1686).

- Naturalista danés.
- En 1667 interpretó los 'glossopetrae' por primera vez como dientes de tiburones del pasado.
- Disección de una cabeza y los dientes de un gran tiburón blanco procedente de Livorno.
- Similitud con 'glossopetrae' de Malta y presencia de signos de descomposición.





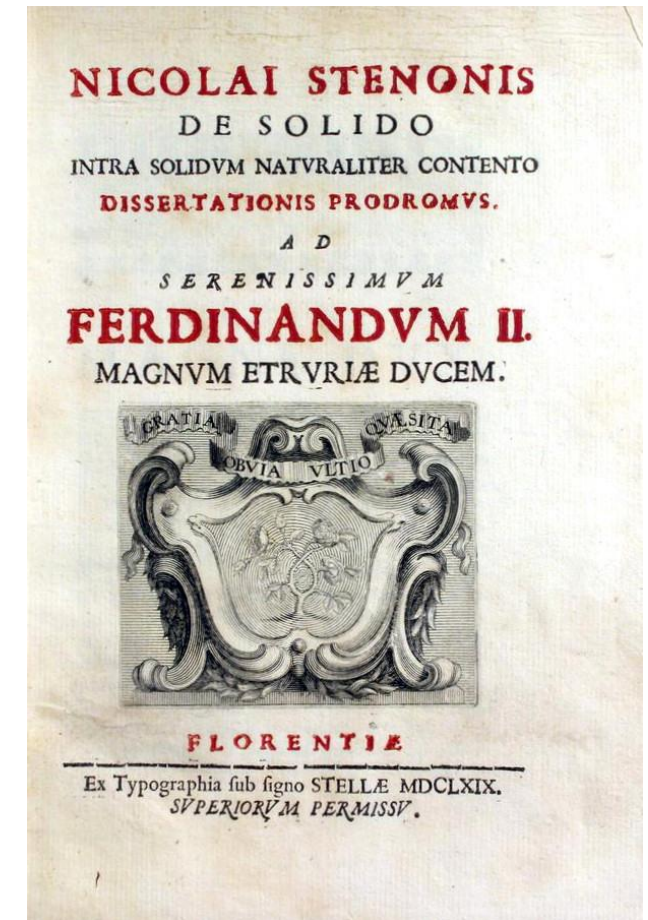
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVII

Primera interpretación documentada sobre el origen orgánico de los fósiles.

**Niels Stensen (1638-1686).**

- En 1668 publica su obra maestra: 'De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus' (Discurso preliminar de una disertación sobre los cuerpos sólidos de manera natural contenidos en un sólido).
- El origen orgánico de los fósiles -> Ley de superposición de estratos (ver [Sequeiros, 2002](#)).



Crédito imagen: [Steno \(1668\)](#)





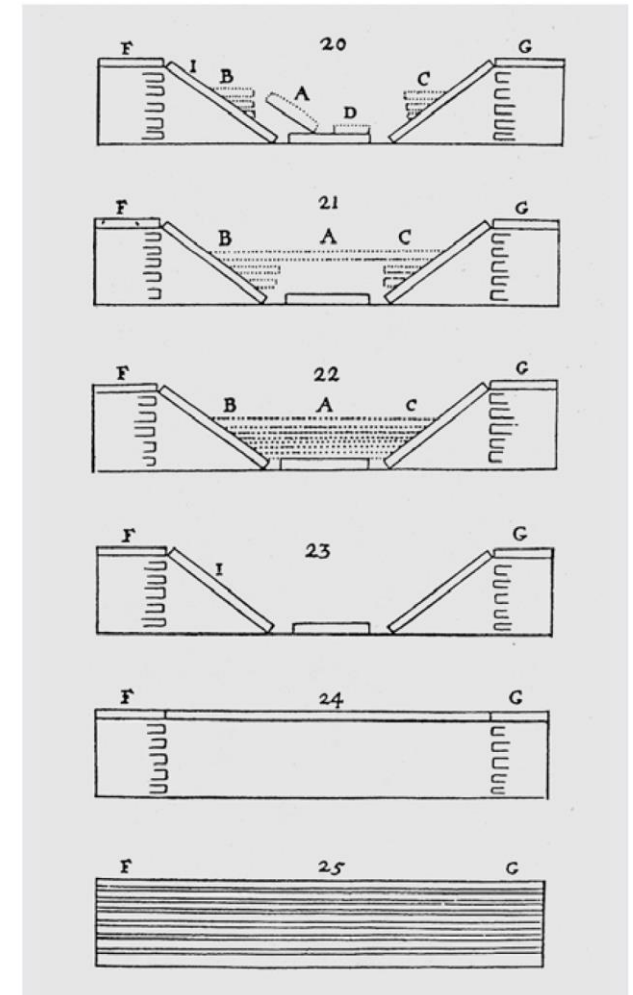
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVII

Primera interpretación documentada sobre el origen orgánico de los fósiles.

**Niels Stensen (1638-1686).**

- En 1668 publica su obra maestra: 'De solido intra solidum naturaliter contento dissertationis prodromus' (Discurso preliminar de una disertación sobre los cuerpos sólidos de manera natural contenidos en un sólido).
- El origen orgánico de los fósiles -> Ley de superposición de estratos (ver [Sequeiros, 2002](#)).



Crédito imagen: [Steno \(1668\)](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVII

¿De dónde procedía el aspecto petrificado de los fósiles?

‘Agua petrificante’: evidencia de mineralizaciones rápidas en minas.

Teoría corpuscular de la materia: similar al atomismo, pero los corpúsculos en principio podían dividirse, de modo que alguna sustancia podría penetrar en los materiales y modificar su estructura interna.

De ahí la idea de los alquimistas en transmutar cualquier metal en oro.

[Tovar & Barroso \(2014\)](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVII (Inglaterra)

La obra de Stensen traducida al inglés por Henry Oldenburg  
(Secretario de la Royal Society)

Esta sociedad (líder **Robert Hooke**) debatió el origen orgánico  
de los fósiles (50 años desde 1660):

- Estudio de la Biblia.
- Observación de los fósiles.

Robert Hooke. Crédito imagen: [Rita Greer](#)





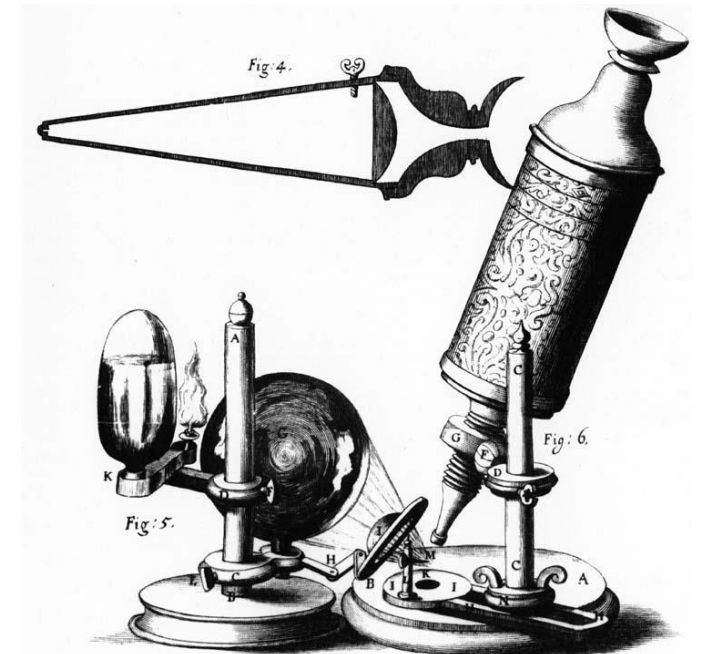
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVII (Inglaterra)

### Robert Hooke (1635-1703).

- Inconcebible asumir que los fósiles no tuvieran propósito.
- Su posición se explica por acción de terremotos, levantamientos y hundimientos de tierra.
- En 1665 publicó el libro *Micrographía*: palabra célula y primer estudio de animales, plantas y fósiles (xilópalo y moluscos) bajo el microscopio.

Crédito imagen: [Creative commons](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Robert_Hooke_micrometer.jpg)





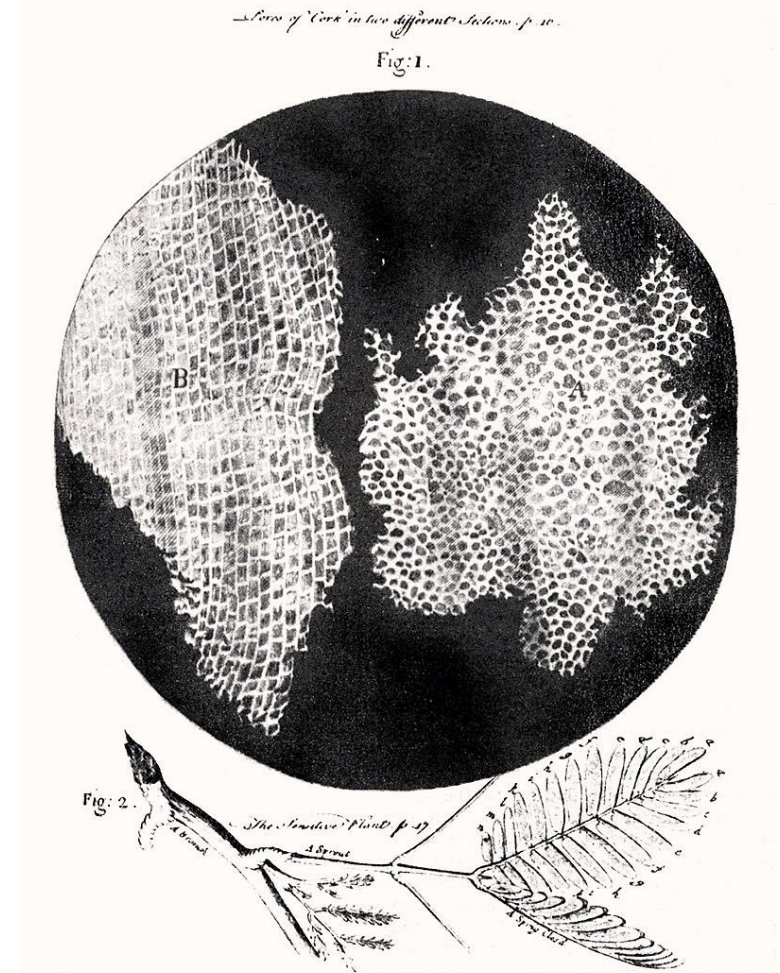
¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVII (Inglaterra)**

**Robert Hooke (1635-1703).**

- Inconcebible asumir que los fósiles no tuvieran propósito.
- Su posición se explica por acción de terremotos, levantamientos y hundimientos de tierra.
- En 1665 publicó el libro *Micrographía*: palabra célula y primer estudio de animales, plantas y fósiles (xilópalo y moluscos) bajo el microscopio.

Crédito imagen: [Creative commons](#)







¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVII (Inglaterra)

### Robert Hooke (1635-1703).

- Inconcebible asumir que los fósiles no tuvieran propósito.
- Su posición se explica por acción de terremotos, levantamientos y hundimientos de tierra.
- En 1665 publicó el libro *Micrographía*: palabra célula y primer estudio de animales, plantas y fósiles (xilópalo y moluscos) bajo el microscopio.

Crédito imagen: [© Shutterstock](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVII (Inglaterra)

### Robert Hooke (1635-1703).

- Inconcebible asumir que los fósiles no tuvieran propósito.
- Su posición se explica por acción de terremotos, levantamientos y hundimientos de tierra.
- En 1665 publicó el libro *Micrographía*: palabra célula y primer estudio de animales, plantas y fósiles (xilópalo y moluscos) bajo el microscopio.

Crédito imagen: © [Welcomeimages](https://www.welcomeimages.com/)





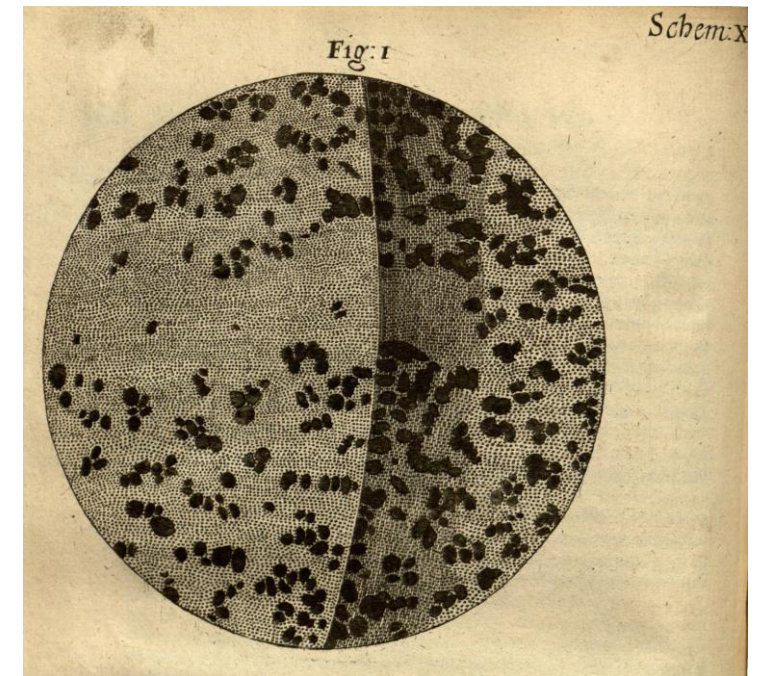
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVII (Inglaterra)

### Robert Hooke (1635-1703).

- Inconcebible asumir que los fósiles no tuvieran propósito.
- Su posición se explica por acción de terremotos, levantamientos y hundimientos de tierra.
- En 1665 publicó el libro *Micrographía*: palabra célula y primer estudio de animales, plantas y fósiles (xilópalo y moluscos) bajo el microscopio.

Crédito imagen: [@ biodiversitylibrary](https://www.biodiversitylibrary.org/)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVII (Inglaterra)

**Robert Hooke** (1635-1703).

- Inconcebible asumir que los fósiles no tuvieran propósito.
- Su posición se explica por acción de terremotos, levantamientos y hundimientos de tierra.
- En 1665 publicó el libro *Micrographía*: palabra célula y primer estudio de animales, plantas y fósiles (xilópalo y moluscos) bajo el microscopio.

Otros británicos con ideas contrapuestas (**Martin Lister**) o intermedias (**John Ray, John Woodward**).





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVIII

El debate perdió fuerza en Inglaterra.

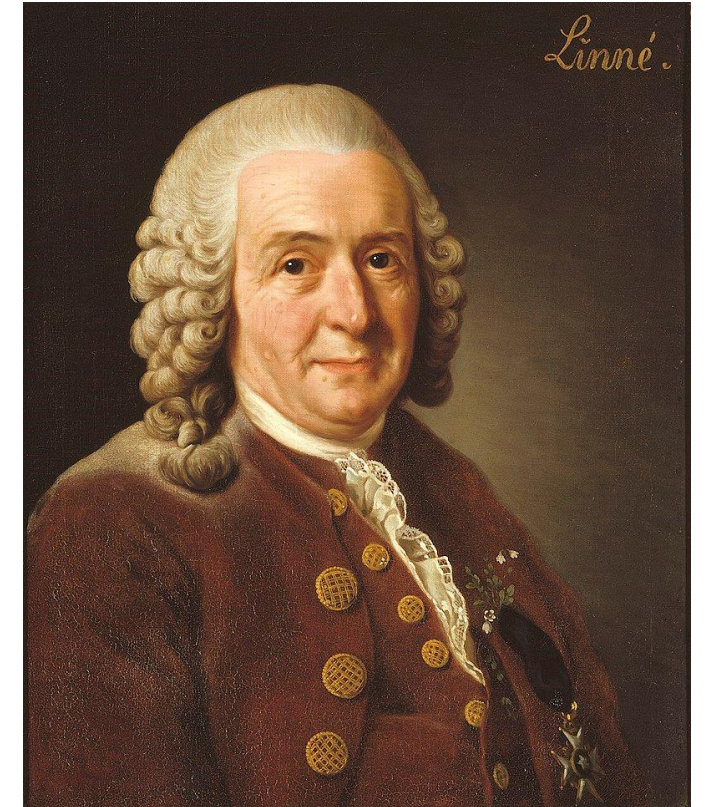
Teología natural como aparato ideológico del protestantismo inglés. Especies extintas implica imperfección del creador.

Muchos naturalistas todavía atribuían la distribución de los fósiles a la acción de un diluvio único.

A mediados de este siglo XVIII consenso extendido sobre el origen orgánico de los fósiles.

Carl Linnæus (1735): *Systema Natura*. Clasificación de los seres vivos o taxonomía y nomenclatura binomial.

Carl Linnæus. Crédito imagen: [Creative commons](#)







¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVIII

A final del siglo XVIII -> Teoría del origen de la Tierra desde estado incandescente y origen orgánico de los fósiles (en base a ideas de Descartes, Stenon, Hooke, etc.):

- Materiales sin fósiles previos al Diluvio (primario).
- Materiales del diluvio serian fosilíferos (secundario).
- Materiales aluviales no consolidados (terciarios).

Idea de que la Tierra debía tener una edad mucho mayor (Conde de Buffon, 1707-1788: decenas o cientos de miles de años).

Conde de Buffon. Crédito imagen: [Creative commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX**

Posiciones frente al cambio orgánico:



¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX**

Posiciones frente al cambio orgánico:

Catastrofismo vs Uniformismo



¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX**

Posiciones frente al cambio orgánico:

Catastrofismo vs Uniformismo

Fijismo vs Transformismo



¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX**

Posiciones frente al cambio orgánico:

Catastrofismo vs Uniformismo

Fijismo vs Transformismo

Direccional vs Estacionario





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX**

Posiciones frente al cambio orgánico:

Catastrofismo vs Uniformismo

Fijismo vs Transformismo

Direccional vs Estacionario

Ambientalista vs Internalista



¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX**

Posiciones frente al cambio orgánico:

Catastrofismo vs Uniformismo

Fijismo vs Transformismo

Direccional vs Estacionario

Ambientalista vs Internalista

Gradual vs Saltacionista

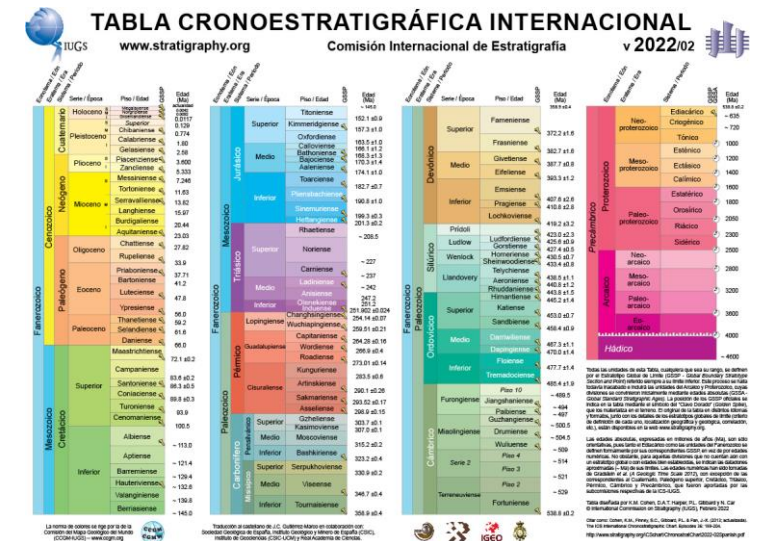


¿Cuándo surge la paleobiología?

### Siglo XVIII y principios del siglo XIX

Durante este siglo también se establecen las divisiones mayores de la Historia de la Tierra y de la vida: las Eras Paleozoica, Mesozoica y Cenozoica, y sus subdivisiones principales.

Los fósiles son reconocidos como los marcadores principales de los hitos temporales.



Crédito imagen: [ICS](https://www.stratigraphy.org/)



¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX (París)**

**Georges Cuvier (1769-1832).**

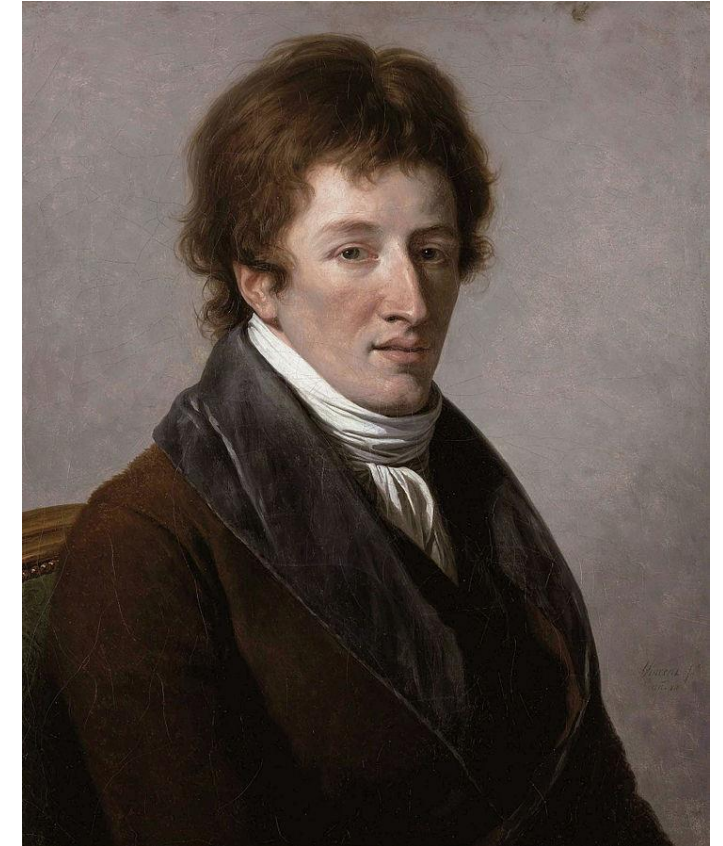
Profesor de Anatomía en el Musée National d'Historie Naturelle.

Reconoce que las especies se extinguen: estudio de elefantes actuales, mamuts y mastodontes (no formas intermedias).

Causas **catastróficas**: 'revolución del globo' repentina y generalizada (inspirado en la Revolución Francesa)

Aumento del nivel del mar (suficiente para ahogar las especies pero no para desplazarlas).

Georges Cuvier. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX (París)**

**Georges Cuvier (1769-1832).**

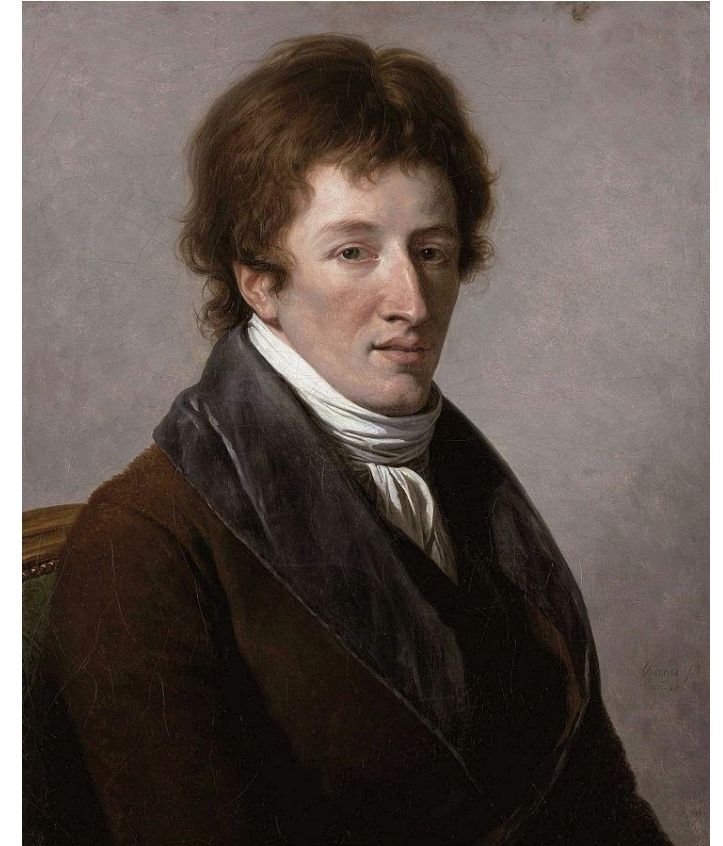
Junto con Alexandre Brongniart constatan que las formaciones superpuestas difieren en contenido fósil.

Propone que las especies extintas serian reemplazadas por otras funcionalmente similares. Extinción y originación.

Necesidad para explicar que produce las nuevas especies.

Fundamento para Creaciones sucesivas.

Georges Cuvier. Crédito imagen: [Creative Commons](#)







¿Cuándo surge la paleobiología?

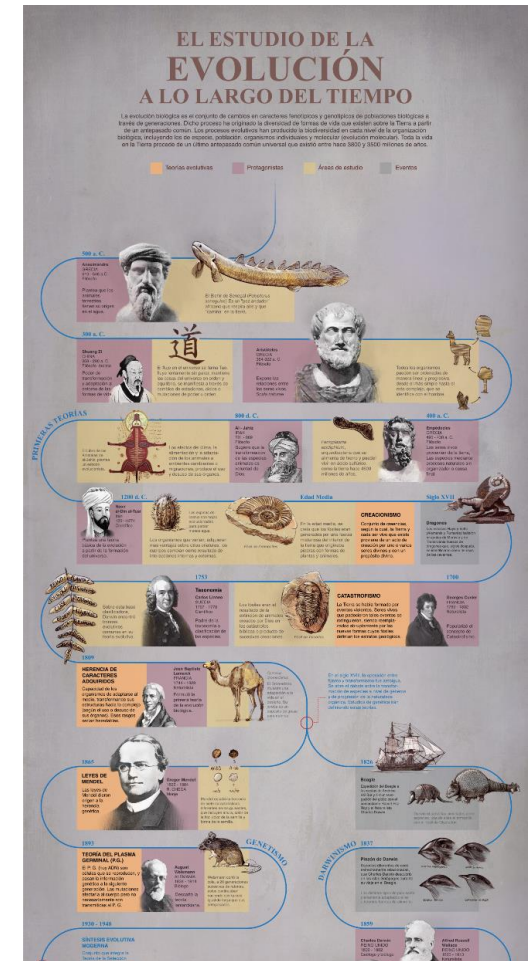
## Siglo XVIII y principios del siglo XIX (París)

### Jean Baptiste Lamarck (1744-1829).

Si bien la idea de la evolución biológica ha existido desde épocas remotas y en diferentes culturas la teoría moderna no se estableció hasta llegados los siglos XVIII y XIX.

- Filósofos griegos de la antigüedad (Anaximandro): animales acuáticos dieron origen a los terrestres.
- Antiguos pensadores chinos (Zhuangzi): las formas de vida tienen una habilidad innata para adaptarse.
- Filósofos taoístas niegan inmutabilidad de las especies.
- Ideas evolutivas en la sociedad musulmana (siglo IX Al-Jahiz y siglo XIII Nasir al-Din al-Tusi).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

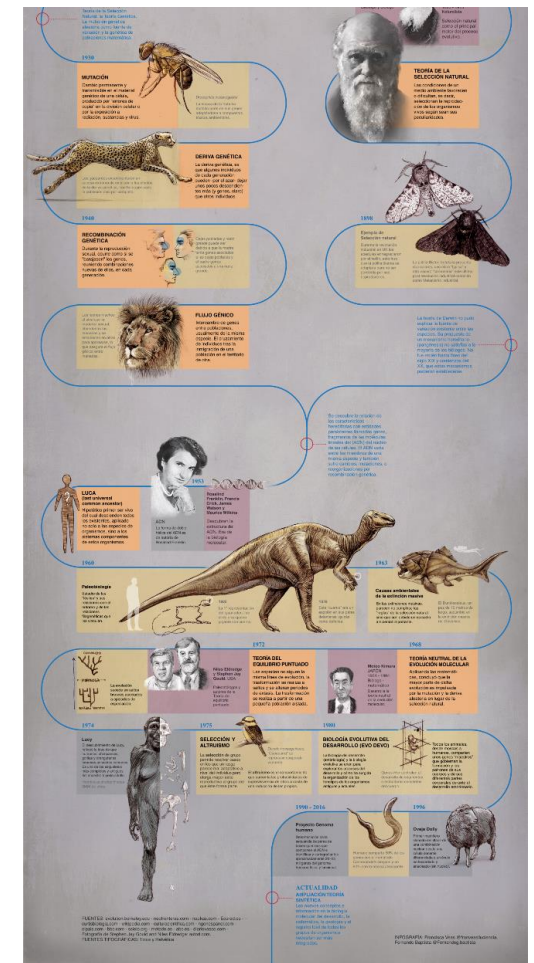
## Siglo XVIII y principios del siglo XIX (París)

Jean Baptiste Lamarck (1744-1829).

Si bien la idea de la evolución biológica ha existido desde épocas remotas y en diferentes culturas la teoría moderna no se estableció hasta llegados los siglos XVIII y XIX.

- Filósofos griegos de la antigüedad (Anaximandro): animales acuáticos dieron origen a los terrestres.
- Antiguos pensadores chinos (Zhuangzi): las formas de vida tienen una habilidad innata para adaptarse.
- Filósofos taoístas niegan inmutabilidad de las especies.
- Ideas evolutivas en la sociedad musulmana (siglo IX Al-Jahiz y siglo XIII Nasir al-Din al-Tusi).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX (París)**

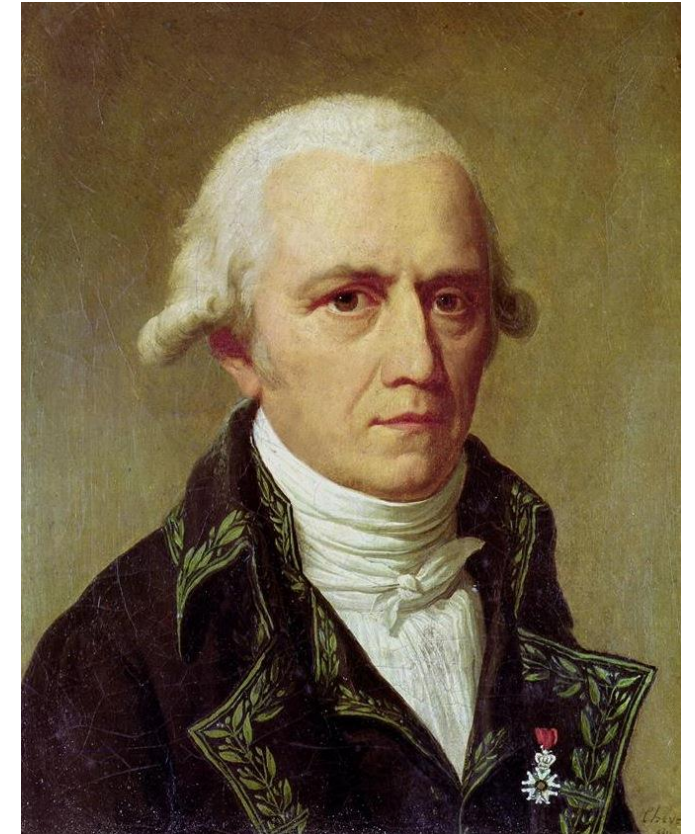
**Jean Baptiste Lamarck (1744-1829).**

Una de las primeras hipótesis evolutivas: los animales cambiaban su forma al reaccionar a los cambios ambientales.

Los animales evolucionaban hacia arriba en una 'escalera de la vida'.

Los fósiles constituían formas intermedias y la extinción no jugaba ningún papel en este esquema.

Jean Baptiste Lamarck . Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX (París)**

**Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844).**

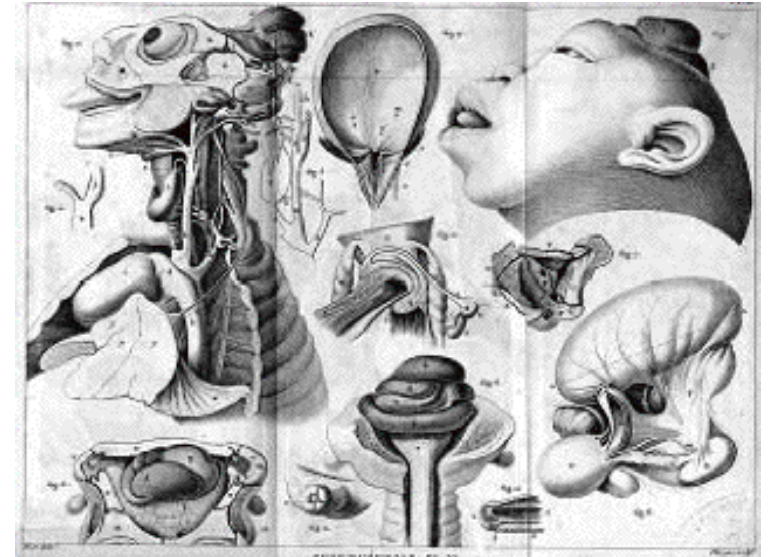
Discípulo de Cuvier. Al principio adopta una postura fijista.

Más tarde postura transformista donde las especies se transformarían como consecuencia de cambios ambientales ligados al enfriamiento terrestre (inspirado por Lamarck).

Busca evidencias en el desarrollo embrionario.

Apoya la unidad del plan corporal de los animales (teoría de los análogos y el principio de las conexiones).

Geoffroy Saint-Hilaire. Crédito imagen: [Creative Commons](#)







¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX (Gran Bretaña)**

**William Smith (1769-1839).**

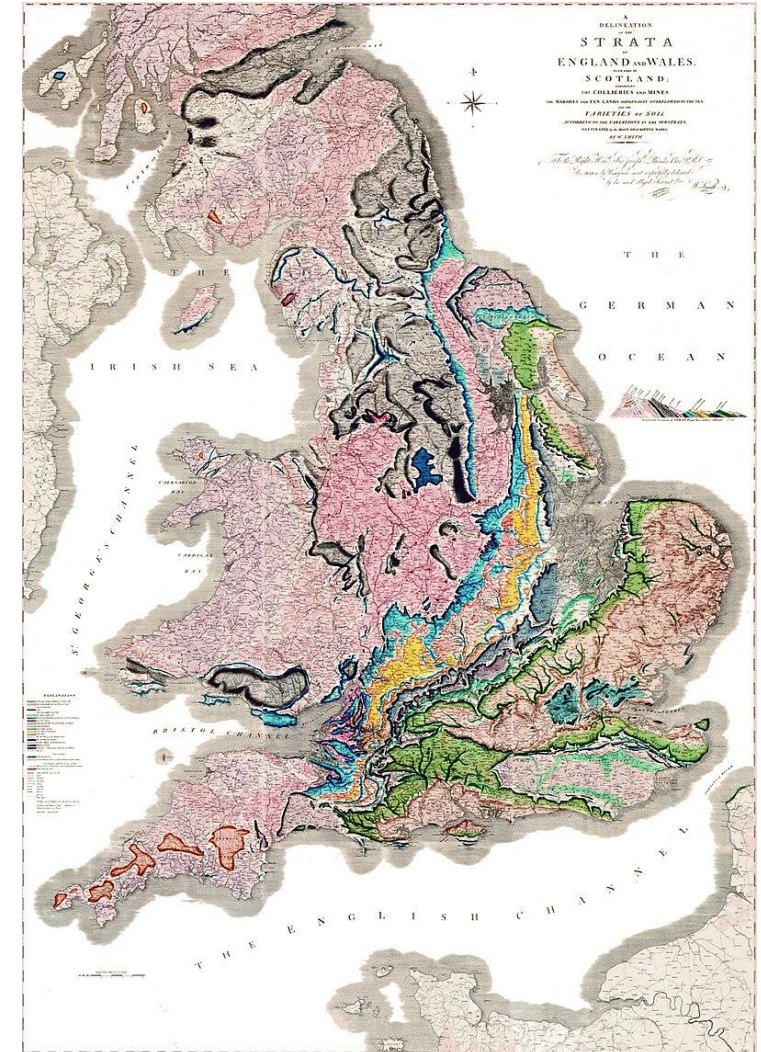
Padre de la geología inglesa.

Importantes contribuciones demostrando que los fósiles son mejores indicadores de los estratos que la litología.

Mapa geológico de Inglaterra y gales.

La Geological Society desplazó al Museo de París como el foro principal de debates paleontológicos (personajes como Murchison, Parkinson, etc.).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)







¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX (Gran Bretaña)**

**William Buckland (1784-1856).**

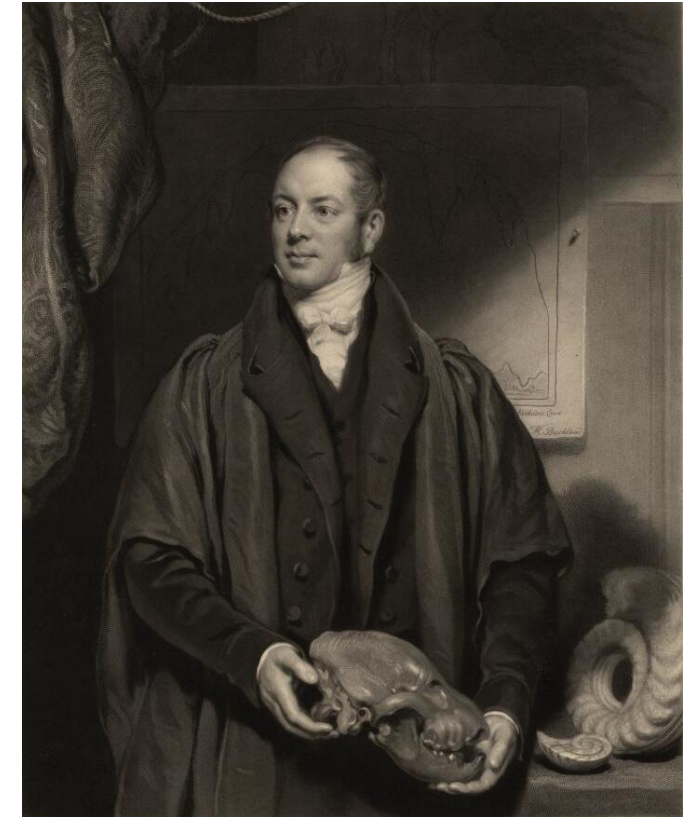
Pero la influencia de Cuvier también fue todavía muy fuerte.

Traducción al inglés de su obra asociada a la cronología bíblica. Consecuencia: inclinación teológica de muchos geólogos británicos posteriores.

Principal defensor de la teoría del Diluvio en Gran Bretaña.

Progresionismo -> Formas imperfectas son reemplazadas por formas mejoradas.

William Buckland. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX (Gran Bretaña)**

**Charles Lyell (1797-1875).**

Pupilo de Buckland y padre del 'uniformismo'.

Ninguna evidencia de que la vida, el clima, los ambientes y los procesos geológicos alguna vez hubiesen sido distintos a los actuales.

No había señales de progresión en el registro fósil. Negó que los fósiles fueran formas inferiores a las actuales.

Charles Lyell. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

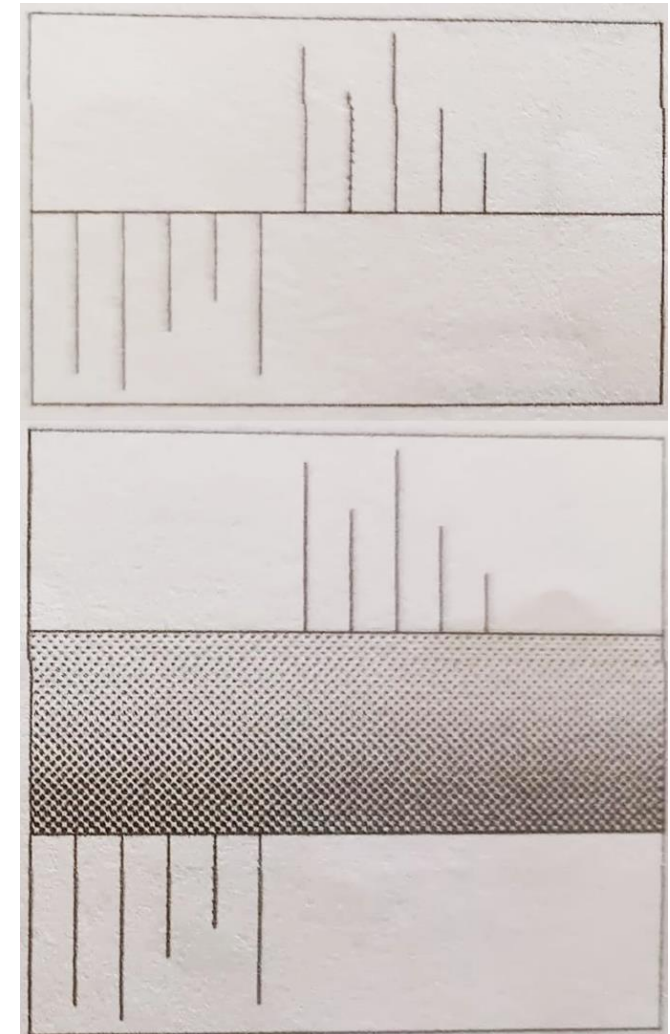
**Siglo XVIII y principios del siglo XIX (Gran Bretaña)**

**Charles Lyell (1797-1875).**

Ausencia de sedimentación continua para explicar las 'catástrofes'.

Creencias religiosas debían mantenerse al margen del estudio de la geología.

Crédito imagen: Miquel de Renzi





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XVIII y principios del siglo XIX (Gran Bretaña)**

**Charles Lyell (1797-1875).**

Registro fósil incompleto.

‘Principles of Geology’ de Lyell (1830-1833) -> Gran influencia para Darwin.

Al regresar del viaje del Beagle, Darwin entablo amistad con el y le facilitó el acceso a la Geological Society.

Charles Lyell. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XVIII y principios del siglo XIX (Gran Bretaña)

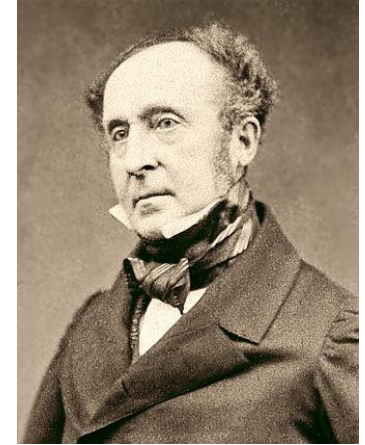
**Charles Lyell (1797-1875).**

Las ideas del uniformismo (Tierra estacionaria) se tambalearon con el estudio de materiales por debajo del Carbonífero.

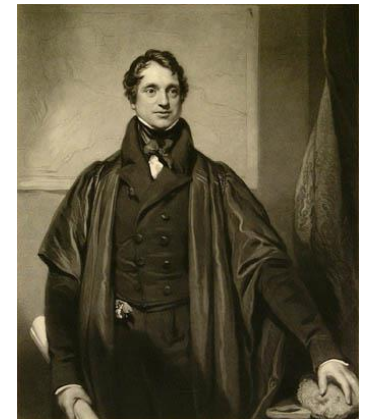
El Silúrico (Murchinson) se caracterizaba por fauna cálida y ausencia de plantas.

El Cámbrico (Sedgwick) se caracterizaba por organismos bastante complejos que contradecían un ritmo de cambio uniforme.

Roderick Murchison. Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Adam Sedgwick. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





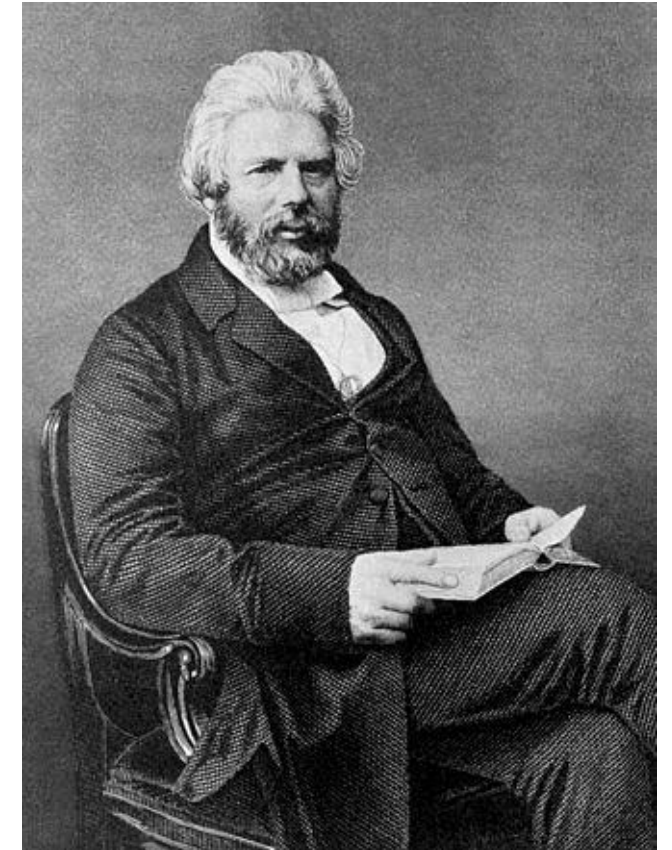


¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XIX**

**Robert Chambers (1802-1871).** Dios podría no estar detrás del origen de las especies (obra anónima).

Robert Chambers. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





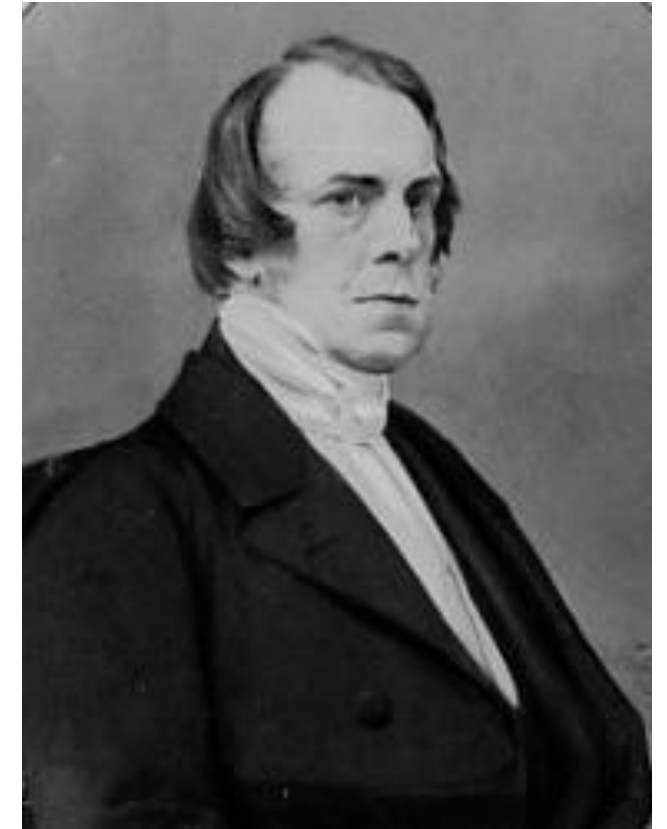
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XIX

**Robert Chambers** (1802-1871). Dios podría no estar detrás del origen de las especies (obra anónima).

**Heinrich Georg Bronn** (1800-1862). Predispone a los paleontólogos a entender el registro en términos de derivación de especies a partir de otras preexistentes.

Heinrich Georg Bronn. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

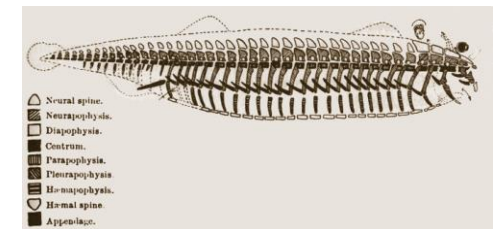
## Siglo XIX

**Robert Chambers** (1802-1871). Dios podría no estar detrás del origen de las especies (obra anónima).

**Heinrich Georg Bronn** (1800-1862). Predispone a los paleontólogos a entender el registro en términos de derivación de especies a partir de otras preexistentes.

**Richard Owen** (1804-1092). Formula la noción de homología y arquetipo o plan corporal (influenciado por Saint-Hilaire).

Richard Owen. Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Crédito imagen: [Creative Commons](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XIX

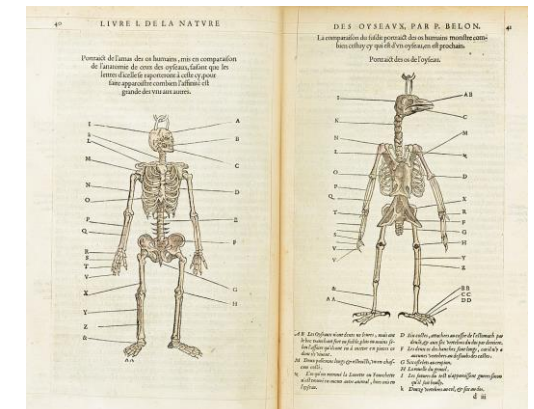
**Robert Chambers** (1802-1871). Dios podría no estar detrás del origen de las especies (obra anónima).

**Heinrich Georg Bronn** (1800-1862). Predispone a los paleontólogos a entender el registro en términos de derivación de especies a partir de otras preexistentes.

**Richard Owen** (1804-1892). Formula la noción de homología y arquetipo o plan corporal (influenciado por Saint-Hilaire).

Correspondencias entre órganos y estructuras eran conocidas de mucho antes (e.g., Pierre Belon en el S.XVI).

Pierre Belon. Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Crédito imagen: [Creative Commons](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

## **Siglo XIX**

En definitiva, emergen los elementos para la comprensión evolutiva de la vida:

- Homologías o correspondencias.
- Parecidos embrionarios.
- Registro fósil.





¿Cuándo surge la paleobiología?

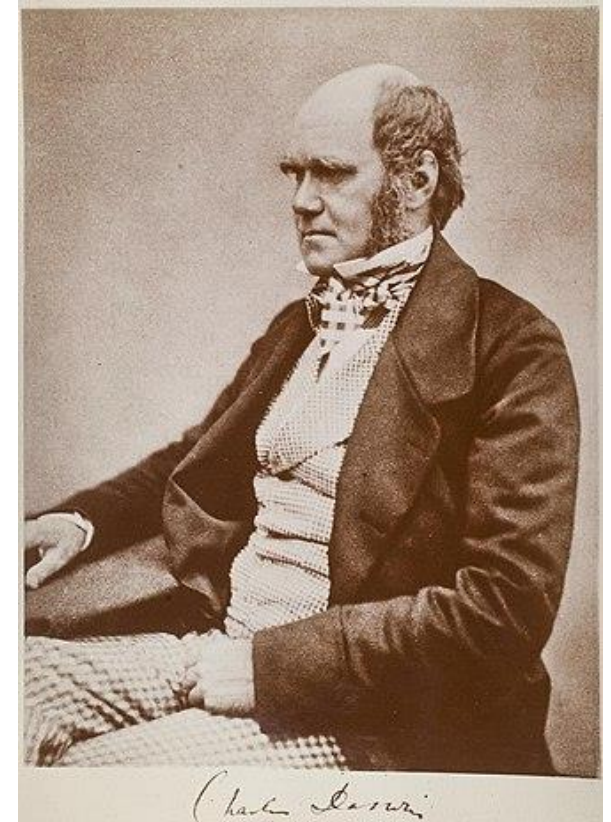
## Siglo XIX. Los datos de Darwin

**Darwin y el Beagle (1831-1836).** Datos biogeográficos, ecológicos y sistemáticos.

Observaciones geológicas bajo el concepto de la uniformidad de Lyell.

Afina bien sus argumentos para responder 'por que' y 'como' unas especies se derivan en otras por modificación, sin caer en explicaciones superficiales como Chambers.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

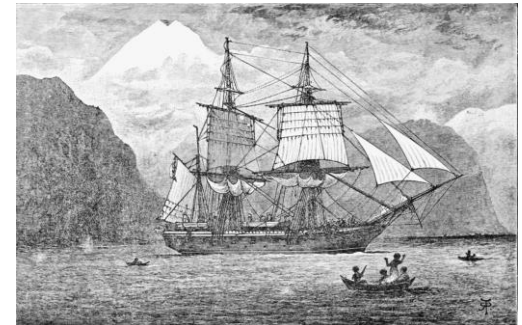
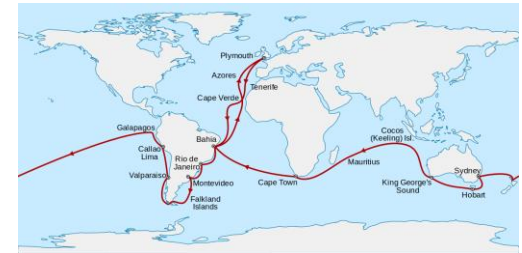
## Siglo XIX. Los datos de Darwin

**Darwin y el Beagle (1831-1836).** Datos biogeográficos, ecológicos y sistemáticos.

Observaciones geológicas bajo el concepto de la uniformidad de Lyell.

Afina bien sus argumentos para responder 'por que' y 'como' unas especies se derivan en otras por modificación, sin caer en explicaciones superficiales como Chambers.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Crédito imagen: [Creative Commons](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

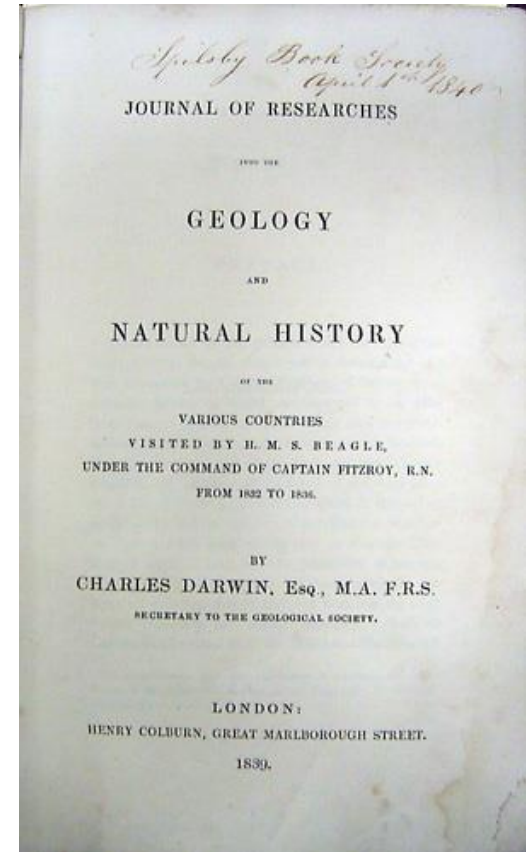
## Siglo XIX. Los datos de Darwin

**Darwin y el Beagle (1831-1836).** Datos biogeográficos, ecológicos y sistemáticos.

Observaciones geológicas bajo el concepto de la uniformidad de Lyell.

Afina bien sus argumentos para responder 'por que' y 'como' unas especies se derivan en otras por modificación, sin caer en explicaciones superficiales como Chambers.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XIX. Argumentos en 'El Origen de las Especies' (1859).

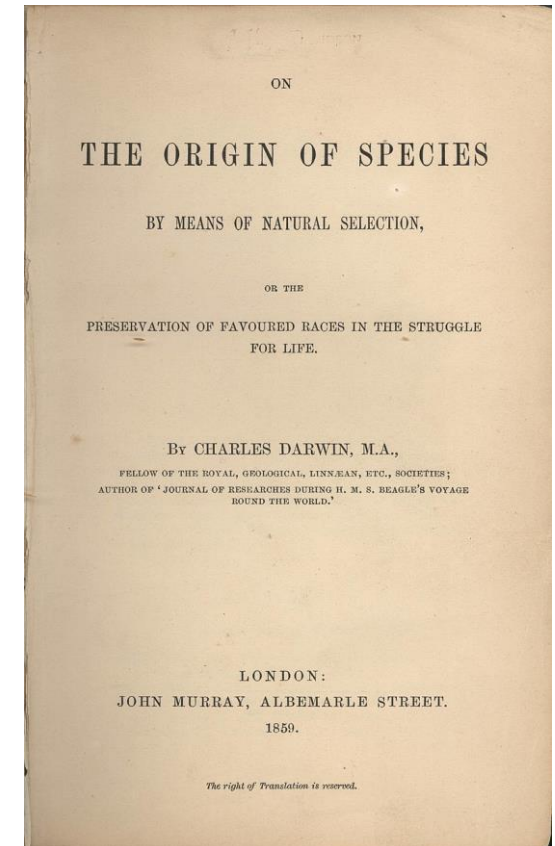
- **Selección artificial** (conocida por agricultores y ganaderos).
- **Limitación de los recursos** y su influencia en la demografía humana (influenciado por las ideas de Thomas Malthus).

En un mundo donde los recursos son **limitados**, la naturaleza **selecciona** para reproducirse aquellos organismos que son capaces, por sus características, de utilizar esos recursos ventajosamente.

Estas características y su eficacia varían de un organismo a otro y serían **heredables**.

Por analogía: **Selección natural**.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XIX. Darwin, la uniformidad y el registro fósil.

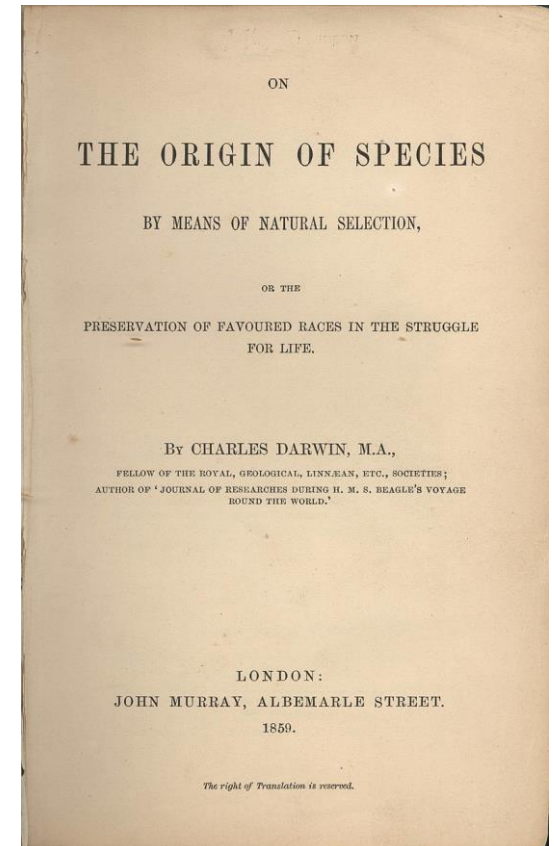
Una naturaleza uniforme exigiría una transformación a pasos imperceptibles y que se sucedan muy lentamente.

Los procesos de selección natural cumplen ambas características.

Esto hace que vea el registro fósil mas como una evidencia en contra que a favor de sus ideas.

Además, las tasas que implicaría la uniformidad parecían incompatibles con la geofísica del momento (se estimaba que la Tierra tendría una edad de unos 98 m.a.).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)







¿Cuándo surge la paleobiología?

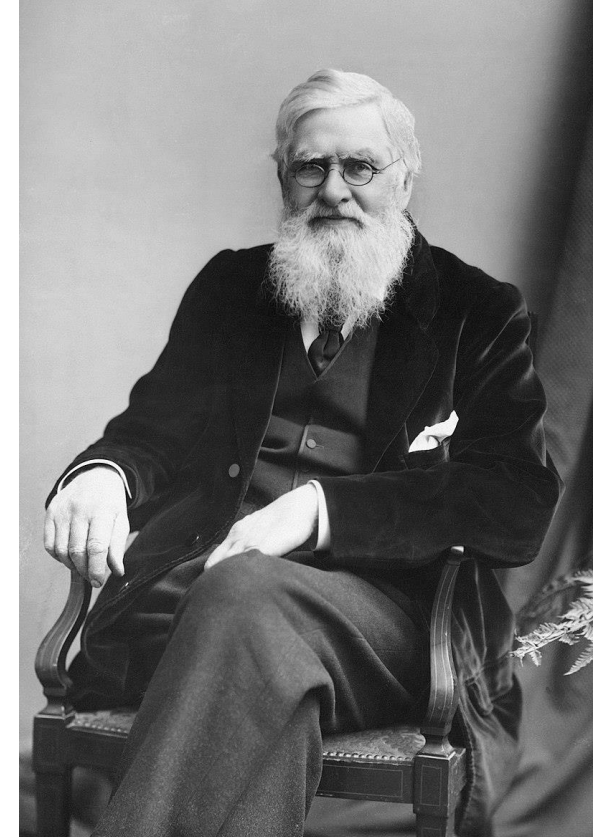
**Siglo XIX. Alfred Russel Wallace (1823-1913).**

Naturalista de origen gales.

El principio de la selección natural fue concebido de forma independiente por Charles Darwin y Alfred Russel Wallace.

Sus contribuciones fueron más importantes de lo que usualmente se suele reconocer, tanto que se ha propuesto la frase "el mecanismo de Darwin/Wallace de la selección natural" para reconocer la importancia del "segundo Darwin".

Alfred Russel Wallace. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XIX. Alfred Russel Wallace (1823-1913).**

Naturalista de origen gales.

El principio de la selección natural fue concebido de forma independiente por Charles Darwin y Alfred Russel Wallace.

Sus contribuciones fueron más importantes de lo que usualmente se suele reconocer, tanto que se ha propuesto la frase "el mecanismo de Darwin/Wallace de la selección natural" para reconocer la importancia del "segundo Darwin".

**Al-Jahiz.** Postula una argumentación similar ya en el S. IX: 'El libro de los animales' (Ver [Alvarez, 2007](#)).



Al-Jahiz. Crédito imagen: [Creative Commons](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XIX. Alfred Russel Wallace (1823-1913).**

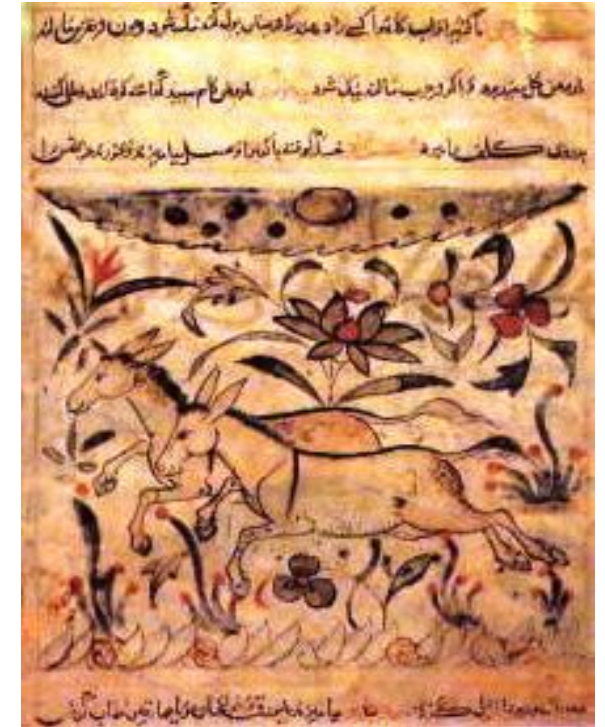
Naturalista de origen gales.

El principio de la selección natural fue concebido de forma independiente por Charles Darwin y Alfred Russel Wallace.

Sus contribuciones fueron más importantes de lo que usualmente se suele reconocer, tanto que se ha propuesto la frase "el mecanismo de Darwin/Wallace de la selección natural" para reconocer la importancia del "segundo Darwin".

**Al-Jahiz.** Postula una argumentación similar ya en el S. IX: 'El libro de los animales' (Ver [Alvarez, 2007](#)).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)







¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XIX. ¿Cómo reciben los paleontólogos la idea de la evolución?**

**Thomas Henry Huxley (1825-1895) anima a Darwin a encontrar formas transicionales en el registro fósil por encima del nivel de especie.**

- *Archaeopteryx* de Solnhofen (Alemania).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





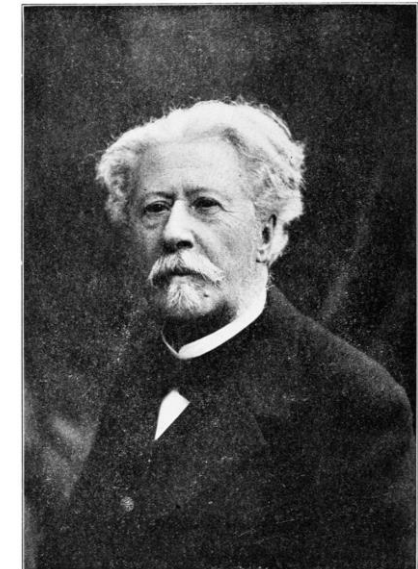
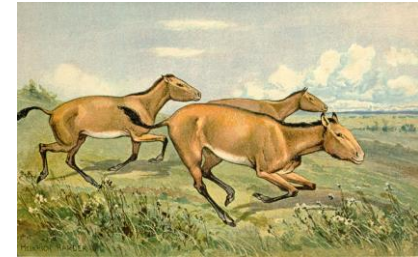
¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XIX. ¿Cómo reciben los paleontólogos la idea de la evolución?**

**Thomas Henry Huxley (1825-1895) anima a Darwin a encontrar formas transicionales en el registro fósil por encima del nivel de especie.**

- *Archaeopteryx* de Solnhofen (Alemania).
- Albert Gaudry descubre *Hipparion* en el Mioceno superior (forma transicional entre équidos del Eoceno de Paris y los pleistocenos) -> Una de las primeras interpretaciones evolutivas a partir de fósiles.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Albert Gaudry. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





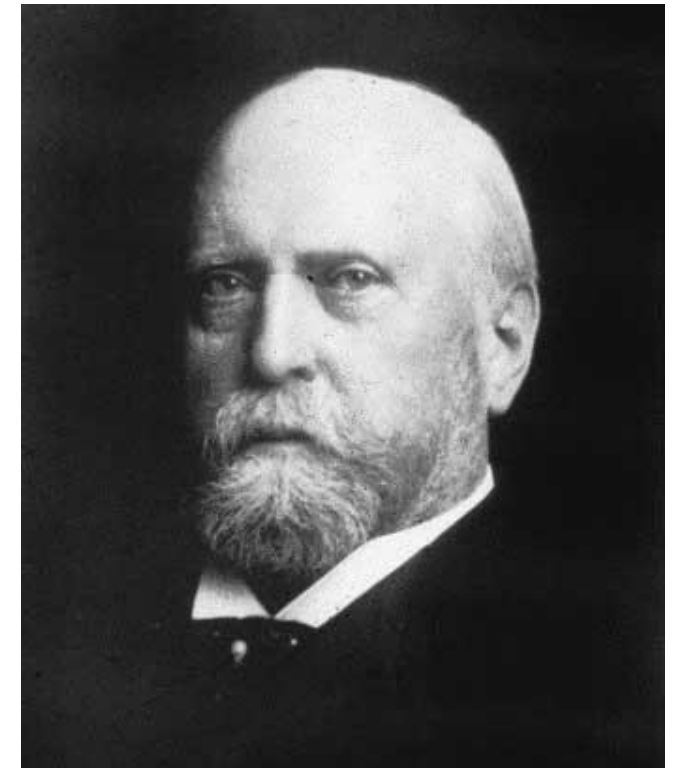
¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XIX. ¿Cómo reciben los paleontólogos la idea de la evolución?**

**Thomas Henry Huxley (1825-1895) anima a Darwin a encontrar formas transicionales en el registro fósil por encima del nivel de especie.**

- *Archaeopteryx* de Solnhofen (Alemania).
- Albert Gaudry descubre *Hipparion* en el Mioceno superior (forma transicional entre équidos del Eoceno de Paris y los pleistocenos) -> Una de las primeras interpretaciones evolutivas a partir de fósiles.
- Othniel Charles Marsh estudia équidos americanos y encuentra multitud de formas intermedias y postula hipótesis paleobiogeográficas.

Othniel Charles Marsh. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XIX. ¿Cómo reciben los paleontólogos la idea de la evolución?**

**Transiciones entre especies**

Se creía que el registro sería tan imperfecto que nunca se encontrarían. Pero:

- Formas transicionales entre moluscos de agua dulce del terciario (Melchior Neumayr).
- Cambios graduales entre especies de *Micraster* del Cretácico (Meyer).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XIX. ¿Cómo reciben los paleontólogos la idea de la evolución?**

**Transiciones entre fila**

Se pensaba que el registro de los posibles antepasados se había eliminado por el metamorfismo de los estratos precámbricos.

Además, ni la anatomía comparada ni la embriología permitían pensar que existieran estas transiciones.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)

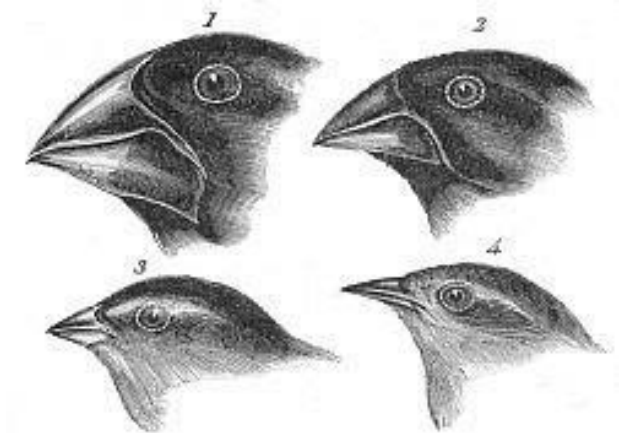


¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XIX

Surge en este momento el concepto de **radiación adaptativa** ante el estudio de la diversificación morfológica de los placentarios en un intervalo temporal muy corto en el Cenozoico.

Crédito imagen: [Creative Commons](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)



1. *Geospiza magnirostris*      2. *Geospiza fortis*  
3. *Geospiza parvula*        4. *Certhidea olivacea*

**Pinzones de las islas Galápagos**



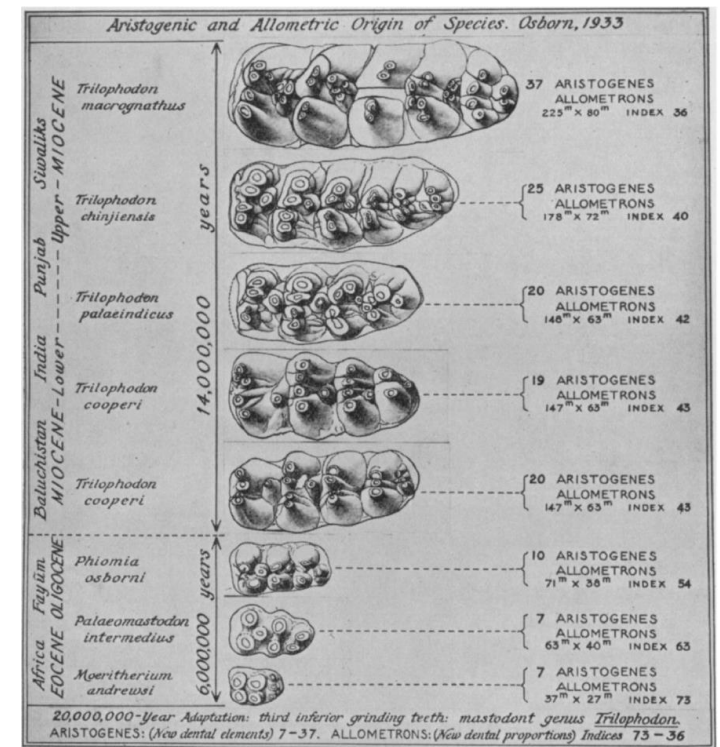
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XIX

Pero también se tiran varias **pedras contra el tejado**:

- La visión de la evolución desde un punto de vista direccional (hacia una mejora) e internalista (independiente del medio).
- La **aristogénesis** de Henry Fairfield Osborn (ideas ontogenéticas): Los aristogenes (entidades fisicoquímicas en el genoplasma inducirían novedad evolutiva).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)







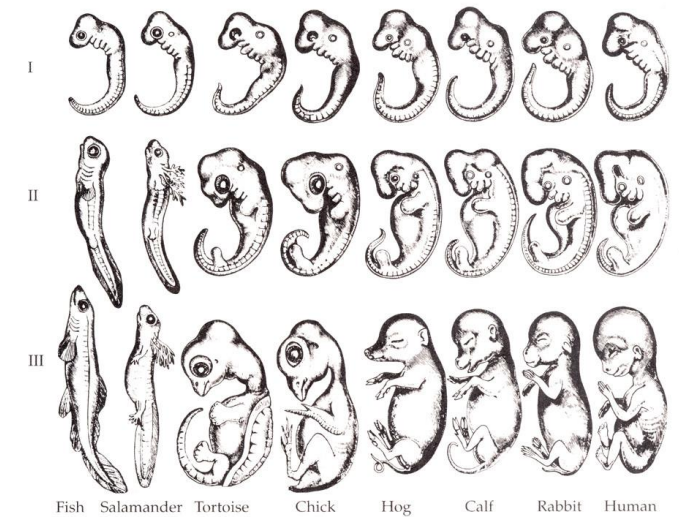
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XIX

Pero también se tiran varias **pedras contra el tejado**:

- La idea de que **la ontogenia recapitula la filogenia** de Ernst Haeckel.
- Graves consecuencias:
  - Los fósiles no son necesarios para interpretar filogenias.
  - Se pierde la mejor corriente de estudio funcional y ecológico desarrollada hasta el momento (Cuvier, Gaudry, etc.).
  - Los arquetipos de Owen tienen una realidad material (e.g., larvas), pero esto es falso.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XIX. Aplicación industrial de la paleontología.

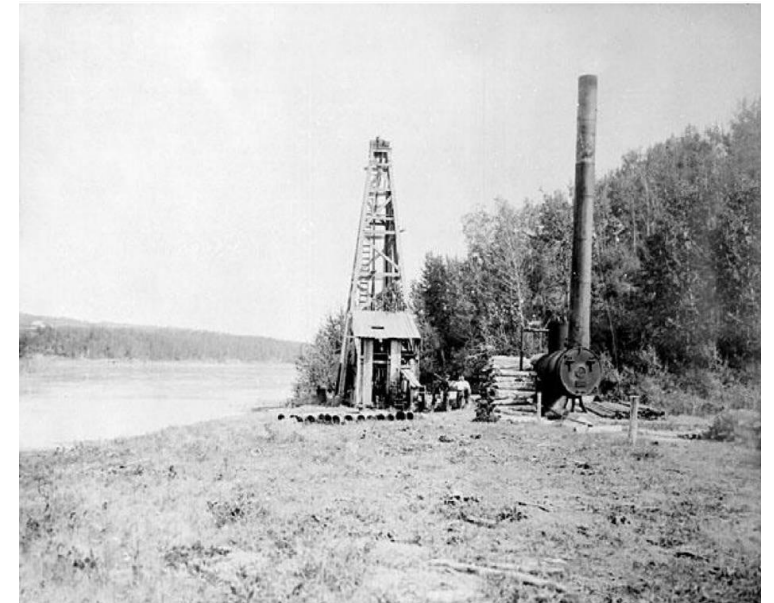
En el último cuarto de siglo se aplica el registro fósil en prospecciones de carbón y petróleo:

- Solo en términos de datación (no biológicos) y no aporta conocimiento (procedimiento sistemático).
- Además los 'descubrimientos' no son comunicados.

Como consecuencia los expertos en microfósiles 'ganan terreno' (presentes en todas las capas) y los expertos en macrofósiles son expulsados (sobrepasan el tamaño de los tubos de sondeo).

Las instituciones de investigación básica los recuperan.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XX. Othenio Abel (1875 - 1946).** Ver [Kutschera \(2007\)](#).

Uno de los fundadores de la Paleobiología.

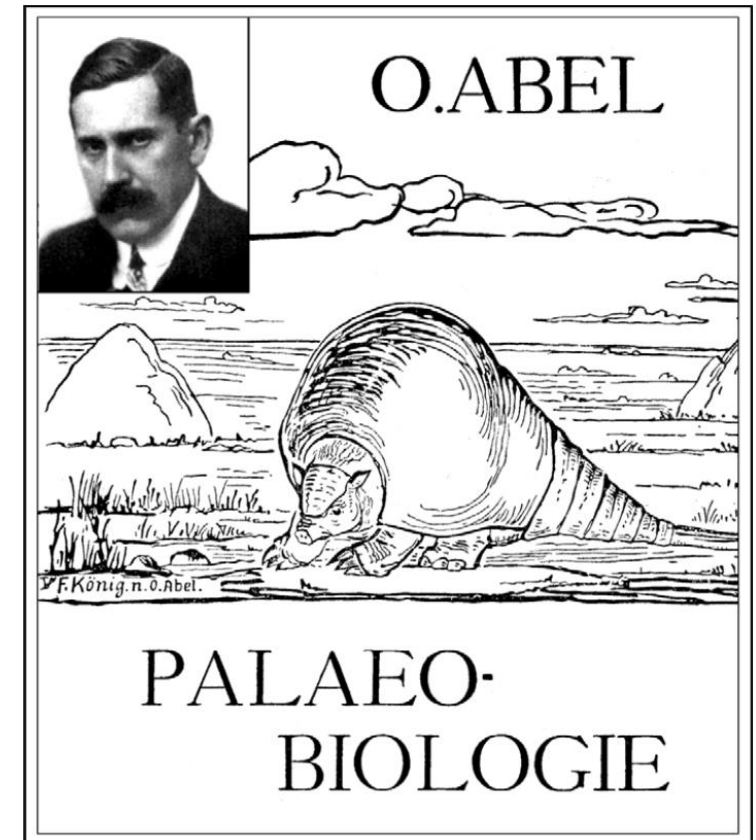
Paleontólogo austrohúngaro nacido en Viena.

Introduce el término 'Paleobiología' en su libro 'Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere' (Principios de la paleobiología de los vertebrados).

En su libro dice: “para la rama de las ciencias naturales que pretende dilucidar las adaptaciones de los organismos fósiles y su modo de vida, yo introduzco el término ‘paleobiología’”, y al mismo tiempo incluía para el también “la dilucidación de las relaciones filogenéticas”.

Estas ideas iban a contracorriente en su época y asienta las bases de la paleobiología moderna.

Othenio Abel. [Kutschera \(2007\)](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. La evolución después de Darwin

Pasaron casi 80 años hasta que la mayoría de los biólogos adoptaron la selección natural como la principal fuerza moldeadora en la evolución orgánica en oposición a los cuatro conceptos alternativos y muy populares en la época:

- Creacionismo.
  - Darwin lo descarta ya en su obra.
  - Todavía popular (e.g. Diseño inteligente).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)







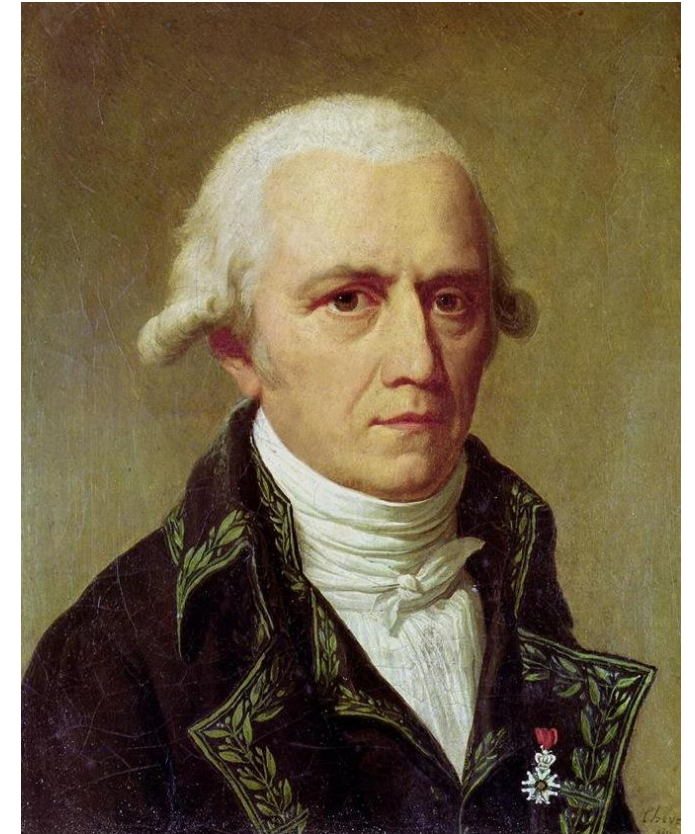
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. La evolución después de Darwin

Pasaron casi 80 años hasta que la mayoría de los biólogos adoptaron la selección natural como la principal fuerza moldeadora en la evolución orgánica en oposición a los cuatro conceptos alternativos y muy populares en la época:

- Lamarckismo.
  - Darwin acepta un modo de herencia 'lamarckiano'.
  - Las evidencias contra el efecto directo del medio ambiente no se aceptan universalmente.

Jean Baptiste Lamarck . Crédito imagen: [Creative Commons](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)







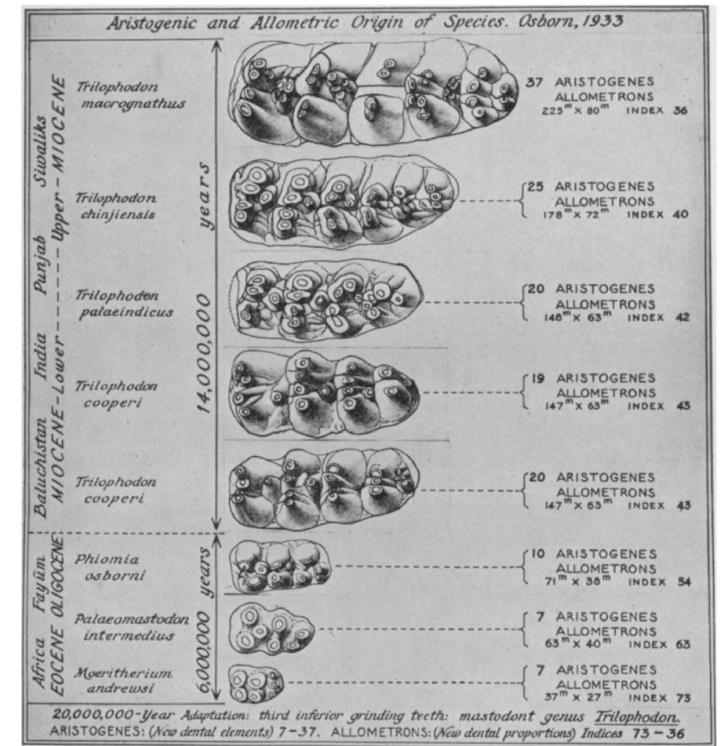
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. La evolución después de Darwin

Pasaron casi 80 años hasta que la mayoría de los biólogos adoptaron la selección natural como la principal fuerza moldeadora en la evolución orgánica en oposición a los cuatro conceptos alternativos y muy populares en la época:

- Ortogénesis.
  - Analogía equivocada entre filogenia y ontogenia.
  - Evolución hacia una perfección y complejidad cada vez mayores.
  - Estas ideas no se toman en serio a partir de los 1940s.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





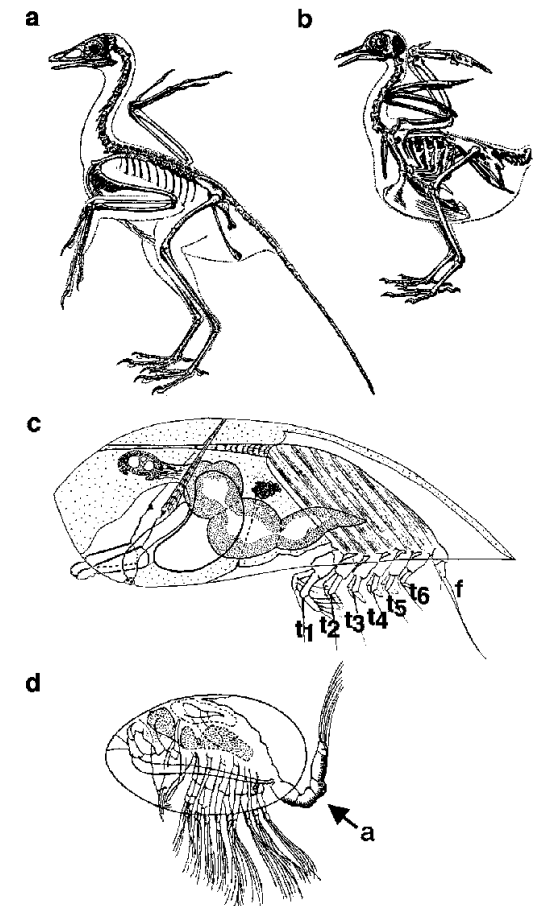
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. La evolución después de Darwin

Pasaron casi 80 años hasta que la mayoría de los biólogos adoptaron la selección natural como la principal fuerza moldeadora en la evolución orgánica en oposición a los cuatro conceptos alternativos y muy populares en la época:

- Transmutacionismo.
  - Cambios dramáticos por macromutaciones en una o dos generaciones.
  - La mayoría de las veces -> Monstruos inviables.
  - Alguna vez -> Monstruos prometedores: origen de nuevos grupos y linajes sin selección natural.
  - No se sostiene con el concepto poblacional.

[Géant et al. \(2006\)](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. La evolución después de Darwin

[Kutschera & Niklas \(2004\)](#)

El desarrollo de la teoría moderna de la evolución se puede dividir en tres etapas:

### 1. Darwinismo:

- El Origen de las Especies (1859).
- Darwin/Wallace principle of natural selection.
- Darwin (1859, 1872) aceptó el principio de Lamarck de la herencia de las características adquiridas como una fuente de variabilidad biológica -> período del pensamiento evolutivo 'Lamarck/Darwin/Wallace'.

*Theory of descent with slow and slight successive modifications (principle of evolution): One species has given birth to other and distinct species*

C. Darwin 1859/1872: Origin of Species

*Hypothesis: Overproduction, struggle for existence, natural selection, origin of new varieties and species*

C. Darwin and A. R. Wallace 1858



¿Cuándo surge la paleobiología?

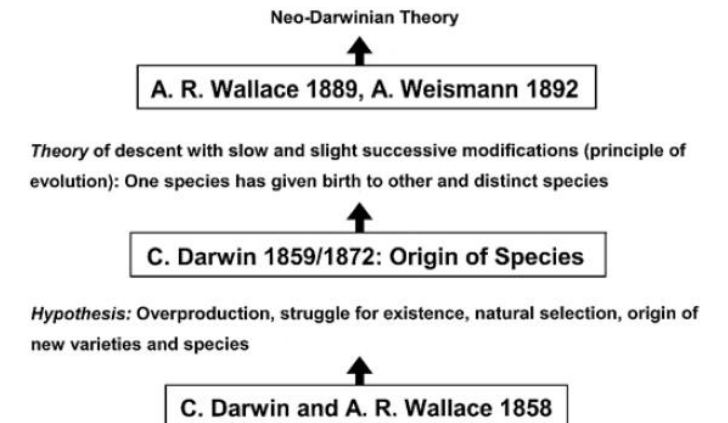
## Siglo XX. La evolución después de Darwin

[Kutschera & Niklas \(2004\)](#)

El desarrollo de la teoría moderna de la evolución se puede dividir en tres etapas:

### 2. Neo-Darwinismo:

- Weismann (1892) proporciona evidencia experimental en contra de la herencia "Lamarckiana" y postuló que la reproducción sexual (recombinación) crea en cada generación una población nueva y variable de individuos.
- Wallace (1889) popularizó el término "darwinismo" e incorporó plenamente las conclusiones novedosas de Weismann y fue por lo tanto uno de primeros defensores del neodarwinismo.





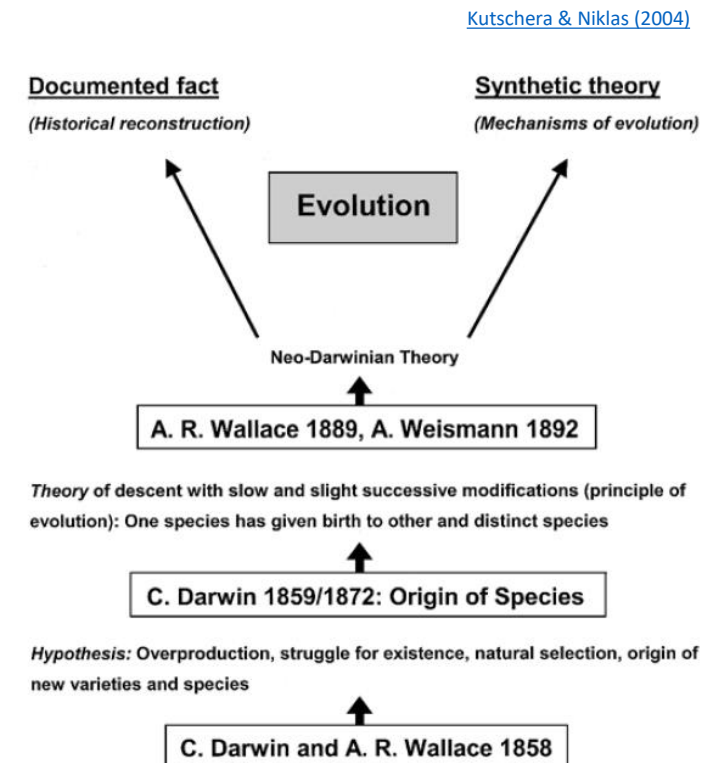
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. La evolución después de Darwin

El desarrollo de la teoría moderna de la evolución se puede dividir en tres etapas:

### 3. Síntesis:

- Este novedoso sistema de hipótesis para los procesos evolutivos se originó entre 1937 y 1950.
- Incorporó hechos de campos como la genética, la sistemática y la paleontología.
- La teoría 'neodarwiniana' no debe confundirse con la 'teoría sintética' (o "síntesis neodarwiniana").







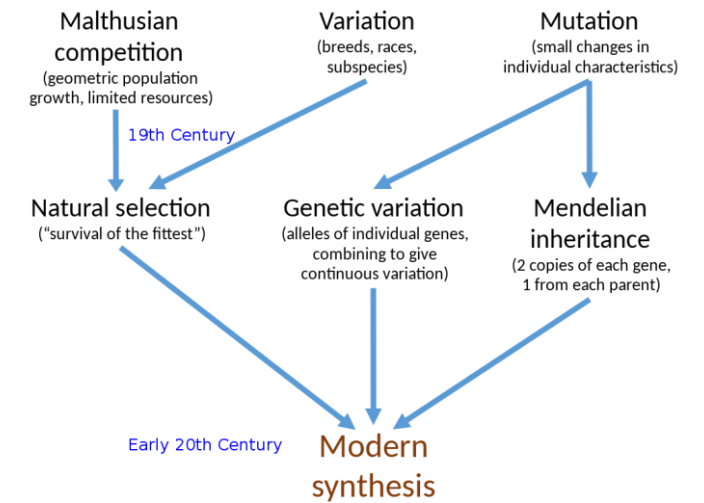
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. La síntesis evolutiva.

La “síntesis evolutiva” fue un proceso histórico ocurrido entre ca. 1930 y 1950. Este proyecto intelectual a largo plazo, llevado a cabo por numerosos biólogos en varios países, finalmente condujo a un “producto”, una lista de declaraciones de consenso que forman el núcleo de la teoría sintética (o moderna) de la evolución biológica.

Ver [De Renzi \(2009\)](#).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



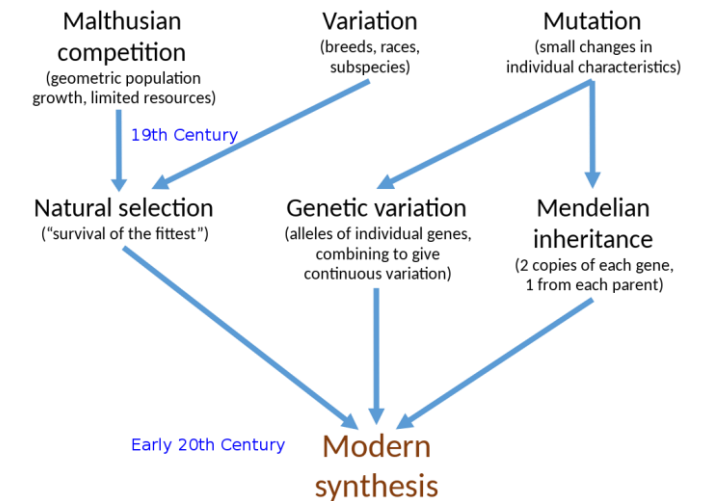


¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. La síntesis evolutiva.

Según la mayoría de los historiadores de la biología, los principios básicos de la teoría sintética se basan esencialmente en el contenido de seis libros escritos por el naturalista/genetista ruso/estadounidense **Theodosius Dobzhansky** (1900–1975), el naturalista/sistemático alemán/estadounidense **Ernst Mayr** (1904–2005), el zoólogo británico **Julian Huxley** (1887–1975), el paleontólogo estadounidense **George G. Simpson** (1902–1984), el zoólogo alemán **Bernhard Rensch** (1900–1990) y el botánico estadounidense **G. Ledyard Stebbins** (1906–2000).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





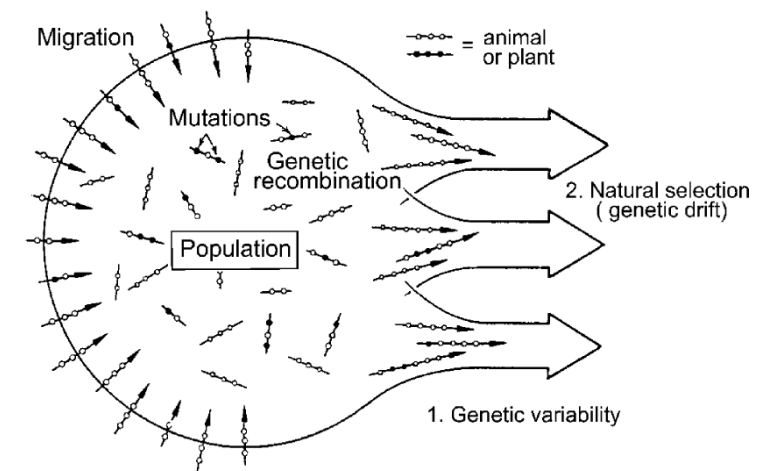
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. La síntesis evolutiva.

¿Cuáles fueron las conclusiones básicas extraídas por los “arquitectos” de la teoría moderna?

1. Las unidades de evolución son **poblaciones** de organismos. y no tipos.
2. La variabilidad genética y fenotípica en las poblaciones de plantas y animales se debe a la **recombinación genética** (reorganización de los segmentos cromosómicos) que resulta de la **reproducción sexual y mutaciones aleatorias** a lo largo de la secuencia de padres e hijos.

[Kutschera & Niklas \(2004\)](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

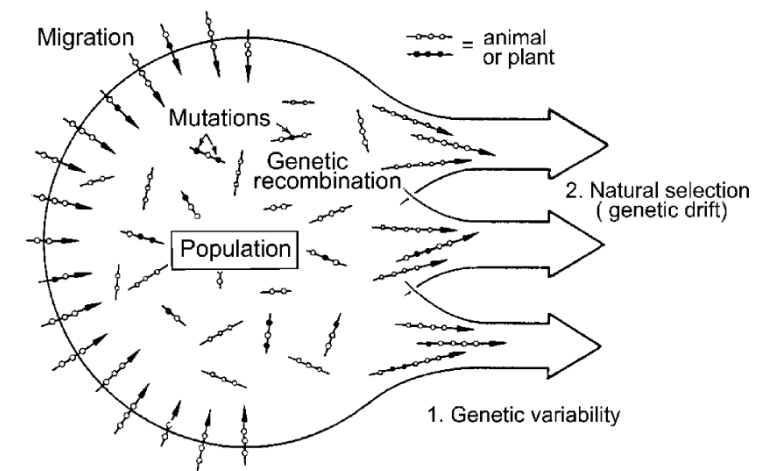
## Siglo XX. La síntesis evolutiva.

¿Cuáles fueron las conclusiones básicas extraídas por los “arquitectos” de la teoría moderna?

3. La **selección natural** es la fuerza más importante que da forma al curso de la evolución fenotípica. Además, en poblaciones pequeñas, la **deriva genética** puede ser significativa.

4. La **especiación** se puede definir como un paso del proceso evolutivo en el cual las formas se vuelven **incapaces de cruzarse**. Se han propuesto varios mecanismos de **aislamiento** antes y después del apareamiento.

[Kutschera & Niklas \(2004\)](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

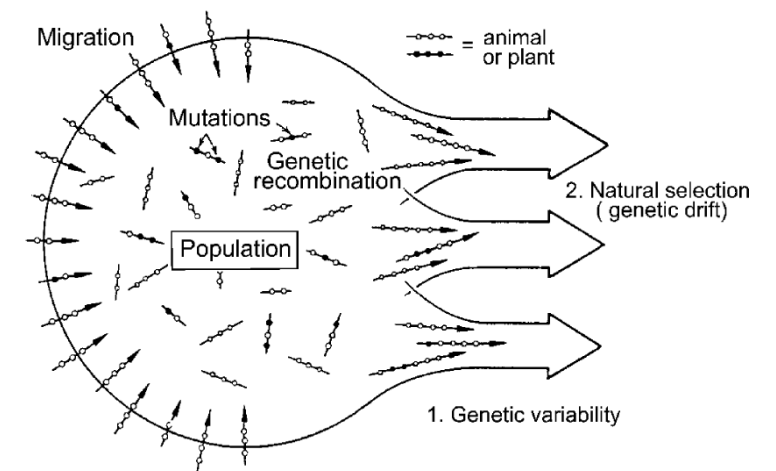
## Siglo XX. La síntesis evolutiva.

¿Cuáles fueron las conclusiones básicas extraídas por los “arquitectos” de la teoría moderna?

5. Las **transiciones evolutivas** en estas poblaciones (**cambios alélicos y fenotípicos**) suelen ser **graduales**. La **inmigración** de individuos de poblaciones vecinas no puede ser ignorada, pero este proceso es de menor importancia.

6. La **macroevolución** (por encima del nivel de especie) es un **proceso gradual** paso a paso que no es más que una **extrapolación de la microevolución**.

[Kutschera & Niklas \(2004\)](#)







¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XX. Las diferentes subdisciplinas.**

**Tafonomía:** desarrollada por Ivan Efremov en los 40.

**Paleoecología:** paleontólogos rusos y alemanes retoman el interés en esta disciplina en los 30-40, se acuña el termino y surgen síntesis importantes en los 60.

**Paleobiogeografía:** en los 70 se forja la teoría de la tectónica de placas lo que repercute enormemente en este campo.

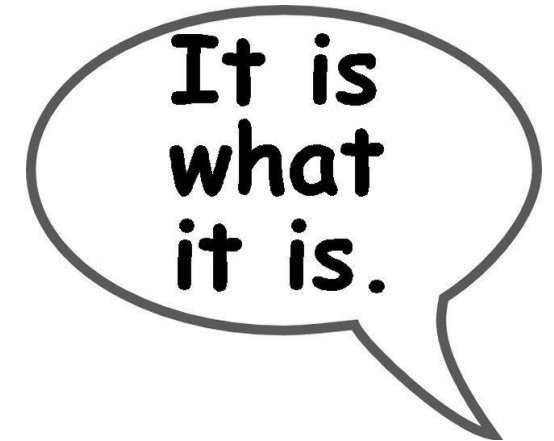


¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XX. En los años 50 la síntesis se anquilosa.**

- Se pone todo el **foco en la selección y la adaptación.**
- La selección produciría tendencias que darían lugar a una mejora adaptativa y toda tendencia debería interpretarse en términos de mejora por selección (**tautología adaptacionista**).
- Además el peso adaptativo de muchos cambios morfológicos no se conocía y esto mantenía la tautología.

Crédito imagen: [© Thought Co.](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

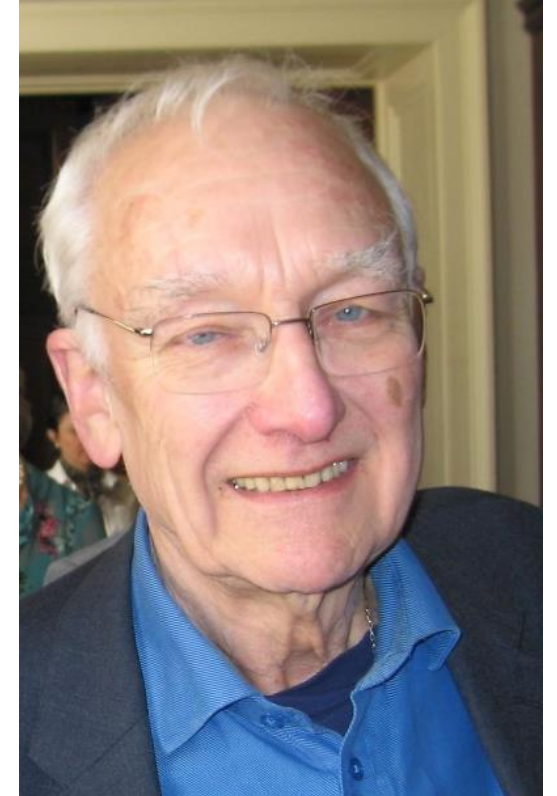
**Siglo XX. Se revierte la situación.**

**Martin Rudwick** (1932-actualidad), paleontólogo británico, detecta el problema y ve la necesidad de una **investigación morfofuncional**.

Su **propuesta de inferencia funcional**: investigar la mecánica del funcionamiento de las estructuras biológicas para inferir su función y optimalidad (**método de los paradigmas**).

Ver [Rudwick \(2018\)](#).

Crédito imagen: © [The University of Chicago Press](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XX. Se revierte la situación.**

Analogía con la tetera:

Alguien que no esté familiarizado con el consumo de té podría deducir la función del pico de una tetera a partir de su estructura y diseño. ¿Cómo?.



¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XX. Se revierte la situación.**

Analogía con la tetera:

Alguien que no esté familiarizado con el consumo de té podría deducir la función del pico de una tetera a partir de su estructura y diseño. ¿Cómo?.

- Aspectos hidrodinámicas denotarían su ‘aptitud’.

Crédito imagen: [Creative commons](#)







¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XX. Se revierte la situación.**

Analogía con la tetera:

Alguien que no esté familiarizado con el consumo de té podría deducir la función del pico de una tetera a partir de su estructura y diseño. ¿Cómo?.

- Aspectos hidrodinámicas denotarían su 'aptitud'.
- Si tuviera otra su función -> Sería ineficaz.

Crédito imagen: [Creative commons](#)



Crédito imagen: [Creative commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XX. Se revierte la situación.**

Analogía con la tetera:

Alguien que no esté familiarizado con el consumo de té podría deducir la función del pico de una tetera a partir de su estructura y diseño. ¿Cómo?.

- Aspectos hidrodinámicas denotarían su 'aptitud'.
- Si tuviera otra su función -> Sería ineficaz.
- Si alguna otra característica resultara intratable con análisis funcionales -> No tendría ninguna función.

Crédito imagen: [Creative commons](#)



Crédito imagen: [Creative commons](#)



Crédito imagen: [© Catawiki](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XX. Se revierte la situación.**

**Adolf Seilacher (1925-2014), paleontólogo alemán, propone la morfología construccional (biomorfodinámica).**

Adolf Seilacher. Crédito imagen: [Creative commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

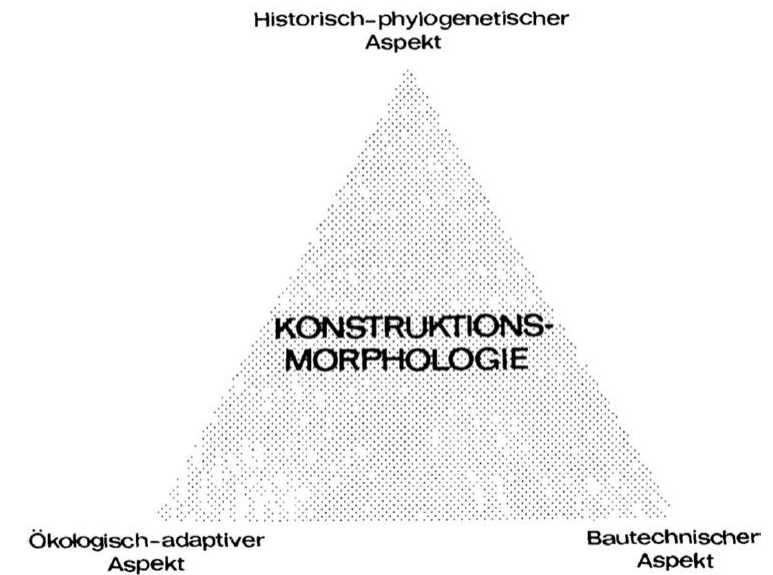
**Siglo XX. Se revierte la situación.**

**Adolf Seilacher (1925-2014)**, paleontólogo alemán, propone la **morfología constructiva (biomorfodinámica)**.

El cambio evolutivo está fuertemente limitado de varias maneras fundamentales (Ver [Tamborini, 2020](#)):

- Restricciones funcionales/adaptativas.
- Restricciones históricas/filogenéticas.
- Restricciones constructivas/morfogenéticas.

[Tamborini \(2020\)](#)



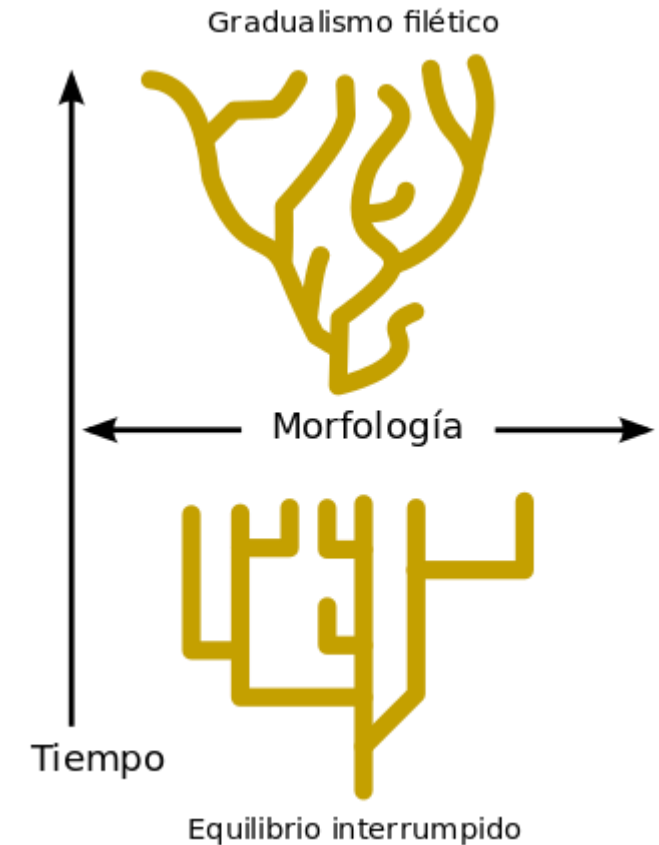


¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. Equilibrio interrumpido o puntuado

La naturaleza del **registro fósil contrasta con** los cambios graduales y lentos previstos en la **síntesis moderna**.

**Niles Eldredge** y **Stephen Jay Gould**, paleontólogos estadounidenses, afirman en 1972 que las especies, una vez producidas, son **estables** morfológicamente durante mucho tiempo y que esa estabilidad solo se **interrumpe** en los procesos de especiación -> **Equilibrio interrumpido o puntuado**.







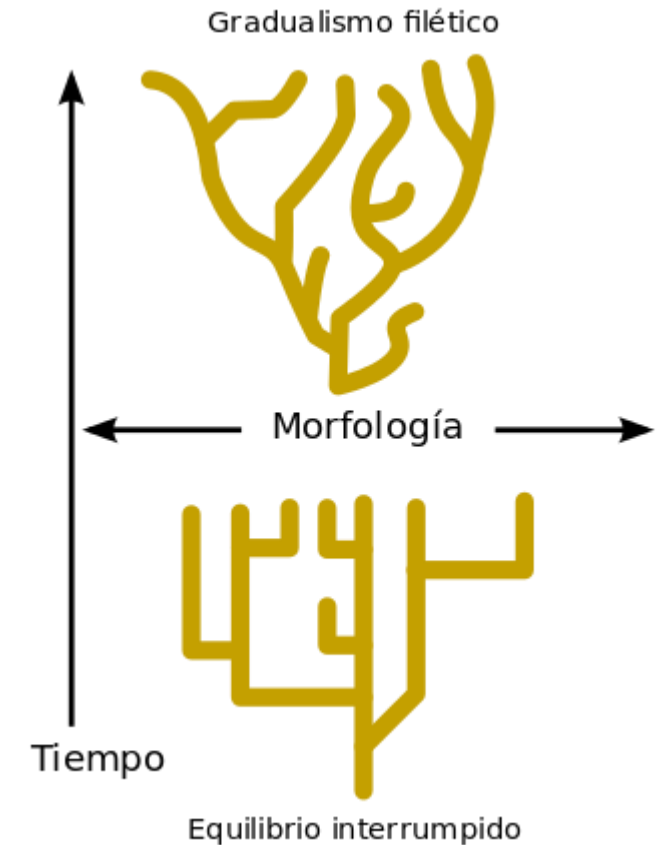
¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. Equilibrio interrumpido o puntuado

Las poblaciones de una especie pueden evolucionar en direcciones opuestas (no como un todo).

Implicación del equilibrio puntuado:

- Desacople parcial entre macro- y microevolución.
- Declaración de que la síntesis evolutiva no lo explica todo en la evolución.





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XX. La diversidad fanerozoica

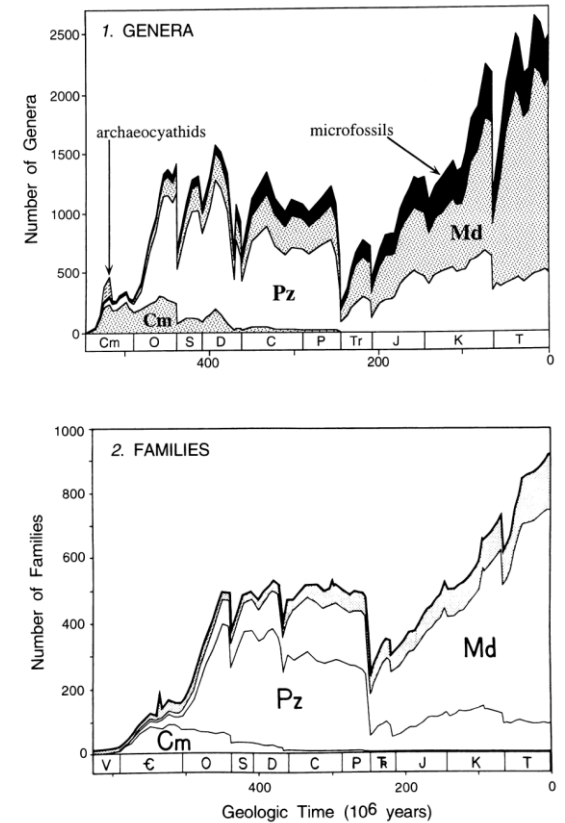
En los años 80 se insiste en otro problema: la **extinción en masa y sus mecanismos**.

Se centra exclusivamente en mecanismos **ambientales** (siguiendo ideas previas de Myer).

Se modeliza el doble juego de la originación y la extinción:

- **David M. Raup** (1933-2015).
- **Jack Sepkoski** (1948-1999).

[Sepkoski \(1999\)](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XX. La diversidad fanerozoica**

**Ricard Solé** propone causas internalistas (**criticalidad auto-organizada**).

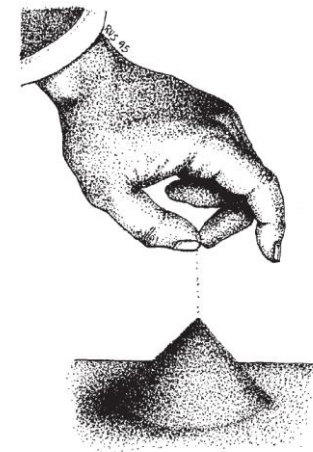
**Sistemas** formados por un gran número de constituyentes pueden **evolucionar** de manera espontánea hacia un **estado crítico**. Cuando eso ocurre, una **pequeña perturbación** puede provocar una **reacción en cadena de proporciones gigantescas**.

Ver [Solé et al. \(1999\)](#).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



[Solé et al. \(1999\)](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

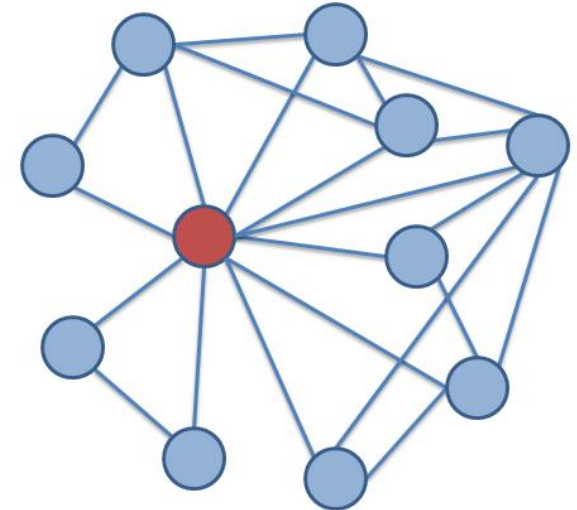
## Siglo XX. La diversidad fanerozoica

Los **ecosistemas** son sistemas **autoorganizados** evolucionan hacia un **estado crítico**, en el que un acontecimiento banal provoca una catástrofe. La criticalidad auto-organizada explica la dinámica de terremotos, mercados y ecosistemas.

A favor de esto están las **conexiones** en número creciente que se producen entre las especies de la biota; la extinción de **una especie puede arrastrar la de otras conectadas con ella**.

Ver [Bak & Chen \(1991\)](#).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

## Siglo XXI. ¿Es necesaria una nueva síntesis?

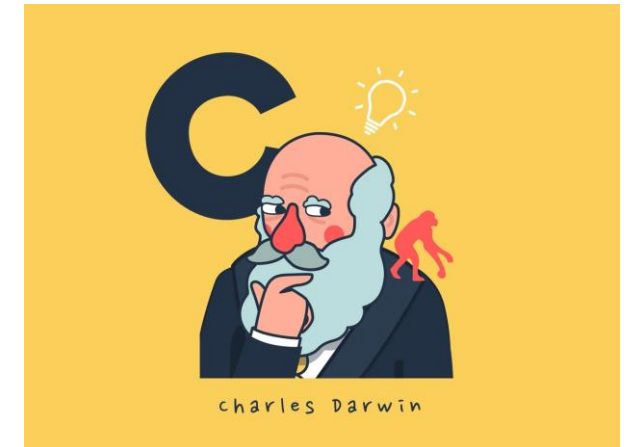
La **síntesis evolutiva extendida** consta de un conjunto de conceptos teóricos que se argumenta que es más completo que la síntesis moderna.

Propuesta en la década de 1950 por Waddington.

Apoiada por Raup y Sepkoski en la década de 1980 en base al equilibrio puntuado .

Reconceptualizada en 2007 ([Pigliucci, 2007](#), [Müller 2007](#)).

Crédito imagen: [@ Coque](#)







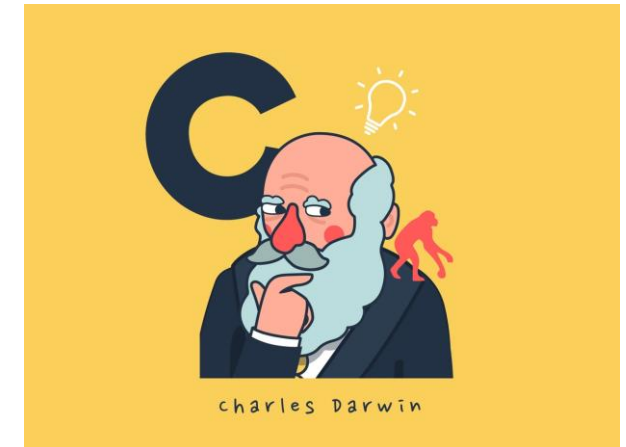
¿Cuándo surge la paleobiología?

**Siglo XXI ¿Es necesaria una nueva síntesis?**

La **síntesis evolutiva extendida** revisa la importancia relativa de los diferentes factores en juego, examina varios supuestos de la síntesis anterior y los aumenta con factores causales adicionales:

- Selección multinivel.
- Plasticidad fenotípica.
- Herencia epigenética transgeneracional.
- Construcción de nichos.
- Evolucionabilidad (capacidad de evolución).
- Varios conceptos de la biología evolutiva del desarrollo (evo-devo).

Crédito imagen: [@ Coque](#)





¿Cuándo surge la paleobiología?

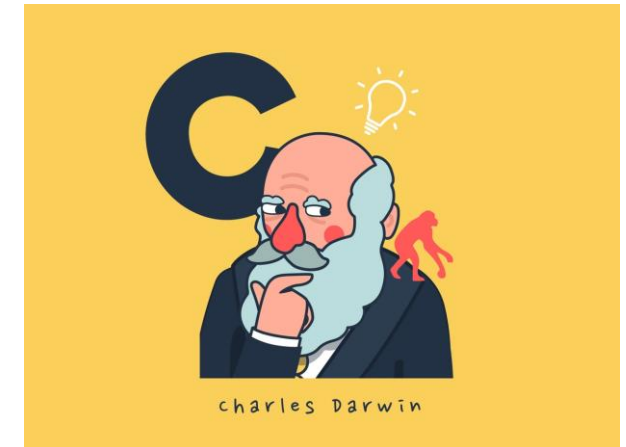
**Siglo XXI ¿Es necesaria una nueva síntesis?**

No hay un acuerdo general (ver [Laland et al., 2014](#)):

Opositores: la síntesis moderna es capaz de explicar completamente las observaciones más recientes.

Defensores: piensan que las concepciones de la evolución en el centro de la síntesis moderna son demasiado estrechas.

Crédito imagen: [@ Coque](#)





## 1.2. La naturaleza del registro fósil



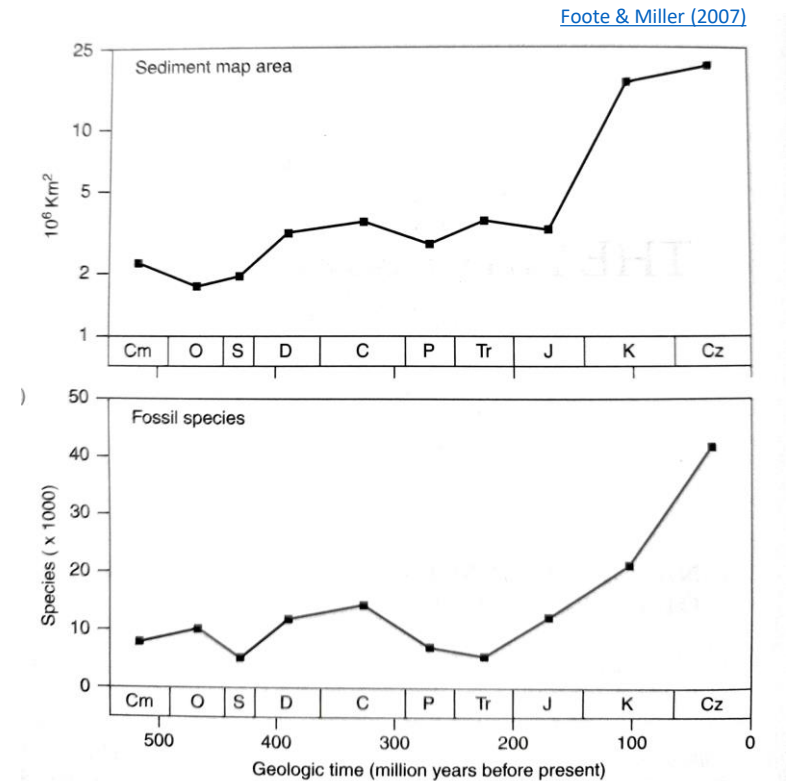
## Distribución geográfica y ambiental de las rocas fosilíferas.

La superficie de los afloramientos de rocas sedimentarias no es uniformes para todas las edades.

La exposición aumenta de forma exponencial hacia edades mas jóvenes.

Los registros marinos predominan sobre los terrestres, y los someros sobre los profundos.

Raramente hay registros de las zonas terrestres con alta erosión (altas elevaciones).





[Foote & Miller \(2007\)](#)

## Potencial de preservación del registro fósil.

El potencial de preservación fósil es muy bajo.

Además, en el propio registro, existe gran cantidad de sesgos tafonómicos que implican una preservación diferencial de tejidos mineralizados, partes corporales, grupos taxonómicos, etc.

El estudio del proceso de fosilización y preservación corresponde a la disciplina de la tafonomía.

Estimated Completeness of Genera Within Some Paleontologically Important Groups

Group	Probability of Preservation per Genus per Time Interval
Sponges	0.4–0.45
Corals	0.4–0.5
Polychaetes	0.05
Malacostracan crustaceans	0.2–0.35
Ostracodes	0.5
Trilobites	0.7–0.9
Bryozoans	0.7–0.75
Brachiopods	0.9
Crinoids	0.4
Asterozoans	0.25
Echinoids	0.55–0.65
Bivalves	0.45–0.5
Gastropods	0.4–0.55
Cephalopods	0.8–0.9
Graptolites	0.65–0.9
Conodonts	0.7–0.9
Cartilaginous fishes	0.1–0.15
Bony fishes	0.15–0.3

SOURCE: Foote & Sepkoski (1999)

NOTE: Time intervals are roughly 5 million years long on average. Estimates are based on the principle that the probability of preservation is likely to be lower in groups where a higher proportion of genera are confined to a single time interval (Box 1.3). Details of the calculation are found in Foote and Sepkoski (1999).





Foote &amp; Miller (2007)

## Potencial de preservación del registro fósil.

El potencial de preservación fósil es muy bajo.

Además, en el propio registro, existe gran cantidad de sesgos tafonómicos que implican una preservación diferencial de tejidos mineralizados, partes corporales, grupos taxonómicos, etc.

El estudio del proceso de fosilización y preservación corresponde a la disciplina de la tafonomía.

Proportion of Living Taxa with  
a Fossil Record

Group	Taxonomic Level	Percent
Sponges	Family	48
Corals	Family	32
Polychaetes	Family	35
Malacostracan crustaceans	Family	19
Ostracodes	Family	82
	Genus	42
Bryozoans	Family	74
Brachiopods	Family	100
	Genus	77
Crinoids	Family	50
Asterozoans	Family	57
	Genus	5
Echinoids	Family	89
	Genus	41
Bivalves	Family	95
	Genus	76
Gastropods	Family	59
Cephalopods	Family	20
Cartilaginous fishes	Family	95
Bony fishes	Family	62
Arachnids	Genus	2
	Species	< 1

SOURCES: Raup (1979); Foote & Sepkoski (1999); Valentine et al. (2006). Data are global.

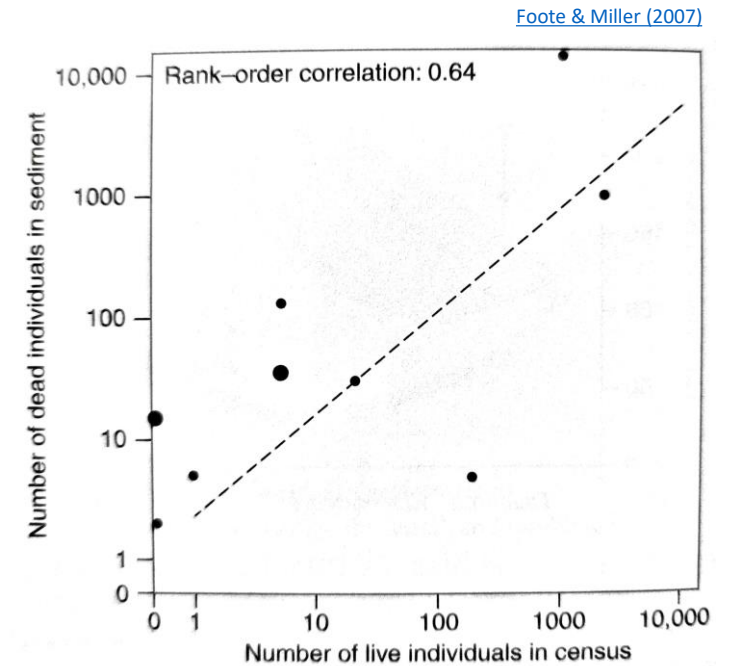


## ¿Puede el registro fósil aportar información fiable?

El registro fósil proporciona una muestra muy pequeña de la vida en el pasado.

La incompletez del registro fósil ha sido un tema de amplio debate. Pero hay dos puntos importantes:

- Se pueden diseñar experimentos paleontológicos teniendo en cuenta dicha imperfección.
- El sesgo del registro fósil puede ser ventajoso en este sentido. Un patrón contrario a lo esperable a partir de dicho sesgo puede aportar información paleobiológica.





## Medidas de la (in)completez del registro fósil.

Probabilidad de muestreo por unidad de intervalo de tiempo (ejemplo 1).

Time interval	6	x	x					x	x		
	5	x		x		x			x	x	x
	4		x			x	x	x	x		
	3		x		x		x				
	2		x	x	x	x					
	1	x									x
Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
Opportunities for sampling (excluding range endpoints)	4	3	2	—	2	—	1	1	—	3	16
Occurrences (excluding range endpoints)	1	2	0	—	1	—	0	1	—	0	5

[Foote & Miller \(2007\)](#)



## Medidas de la (in)completez del registro fósil.

Probabilidad de muestreo por unidad de intervalo de tiempo (ejemplo 1).

Time interval	6	x	x				x	x			
	5	x		x	x				x	x	x
	4		x		x	x	x	x			
	3		x		x		x				
	2		x	x	x	x					
	1	x									x
Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
Opportunities for sampling (excluding range endpoints)	4	3	2	—	2	—	1	1	—	3	16
Occurrences (excluding range endpoints)	1	2	0	—	1	—	0	1	—	0	5

[Foote & Miller \(2007\)](#)



## Medidas de la (in)completez del registro fósil.

Probabilidad de muestreo por unidad de intervalo de tiempo (ejemplo 1).

6	x	x					x	x			
5	x		x		x				x	x	x
4		x			x	x	x	x			
3		x		x		x					
2		x	x	x	x						
1	x									x	
Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
Opportunities for sampling (excluding range endpoints)	4	3	2	—	2	—	1	1	—	3	16
Occurrences (excluding range endpoints)	1	2	0	—	1	—	0	1	—	0	5

[Foote & Miller \(2007\)](#)





## Medidas de la (in)completez del registro fósil.

Probabilidad de muestreo por unidad de intervalo de tiempo (ejemplo 1).

Time interval	6	x	x					x	x		
	5	x		x		x			x	x	x
	4		x			x	x	x	x		
	3		x		x		x				
	2		x	x	x	x					
	1	x									x
Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
Opportunities for sampling (excluding range endpoints)	4	3	2	—	2	—	1	1	—	3	16
Occurrences (excluding range endpoints)	1	2	0	—	1	—	0	1	—	0	5

[Foote & Miller \(2007\)](#)



## Medidas de la (in)completez del registro fósil.

Probabilidad de muestreo por unidad de intervalo de tiempo (ejemplo 1).

Time interval	6	x	x					x	x			
	5	x		x		x			x	x	x	
	4		x			x	x	x	x			
	3		x		x		x					
	2		x	x	x	x						
	1	x									x	
	Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
	Opportunities for sampling (excluding range endpoints)	4	3	2	—	2	—	1	1	—	3	16
	Occurrences (excluding range endpoints)	1	2	0	—	1	—	0	1	—	0	5

[Foote & Miller \(2007\)](#)



## Medidas de la (in)completez del registro fósil.

Probabilidad de muestreo por unidad de intervalo de tiempo (ejemplo 1).

Time interval	6	x	x				x	x				
	5	x		x		x			x	x	x	
	4		x			x	x	x	x			
	3		x		x		x					
	2		x	x	x	x						
	1	x									x	
	Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
	Opportunities for sampling (excluding range endpoints)	4	3	2	—	2	—	1	1	—	3	16
	Occurrences (excluding range endpoints)	1	2	0	—	1	—	0	1	—	0	5

[Foote & Miller \(2007\)](#)



## Medidas de la (in)completez del registro fósil.

Probabilidad de muestreo por unidad de intervalo de tiempo (ejemplo 1).

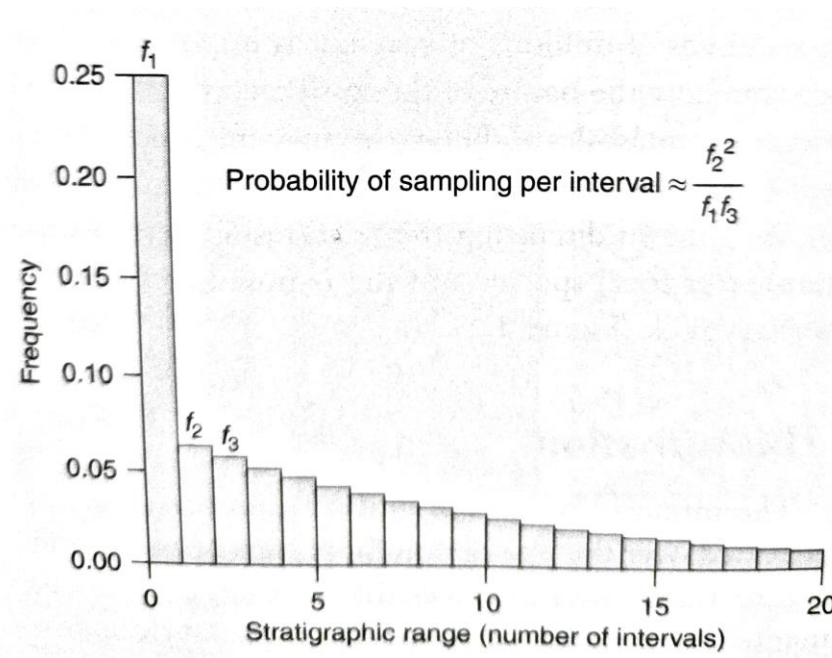
Time interval	6	x	x					x	x		
	5	x		x		x			x	x	x
	4		x			x	x	x	x		
	3		x		x		x				
	2		x	x	x	x					
	1	x									x
Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
Opportunities for sampling (excluding range endpoints)	4	3	2	—	2	—	1	1	—	3	16
Occurrences (excluding range endpoints)	1	2	0	—	1	—	0	1	—	0	5

[Foote & Miller \(2007\)](#)



## Medidas de la (in)completez del registro fósil.

Probabilidad de muestreo por unidad de intervalo de tiempo (ejemplo 2).



[Foote & Miller \(2007\)](#)





## Medidas de la (in)completez del registro fósil.



180.000 especies actuales de grupos con buen registro paleontológico.



Diversidad ha sido constante desde el inicio del Cámbrico, en los últimos 550 ma..



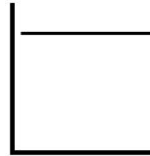
Longevidad de especies 4 ma. -> reemplazo del 25% de diversidad cada 1 ma.



## Medidas de la (in)completez del registro fósil.



180.000 especies actuales de grupos con buen registro paleontológico.



Diversidad ha sido constante desde el inicio del Cámbrico, en los últimos 550 ma..



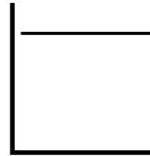
Longevidad de especies 4 ma. -> reemplazo del 25% de diversidad cada 1 ma.



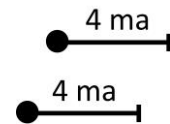
## Medidas de la (in)completez del registro fósil.



180.000 especies actuales de grupos con buen registro paleontológico.



Diversidad ha sido constante desde el inicio del Cámbrico, en los últimos 550 ma..



Longevidad de especies 4 ma. -> reemplazo del 25% de diversidad cada 1 ma.



## Medidas de la (in)completez del registro fósil.

Deducimos:

$$180.000 + (45000 \times 500)$$

*diversidad actual + (especies originadas por ma. x ma. desde el Cámbrico)*

25 millones de especies

Comparadas con 300.000 especies fósiles descritas

1% o 2% de las especies del pasado son conocidas



## Medidas de la (in)completez del registro fósil.

Deducimos:

$$180.000 + (45000 \times 500)$$

*diversidad actual + (especies originadas por ma. x ma. desde el Cámbrico)*

25 millones de especies

Comparadas con 300.000 especies fósiles descritas

1% o 2% de las especies del pasado son conocidas





## Medidas de la (in)completez del registro fósil.

Deducimos:

$$180.000 + (45000 \times 500)$$

*diversidad actual + (especies originadas por ma. x ma. desde el Cámbrico)*

25 millones de especies

Comparadas con 300.000 especies fósiles descritas

1% o 2% de las especies del pasado son conocidas



## Muestreo del registro fósil.

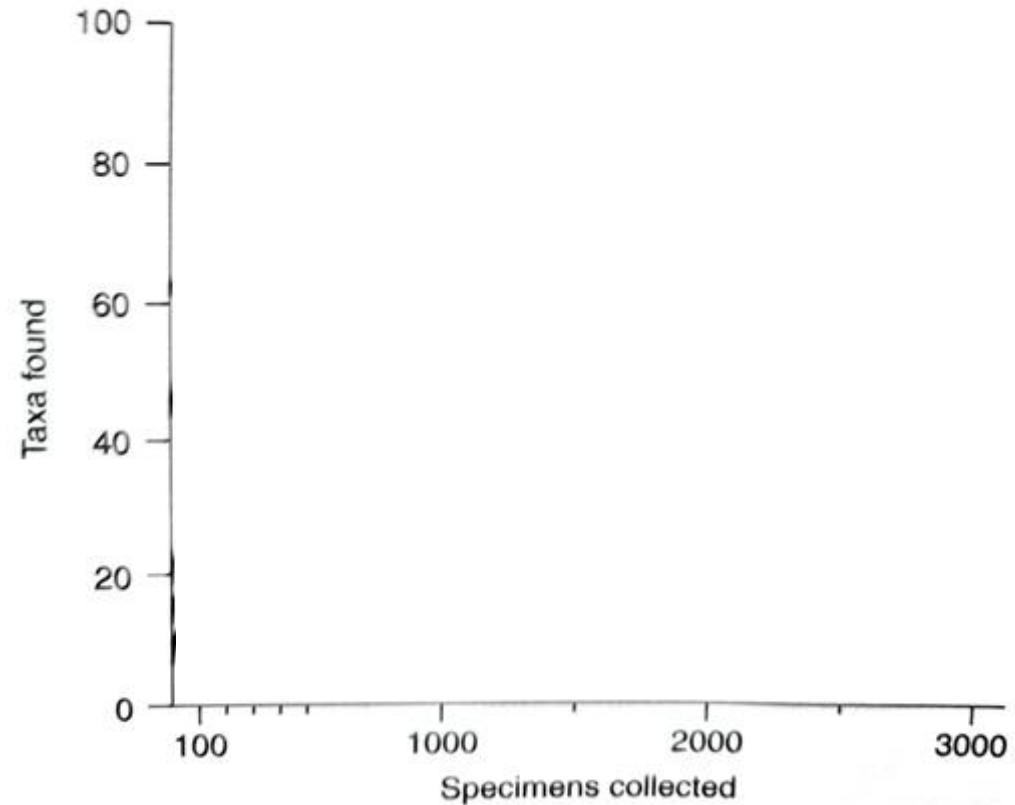
En lugar de cuestionarnos si el registro fósil es completo deberíamos cuestionar si este es adecuado para nuestro objetivo concreto. Dos aspectos emergen al diseñar la toma de nuestras:

- ¿Es una muestra aleatoria?
  - No. Incluso si el muestro es aleatorio el registro fósil, como ya hemos visto, está sesgado en muchos sentidos.
  - Hay que ser precavido dependiendo de las cuestiones que planteemos resolver.
- ¿Son nuestras medidas sensibles al tamaño muestral?
  - **Rarefacción:** método para estimar el numero de taxones que hubiéramos encontrado en una muestra mas pequeña.



## Muestreo del registro fósil.

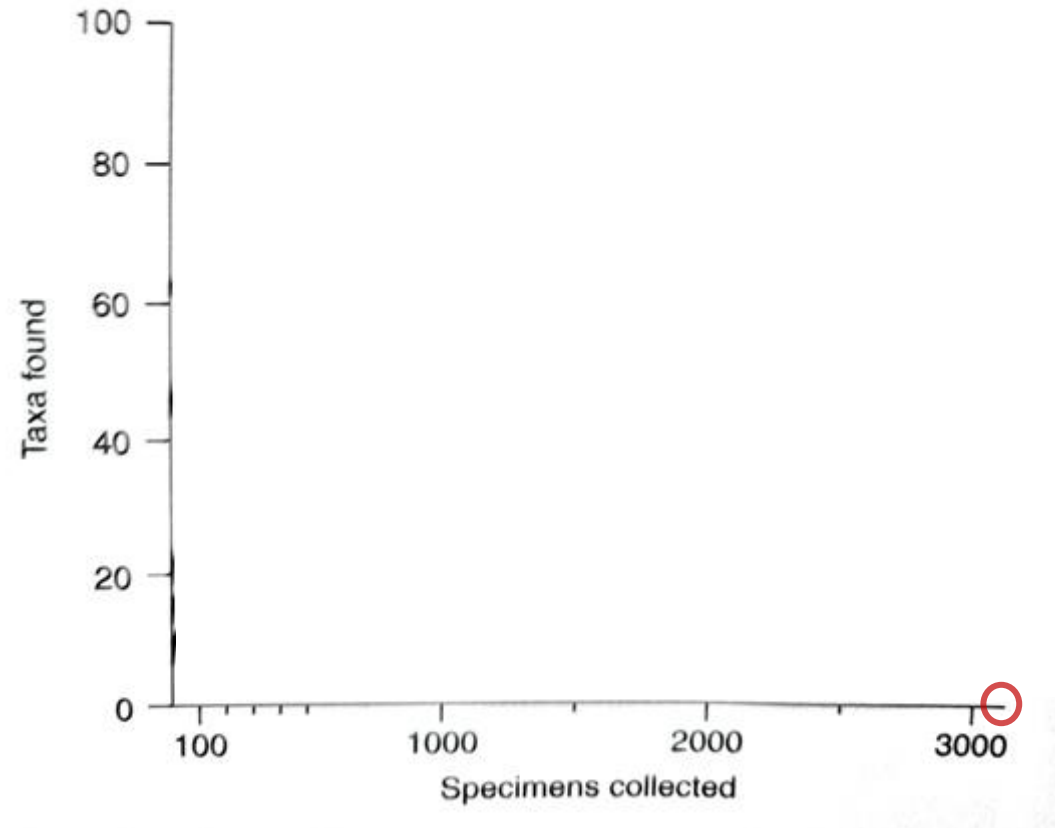
[Foote & Miller \(2007\)](#)





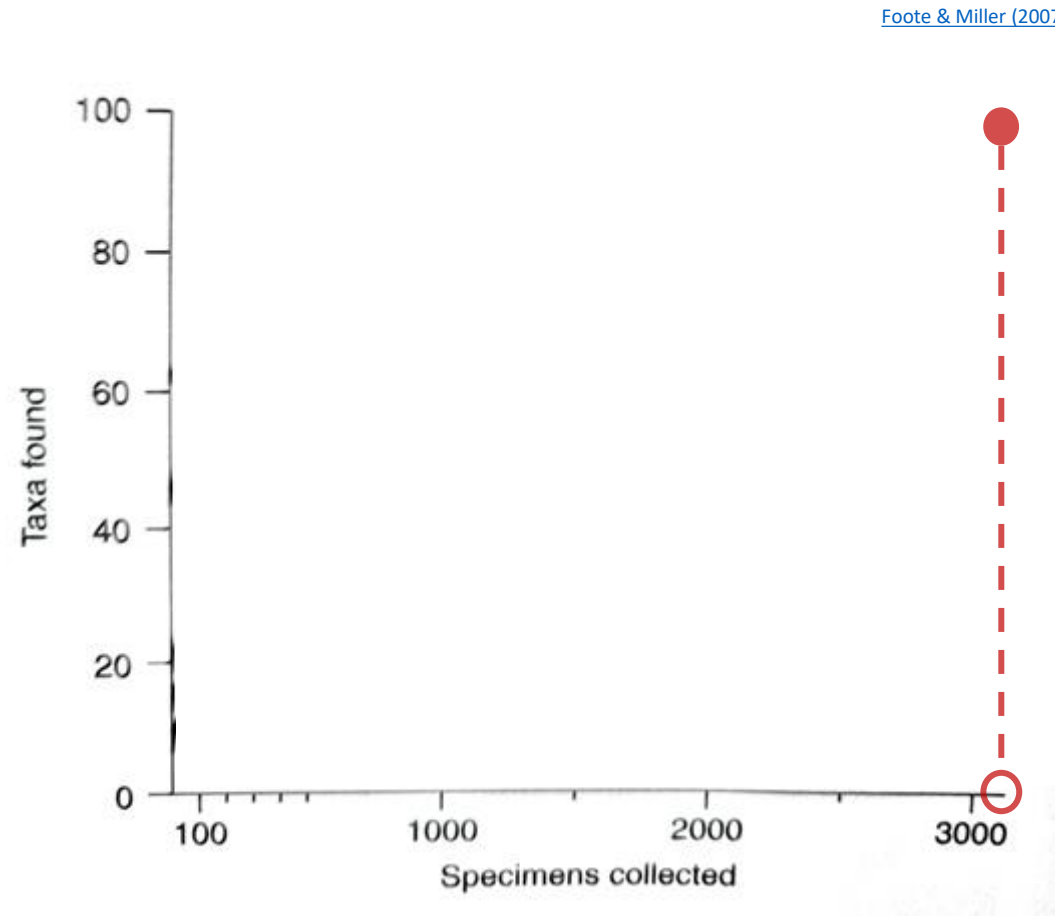
## Muestreo del registro fósil.

[Foote & Miller \(2007\)](#)





## Muestreo del registro fósil.

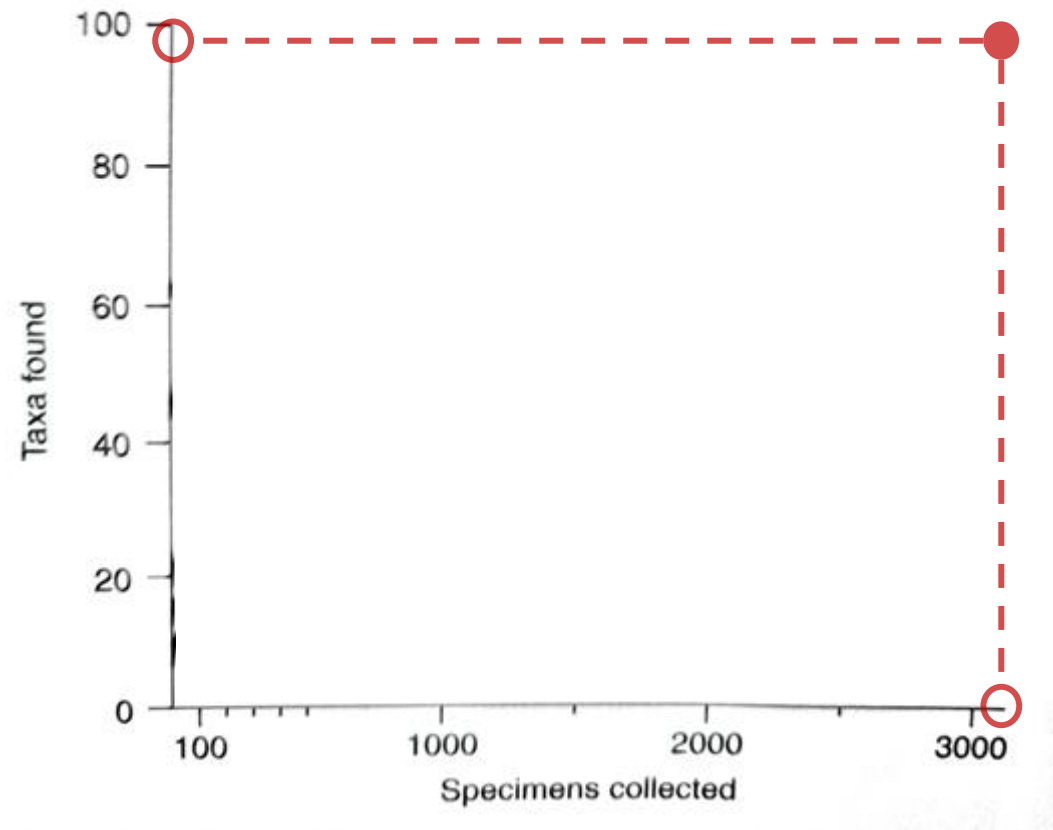






## Muestreo del registro fósil.

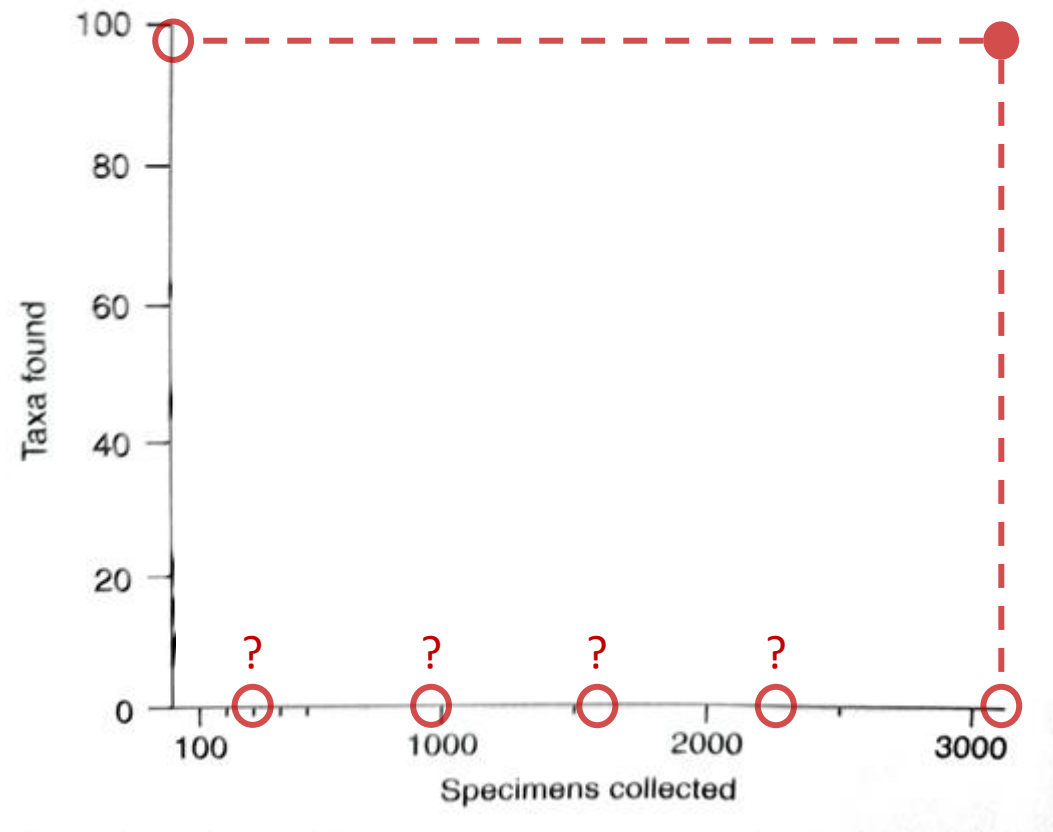
[Foote & Miller \(2007\)](#)





## Muestreo del registro fósil.

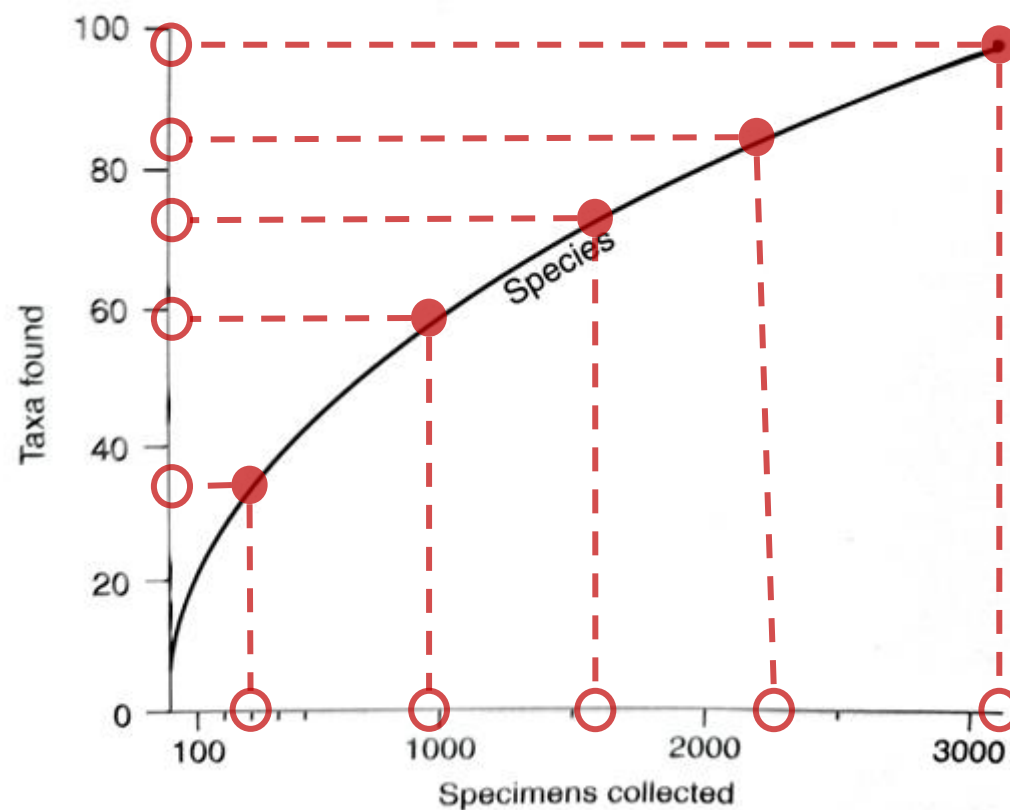
[Foote & Miller \(2007\)](#)





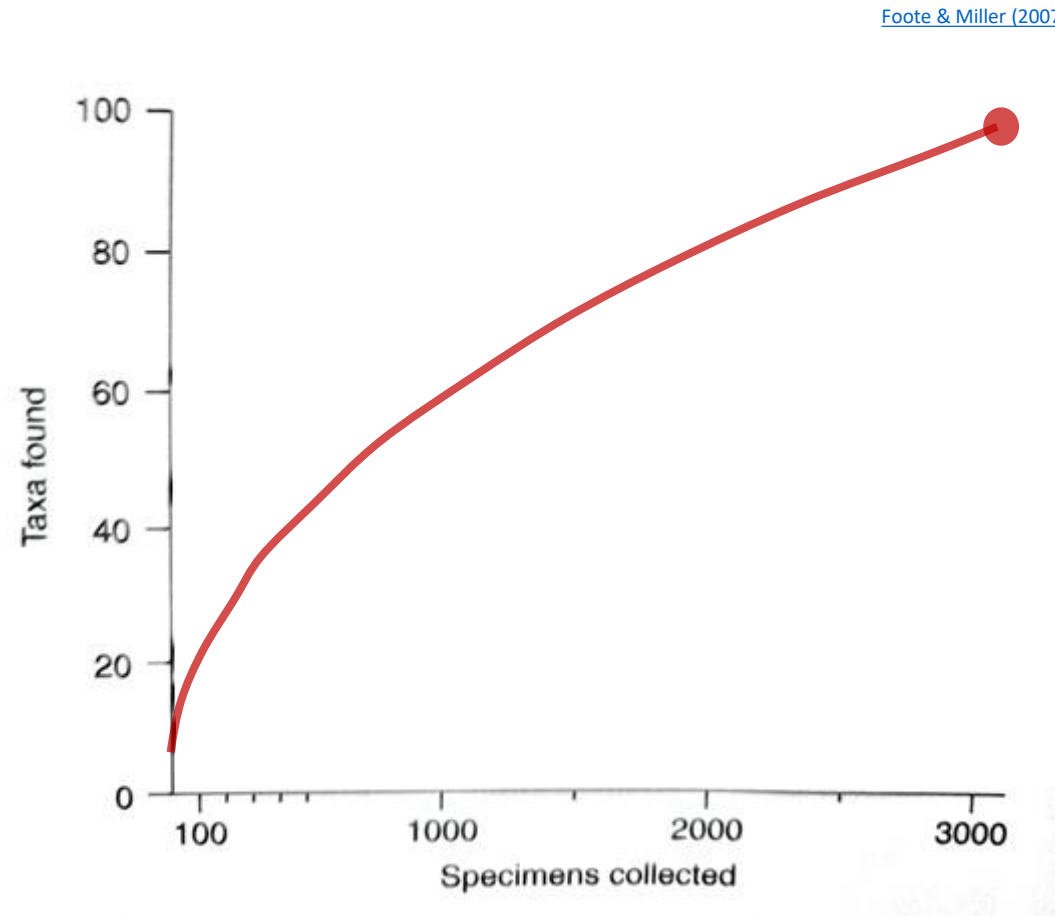
## Muestreo del registro fósil.

[Foote & Miller \(2007\)](#)





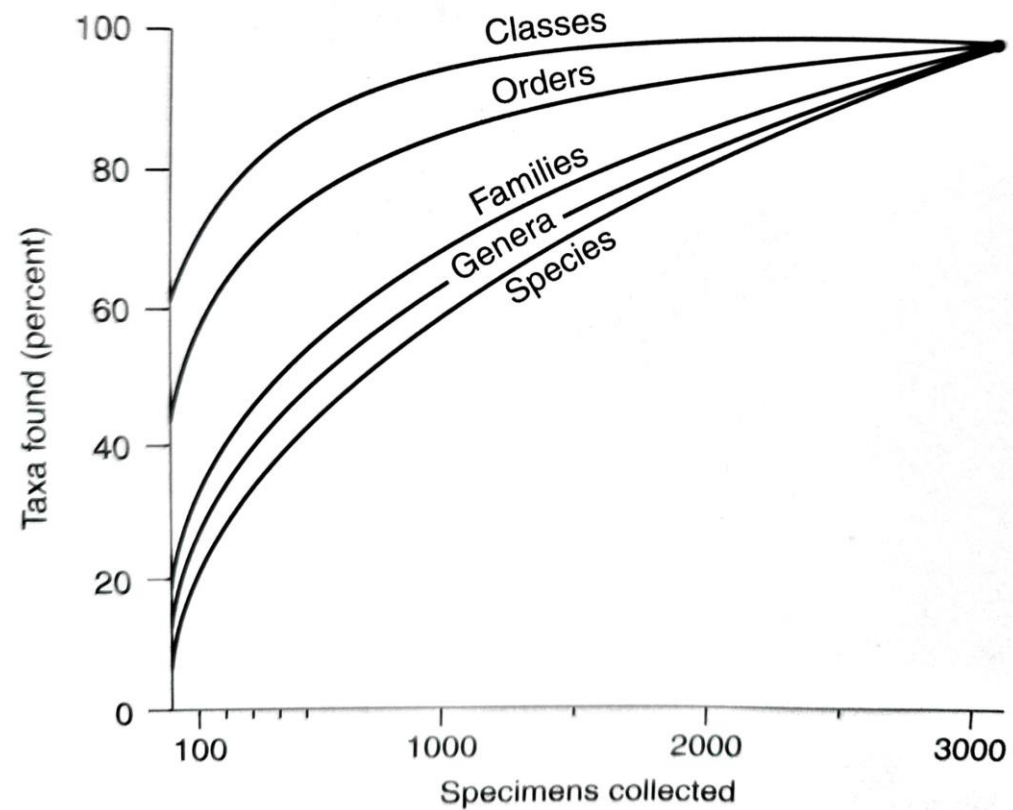
## Muestreo del registro fósil.





## Muestreo del registro fósil.

[Foote & Miller \(2007\)](#)





## Muestreo del registro fósil.

### Ejercicio de rarefacción usando una herramienta de simulación en R.

Descargar e instalar R y Rstudio:

<https://rstudio-education.github.io/hopr/starting.html>

Descargar datos de ocurrencias:

<https://paleobiodb.org/>

Curso Paleobiology Database:

<https://www.youtube.com/watch?v=3i1Ayw2BcKs&t=11s>

Hacer ejercicios en *Rarefaccion/R Script Ejercicio.R*.





## 1.3. La especie en paleontología



## El concepto de especie.

**Concepto de especie biológica** (de Dobzhansky, 1935 y Mayr, 1942). La especie es serie de poblaciones que se pueden cruzar de forma real o potencial para producir descendientes viables, y que están reproductivamente aisladas de otras en condiciones naturales.

Este es el concepto más ampliamente aceptado y de mayor consenso entre los zoólogos.

Inaplicable a organismos fósiles y uso limitado en organismos que se reproducen asexualmente.

Existen también muchos casos de hibridación en los que se produce descendencia fértil y que permanecen como unidades genéticas y evolutivas independientes.

Crédito imagen: [@shutterstock](#)





## El concepto de especie.

**Concepto de especie ecológica.** Es un linaje (o un conjunto de linajes cercanamente relacionados) que ocupa una zona adaptativa mínimamente diferente en su distribución de aquellas pertenecientes a otros linajes.

**Concepto de especie evolutiva.** Es un linaje único de poblaciones ancestrales y descendientes que evolucionan independientemente de otros grupos similares.

**Concepto de especie filogenética.** Es el grupo monofilético más pequeño de ascendencia común.

**Concepto de especie morfológica.** Es un grupo definido por diferencias anatómicas medibles. Utilizado en paleontología.

Crédito imagen: [@shutterstock](#)





## El concepto de especie. Ver [Queiroz \(2007\)](#) y [Aldhebiani \(2017\)](#).

Species concept	Property(ies)	Advocates/references
Biological	Interbreeding (natural reproduction resulting in viable and fertile offspring)	Wright (1940); Mayr (1942); Dobzhansky (1950)
Isolation	*Intrinsic reproductive isolation (absence of interbreeding between heterospecific organisms based on intrinsic properties, as opposed to extrinsic [geographic] barriers)	Mayr (1942); Dobzhansky (1970)
Recognition	*Shared specific mate recognition or fertilization system (mechanisms by which conspecific organisms, or their gametes, recognize one another for mating and fertilization)	Paterson (1985); Masters et al. (1987); Lambert and Spencer (1995)
Ecological	*Same niche or adaptive zone (all components of the environment with which conspecific organisms interact)	Van Valen (1976); Andersson (1990)
Evolutionary	Unique evolutionary role, tendencies, and historical fate	Simpson (1951); Wiley (1978); Mayden (1997)
(some interpretations)	*Diagnosability (qualitative, fixed difference)	Grismer (1999, 2001)
Cohesion	Phenotypic cohesion (genetic or demographic exchangeability)	Templeton (1989, 1998a)
Phylogenetic	Heterogeneous (see next four entries)	(see next four entries)
Hennigian	Ancestor becomes extinct when lineage splits	Hennig (1966); Ridley (1989); Meier and Willmann (2000)
Monophyletic	*Monophyly (consisting of an ancestor and all of its descendants; commonly inferred from possession of shared derived character states)	Rosen (1979); Donoghue (1985); Mishler (1985)
Genealogical	*Exclusive coalescence of alleles (all alleles of a given gene are descended from a common ancestral allele not shared with those of other species)	Baum and Shaw (1995); see also Avise and Ball (1990)
Diagnosable	*Diagnosability (qualitative, fixed difference)	Nelson and Platnick (1981); Cracraft (1983); Nixon and Wheeler (1990)
Phenetic	*Form a phenetic cluster (quantitative difference)	Michener (1970); Sokal and Crovello (1970); Sneath and Sokal (1973)
Genotypic cluster (definition)	*Form a genotypic cluster (deficits of genetic intermediates; e.g., heterozygotes)	Mallet (1995)

[Queiroz \(2007\)](#)



## Especie y especiación.

Las especies suelen ser **politípicas**. En zoología y en botánica, politípico se refiere a un grupo taxonómico con más que un subgrupo en el nivel subsiguiente taxonómico más bajo. Se refiere a tener muchas o varias formas, incluyendo subespecies y variedades.

- Subespecies <- Uniformidad de tipo y áreas geográficas extensas ambientalmente uniformes.
- Variación clinal <- Gradientes ambientales

Crédito imagen: [@ Bicheando](#)





## Especie y especiación.

Los mecanismos de aislamiento reproductivo son una colección de mecanismos evolutivos, comportamientos y procesos fisiológicos críticos para la especiación.

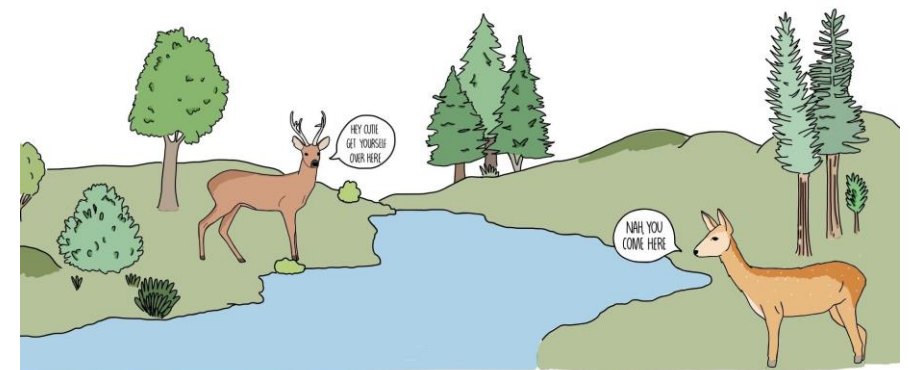
### Aislamiento precigótico:

- Aislamiento temporal o del hábitat.
- Aislamiento conductual.
- Aislamiento mecánico.
- Aislamiento gamético.

### Aislamiento postcigótico:

- Mortalidad de cigotos y no viabilidad de los híbridos.
- Esterilidad híbrida.

Crédito imagen: [@be-stylish](#)







## Especie y especiación.

Los mecanismos de aislamiento reproductivo son una colección de mecanismos evolutivos, comportamientos y procesos fisiológicos críticos para la especiación.

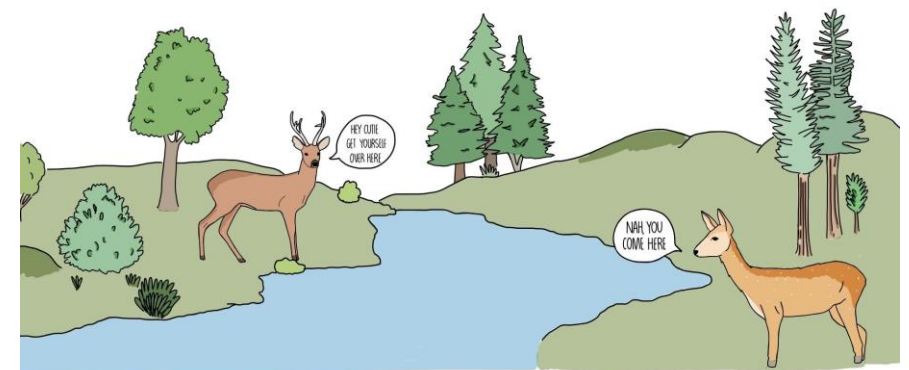
### Aislamiento precigótico:

- Aislamiento temporal o del hábitat.
- Aislamiento conductual.
- Aislamiento mecánico.
- Aislamiento gamético.

### Aislamiento postcigótico:

- Mortalidad de cigotos y no viabilidad de los híbridos.
- Esterilidad híbrida.

Crédito imagen: [@be-stylish](#)





## Especie y especiación.

Los mecanismos de aislamiento reproductivo son una colección de mecanismos evolutivos, comportamientos y procesos fisiológicos críticos para la especiación.

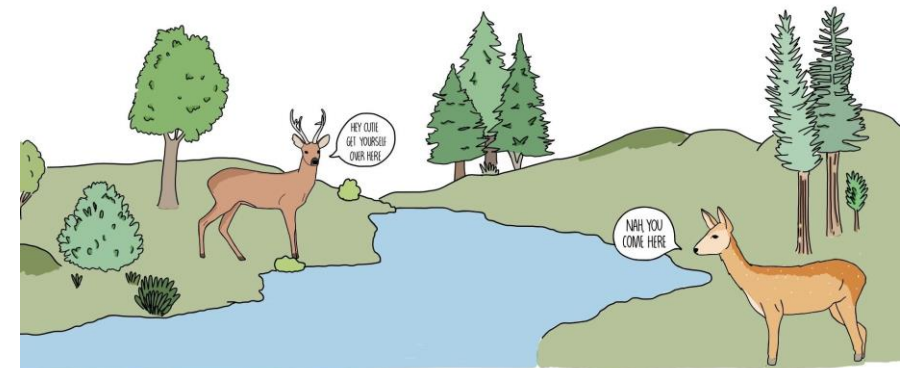
### Aislamiento precigótico:

- Aislamiento temporal o del hábitat.
- Aislamiento conductual.
- Aislamiento mecánico.
- Aislamiento gamético.

### Aislamiento postcigótico:

- Mortalidad de cigotos y no viabilidad de los híbridos.
- Esterilidad híbrida.

Crédito imagen: [@be-stylish](#)

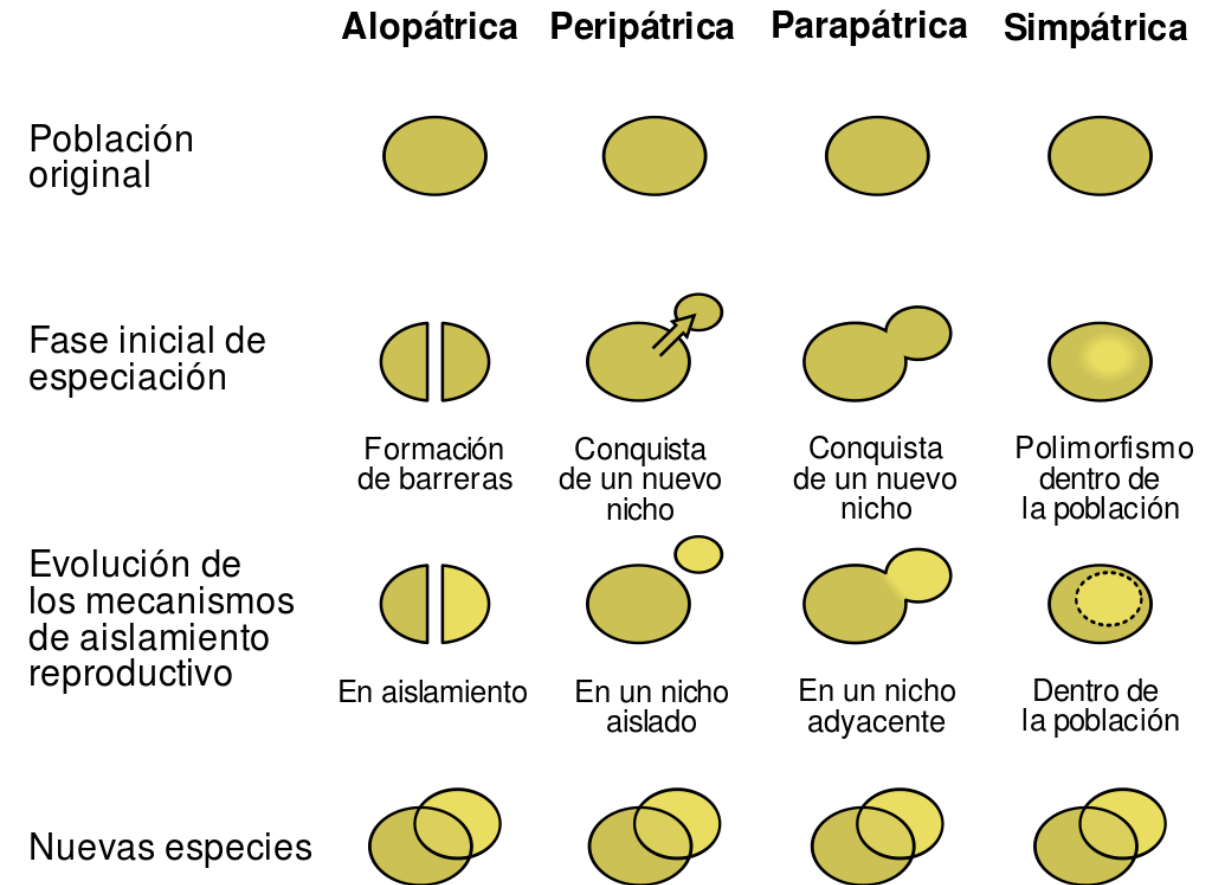




## Especie y especiación.

Clasificación basada en el origen geográfico de la barrera reproductiva.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)

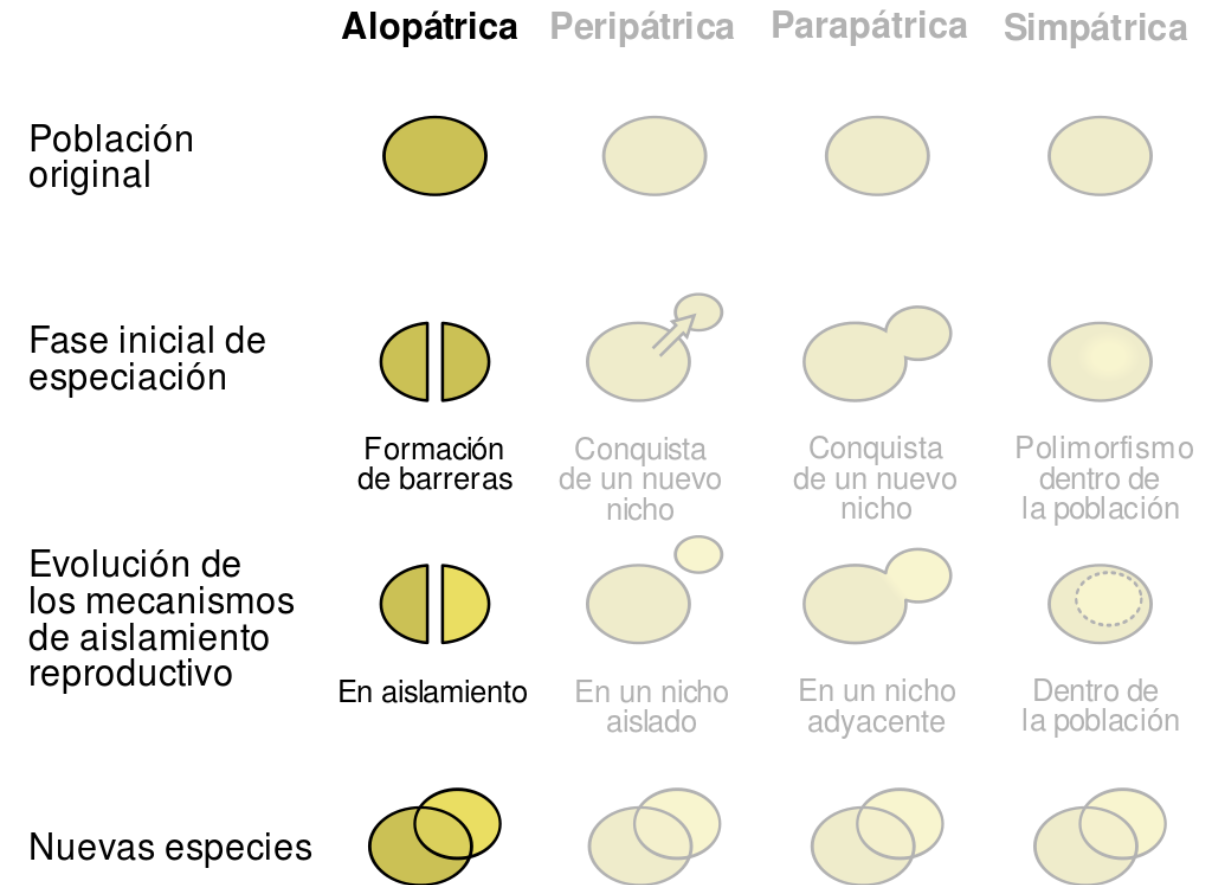




## Especie y especiación.

Clasificación basada en el origen geográfico de la barrera reproductiva.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)

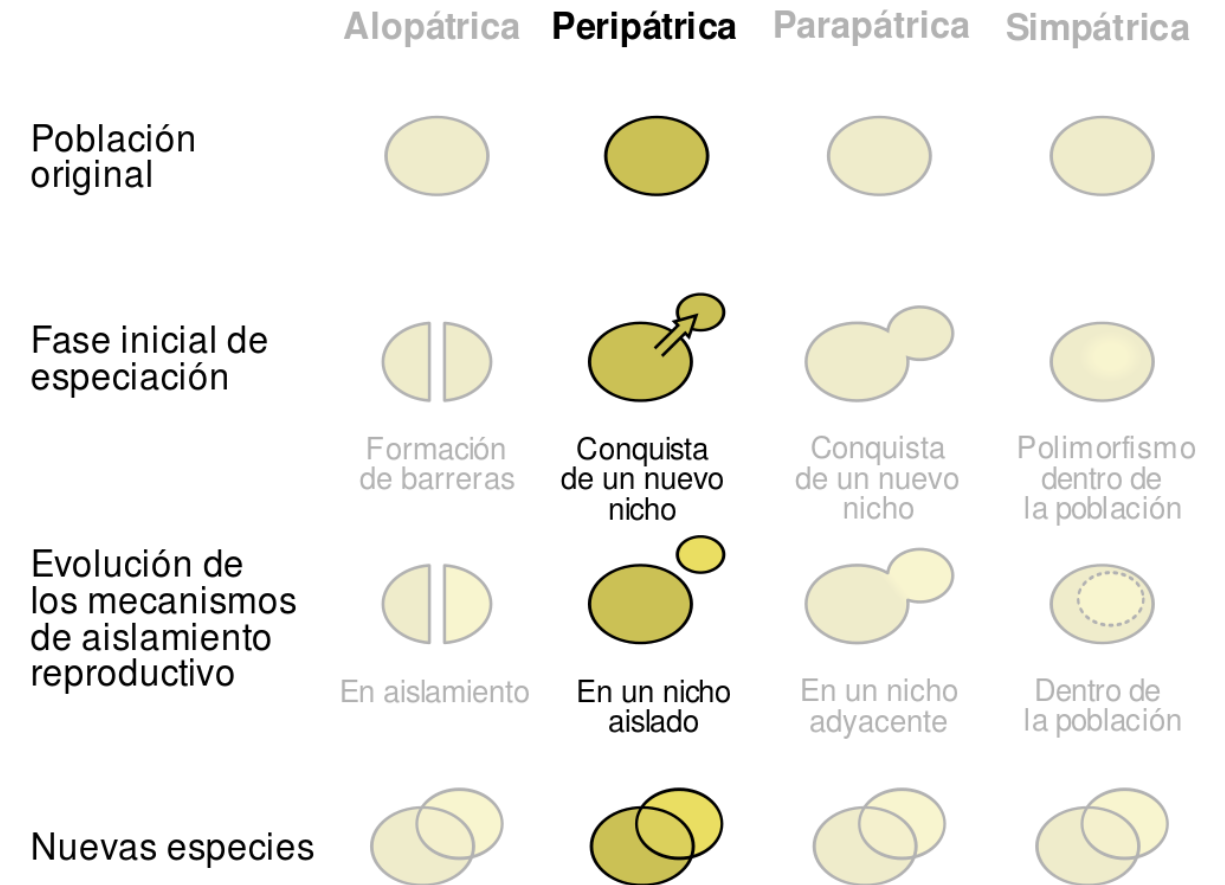




## Especie y especiación.

Clasificación basada en el origen geográfico de la barrera reproductiva.

Crédito imagen: [Creative Commons](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

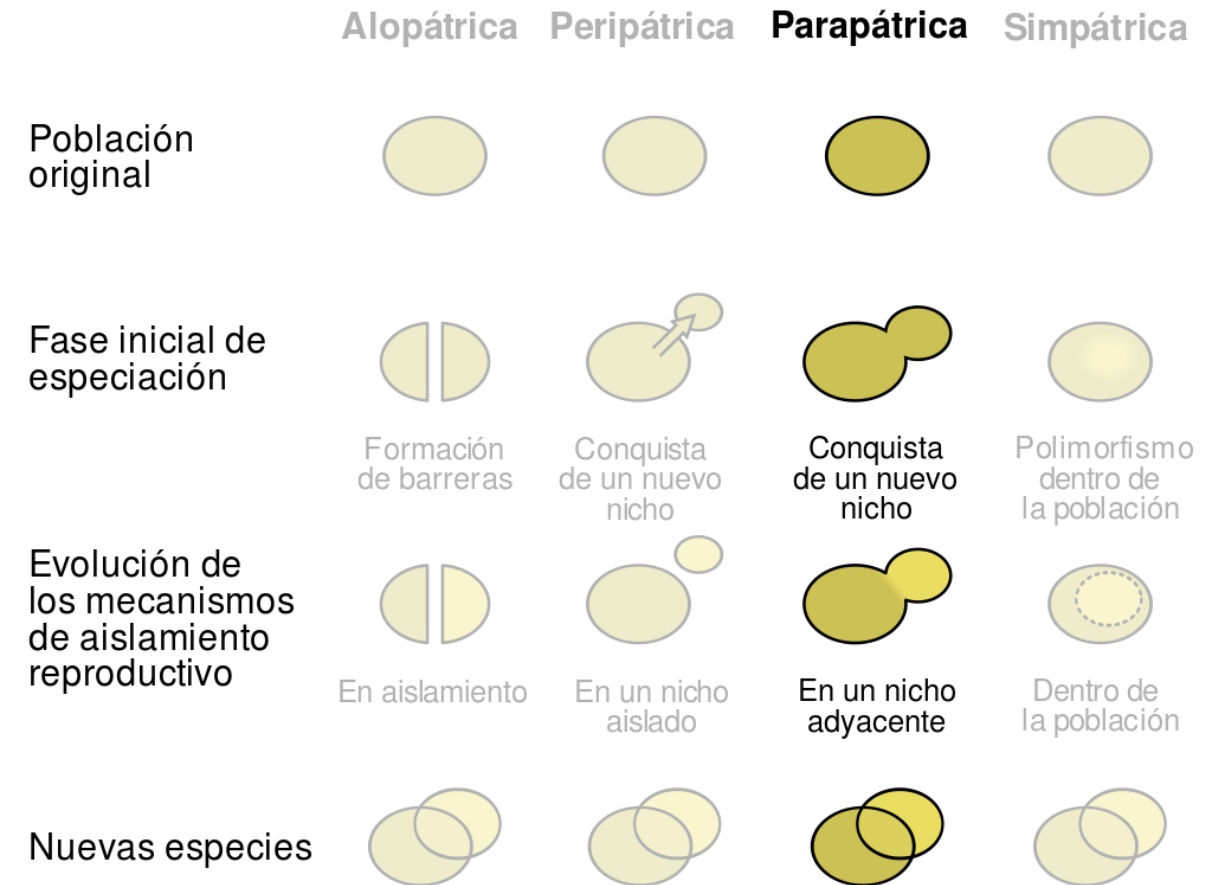




## Especie y especiación.

Clasificación basada en el origen geográfico de la barrera reproductiva.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



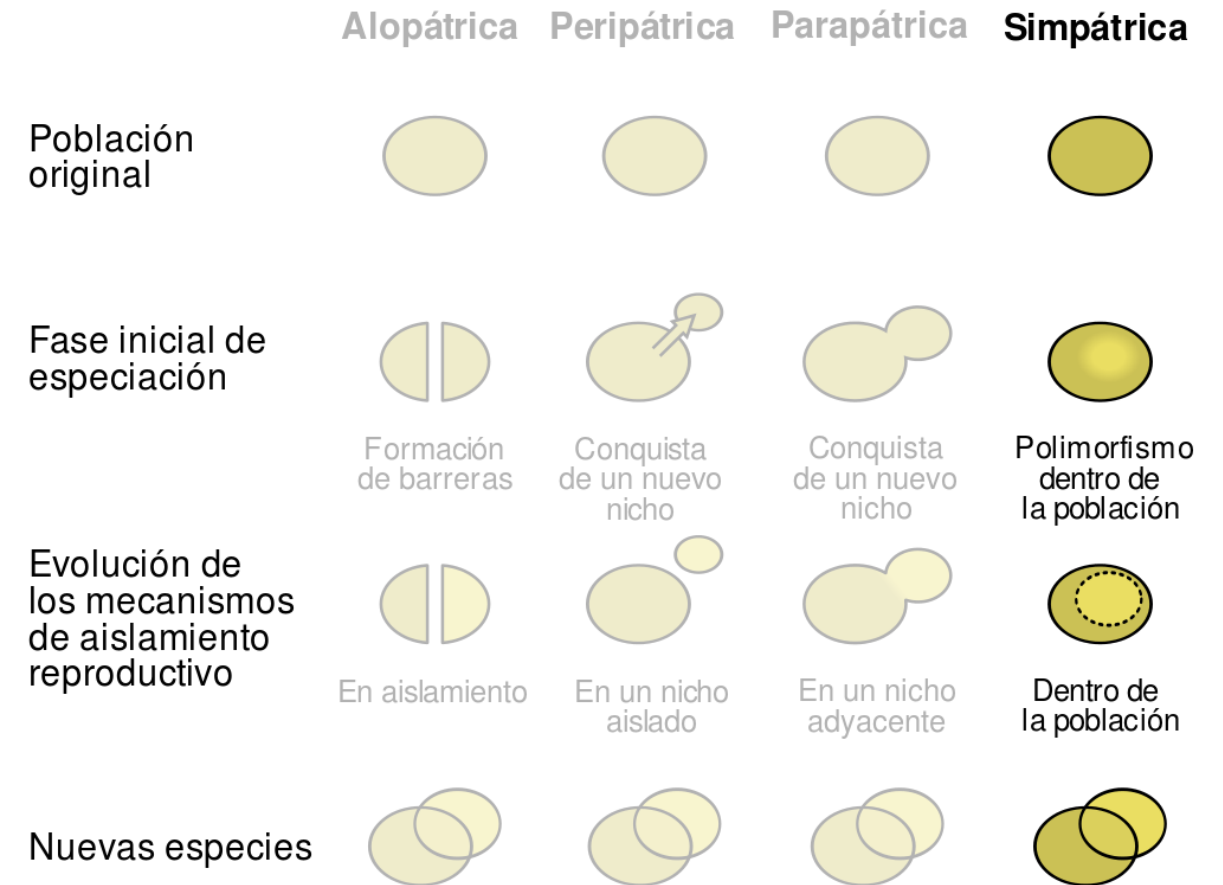




## Especie y especiación.

Clasificación basada en el origen geográfico de la barrera reproductiva.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





## Reconocimiento de (morfo)especies en el registro fósil.

Discriminación de especies en paleontología se hace siguiendo criterios morfológicos.



En la práctica, zoólogos y botánicos también la utilizan (apoyados en evidencia genética).



En contadas excepciones hay evidencia genética en fósiles.

Crédito imagen: [© IStock](#)





## Reconocimiento de (morfo)especies en el registro fósil.

Discriminación de especies en paleontología se hace siguiendo criterios morfológicos.



En la practica, zoólogos y botánicos también la utilizan (apoyados en evidencia genética).



En contadas excepciones hay evidencia genética en fósiles.

Crédito imagen: [@ IStock](#)



Crédito imagen: [@ Vecteezy](#)



## Reconocimiento de (morfo)especies en el registro fósil.

Discriminación de especies en paleontología se hace siguiendo criterios morfológicos.



En la practica, zoólogos y botánicos también la utilizan (apoyados en evidencia genética).



En contadas excepciones hay evidencia genética en fósiles.

Crédito imagen: [@ IStock](#)



Crédito imagen: [@ Vecteezy](#)



## Reconocimiento de (morfo)especies en el registro fósil.

Muchos fósiles son solo evidencias de partes esqueléticas.



La taxonomía de muchos seres vivientes se basan en estas (moluscos, equinodermos, foraminíferos, braquiópodos).



Elevada correlación con el resto de aspectos esenciales de los organismos (en vertebrados es muy destacable).



En consecuencia, podemos discriminar especies en el registro fósil dentro un margen de confianza, con algunas limitaciones.

Crédito imagen: [© IStock](#)





## Reconocimiento de (morfo)especies en el registro fósil.

Muchos fósiles son solo evidencias de partes esqueléticas.



La taxonomía de muchos seres vivientes se basan en estas (moluscos, equinodermos, foraminíferos, braquiópodos).



Elevada correlación con el resto de aspectos esenciales de los organismos (en vertebrados es muy destacable).



En consecuencia, podemos discriminar especies en el registro fósil dentro un margen de confianza, con algunas limitaciones.

Crédito imagen: [@ IStock](#)







## Reconocimiento de (morfo)especies en el registro fósil.

Muchos fósiles son solo evidencias de partes esqueléticas.



La taxonomía de muchos seres vivientes se basan en estas (moluscos, equinodermos, foraminíferos, braquiópodos).

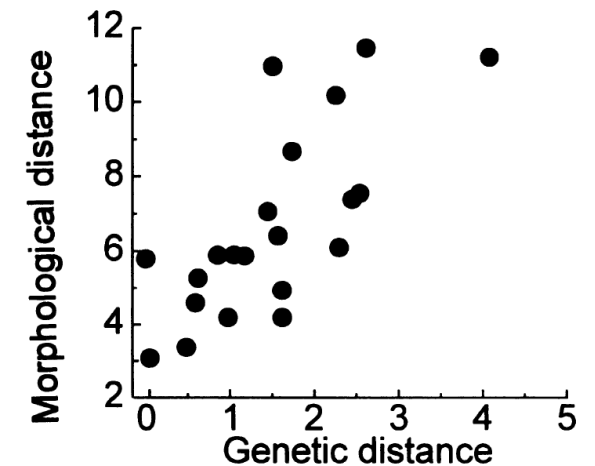


Elevada correlación con el resto de aspectos esenciales de los organismos (en vertebrados es muy destacable).



En consecuencia, podemos discriminar especies en el registro fósil dentro un margen de confianza, con algunas limitaciones.

Crédito imagen: [© IStock](#)



[Jackson & Cheetham \(1994\)](#)



## Reconocimiento de (morfo)especies en el registro fósil.

Muchos fósiles son solo evidencias de partes esqueléticas.



La taxonomía de muchos seres vivientes se basan en estas (moluscos, equinodermos, foraminíferos, braquiópodos).

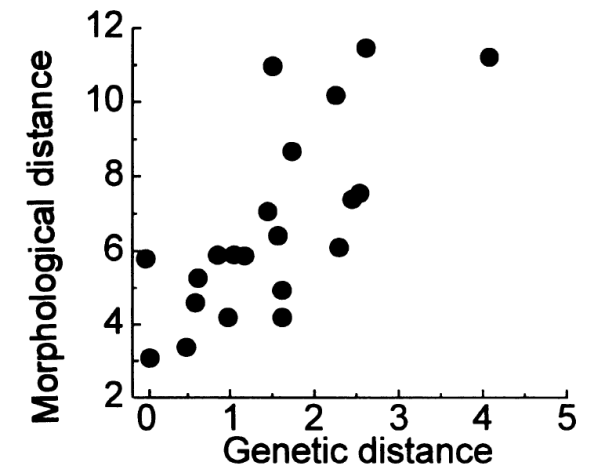


Elevada correlación con el resto de aspectos esenciales de los organismos (en vertebrados es muy destacable).



En consecuencia, podemos discriminar especies en el registro fósil dentro un margen de confianza, con algunas limitaciones.

Crédito imagen: [© IStock](#)



[Jackson & Cheetham \(1994\)](#)

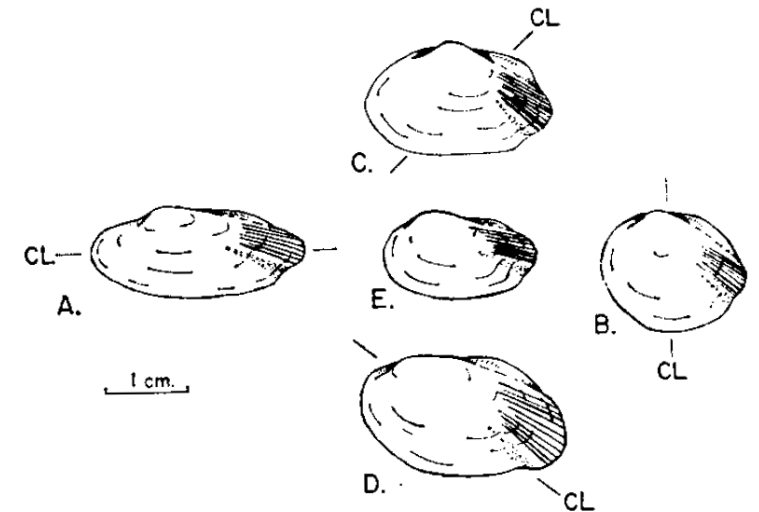


## Reconocimiento de (morfo)especies en el registro fósil.

### Limitaciones:

- Caracteres morfológicos perdidos.
- Deformaciones tafonómicas sobre la morfología fósil.
- Dimorfismo sexual.
- Especies crípticas.
- Especies polimórficas.
- Presencia de cronoespecies.

[Bambach \(1973\)](#)



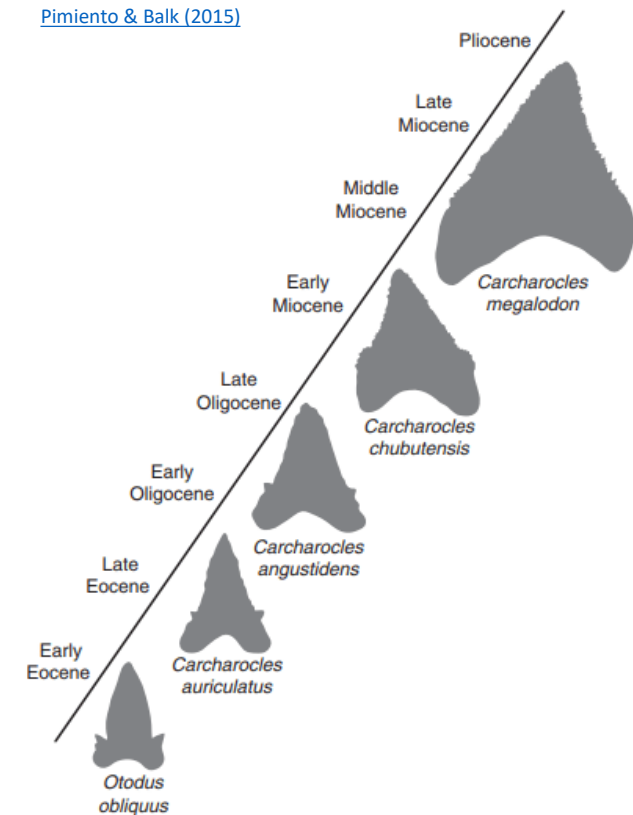


## Reconocimiento de (morfo)especies en el registro fósil.

### Limitaciones:

- Caracteres morfológicos perdidos.
- Deformaciones tafonómicas sobre la morfología fósil.
- Dimorfismo sexual.
- Especies crípticas.
- Especies polimórficas.
- Presencia de cronoespecies.

[Pimiento & Balk \(2015\)](#)



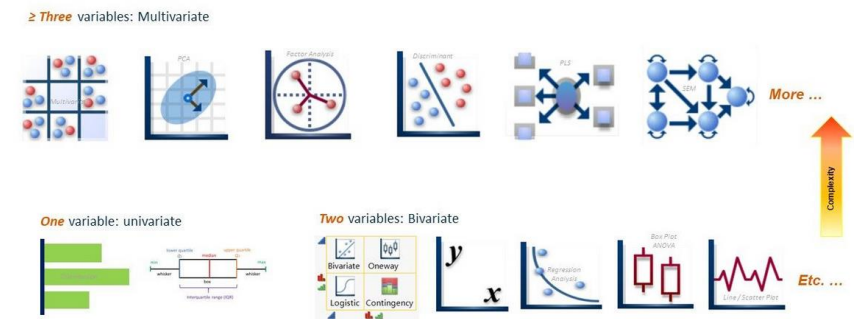


## Reconocimiento de (morfo)especies en el registro fósil.

Discriminación de especies en paleontología:

- Variables morfológicas:
  - Categóricas.
  - Numéricas (métodos morfométricos y análisis multivariante los veremos en Paleo3).
  - Análisis de disparidad y clúster (los veremos en Paleo3).

Univariate, Bivariate, Multivariate



Crédito imagen: [@ jmp](#)

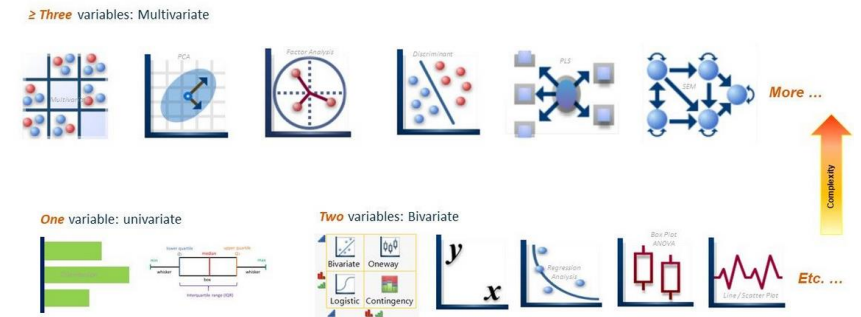


## Reconocimiento de (morfo)especies en el registro fósil.

Discriminación de especies en paleontología:

- Variables morfológicas:
  - Categóricas.
  - Numéricas (métodos morfométricos y análisis multivariante los veremos en Paleo3).
  - Análisis de disparidad y clúster (los veremos en Paleo3).

Univariate, Bivariate, Multivariate



Crédito imagen: [@ jmp](#)





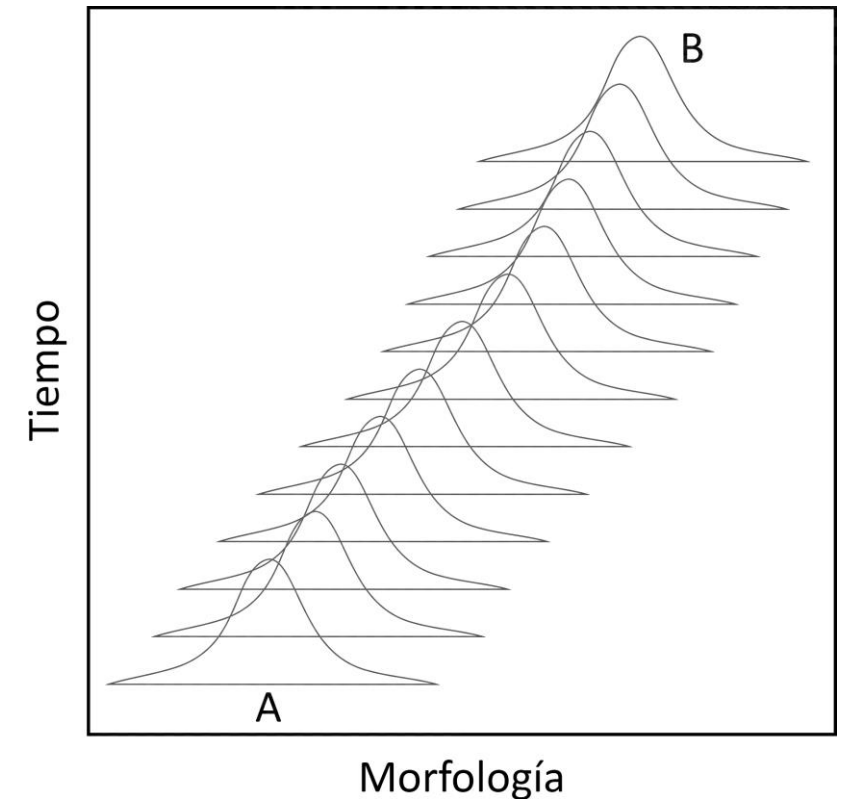
## (Morfo)especies en el registro fósil y tiempo geológico.

Normalmente las especies pueden reconocerse por largos intervalos de tiempo (variando dentro de un estrecho rango morfológico).

La cuestión es: ¿hibridarían la población inicial y la final?

Seguramente no, y no deberíamos hablar de una única especie para estos conjuntos temporales. Hablamos entonces de linajes.

Crédito imagen: Humberto G. Ferrón





## (Morfo)especies en el registro fósil y tiempo geológico.

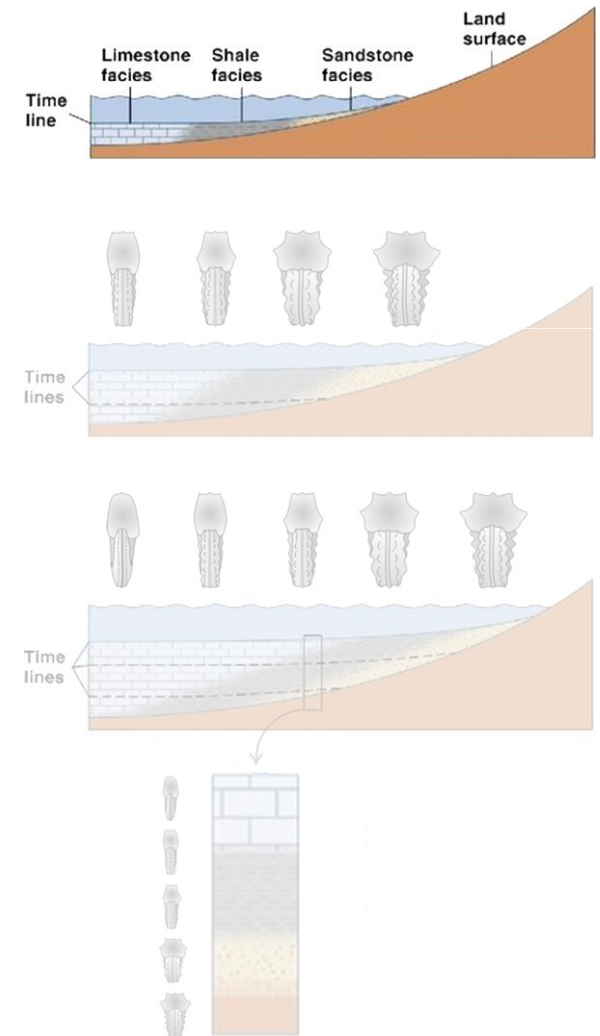
La plasticidad fenotípica en especies extintas (variabilidad coetánea, en la horizontal) ligada a cambios ambientales registrados en la columna (en la vertical) puede dar lugar a la interpretación errónea de cambios morfológicos evolutivos.

Plasticidad fenotípica  $\neq$  Cambio evolutivo (no confundir con la discusión de la plasticidad fenotípica en la síntesis extendida).

Se descarta cambio evolutivo si se observa correlación entre facies y morfotipos y ciclicidad en la columna (no siempre es posible).

Plasticidad fenotípica en el registro fósil (ver [Lister, 2021](#)).

Crédito imagen: © [Geology Desk](#) y [Wilmsen & Mosavinia \(2011\)](#)





## (Morfo)especies en el registro fósil y tiempo geológico.

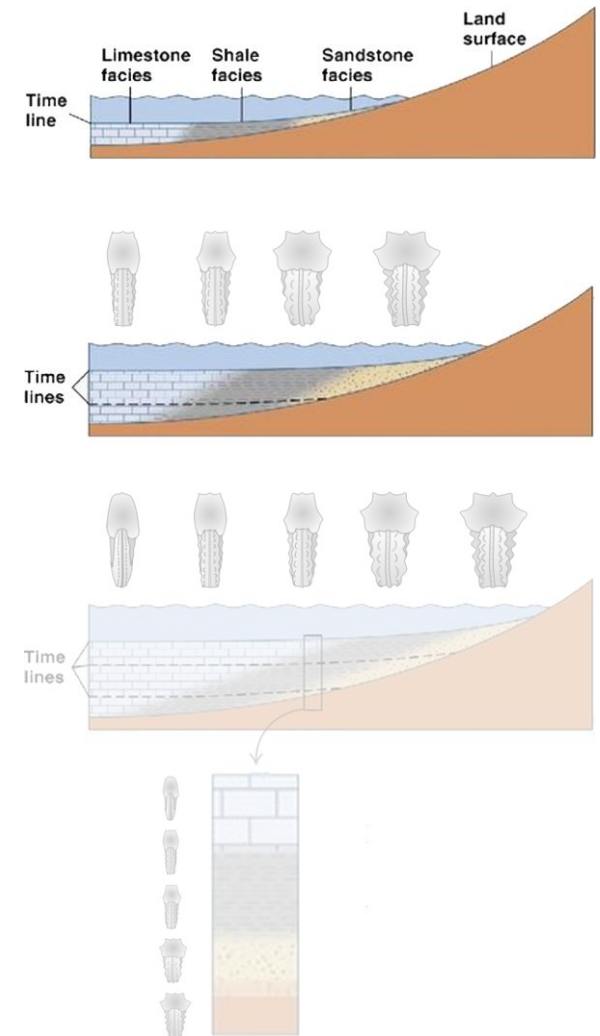
La plasticidad fenotípica en especies extintas (variabilidad coetánea, en la horizontal) ligada a cambios ambientales registrados en la columna (en la vertical) puede dar lugar a la interpretación errónea de cambios morfológicos evolutivos.

Plasticidad fenotípica  $\neq$  Cambio evolutivo (no confundir con la discusión de la plasticidad fenotípica en la síntesis extendida).

Se descarta cambio evolutivo si se observa correlación entre facies y morfotipos y ciclicidad en la columna (no siempre es posible).

Plasticidad fenotípica en el registro fósil (ver [Lister, 2021](#)).

Crédito imagen: © [Geology Desk](#) y [Wilmsen & Mosavinia \(2011\)](#)





## (Morfo)especies en el registro fósil y tiempo geológico.

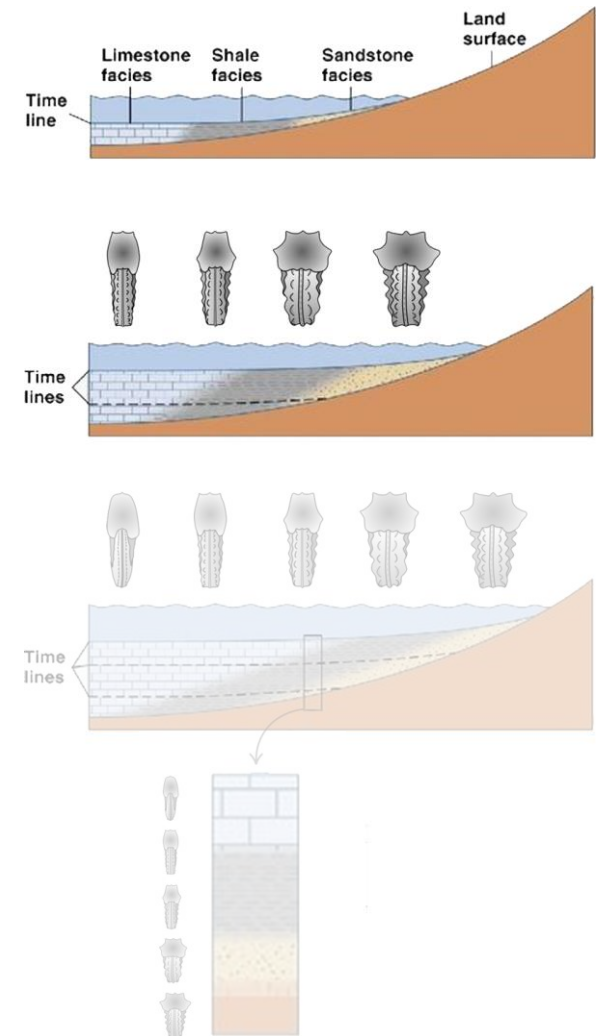
La plasticidad fenotípica en especies extintas (variabilidad coetánea, en la horizontal) ligada a cambios ambientales registrados en la columna (en la vertical) puede dar lugar a la interpretación errónea de cambios morfológicos evolutivos.

Plasticidad fenotípica  $\neq$  Cambio evolutivo (no confundir con la discusión de la plasticidad fenotípica en la síntesis extendida).

Se descarta cambio evolutivo si se observa correlación entre facies y morfotipos y ciclicidad en la columna (no siempre es posible).

Plasticidad fenotípica en el registro fósil (ver [Lister, 2021](#)).

Crédito imagen: © [Geology Desk](#) y [Wilmsen & Mosavinia \(2011\)](#)





## (Morfo)especies en el registro fósil y tiempo geológico.

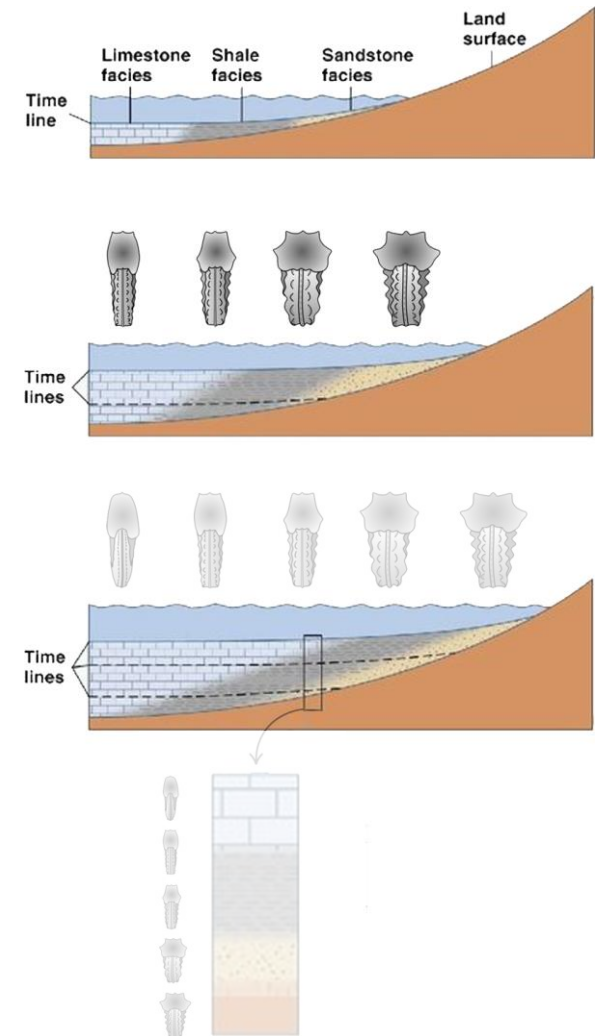
La plasticidad fenotípica en especies extintas (variabilidad coetánea, en la horizontal) ligada a cambios ambientales registrados en la columna (en la vertical) puede dar lugar a la interpretación errónea de cambios morfológicos evolutivos.

Plasticidad fenotípica  $\neq$  Cambio evolutivo (no confundir con la discusión de la plasticidad fenotípica en la síntesis extendida).

Se descarta cambio evolutivo si se observa correlación entre facies y morfotipos y ciclicidad en la columna (no siempre es posible).

Plasticidad fenotípica en el registro fósil (ver [Lister, 2021](#)).

Crédito imagen: © [Geology Desk](#) y [Wilmsen & Mosavinia \(2011\)](#)





## (Morfo)especies en el registro fósil y tiempo geológico.

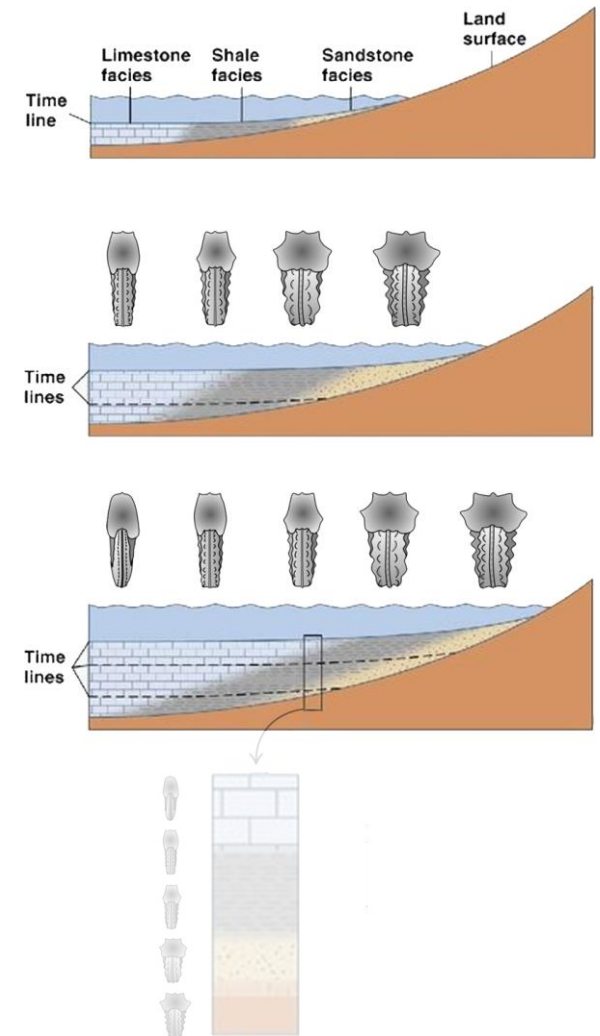
La plasticidad fenotípica en especies extintas (variabilidad coetánea, en la horizontal) ligada a cambios ambientales registrados en la columna (en la vertical) puede dar lugar a la interpretación errónea de cambios morfológicos evolutivos.

Plasticidad fenotípica  $\neq$  Cambio evolutivo (no confundir con la discusión de la plasticidad fenotípica en la síntesis extendida).

Se descarta cambio evolutivo si se observa correlación entre facies y morfotipos y ciclicidad en la columna (no siempre es posible).

Plasticidad fenotípica en el registro fósil (ver [Lister, 2021](#)).

Crédito imagen: © [Geology Desk](#) y [Wilmsen & Mosavinia \(2011\)](#)







## (Morfo)especies en el registro fósil y tiempo geológico.

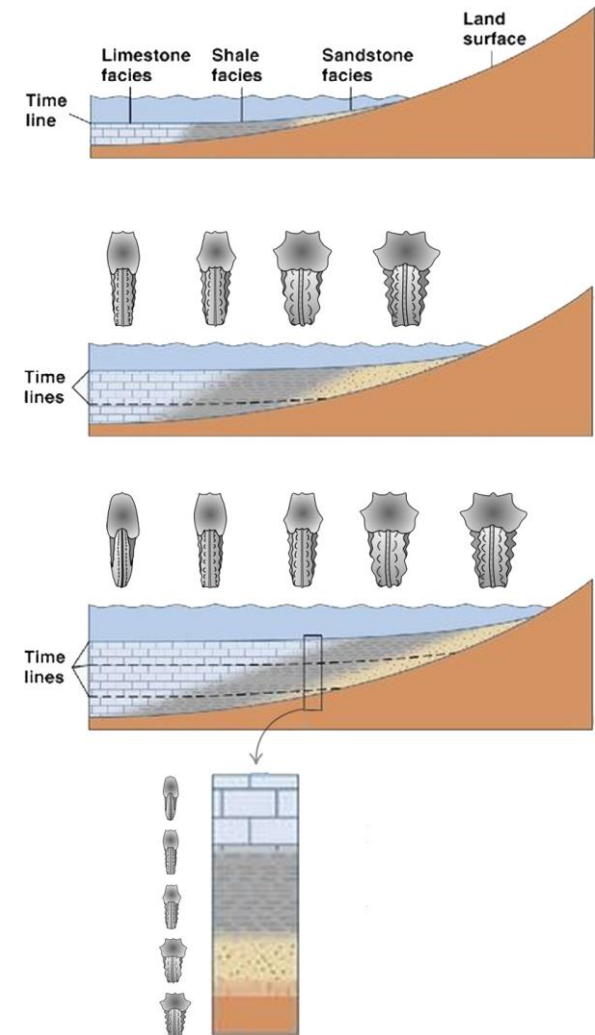
La plasticidad fenotípica en especies extintas (variabilidad coetánea, en la horizontal) ligada a cambios ambientales registrados en la columna (en la vertical) puede dar lugar a la interpretación errónea de cambios morfológicos evolutivos.

Plasticidad fenotípica  $\neq$  Cambio evolutivo (no confundir con la discusión de la plasticidad fenotípica en la síntesis extendida).

Se descarta cambio evolutivo si se observa correlación entre facies y morfotipos y ciclicidad en la columna (no siempre es posible).

Plasticidad fenotípica en el registro fósil (ver [Lister, 2021](#)).

Crédito imagen: © [Geology Desk](#) y [Wilmsen & Mosavinia \(2011\)](#)





## (Morfo)especies en el registro fósil y tiempo geológico.

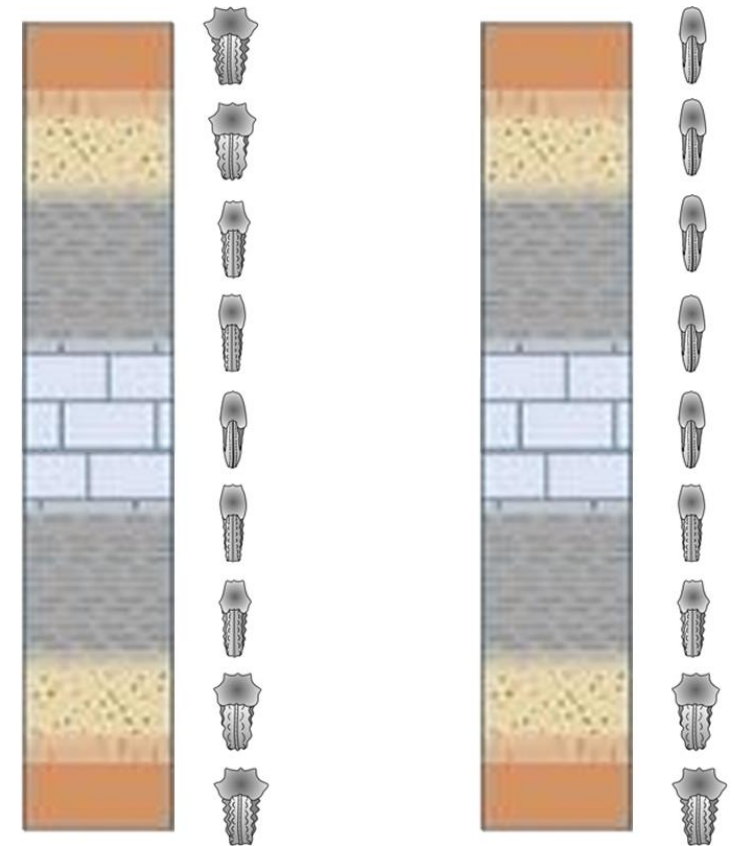
La plasticidad fenotípica en especies extintas (variabilidad coetánea, en la horizontal) ligada a cambios ambientales registrados en la columna (en la vertical) puede dar lugar a la interpretación errónea de cambios morfológicos evolutivos.

Plasticidad fenotípica  $\neq$  Cambio evolutivo (no confundir con la discusión de la plasticidad fenotípica en la síntesis extendida).

Se descarta cambio evolutivo si se observa correlación entre facies y morfotipos y ciclicidad en la columna (no siempre es posible).

Plasticidad fenotípica en el registro fósil (ver [Lister, 2021](#)).

Crédito imagen: © [Geology Desk](#) y [Wilmsen & Mosavinia \(2011\)](#)





## (Morfo)especies en el registro fósil y tiempo geológico.

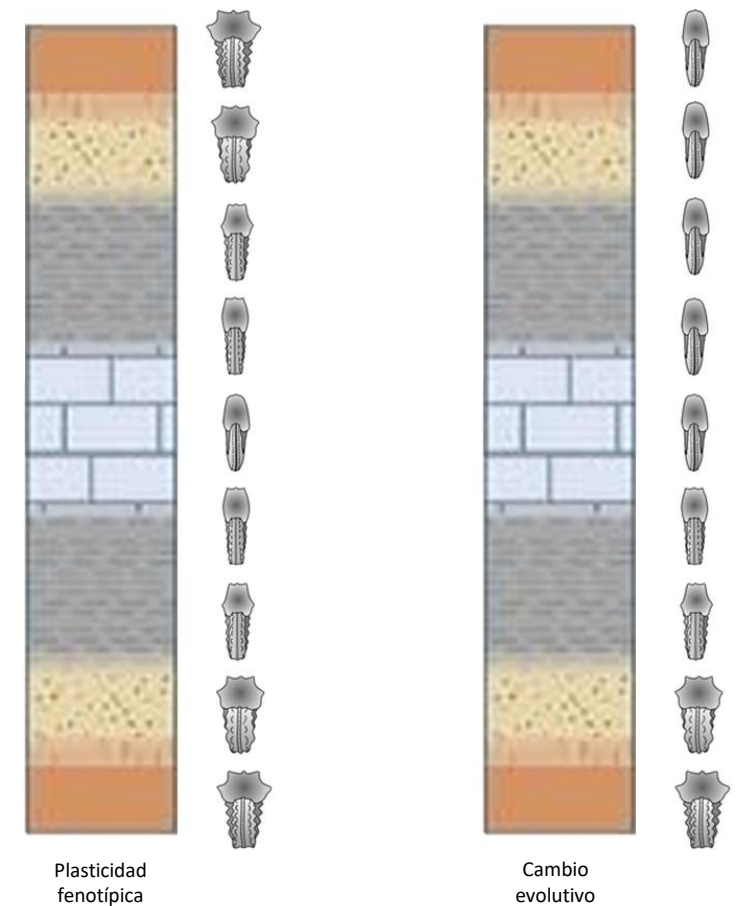
La plasticidad fenotípica en especies extintas (variabilidad coetánea, en la horizontal) ligada a cambios ambientales registrados en la columna (en la vertical) puede dar lugar a la interpretación errónea de cambios morfológicos evolutivos.

Plasticidad fenotípica  $\neq$  Cambio evolutivo (no confundir con la discusión de la plasticidad fenotípica en la síntesis extendida).

Se descarta cambio evolutivo si se observa correlación entre facies y morfotipos y ciclicidad en la columna (no siempre es posible).

Plasticidad fenotípica en el registro fósil (ver [Lister, 2021](#)).

Crédito imagen: © [Geology Desk](#) y [Wilmsen & Mosavinia \(2011\)](#)





## (Morfo)especies en el registro fósil y tiempo geológico.

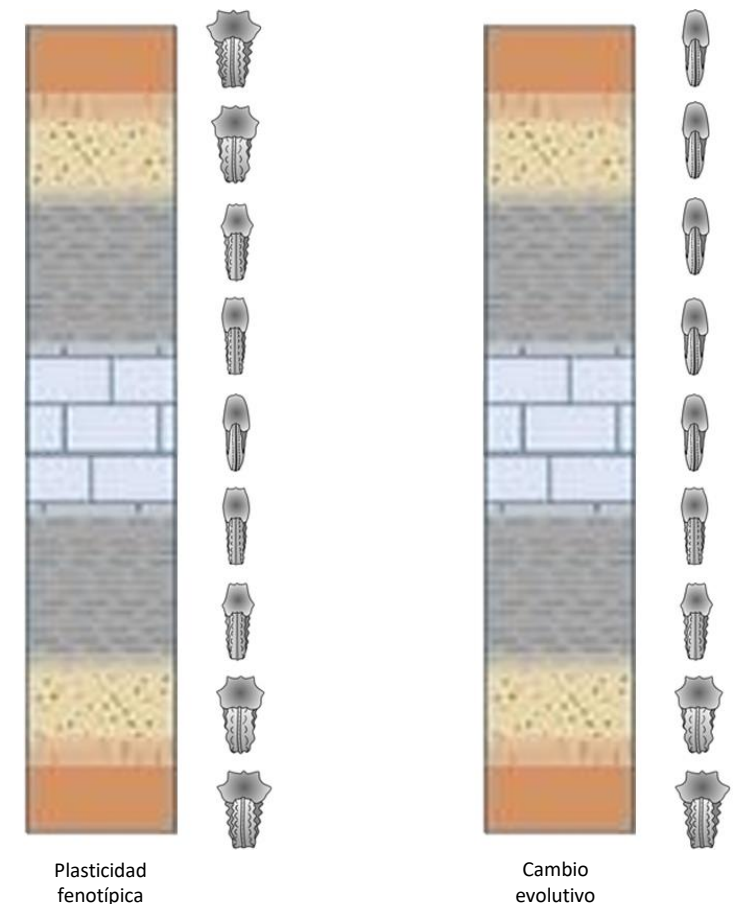
La plasticidad fenotípica en especies extintas (variabilidad coetánea, en la horizontal) ligada a cambios ambientales registrados en la columna (en la vertical) puede dar lugar a la interpretación errónea de cambios morfológicos evolutivos.

Plasticidad fenotípica  $\neq$  Cambio evolutivo (no confundir con la discusión de la plasticidad fenotípica en la síntesis extendida).

Se descarta cambio evolutivo si se observa correlación entre facies y morfotipos y ciclicidad en la columna (no siempre es posible).

Plasticidad fenotípica en el registro fósil (ver [Lister, 2021](#)).

Crédito imagen: © [Geology Desk](#) y [Wilmsen & Mosavinia \(2011\)](#)





Esta obra está bajo una [Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

© Humberto G. Ferrón Jiménez

© Humberto G. Ferrón Jiménez. Universitat de València.  
Obra publicada para uso exclusivo de los y las estudiantes matriculados  
en la Asignatura Paleobiología y sistemática paleontológica del Máster en  
Paleontología Aplicada, Curso 2022-2023  
Cualquier otro uso requerirá la autorización por escrito del autor.



## 2. DIVERSIFICACIÓN GLOBAL Y EXTINCIÓN





## 2.1. Conceptos básicos y contexto histórico



## Investigación de la diversidad global florece en el ultimo cuarto del S. XX.

- Siglos de esfuerzo por catalogar el registro fósil.
- Llegada de las computadoras.
- Creciente interés por el tema.
- Crisis de biodiversidad actual.

Crédito imagen: © Shutterstock



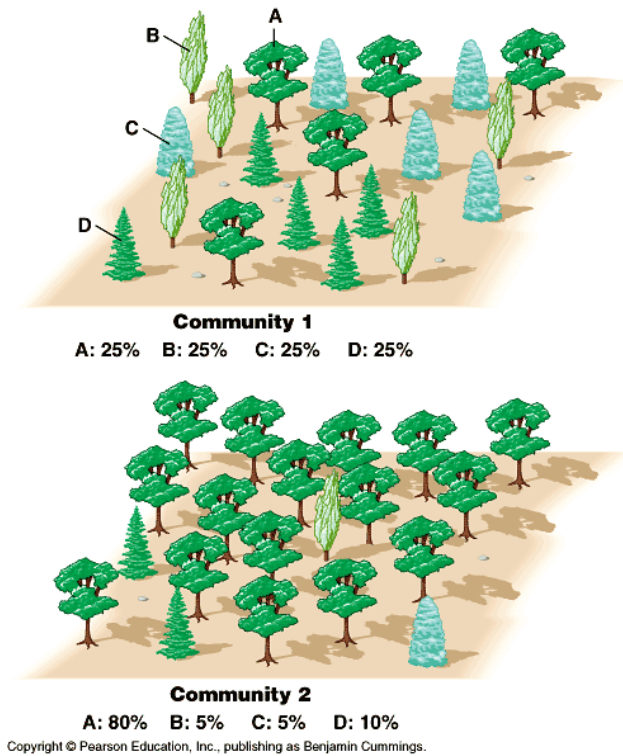


## La naturaleza de la diversidad biológica.

¿Cómo medimos la diversidad?

- Riqueza taxonómica.

Crédito imagen: © Pearson Education





## La naturaleza de la diversidad biológica.

¿Cómo medimos la diversidad?

- Riqueza taxonómica.
- Diversidad morfológica (disparidad).
- Diversidad funcional.

Crédito imagen: [© Karen Carr Studio](#)



Modern



Ancient



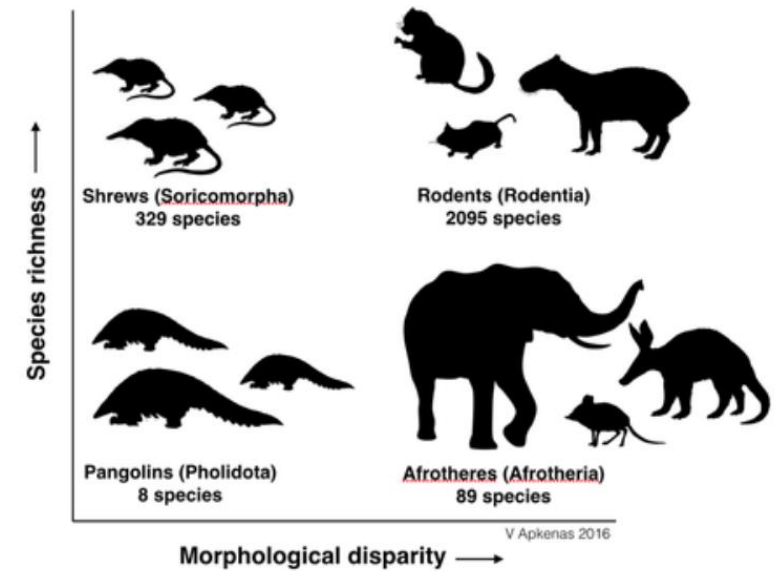
## La naturaleza de la diversidad biológica.

¿Cómo medimos la diversidad?

- Riqueza taxonómica.
- Diversidad morfológica (disparidad).
- Diversidad funcional.

¿Se correlacionan todas las medidas?

Crédito imagen: © Vanessa Apkenas





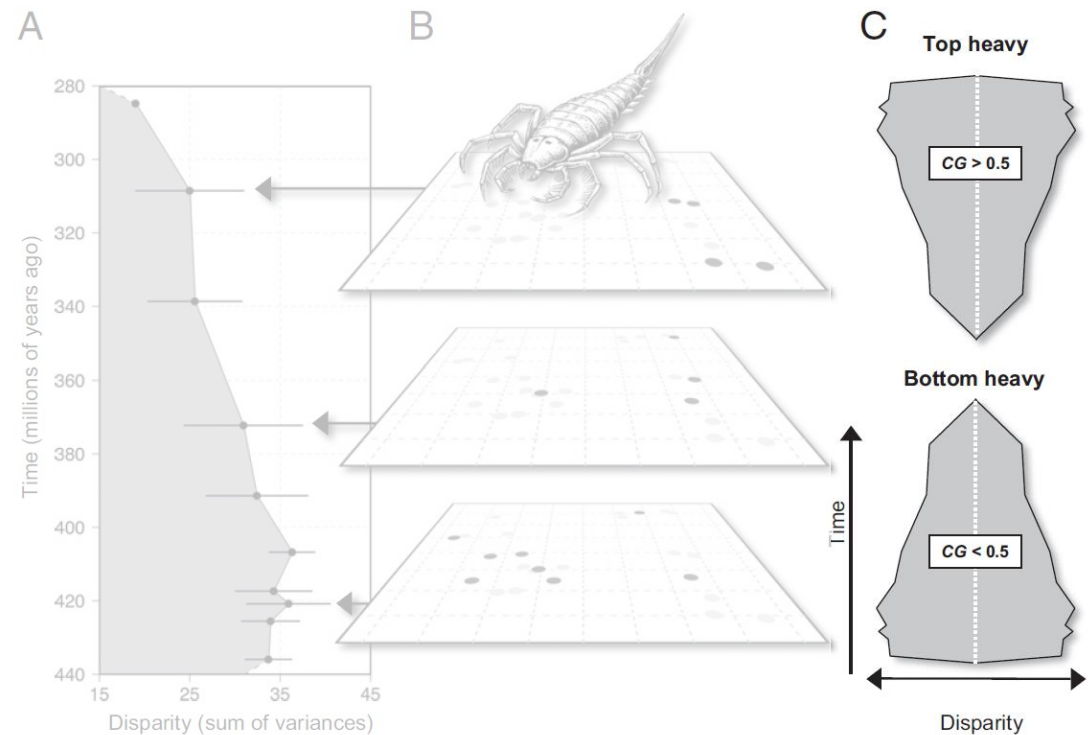
## La naturaleza de la diversidad biológica.

¿Cómo medimos la diversidad?

- Riqueza taxonómica.
- Diversidad morfológica (disparidad).
- Diversidad funcional.

¿Se correlacionan todas las medidas?

[Hughes et al. \(2013\)](#)







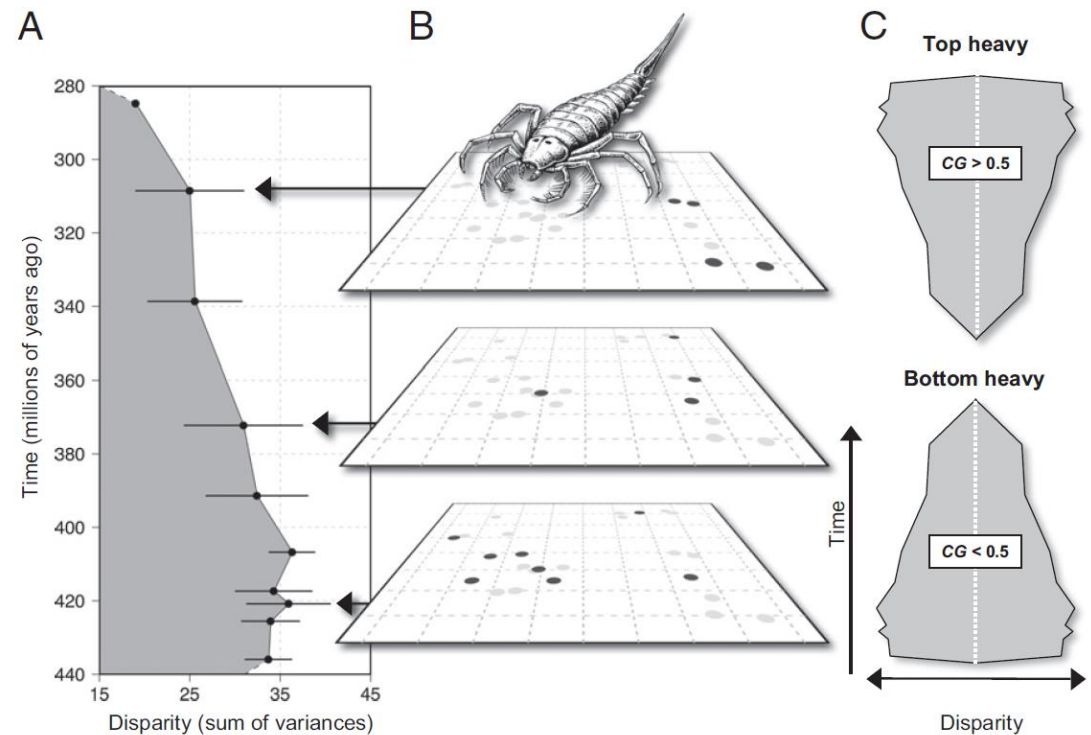
## La naturaleza de la diversidad biológica.

¿Cómo medimos la diversidad?

- Riqueza taxonómica.
- Diversidad morfológica (disparidad).
- Diversidad funcional.

¿Se correlacionan todas las medidas?

[Hughes et al. \(2013\)](#)





**Contexto histórico** (ver [Taylor, 2004](#)).

**Georges Cuvier** (1769-1832).

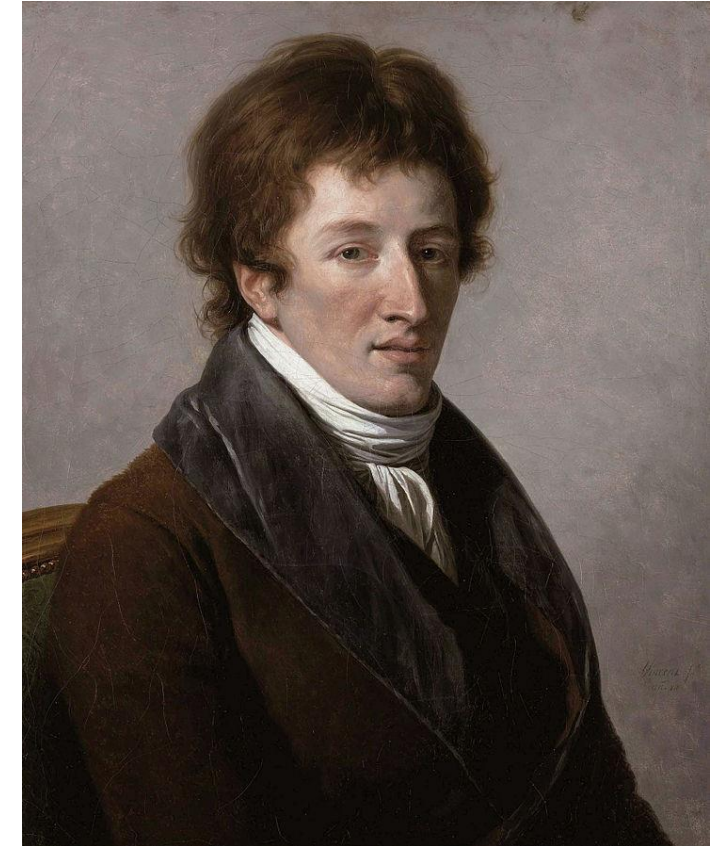
Reconoce la realidad de las antiguas extinciones.

Fósiles cenozoicos de París y sus alrededores sin representantes actuales:

En 1812: “Dado que el número de cuadrápedos es limitado y la mayoría de sus especies, al menos las más grandes, son conocidas, existen mejores medios para verificar si los huesos fósiles pertenecen a uno de ellos o si provienen de una especie perdida”.

Promovió la idea del catastrofismo para explicar la extinción de las especies (grandes trastornos geológicos).

Georges Cuvier. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





**Contexto histórico** (ver [Taylor, 2004](#)).

**Alcide d'Orbigny** (1802-1857).

Alumno de Cuvier. Amplió las ideas de su mentor.

Propone 27 extinciones catastróficas.

Todas las especies vivientes fueron exterminadas durante cada evento de extinción, para ser reemplazadas posteriormente por una biota totalmente nueva formada en una nueva creación de vida.

Las etapas estratigráficas (por ejemplo, Bajociano, Cenomaniano) erigidas por d'Orbigny, todavía utilizadas por los geólogos hoy en día de una manera modificada.

Alcide d'Orbigny . Crédito imagen: [Creative Commons](#)







**Contexto histórico** (ver [Taylor, 2004](#)).

**Charles Darwin (1809-1882).**

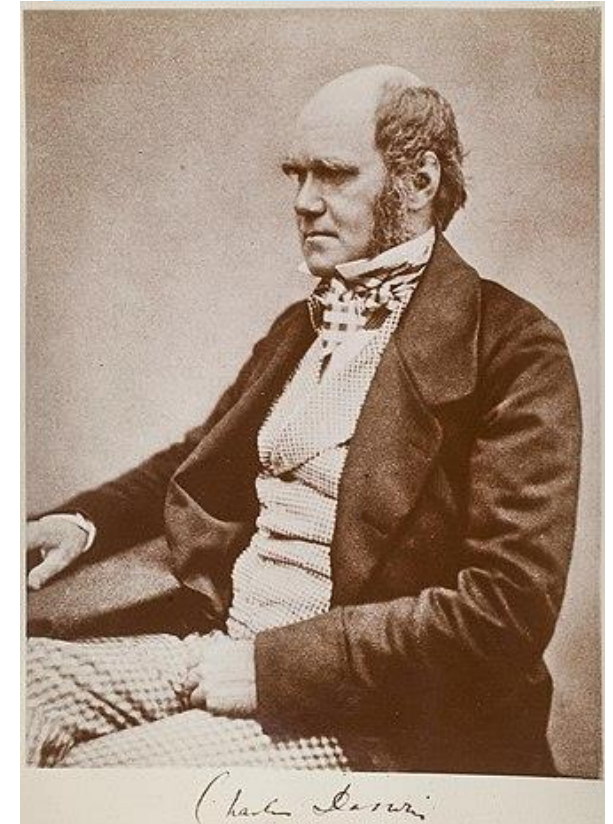
Siguió los principios uniformistas expuestos por Lyell.

Desaparición gradual de las especies, una tras otra, en lugar de su aniquilación repentina.

La selección natural era suficiente para explicar la extinción de las especies.

“Los descendientes mejorados y modificados de una especie generalmente causarán el exterminio de la especie progenitora” (El origen de las especies, 1859).

Charles Darwin. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





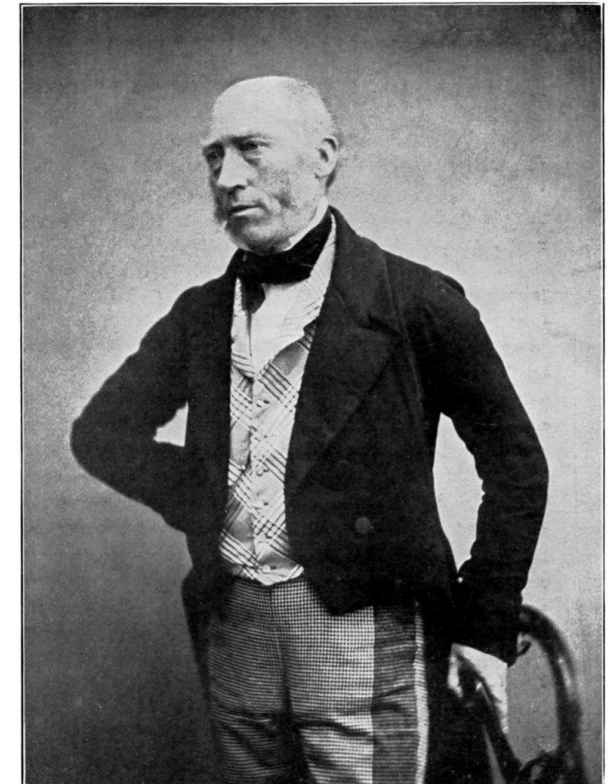
**Contexto histórico** (ver [Taylor, 2004](#)).

**John Phillips (1800-1874).**

Intento temprano por estimar los amplios cambios en la diversidad de la vida en la Tierra entre el Cámbrico y la actualidad.

Pudo reconocer las grandes rotaciones de la vida que marcaron las transiciones entre las eras paleozoica, mesozoica y cenozoica

John Phillips. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





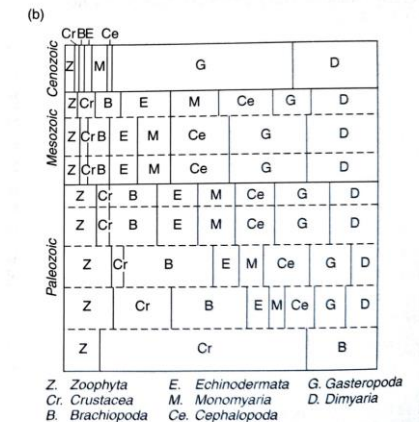
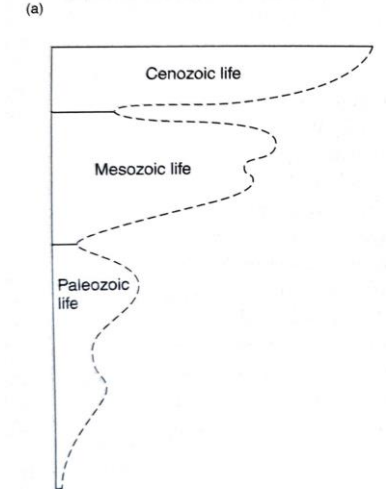
Contexto histórico (ver [Taylor, 2004](#)).

**John Phillips (1800-1874).**

Intento temprano por estimar los amplios cambios en la diversidad de la vida en la Tierra entre el Cámbrico y la actualidad.

Pudo reconocer las grandes rotaciones de la vida que marcaron las transiciones entre las eras paleozoica, mesozoica y cenozoica

[Phillips \(1860\)](#)







## Contexto histórico.

### Ultimo cuarto del siglo XX.

#### Jack Sepkoski (1948-1999).

Paleontólogo estadounidense de origen polaco. Estudiante de Stephen Jay Gould.

Las principales contribuciones de Sepkoski incluyeron la documentación y el análisis de patrones de originación y extinción a gran escala, cambios importantes en la diversidad de la vida a lo largo del tiempo y el contexto ambiental y ecológico de la diversificación biótica.

Jack Sepkoski. Crédito imagen: [© UV](#)





## Contexto histórico.

### Ultimo cuarto del siglo XX.

#### Jack Sepkoski (1948-1999).

Su trabajo estuvo marcado por una recopilación meticulosa de datos a una escala monumental.

La compilación de los rangos de familias marinos (y géneros posteriormente, a lo largo del Fanerozoico abrió el camino para el análisis de los patrones de extinción global en colaboración con **David Raup** (1933-2015).

[Foote \(2015\)](#)





## Contexto histórico.

### Ultimo cuarto del siglo XX.

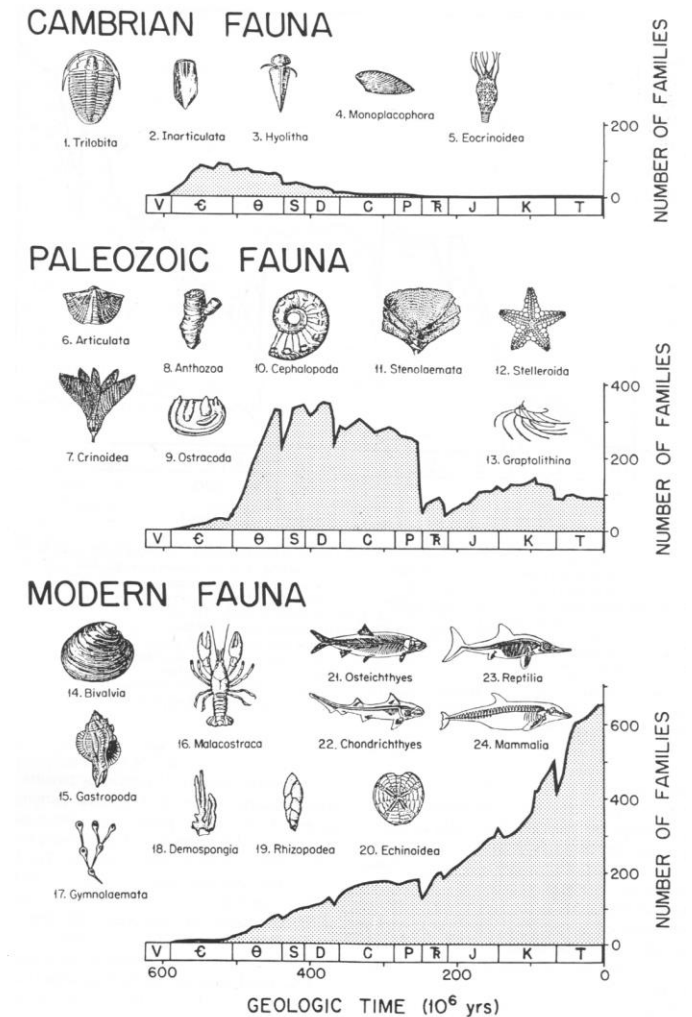
### Jack Sepkoski (1948-1999).

Descompuso el patrón de diversidad global de los animales marinos en las 'Tres grandes faunas evolutivas' (Cámbrica, Paleozoica y Moderna), que se caracterizan por tasas de origen y extinción cada vez más bajas.

Describió la diversidad de las tres faunas en términos de un modelo logístico acoplado interrumpido por episodios de extinción masiva.

Más tarde exploró formas rigurosas de probar reemplazos competitivos a gran escala en la historia de la vida.

[Sepkoski \(1984\)](#)





## Contexto histórico.

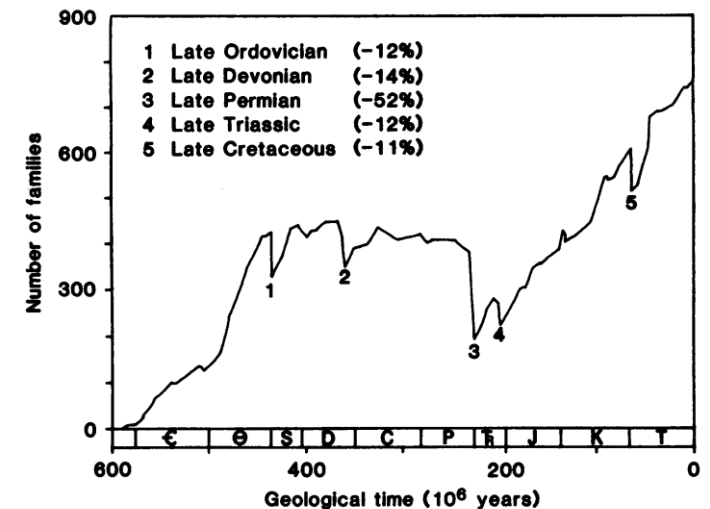
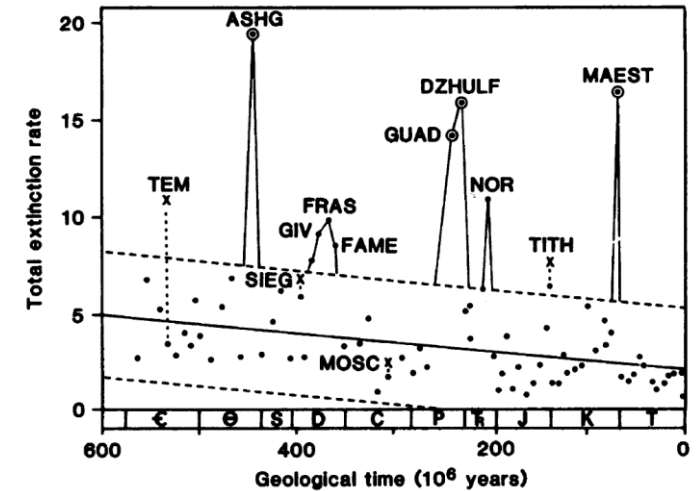
Ultimo cuarto del siglo XX.

Jack Sepkoski (1948-1999).

Trabajó sobre extinción, con su colega **David M. Raup**.  
Documentó:

- Cinco extinciones masivas.
- La disminución de la tasa de extinción de fondo durante el Fanerozoico.
- La aparente periodicidad de 26 millones de años de las extinciones masivas durante la última mitad del Fanerozoico -  
> Impulsó un importante programa de investigación sobre eventos de extinción y posibles vínculos con fenómenos extraterrestres.

[Raup & Sepkoski \(1982\)](#)



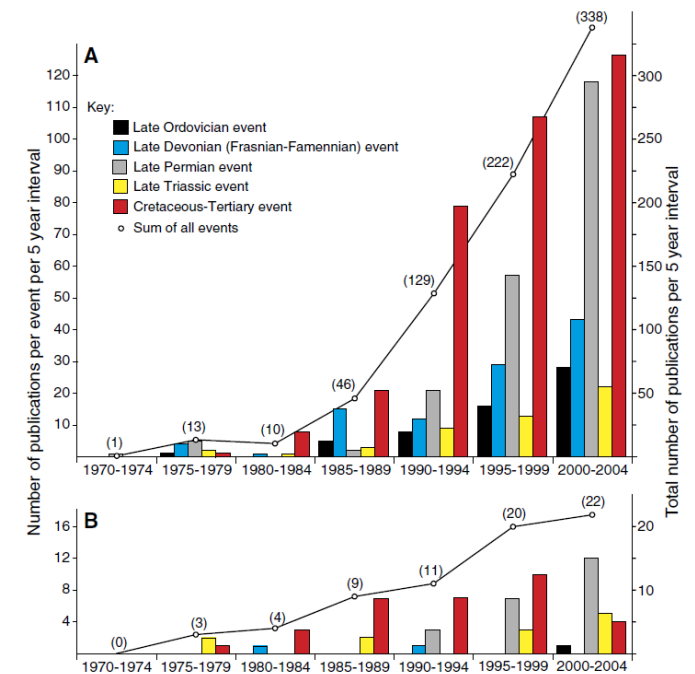


## Contexto histórico.

### En los últimos 25 años.

- Aumento dramático del número de estudios sobre las extinciones en masa.
- La mayor parte se centra en el evento del Cretácico-Terciario (K-T).
- Es probable que el estudio del evento del final del Pérmico (en términos de resultados de investigación) superar el de K-T en los próximos años.

[Twitchett \(2006\)](#)





## 2.2. Diversificación global





## Métodos de construcción de curvas de diversidad global

Varios métodos propuestos.

Objetivo: caracterizar el número de taxones existentes en intervalos estratigráficos consecutivos y su representación en gráficas x-y.

Asunción: cada taxon vivió durante todo el rango estratigráfico entre su primera y última aparición en el registro fósil.



## Métodos de construcción de curvas de diversidad global

Varios métodos propuestos.

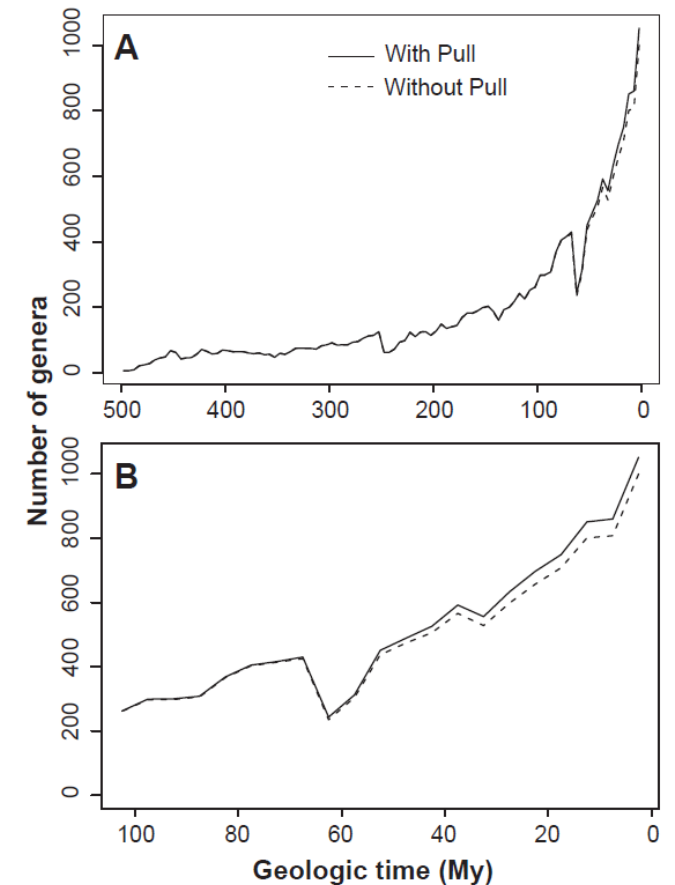
Objetivo: caracterizar el número de taxones existentes en intervalos estratigráficos consecutivos y su representación en graficas x-y.

Asunción: cada taxon vivió durante todo el rango estratigráfico entre su primera y última aparición en el registro fósil.

**'Pull of the Recent'** -> Problema común en estos métodos.

- Aumento de rocas sedimentarias expuestas hacia el presente.
- Extensión de rangos estratigráficos en el Mesozoico y Cenozoico hasta el presente por el hecho de que la diversidad actual está mucho mejor muestreada que cualquier punto en el registro fósil.

[Jablonski et al. \(2003\)](#)





## Métodos de construcción de curvas de diversidad global

Varios métodos propuestos.

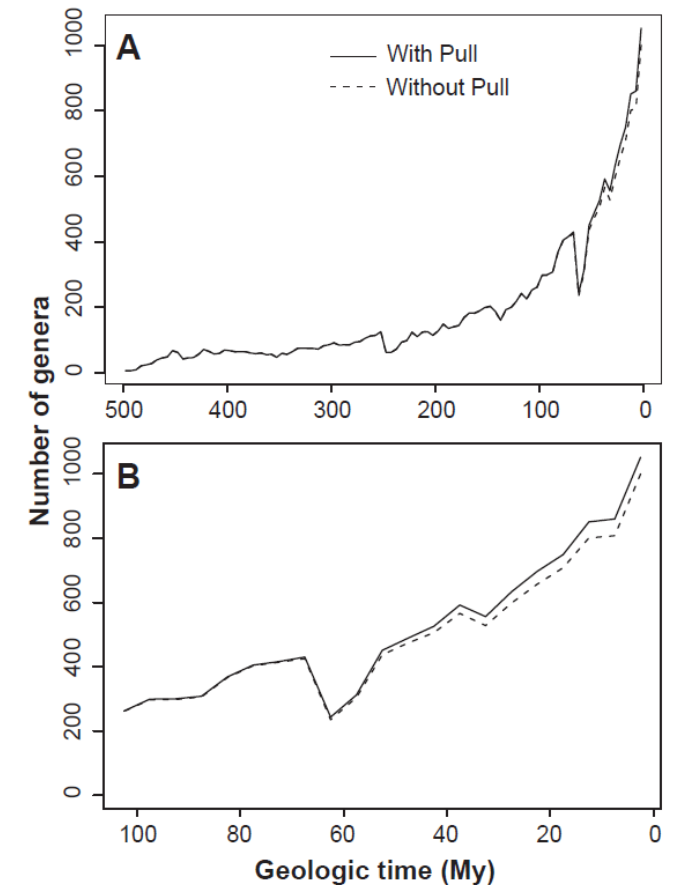
Objetivo: caracterizar el número de taxones existentes en intervalos estratigráficos consecutivos y su representación en graficas x-y.

Asunción: cada taxon vivió durante todo el rango estratigráfico entre su primera y última aparición en el registro fósil.

**'Pull of the Recent'** -> Problema común en estos métodos.

- Aumento de rocas sedimentarias expuestas hacia el presente.
- Extensión de rangos estratigráficos en el Mesozoico y Cenozoico hasta el presente por el hecho de que la diversidad actual está mucho mejor muestreada que cualquier punto en el registro fósil.

[Jablonski et al. \(2003\)](#)



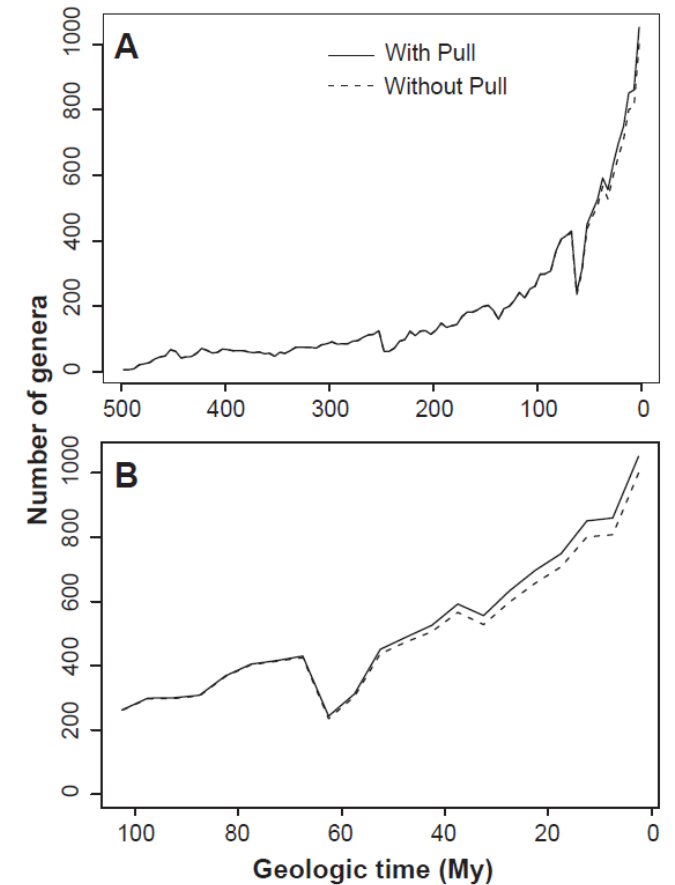


## Métodos de construcción de curvas de diversidad global

Algunas consideraciones para la construcción de curvas de diversidad global:

- Intervalos particularmente bien muestreados (e.g. “Pull of the recent”) -> Eliminación de “singletons”.
- Curvas a mayor rango taxonómico -> Cambios menos abruptos.
- Efectos de muestreo y longitud de intervalo -> Métodos de “boundary-crossing taxa”.

[Jablonski et al. \(2003\)](#)





## Métodos de construcción de curvas de diversidad global

[Foote & Miller \(2007\)](#)

Genus	First Appearance	Last Appearance	Genus	First Appearance	Last Appearance
a	Paleocene	Recent	u	Pliocene	Recent
b	Miocene	Miocene	v	Oligocene	Pleistocene
c	Paleocene	Eocene	w	Eocene	Eocene
d	Eocene	Eocene	x	Pleistocene	Recent
e	Oligocene	Recent	y	Paleocene	Paleocene
f	Pleistocene	Recent	z	Miocene	Pliocene
g	Oligocene	Miocene	aa	Paleocene	Miocene
h	Paleocene	Eocene	bb	Eocene	Recent
i	Pliocene	Recent	cc	Pliocene	Recent
j	Eocene	Eocene	dd	Pleistocene	Pleistocene
k	Oligocene	Pleistocene	ee	Pleistocene	Recent
l	Pleistocene	Recent	ff	Paleocene	Eocene
m	Pleistocene	Pleistocene	gg	Miocene	Recent
n	Pliocene	Recent	hh	Oligocene	Recent
o	Miocene	Recent	ii	Paleocene	Eocene
p	Paleocene	Oligocene	jj	Pleistocene	Recent
q	Eocene	Recent	kk	Pliocene	Recent
r	Miocene	Recent	ll	Miocene	Recent
s	Paleocene	Eocene	mm	Pleistocene	Recent
t	Pleistocene	Recent	nn	Pleistocene	Pleistocene



## Métodos de construcción de curvas de diversidad global

Foote & Miller (2007)

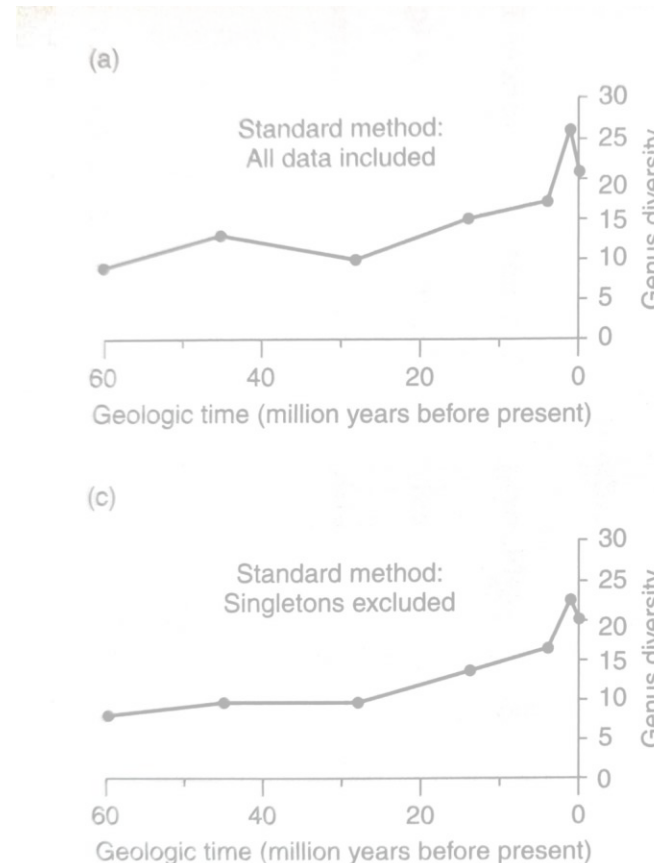
**TABLE 8.2**  
Values and Equations Used to Calculate Diversity Curves for the Hypothetical Data from Table 8.1

Interval	Ma	N. orig. <sub>t</sub>	N. ext. <sub>t</sub>	N <sub>s</sub>	d <sub>t</sub> with All Data Included	N. orig. without Singletons	N. ext. without Singletons	d <sub>t</sub> without Singletons	N. orig. with Recent Occurrences Ignored	N. ext. with Recent Occurrences Ignored	d <sub>t</sub> with Recent Occurrences Ignored	Boundaries (for Boundary-Crosser Method)
Paleocene	60	9	1	1	9	8	0	8	9	2	9	Paleocene/Eocene
Eocene	45	5	8	3	13	2	5	10	5	10	12	Eocene/Oligocene
Oligocene	28	5	1	0	10	5	1	10	5	3	7	Oligocene/Miocene
Miocene	14	6	3	1	15	5	2	14	6	7	10	Miocene/Pliocene
Pliocene	4	5	1	0	17	5	1	17	5	6	8	Pliocene/Pleistocene
Pleistocene	1	10	5	3	26	7	2	23	10	12	12	Pleistocene/Recent

**Key:** d<sub>t</sub> = diversity in interval t  
 d<sub>t-1</sub> = diversity in interval t - 1  
 d<sub>t/t+1</sub> = diversity at boundary between intervals t and t + 1  
 N. orig.<sub>t</sub> = number of originations in interval t  
 N. ext.<sub>t</sub> = number of extinctions in interval t  
 N. ext.<sub>t-1</sub> = number of extinctions in interval t - 1  
 N<sub>s</sub> = number of singletons in interval t

**Standard Method for Calculating Diversity:**  
 $d_t = d_{t-1} + N. orig._t - N. ext._{t-1}$   
 Example: When all data are included,  
 $d_{Oligocene} = d_{Eocene} + N. orig_{Oligocene} - N. ext_{Eocene}$ ;  
 thus,  $d_{Oligocene} = 13 + 5 - 8 = 10$

**Boundary-Crosser Method for Calculating Diversity:**  
 $d_{t/t+1} = d_t - N. ext._t$   
 Example:  
 $d_{Oligocene/Miocene} = d_{Oligocene} - N. ext_{Oligocene}$ ;  
 thus,  $d_{Oligocene/Miocene} = 10 - 1 = 9$







## Métodos de construcción de curvas de diversidad global

[Foote & Miller \(2007\)](#)

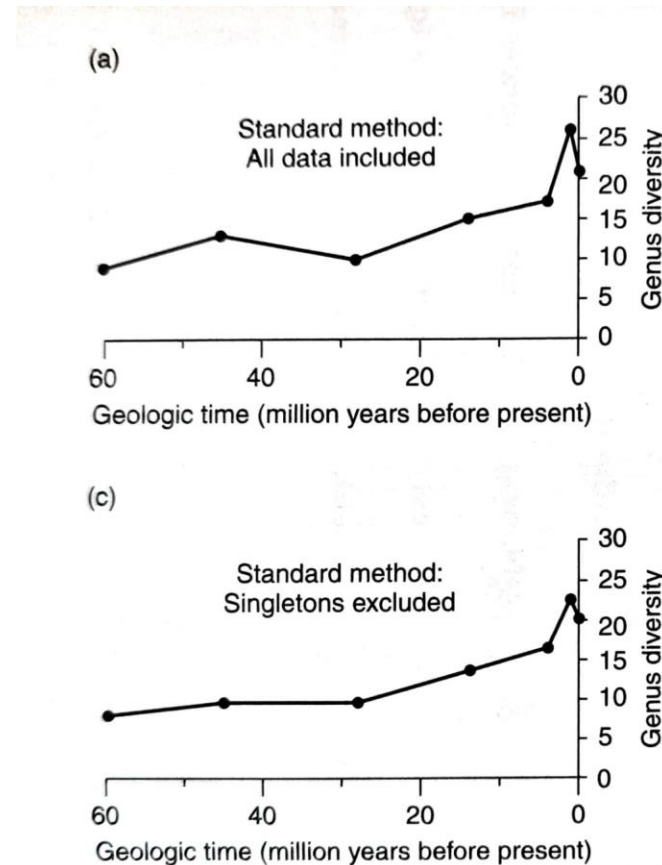
**TABLE 8.2**  
Values and Equations Used to Calculate Diversity Curves for the Hypothetical Data from Table 8.1

Interval	Ma	N. orig. <sub>t</sub>	N. ext. <sub>t</sub>	N <sub>s</sub>	d <sub>t</sub> with All Data Included	N. orig. without Singletons	N. ext. without Singletons	d <sub>t</sub> without Singletons	N. orig. with Recent Occurrences Ignored	N. ext. with Recent Occurrences Ignored	d <sub>t</sub> with Recent Occurrences Ignored	Boundaries (for Boundary-Crosser Method)
Paleocene	60	9	1	1	9	8	0	8	9	2	9	Paleocene/Eocene
Eocene	45	5	8	3	13	2	5	10	5	10	12	Eocene/Oligocene
Oligocene	28	5	1	0	10	5	1	10	5	3	7	Oligocene/Miocene
Miocene	14	6	3	1	15	5	2	14	6	7	10	Miocene/Pliocene
Pliocene	4	5	1	0	17	5	1	17	5	6	8	Pliocene/Pleistocene
Pleistocene	1	10	5	3	26	7	2	23	10	12	12	Pleistocene/Recent

**Key:** d<sub>t</sub> = diversity in interval t  
 d<sub>t-1</sub> = diversity in interval t - 1  
 d<sub>t/t+1</sub> = diversity at boundary between intervals t and t + 1  
 N. orig.<sub>t</sub> = number of originations in interval t  
 N. ext.<sub>t</sub> = number of extinctions in interval t  
 N. ext.<sub>t-1</sub> = number of extinctions in interval t - 1  
 N<sub>s</sub> = number of singletons in interval t

**Standard Method for Calculating Diversity:**  
 $d_t = d_{t-1} + N. orig._t - N. ext._{t-1}$   
 Example: When all data are included,  
 $d_{Oligocene} = d_{Eocene} + N. orig_{Oligocene} - N. ext_{Eocene}$ ;  
 thus,  $d_{Oligocene} = 13 + 5 - 8 = 10$

**Boundary-Crosser Method for Calculating Diversity:**  
 $d_{t/t+1} = d_t - N. ext._t$   
 Example:  
 $d_{Oligocene/Miocene} = d_{Oligocene} - N. ext_{Oligocene}$ ;  
 thus,  $d_{Oligocene/Miocene} = 10 - 1 = 9$





## Métodos de construcción de curvas de diversidad global. Ej. Paleobiology database.

What do you want to download? ?

Occurrences  
 Specimens /  Measurements  
 Geological strata  
 Collections  
 Diversity over time  
 Taxa  
 Opinions  
 Bibliographic references /  Taxa by ref

Comma-separated values (csv)  
 Tab-separated values (tsv)  
 JSON  
 RIS

Show all available parameters  
 Simple form

---

[https://paleobiodb.org/data1.2/occs/diversity.csv?datainfo&rowcount&base\\_name=Canis&count=species](https://paleobiodb.org/data1.2/occs/diversity.csv?datainfo&rowcount&base_name=Canis&count=species)

Use one or more of the following sections to select a set of records and choose output options. If you close a section, you remove those parameters from the download URL until the section is opened again.

▼ Select by taxonomy ?

Taxon or taxa to include:

Taxonomic resolution:

Preservation:

Modifiers:



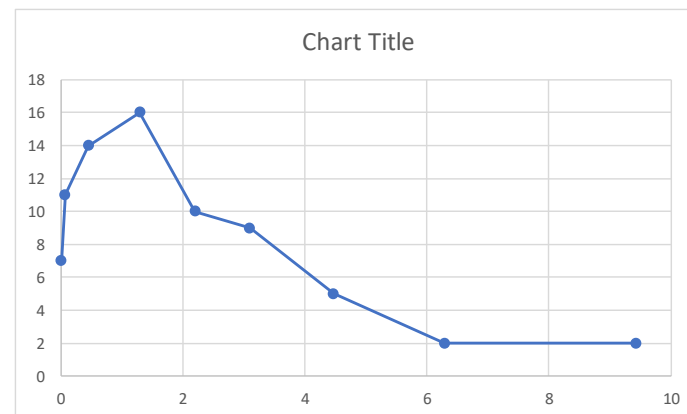
## Métodos de construcción de curvas de diversidad global. Ej. Paleobiology database.

- Interval\_no: this is just a PBDB code which you can basically ignore.
- Interval\_name: the time interval - you downloaded data at the Epoch level
- max\_ma: the maximum age of the time interval in millions of years
- min\_ma: the minimum age of the time interval in millions of years
- X\_Ft: number of taxa crossing top boundary and first appearing in interval
- X\_bL: number of taxa crossing bottom boundary and last appearing in interval
- X\_FL: number of taxa with first and last appearance *within* the interval
- X\_bt: number of taxa crossing *both* bottom and top interval boundaries
- sampled\_in\_bin: this is the number of unique taxa sampled in each time bin
- n\_occs: this is the number of fossil occurrences in each time bin — there may be multiple occurrences for a single taxon.



## Métodos de construcción de curvas de diversidad global. Ej. Paleobiology database.

Intervalo	Edad media	n originaciones	n extinciones	n singletons	diversidad
Holoceno	0.00585	0	0	7	7
Late Pleistocene	0.06885	0	0	4	11
Middle Pleistocene	0.4535	1	0	3	14
Calabrian	1.2935	6	0	3	16
Gelasian	2.197	1	0	0	10
Piacenzian	3.094	5	0	0	9
Zanclean	4.4665	3	0	1	5
Messinian	6.2895	0	0	0	2
Tortonian	9.433	2	0	0	2
		0	0	0	0





## Desarrollo del modelo logístico acoplado

En 1981 Sepkoski presenta una descripción cuantitativa de las transiciones entre taxones marinos a lo largo del Fanerozoico.

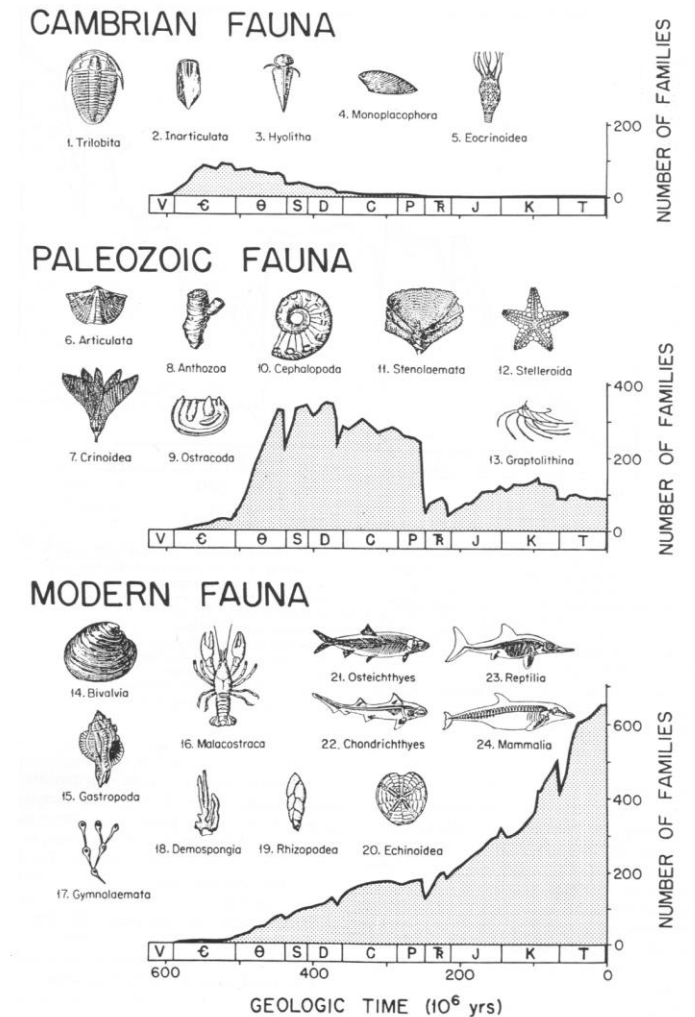
Faunas evolutivas: conjuntos amplios de taxones que fueron globalmente dominantes durante intervalos geológicos extensos (faunas cámbrica, paleozoica y moderna).

Las entendía como unidades funcionales que interactuaban unas con otras, causando las principales transiciones bióticas.

Punto de vista criticado por muchos paleontólogos.

Relevancia -> Perspectiva cuantitativa con impacto en el desarrollo de la investigación a larga escala de transiciones evolutivas.

[Sepkoski \(1984\)](#)





## Desarrollo del modelo logístico acoplado

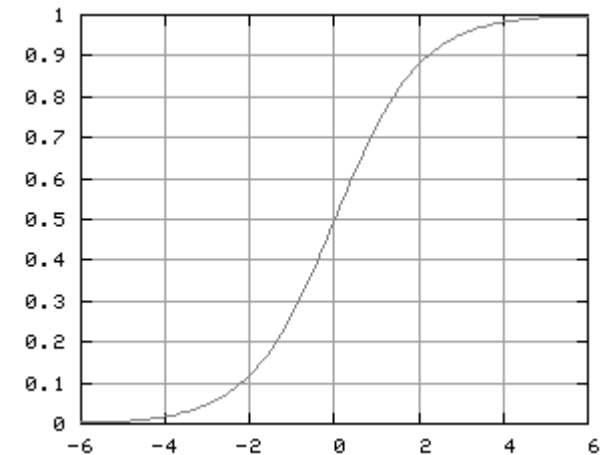
Objetivo de Sepkoski: Desarrollo de modelo matemático que describiera las principales características de la diversificación marina a lo largo del Fanerozoico.

El corazón del modelo -> Ecuación logística (curva sigmoideal):

- Aumento exponencial inicial.
- Seguimiento de decrecimiento en el ritmo de crecimiento hasta alcanzar un equilibrio.

Inspirado en conceptos de ecología sobre crecimiento poblacional y capacidad de carga.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)







## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

1. Momento inicial de crecimiento exponencial:

$$d_t = d_{t-1} + r d_{t-1}$$

$d_t$  es la diversidad en el momento  $t$ .

$d_{t-1}$  es la diversidad en el momento  $t-1$ .

$r$  es la tasa constante de incremento.



## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

1. Momento inicial de crecimiento exponencial:

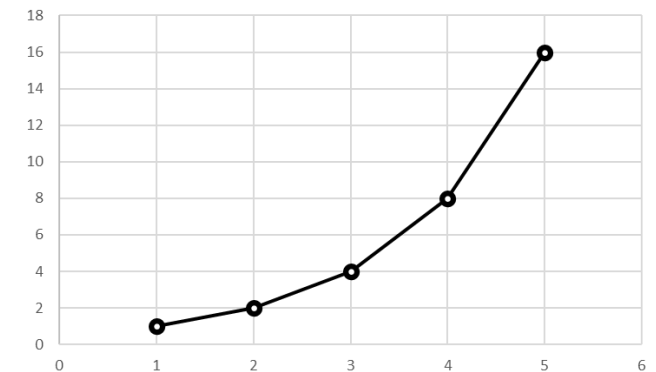
$$d_t = d_{t-1} + r d_{t-1}$$

$d_t$  es la diversidad en el momento  $t$ .

$d_{t-1}$  es la diversidad en el momento  $t-1$ .

$r$  es la tasa constante de incremento.

Ejemplo.  $r = 1$





## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

2. Diversificación logística simple:

$$r = k_s - k_e$$

$r$  es la tasa constante de incremento.

$k_s$  es la tasa de especiación.

$k_e$  es la tasa de extinción.



## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

2. Diversificación logística simple:

$$r = k_s - k_e$$

$$d_t = d_{t-1} + (k_s - k_e)d_{t-1}$$

$r$  es la tasa constante de incremento.

$k_s$  es la tasa de especiación.

$k_e$  es la tasa de extinción.



## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

2. Diversificación logística simple:

$$r = k_s - k_e$$

$$d_t = d_{t-1} + (k_s - k_e)d_{t-1}$$

$r$  es la tasa constante de incremento.

$k_s$  es la tasa de especiación.

$k_e$  es la tasa de extinción.

Si  $k_s > k_e$  -> aumento diversidad.

Si  $k_s < k_e$  -> disminuye diversidad.

Si  $k_s = k_e$  -> diversidad estable.



## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

2. Diversificación logística simple:

$k_s$  y  $k_e$  dependen de la diversidad:





## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

2. Diversificación logística simple:

$k_s$  y  $k_e$  dependen de la diversidad:

$k_s$  decrece con la diversidad.

$k_e$  crece con la diversidad.



## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

### 2. Diversificación logística simple:

$k_s$  y  $k_e$  dependen de la diversidad:

$k_s$  decrece con la diversidad.

$k_e$  crece con la diversidad.

$$k_{st} = k_{s0} - ad_{t-1} \qquad k_{et} = k_{e0} + bd_{t-1}$$

$k_{st}$  y  $k_{et}$  son la tasa de especiación y extinción en un momento dado  $t$ .

$k_{s0}$  y  $k_{e0}$  son la tasa de especiación y extinción iniciales.

$a$  y  $b$  son constantes que definen cuanto disminuye la tasa de originación y aumenta la tasa de extinción con la diversidad, respectivamente.



## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

2. Diversificación logística simple:

$$d_t = d_{t-1} + [(k_{s0} - ad_{t-1}) - (k_{e0} + bd_{t-1})]d_{t-1}$$



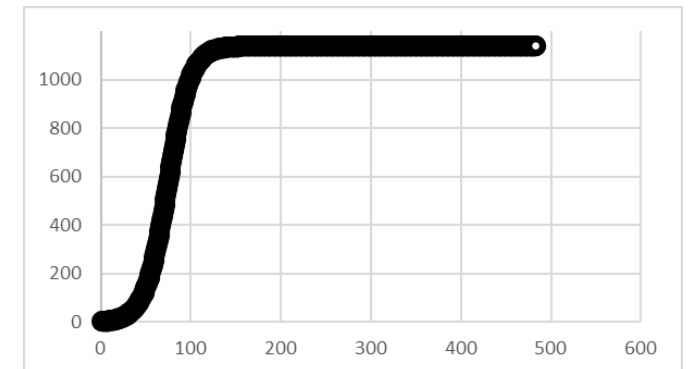
## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

2. Diversificación logística simple:

$$d_t = d_{t-1} + [(k_{s0} - ad_{t-1}) - (k_{e0} - bd_{t-1})]d_{t-1}$$

Ejemplo.  $d_0 = 4$ ;  $k_{s0} = 0.083$ ;  $k_{e0} = 0.003$ ;  $a = 0.000035$ ;  $b = 0.000035$





## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

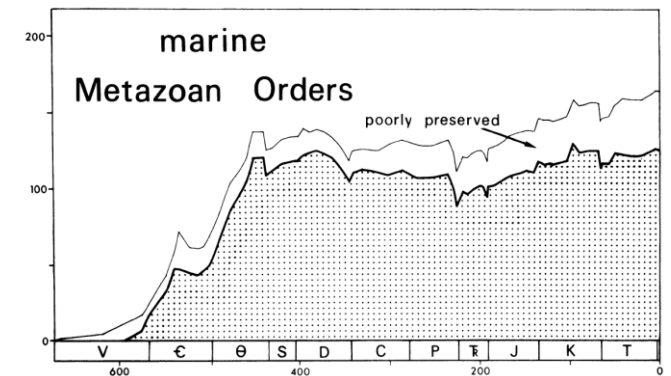
### 2. Diversificación logística simple:

$$d_t = d_{t-1} + [(k_{s0} - ad_{t-1}) - (k_{e0} - bd_{t-1})]d_{t-1}$$

Sepkoski ([1978](#)) sugirió que un modelo logístico describía adecuadamente los patrones de diversidad de **órdenes** marinos a lo largo del Fanerozoico.

Pero no explicaba el patrón mostrado por **familias y géneros**.

[Sepkoski \(1978\)](#)





## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

### 3. Diversificación logística acoplada:

Conlleva diversificaciones simultaneas de dos o mas grupos.

$k_s$  y  $k_e$  dependen de la diversidad total:

Acoplado -> La diversidad de un grupo afecta a la de otros.





## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

### 3. Diversificación logística acoplada:

Cada grupo se nombra como una 'fase' distinta. Para el grupo o 'fase'  $x$ :

$$d_{x,t} = d_{x,t-1} + [(k_{s0} - aDTOT_{t-1}) - (k_{e0} - bDTOT_{t-1})]d_{x,t-1}$$

$DTOT_{t-1}$  es la diversidad total de todas las fases en el momento  $t-1$ .

El resto de parámetros son idénticos a la ecuación logística simple, pero constantes ( $k_{s0}$ ,  $k_{e0}$ ,  $a$  y  $b$ ) que pueden variar en las distintas fases.



## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

### 3. Diversificación logística acoplada:

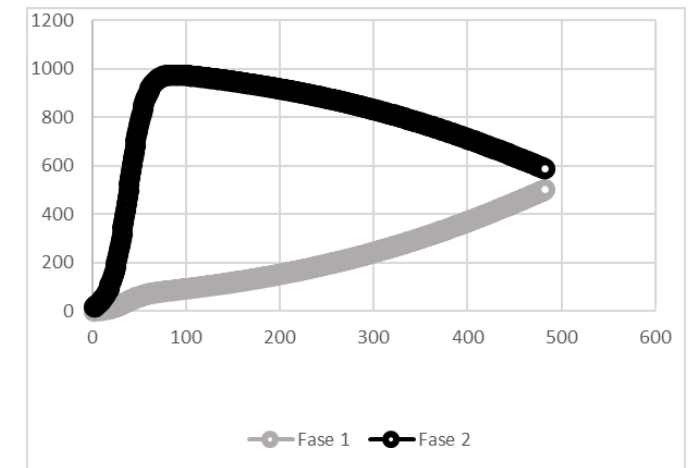
Cada grupo se nombra como una 'fase' distinta. Para el grupo o 'fase'  $x$ :

$$d_{x,t} = d_{x,t-1} + [(k_{s0} - aDTOT_{t-1}) - (k_{e0} - bDTOT_{t-1})]d_{x,t-1}$$

$DTOT_{t-1}$  es la diversidad total de todas las fases en el momento  $t-1$ .

El resto de parámetros son idénticos a la ecuación logística simple, pero constantes ( $k_{s0}$ ,  $k_{e0}$ ,  $a$  y  $b$ ) que pueden variar en las distintas fases.

Ejemplo. Fase 1:  $d_0 = 4$ ;  $k_{s0} = 0.083$ ;  $k_{e0} = 0.003$ ;  $a = 0.000035$ ;  $b = 0.000035$ .  
Fase 2:  $d_0 = 20$ ;  $k_{s0} = 0.020$ ;  $k_{e0} = 0.09$ ;  $a = 0.0000515$ ;  $b = 0.0000515$





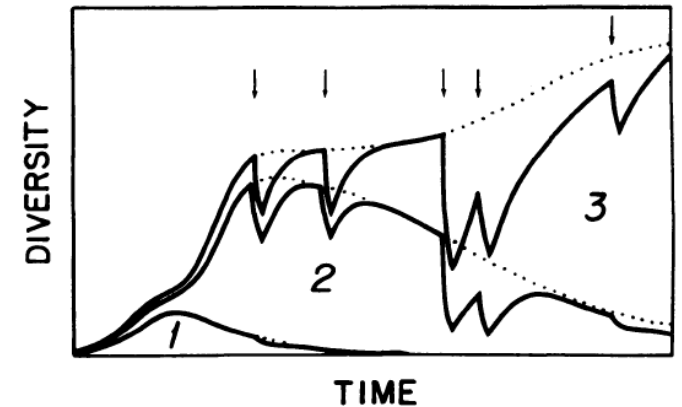
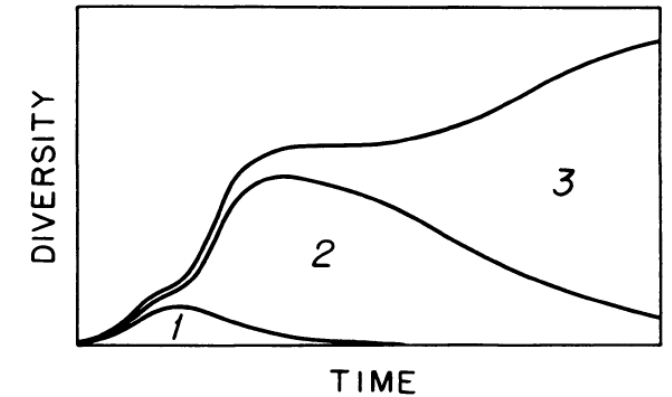
## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:

### 3. Diversificación logística acoplada:

Sepkoski ([1979](#), [1984](#)) sugirió que un modelo logístico acoplado describía adecuadamente los patrones de diversidad de **familias** y **géneros** observados a partir del Paleozoico, especialmente cuando los principales eventos de extinción se imponían en la simulación.

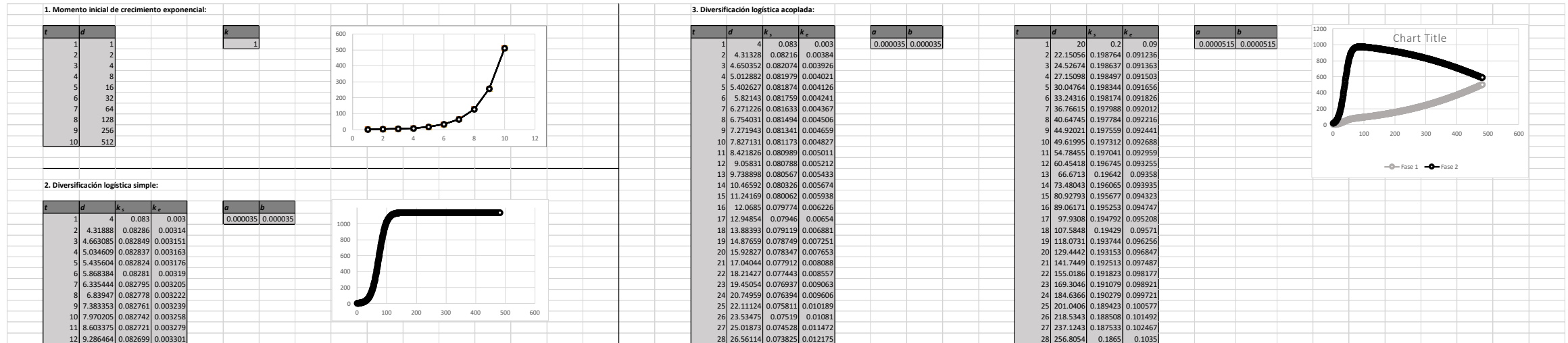
[Sepkoski \(1984\)](#)





## Desarrollo del modelo logístico acoplado

El uso del modelo logístico acoplado puede ser explicado en tres pasos:





## Escenarios alternativos al modelo logístico acoplado

No hay aceptación universal del modelo logístico acoplado.

Algunos apoyan un modelo exponencial demarcado por extinciones en masa (Benton y Stanley).

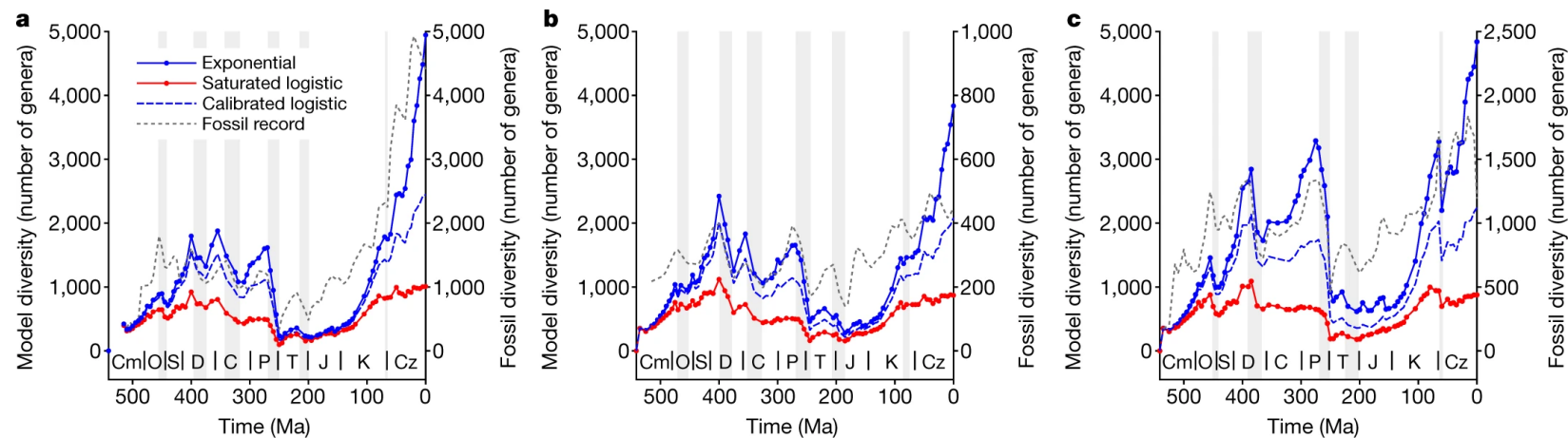
Otros apoyan un modelo logístico simple demarcado por extinciones en masa (Courtilot y Gaudemer).



## Escenarios alternativos al modelo logístico acoplado

Simulaciones de patrones de diversidad regional teniendo en cuenta:

- Extinciones globales.
- Capacidad de carga.
- Diferentes modelos (logístico vs exponencial).



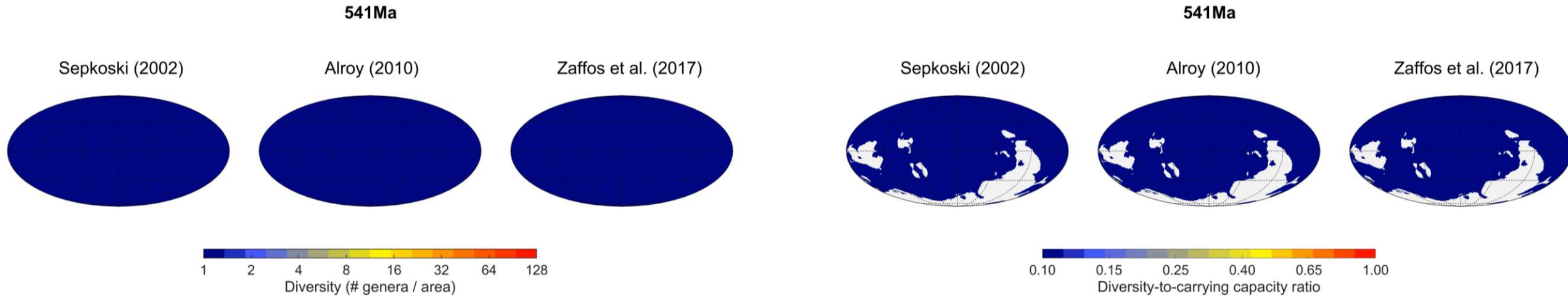
[Cermeño et al. \(2022\)](#)

La dinámica de la diversidad global se describe mejor mediante un modelo logístico de diversificación dentro del régimen de crecimiento exponencial.





## Escenarios alternativos al modelo logístico acoplado



[Cermeño et al. \(2022\)](#)

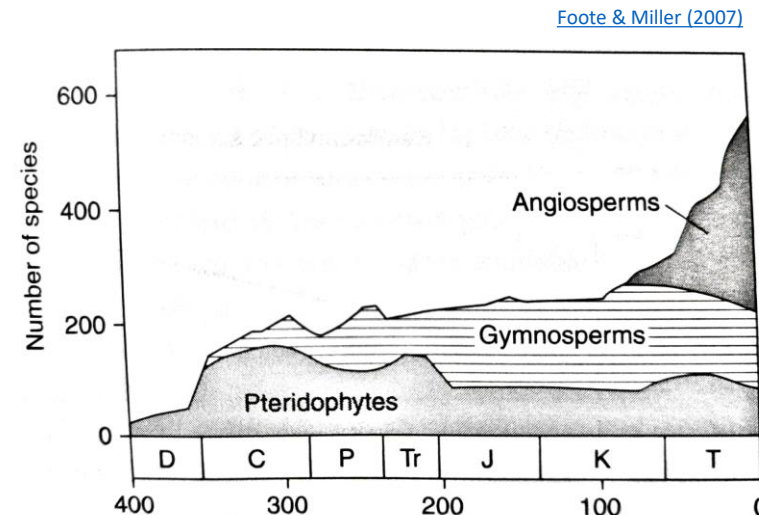
Menos del 2% del área continental inundada global a lo largo del Fanerozoico exhibe niveles de diversidad que se acercan a la saturación ecológica.



## ¿Qué se observa con datos terrestres? Ver [Valentine et al. \(1991\)](#)

En medios terrestres las dinámicas parecen mas complejas:

- No se observa decrecimiento en diversidad asociado al reemplazamiento de floras evolutivas (improbable que se ajusten a modelo logístico acoplado).
- Los animales terrestres presentan dinámicas mas similares a los invertebrados marinos.





## ¿Qué se observa con datos terrestres? Ver [Valentine et al. \(1991\)](#)

En medios terrestres las dinámicas parecen mas complejas:

- No se observa decrecimiento en diversidad asociado al reemplazamiento de floras evolutivas (improbable que se ajusten a modelo logístico acoplados).
- Los animales terrestres presentan dinámicas mas similares a los invertebrados marinos.

Posibles motivos:

- Las plantas terrestres invadieron continuamente ambientes estresantes durante su evolución, mientras que los invertebrados marinos y los vertebrados terrestres no.
- En segundo lugar, la relativa simplicidad estructural y el modo indeterminado de crecimiento de las plantas frente a la relativa complejidad estructural y el modo determinado de crecimiento animal pueden haber influido en el momento del origen del clado principal en los dos grupos.



## 2.3. Extinción



## ¿Qué consideramos como extinción?

La extinción es la desaparición de todos los miembros de una especie o un grupo de taxones.

Se considera extinta a una especie a partir del instante en que muere el último individuo de esta.

Toda especie o bien se extingue sin dejar descendientes o da lugar a otra (\*pseudoextinción).

\*Un nuevo significado que ha tomado la palabra pseudoextinción hace referencia a extinciones recientes. Cuando un animal se considera extinto por la comunidad científica y posteriormente se descubre que esta especie realmente no estaba extinta, se habla también de pseudoextinción.

Crédito imagen: © [Herschel Hoffmeyer](#)





## Extinción de fondo vs Extinción en masa

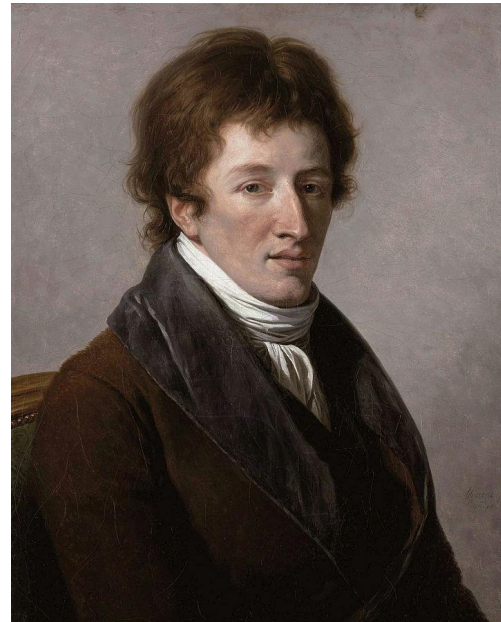
**Charles Lyell (1797-1875).**  
Uniformismo.



A handwritten signature of Charles Lyell in cursive script.

Charles Lyell. Crédito imagen: [Creative Commons](#)

**Georges Cuvier (1769-1832).**  
Catastrofismo.



Georges Cuvier. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





## Extinción de fondo vs Extinción en masa



[Foote \(2015\)](#)



## Extinción de fondo vs Extinción en masa

La **extinción de fondo** (o normal) es la desaparición de especies que se observa de modo más o menos continuo a lo largo del tiempo geológico. **Disminuye** durante el Fanerozoico.

La **extinción en masa** es una disminución generalizada y rápida de la biodiversidad. Ocurre cuando la tasa de extinción aumenta con respecto a la tasa de extinción de fondo y la tasa de especiación. **Cinco extinciones en masa:**

Ordovícico - Silúrico

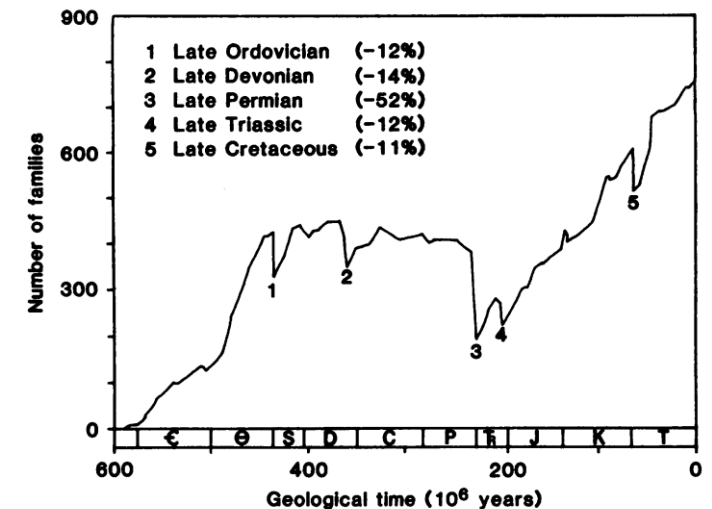
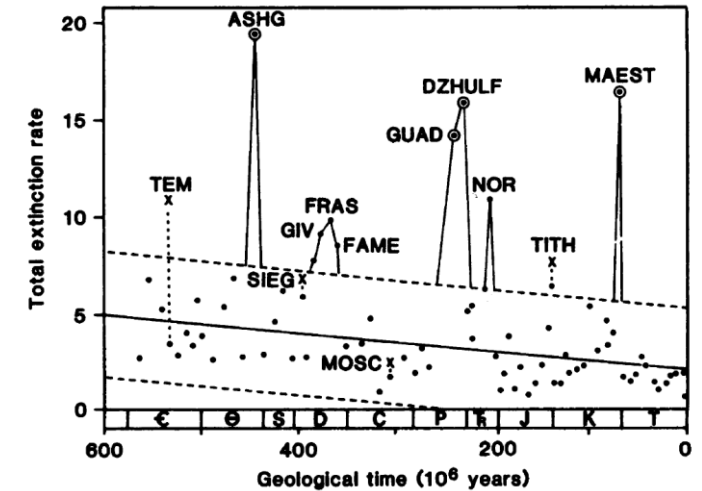
Devónico tardío (Frasniense-Fameniense)

Pérmico - Triásico

Triásico - Jurásico

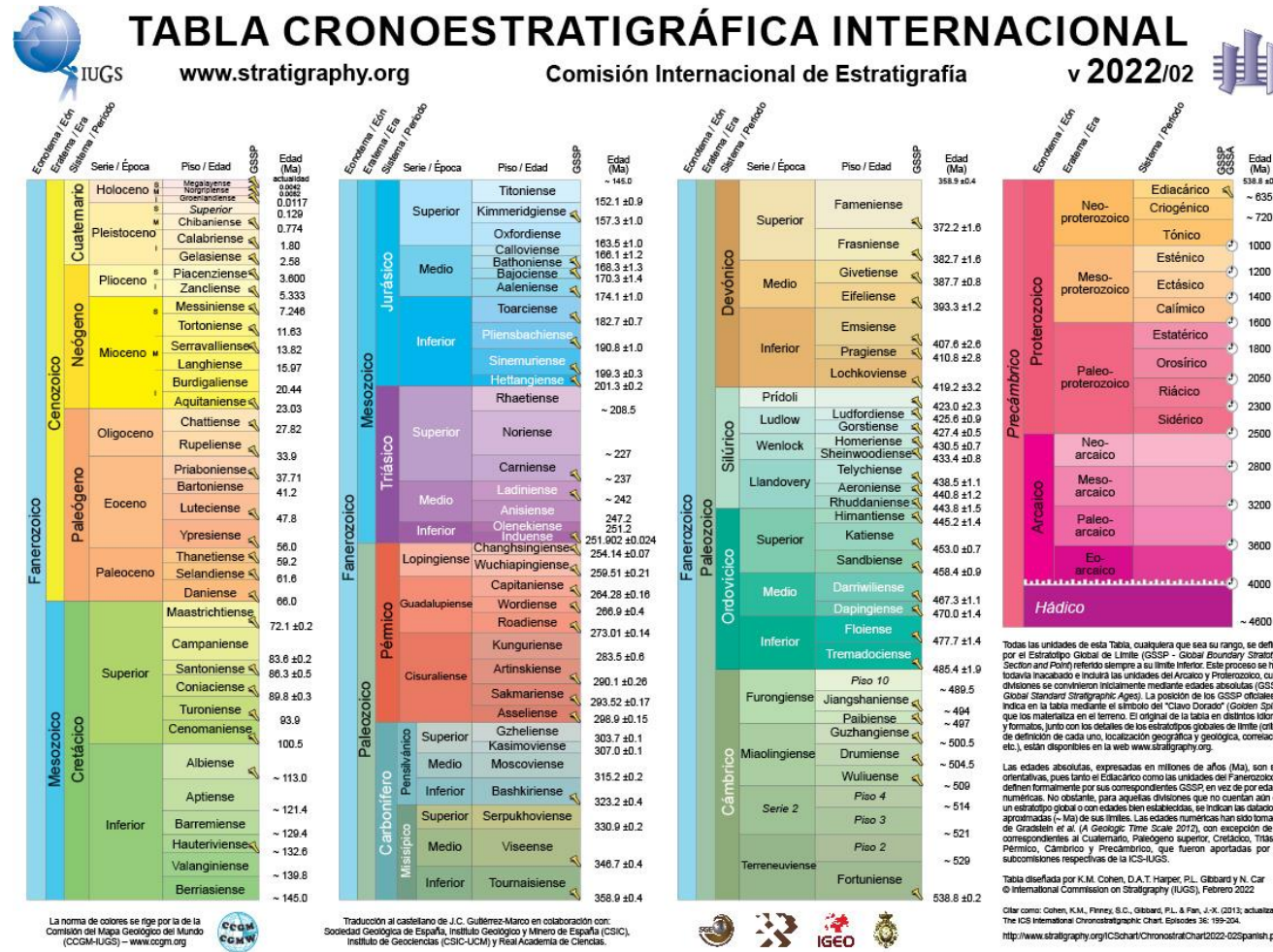
Cretácico - Terciario

[Raup & Sepkoski \(1982\)](#)





# Extinción de fondo vs Extinción en masa







## Extinción de fondo.

¿Por qué se extinguen las especies?

Factores ecológicos, tanto internos como externos, como el **cambio climático**, la **pérdida de hábitat** y las **desventajas competitivas (reina roja)** relacionadas con otras especies provocan la extinción de fondo.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



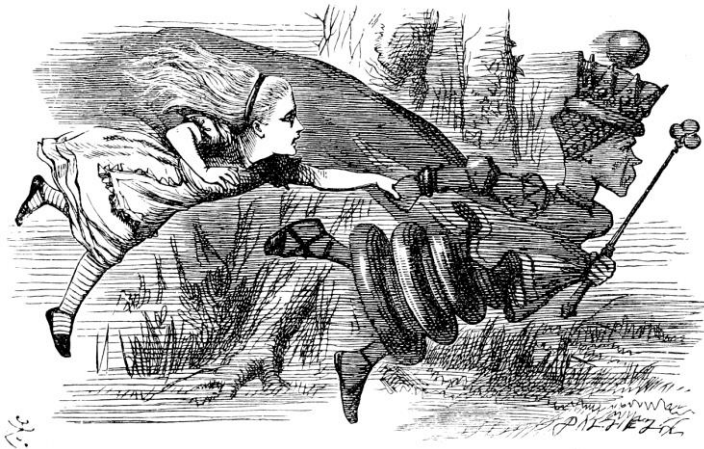


## Extinción de fondo.

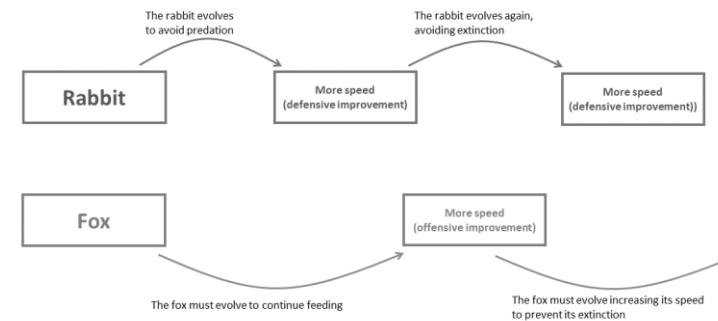
¿Por qué se extinguen las especies?

Factores ecológicos, tanto internos como externos, como el **cambio climático**, la **pérdida de hábitat** y las **desventajas competitivas (reina roja)** relacionadas con otras especies provocan la extinción de fondo.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Crédito imagen: [Creative Commons](#)



**Red Queen Hypothesis:** Predator and prey must be constantly evolving to avoid extinction.



## Extinción de fondo.

¿Por qué se extinguen las especies?

Factores ecológicos, tanto internos como externos, como el **cambio climático**, la **pérdida de hábitat** y las **desventajas competitivas (reina roja)** relacionadas con otras especies provocan la extinción de fondo.

Por tanto, en principio, depende de la distribución geográfica, el tamaño poblacional y los factores limitantes.





## Extinción de fondo.

¿Por qué se extinguen las especies?

Factores ecológicos, tanto internos como externos, como el **cambio climático**, la **pérdida de hábitat** y las **desventajas competitivas (reina roja)** relacionadas con otras especies provocan la extinción de fondo.

Por tanto, en principio, depende de la distribución geográfica, el tamaño poblacional y los factores limitantes.

Puede ser local o limitada a poblaciones.

Puede eliminar especies enteras.

Puede eliminar la mayoría o todas las especies de una región, hábitat o ecosistema.



## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

¿Son algunas especies mas propensas a la extinción que otras? Ver [McKinney \(1997\)](#).

La extinción rara vez es aleatoria a través de escalas de tiempo ecológicas y geológicas.

Los rasgos individuales que afectan la vulnerabilidad:

- Especialización.
- Tamaño corporal.
- Abundancia (tal vez derivado de otros rasgos).

[McKinney \(1997\)](#)

	Modern extinctions	Fossil extinctions
<u>Individual Traits</u>		
Specialization:	++	++
* Stenothermy	++	++
* Specialized diet	++	++
* High trophic level	++	++
* Symbiotic	++	+
* Large body size	++	++
* Low fecundity	++	+
* Long-lived	++	+
* Slow growth/development	++	+
* Complex morphology	+	++
* Complex behavior	+	+
* Limited mobility	++	-
* Migratory	++	-
<u>Aquatic biotas:</u>		
* Planktic	+	++
* Epifaunal	+	++
* Filter-feeder	+	++
- Coarse-filter feeder	-	+
* Non-benthic larvae	+	+
* Non-brooding larvae	-	+
<u>Abundance Traits</u>		
Low mean abundance (K):	++	++
* localized range	++	++
* low density	++	++
High abundance variation	++	+
Low intrinsic growth (r)	++	-
Seasonal aggregations	++	-
Low genetic variation	++	-
<u>Aquatic biotas:</u>		
* Small colonies (corals)	-	+



## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

¿Son algunas especies más propensas a la extinción que otras? Ver [McKinney \(1997\)](#).

La extinción rara vez es aleatoria a través de escalas de tiempo ecológicas y geológicas.

Los rasgos individuales que afectan la vulnerabilidad:

- Especialización.
- Tamaño corporal.
- Abundancia (tal vez derivado de otros rasgos).

[McKinney \(1997\)](#)

	Modern extinctions	Fossil extinctions
<b>Individual Traits</b>		
Specialization:	++	++
* Stenothermy	++	++
* Specialized diet	++	++
* High trophic level	++	++
* Symbiotic	++	+
* Large body size	++	++
* Low fecundity	++	+
* Long-lived	++	+
* Slow growth/development	++	+
* Complex morphology	+	++
* Complex behavior	+	+
* Limited mobility	++	-
* Migratory	++	-
<b>Aquatic biotas:</b>		
* Planktic	+	++
* Epifaunal	+	++
* Filter-feeder	+	++
- Coarse-filter feeder	-	+
* Non-benthic larvae	+	+
* Non-brooding larvae	-	+
<b>Abundance Traits</b>		
Low mean abundance (K):	++	++
* localized range	++	++
* low density	++	++
High abundance variation	++	+
Low intrinsic growth (r)	++	-
Seasonal aggregations	++	-
Low genetic variation	++	-
<b>Aquatic biotas:</b>		
* Small colonies (corals)	-	+



## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

¿Son algunas especies más propensas a la extinción que otras? Ver [McKinney \(1997\)](#).

La extinción rara vez es aleatoria a través de escalas de tiempo ecológicas y geológicas.

Los rasgos de la especie que afectan la vulnerabilidad:

- Especialización.
- Tamaño corporal.
- Abundancia (tal vez derivado de otros rasgos).

[McKinney \(1997\)](#)

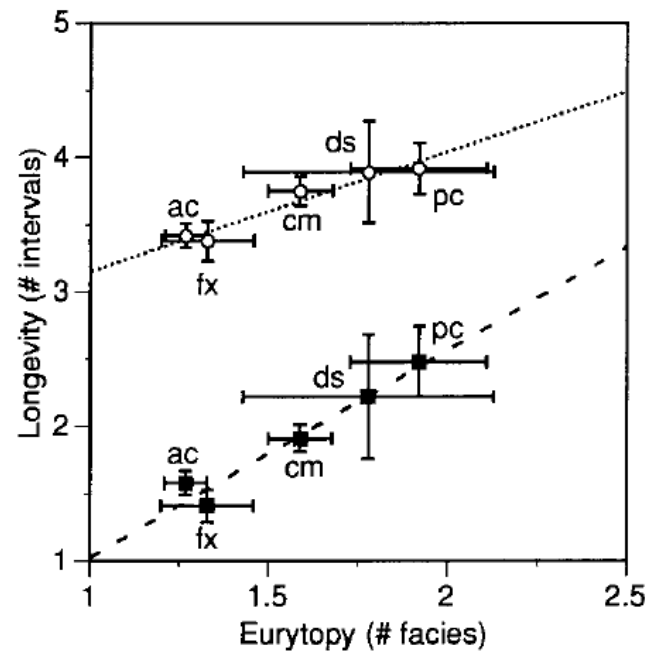
	Modern extinctions	Fossil extinctions
<b>Individual Traits</b>		
Specialization:	++	++
* Stenothermy	++	++
* Specialized diet	++	++
* High trophic level	++	++
* Symbiotic	++	+
* Large body size	++	++
* Low fecundity	++	+
* Long-lived	++	+
* Slow growth/development	++	+
* Complex morphology	+	++
* Complex behavior	+	+
* Limited mobility	++	-
* Migratory	++	-
<b>Aquatic biotas:</b>		
* Planktic	+	++
* Epifaunal	+	++
* Filter-feeder	+	++
- Coarse-filter feeder	-	+
* Non-benthic larvae	+	+
* Non-brooding larvae	-	+
<b>Abundance Traits</b>		
Low mean abundance (K):	++	++
* localized range	++	++
* low density	++	++
High abundance variation	++	+
Low intrinsic growth (r)	++	-
Seasonal aggregations	++	-
Low genetic variation	++	-
<b>Aquatic biotas:</b>		
* Small colonies (corals)	-	+



## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

Las especies euritópicas (generalistas) tienen longevidades más largas.

[Kammer et al. \(1999\)](#)

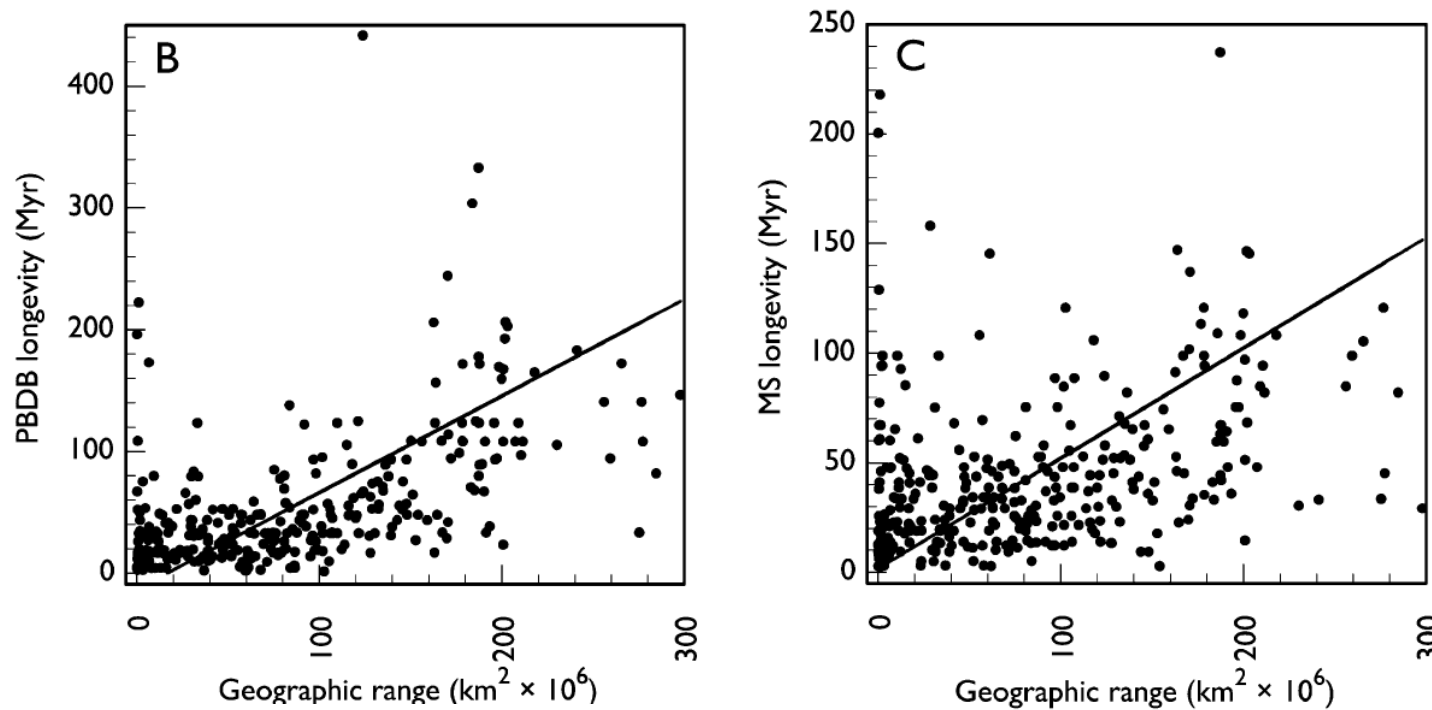




## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

Las especies con rangos geográficos amplios tienen longevidades más largas.

[Kammer et al. \(1999\)](#)







## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

¿Son algunas especies más propensas a la extinción que otras? Ver [McKinney \(1997\)](#).

La extinción rara vez es aleatoria a través de escalas de tiempo ecológicas y geológicas.

Las **restricciones filogenéticas** pueden afectar de forma no aleatoria la vulnerabilidad (riesgo) de extinción de poblaciones y especies de muchas maneras.

- Grupos de alto rango (Clase u Orden). Los taxones marinos son normalmente menos vulnerables que los taxones terrestres.
- Grupos de bajo rango (difícil de demostrar, pero hay algunas evidencias).

[McKinney \(1997\)](#)

Taxon	Species duration (my)	Reference
Reef corals	25	100
Bivalves	23	100
Benthic forams	21	12,13
Bryozoa	12	43
Gastropods	10	100
Planktic forams	10	81
Echinoids	7	100
Crinoids	6.7	4
Non-marine		
Monocot plants	4	100
Horses	4	44
Dicot plants	3	100
Freshwater fish	3	100
Birds	2.5	100
Mammals	1.7	100
Primates	1	67
Insects	1.5	100



## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

¿Son algunas especies mas propensas a la extinción que otras? Ver [McKinney \(1997\)](#).

La extinción rara vez es aleatoria a través de escalas de tiempo ecológicas y geológicas.

Las **restricciones filogenéticas** pueden afectar de forma no aleatoria la vulnerabilidad (riesgo) de extinción de poblaciones y especies de muchas maneras.

- Grupos de alto rango (Clase u Orden). Los taxones marinos son normalmente menos vulnerables que los taxones terrestres.
- Grupos de bajo rango (difícil de demostrar, pero hay algunas evidencias).

[Kutschera & Niklas \(2004\)](#)

Taxon	Species duration (Ma)
Marine bivalves and gastropods	10–14
Benthic and planktonic foraminifers	20–30
Marine diatoms	25
Trilobites (extinct)	>1
Ammonites (extinct)	~5
Beetles	>2
Freshwater fishes	3
Snakes	>2
Mammals	1–2
Bryophytes	>20
Higher plants: herbs	3–4
Shrubs, hardwoods	27–34
Conifers, cycads	54



## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

¿Hay correlación entre la vulnerabilidad de las poblaciones y la de la especie? Ver [McKinney \(1997\)](#).

Los textos de conservación a menudo implican que ambas están correlacionadas, pero:

- Raramente se distingue entre ambas.
- Dinámica de metapoblaciones: Las especies con un alto recambio de poblaciones pueden, al menos en teoría, tener un recambio de especies relativamente bajo.



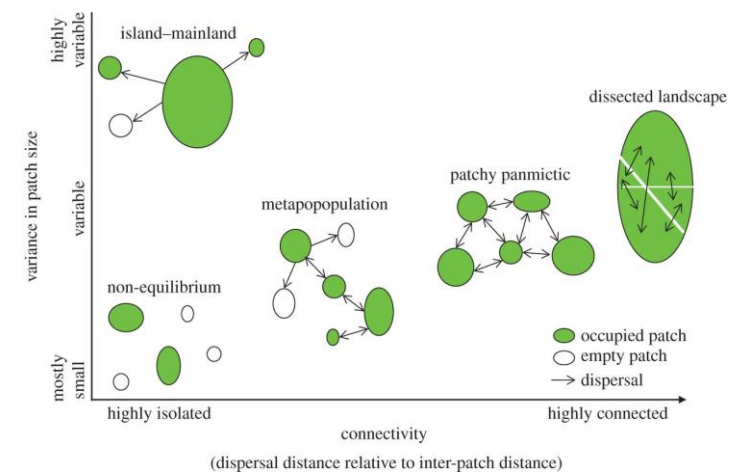
## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

¿Hay correlación entre la vulnerabilidad de las poblaciones y la de la especie? Ver [McKinney \(1997\)](#).

Tres líneas de evidencia implican tentativamente que el riesgo de la población generalmente se correlaciona con el riesgo de las especies:

- La persistencia de las especies a menudo depende de una o unas pocas grandes poblaciones continentales o de "fuente".
- Las especies con mayor vulnerabilidad tienden a ser las primeras en extinguirse localmente.
- Los mismos rasgos que aumentan el riesgo de extinción de la población, como la especialización y la rareza, también parecen explicar el aumento de las tasas de extinción entre especies y taxones superiores.

Crédito imagen: © Kevin Shoemaker





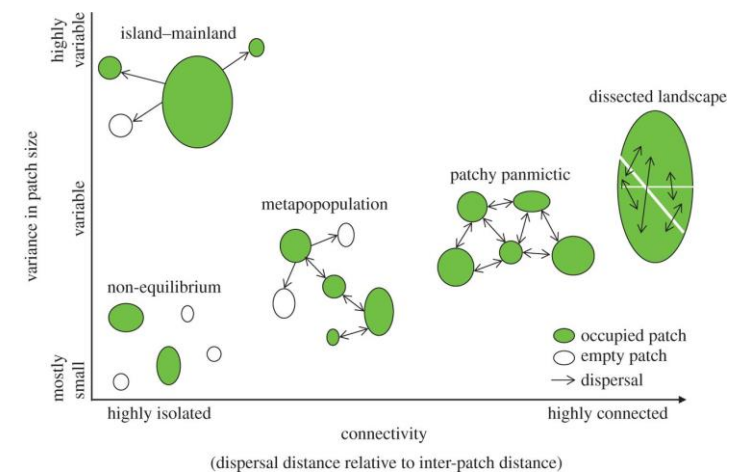
## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

¿Hay correlación entre la vulnerabilidad de las poblaciones y la de la especie? Ver [McKinney \(1997\)](#).

Tres líneas de evidencia implican tentativamente que el riesgo de la población generalmente se correlaciona con el riesgo de las especies:

- La persistencia de las especies a menudo depende de una o unas pocas grandes poblaciones continentales o de "fuente".
- Las especies con mayor vulnerabilidad tienden a ser las primeras en extinguirse localmente.
- Los mismos rasgos que aumentan el riesgo de extinción de la población, como la especialización y la rareza, también parecen explicar el aumento de las tasas de extinción entre especies y taxones superiores.

Crédito imagen: © Kevin Shoemaker





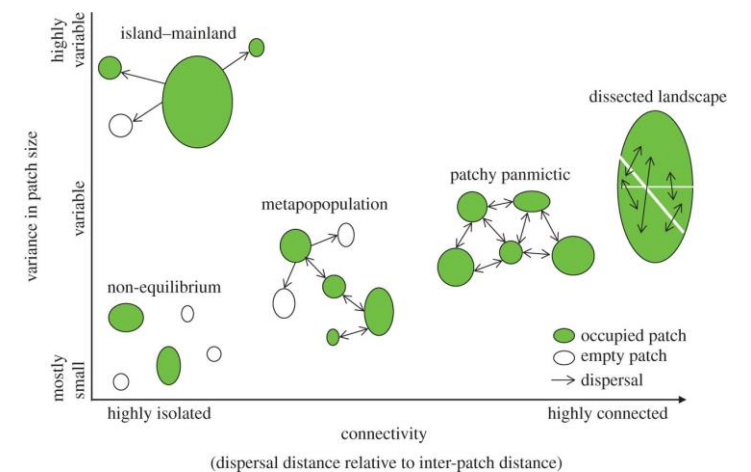
## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

¿Hay correlación entre la vulnerabilidad de las poblaciones y la de la especie? Ver [McKinney \(1997\)](#).

Tres líneas de evidencia implican tentativamente que el riesgo de la población generalmente se correlaciona con el riesgo de las especies:

- La persistencia de las especies a menudo depende de una o unas pocas grandes poblaciones continentales o de "fuente".
- Las especies con mayor vulnerabilidad tienden a ser las primeras en extinguirse localmente.
- Los mismos rasgos que aumentan el riesgo de extinción de la población, como la especialización y la rareza, también parecen explicar el aumento de las tasas de extinción entre especies y taxones superiores.

Crédito imagen: © Kevin Shoemaker







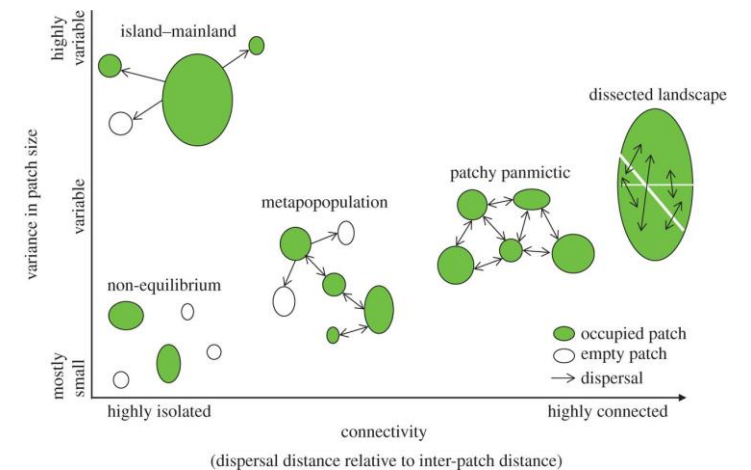
## Extinción de fondo. Vulnerabilidad a la extinción y selectividad.

¿Hay correlación entre la vulnerabilidad de las poblaciones y la de la especie? Ver [McKinney \(1997\)](#).

Tres líneas de evidencia implican tentativamente que el riesgo de la población generalmente se correlaciona con el riesgo de las especies:

- La persistencia de las especies a menudo depende de una o unas pocas grandes poblaciones continentales o de "fuente".
- Las especies con mayor vulnerabilidad tienden a ser las primeras en extinguirse localmente.
- Los mismos rasgos que aumentan el riesgo de extinción de la población, como la especialización y la rareza, también parecen explicar el aumento de las tasas de extinción entre especies y taxones superiores.

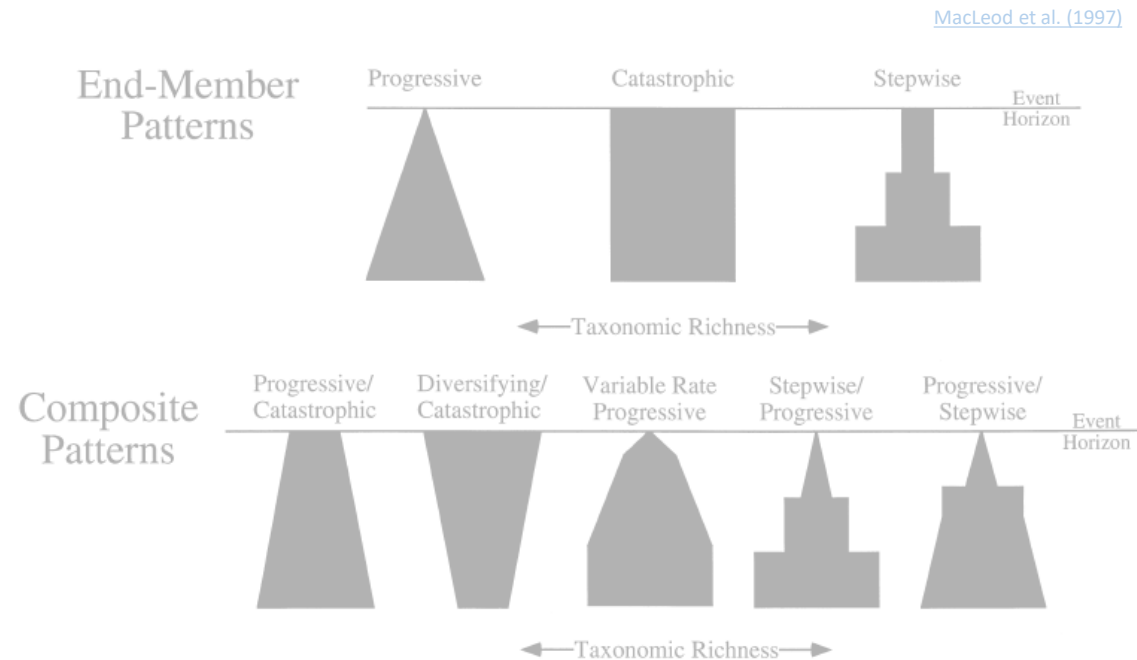
Crédito imagen: © Kevin Shoemaker





## Extinción en masa.

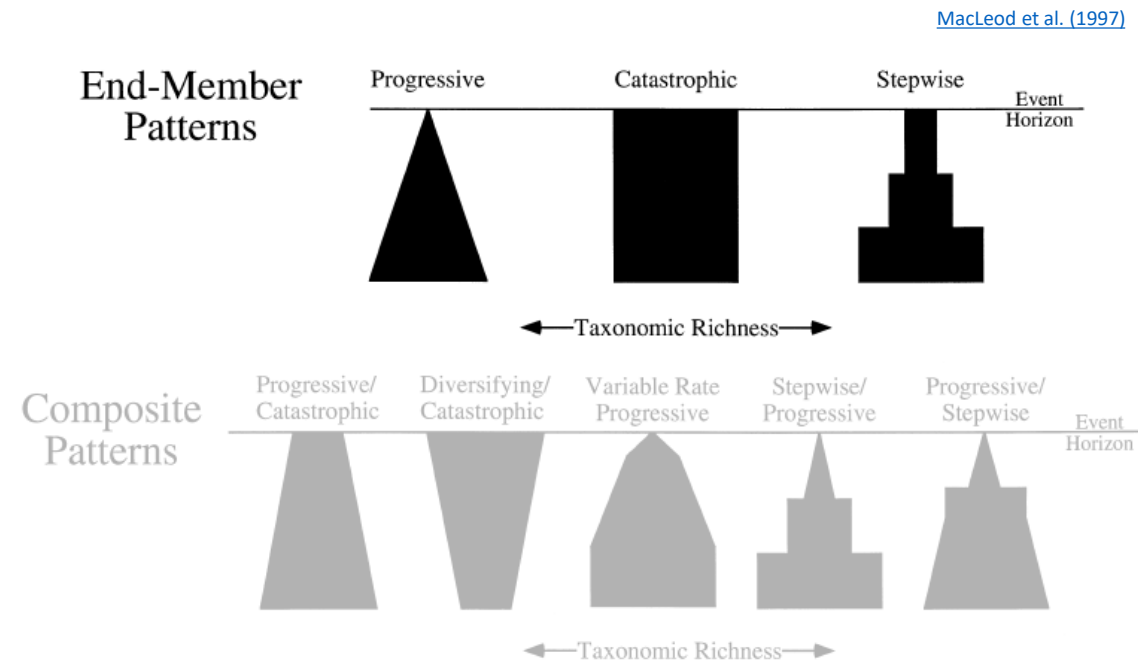
Afecta a una parte importante de la biota y un amplio rango ecológico de forma global y en un corto intervalo de tiempo, conllevando un largo intervalo para la recuperación. Diferentes patrones que sugieren distintos mecanismos causales:





## Extinción en masa.

Afecta a una parte importante de la biota y un amplio rango ecológico de forma global y en un corto intervalo de tiempo, conllevando un largo intervalo para la recuperación. Diferentes patrones que sugieren distintos mecanismos causales:





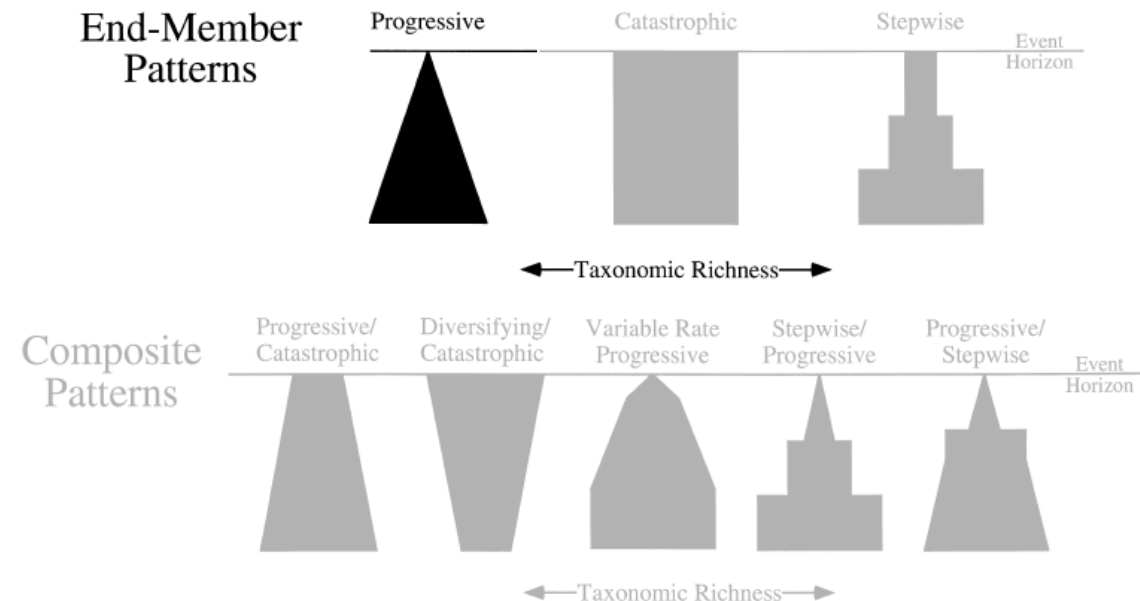
## Extinción en masa.

Afecta a una parte importante de la biota y un amplio rango ecológico de forma global y en un corto intervalo de tiempo, conllevando un largo intervalo para la recuperación. Diferentes patrones que sugieren distintos mecanismos causales:

### Progresiva o gradual:

- Significa un cambio ambiental de intensidad moderada a un plazo relativamente largo.
- Se da la aceleración de las tasas de extinción de fondo.
- Formas estenocoras tropicales -> Formas euricoras de latitudes altas.
- Hábitats más expuestos -> Hábitats más protegidos.

[MacLeod et al. \(1997\)](#)





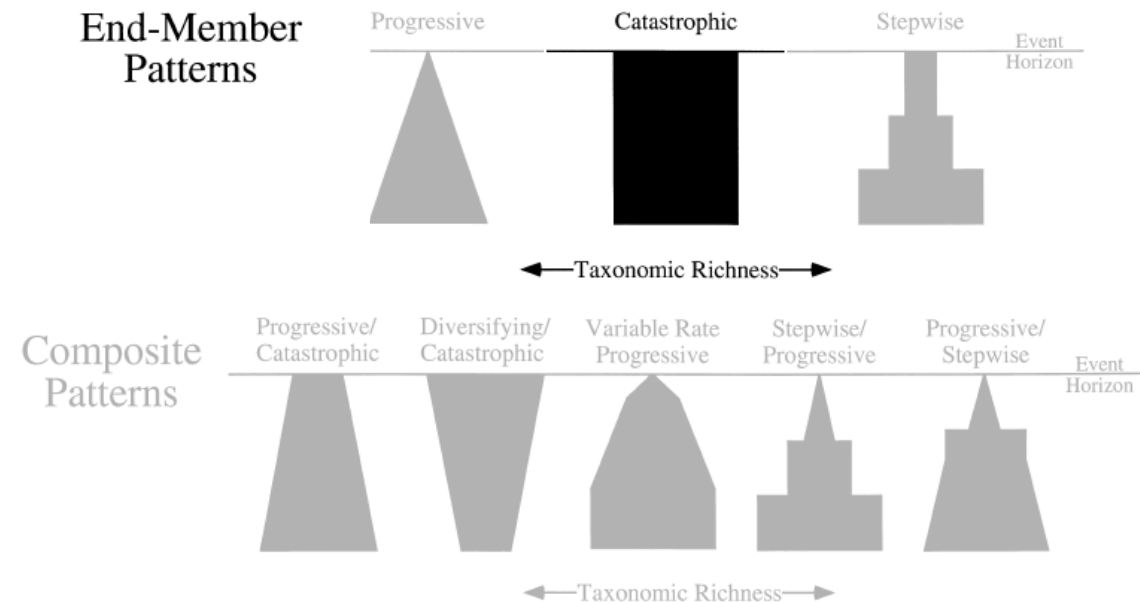
## Extinción en masa.

Afecta a una parte importante de la biota y un amplio rango ecológico de forma global y en un corto intervalo de tiempo, conllevando un largo intervalo para la recuperación. Diferentes patrones que sugieren distintos mecanismos causales:

### Catastrófica:

- Significa un cambio ambiental único, de corto plazo y de alta intensidad.
- Es de carácter global, en días o decenas de años, que afecta a taxones de muy diversas características.
- No hay gradientes ecológicos o evolutivos.

[MacLeod et al. \(1997\)](#)





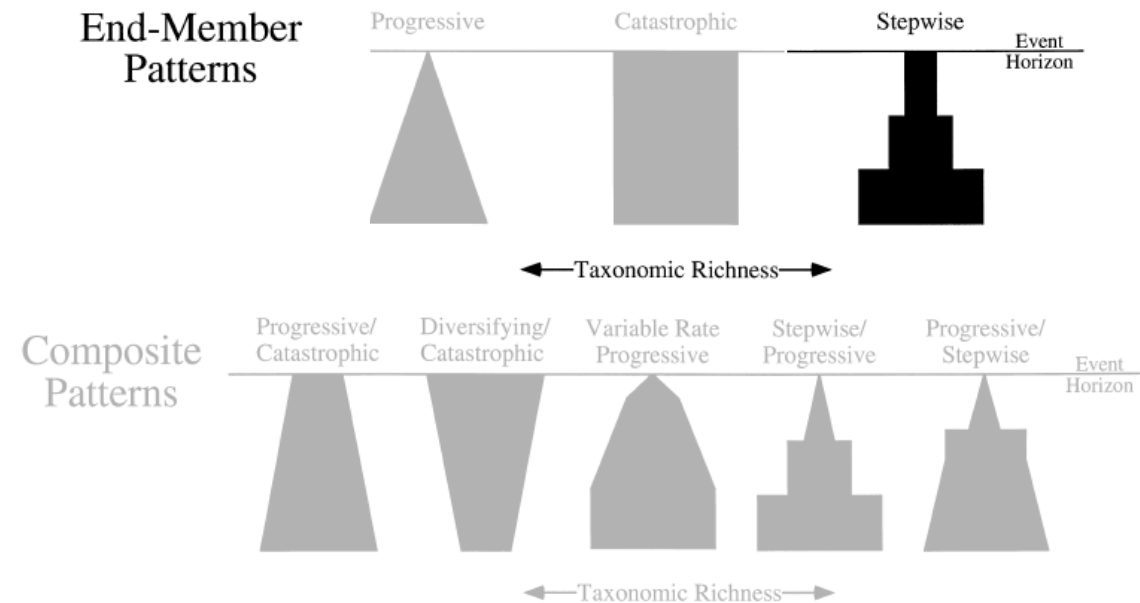
## Extinción en masa.

Afecta a una parte importante de la biota y un amplio rango ecológico de forma global y en un corto intervalo de tiempo, conllevando un largo intervalo para la recuperación. Diferentes patrones que sugieren distintos mecanismos causales:

### Escalonada:

- Significa múltiples episodios de cambio ambiental de intensidad moderada a alta a corto plazo.
- En unos 3 ma. en pasos discretos del orden de 0.1 ma. Cada paso afecta una parte de la biota global.
- Formas estenocoras -> Formas euricoras
- Trópicos -> Regiones más templadas
- Aguas someras -> Aguas cada vez más profundas

[MacLeod et al. \(1997\)](#)

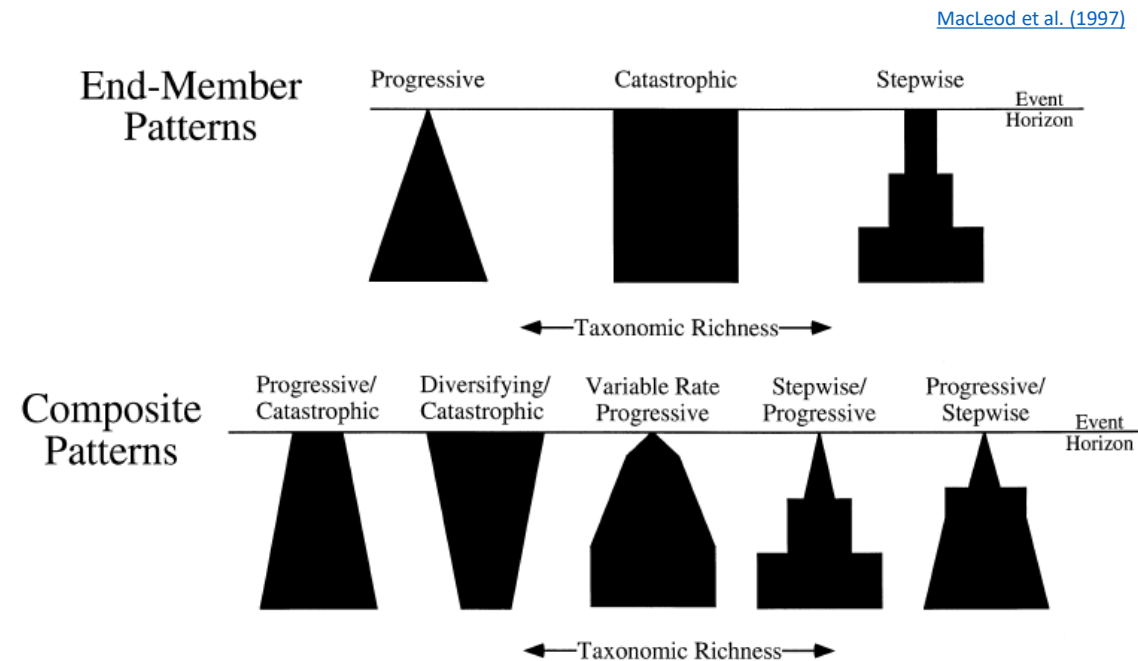






## Extinción en masa.

Afecta a una parte importante de la biota y un amplio rango ecológico de forma global y en un corto intervalo de tiempo, conllevando un largo intervalo para la recuperación. Diferentes patrones que sugieren distintos mecanismos causales:





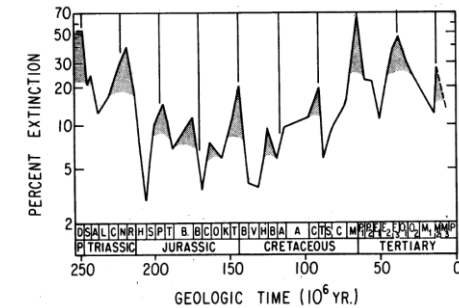
## ¿Existe ciclicidad en las extinciones masivas?

Detectan 12 eventos de extinción que muestran una periodicidad estadísticamente significativa con un intervalo medio entre eventos de 26 millones de años.

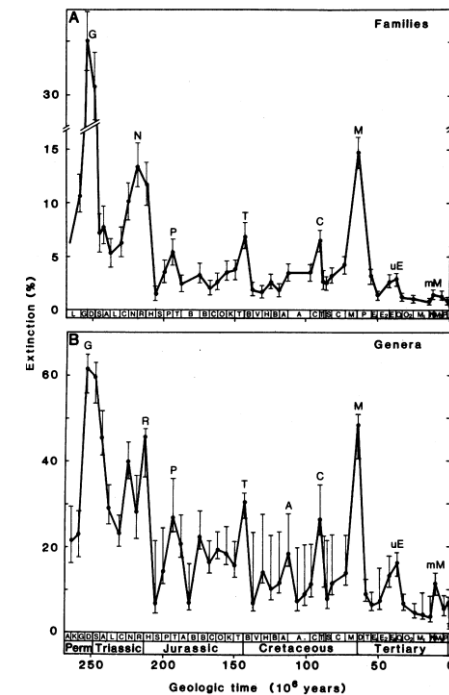
Dos de los eventos coinciden con extinciones que se han relacionado previamente con impactos de meteoritos (Cretácico terminal y Eoceno superior).

Proponen que las causas de dicha ciclicidad podrían estar relacionadas con fuerzas extraterrestres (solar, sistema solar o galáctico).

Raup &amp; Sepkoski (1984)



Raup &amp; Sepkoski (1986)

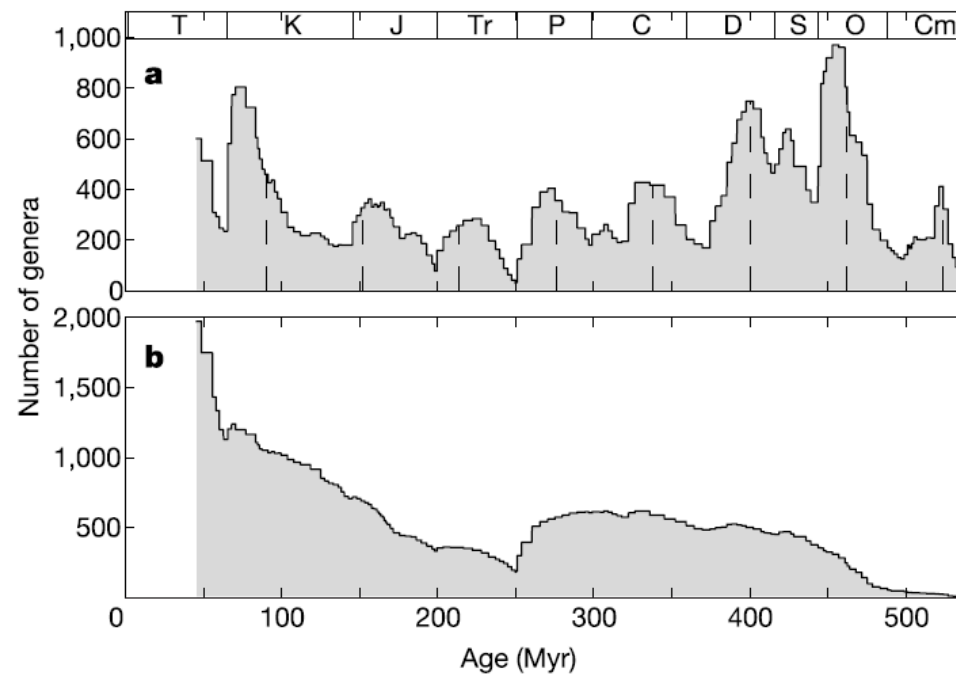




## ¿Existe ciclicidad en las extinciones masivas?

Fuerte ciclicidad de  $62 \pm 3$  millones de años.

[Rohde & Muller \(2005\)](#)





## ¿Existe ciclicidad en las extinciones masivas?

¿Causas de la ciclicidad? Ver [Davis et al. \(1984\)](#) y [Whitmire & Jackson \(1984\)](#).

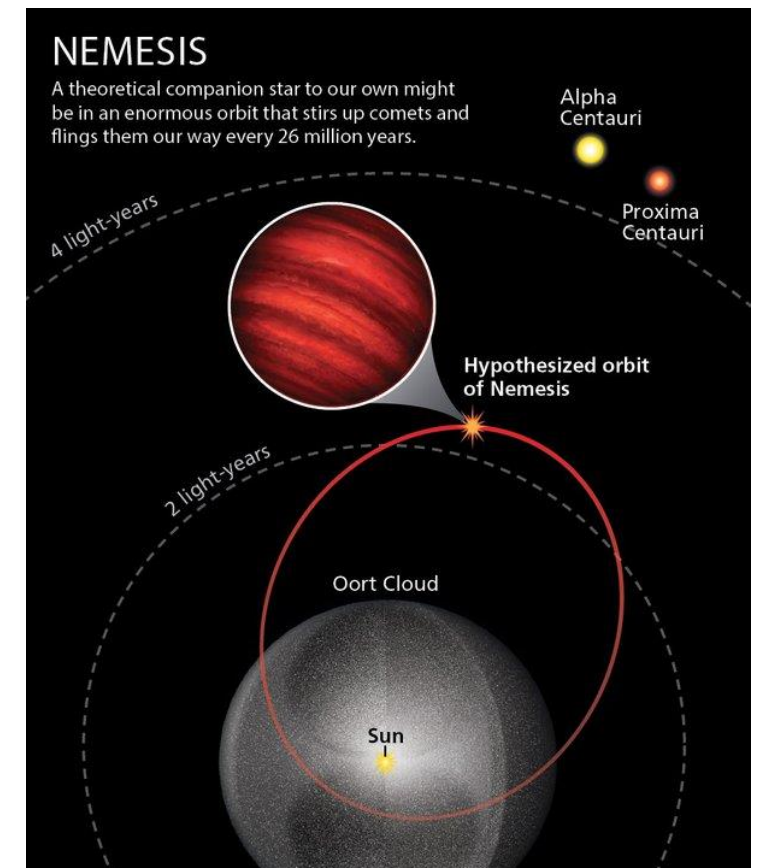
En la década de 1980, el físico Richard Muller introdujo la idea de que el Sol podría haber sido parte de un sistema binario junto a otra estrella, conocida como Némesis.

Némesis sería una enana roja o marrón orbitando el Sol a una distancia de 1,5 años luz, un poco más allá de la nube de Oort.

Según esa teoría, la gravedad de Némesis pudo haber perturbado las trayectorias de los cometas de la nube de Oort, llevándolos a golpear la Tierra y provocar extinciones masivas cíclicas.

Sin embargo, los intentos de encontrar o probar la existencia del Némesis del sol han fracasado hasta la fecha.

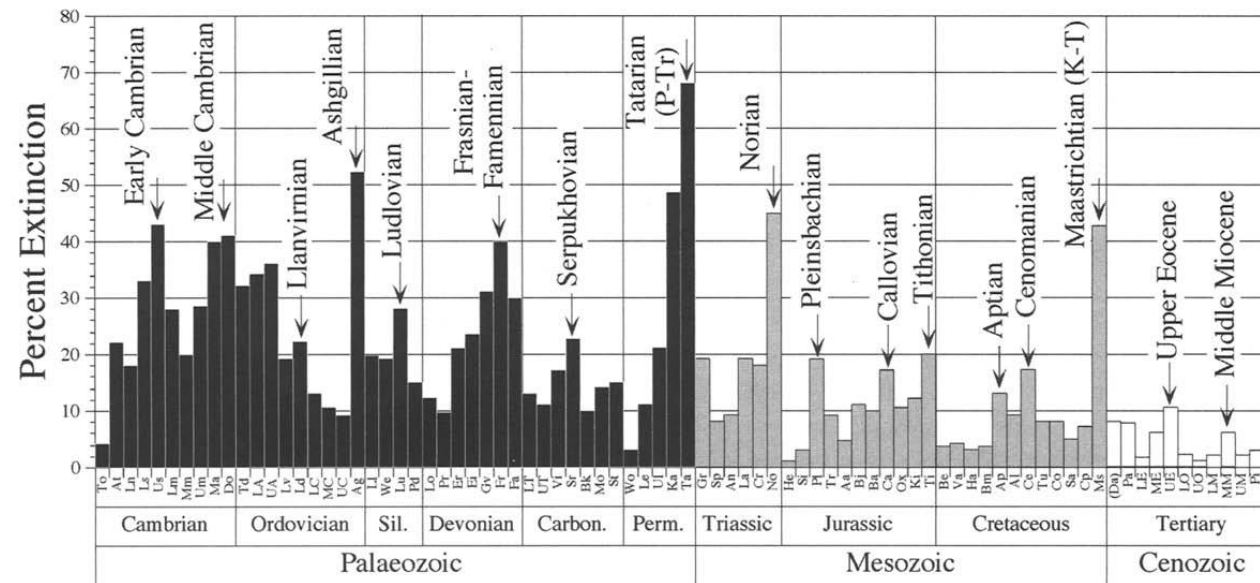
Crédito imagen: [@Quora](#)





## Extinción en masa.

Los eventos de extinción del Fanerozoico representan amplio gradiente completo de intensidades que varían desde las típicas de las extinciones en masa a las de la extinción de fondo. Este gradiente denota que todas las extinciones fanerozoicas son el resultado de los mismos tipos de procesos que varían en intensidad a lo largo del tiempo geológico.

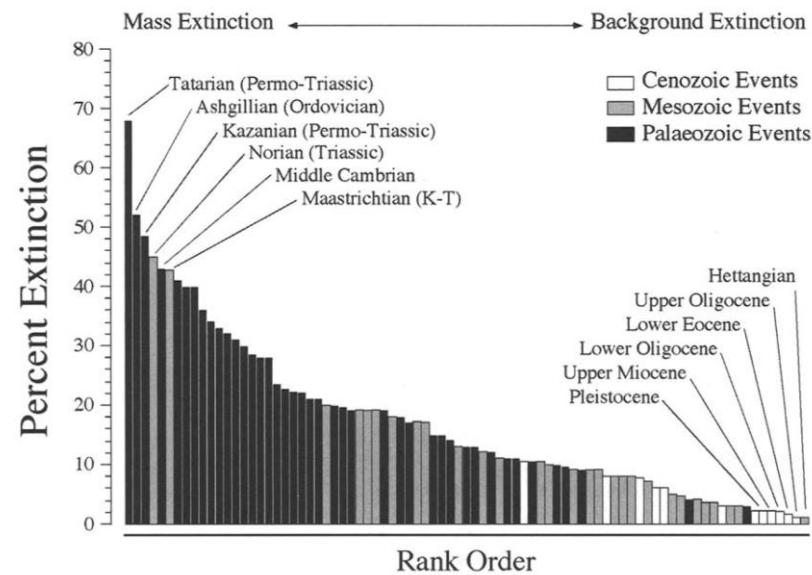


[MacLeod et al. \(2003\)](#)



## Extinción en masa.

Los eventos de extinción del Fanerozoico representan amplio gradiente completo de intensidades desde las típicas de las extinciones en masa a las de la extinción de fondo. Este gradiente podría sugerir que todas las extinciones fanerozoicas son el resultado de los mismos tipos de procesos que varían en intensidad a lo largo del tiempo geológico.



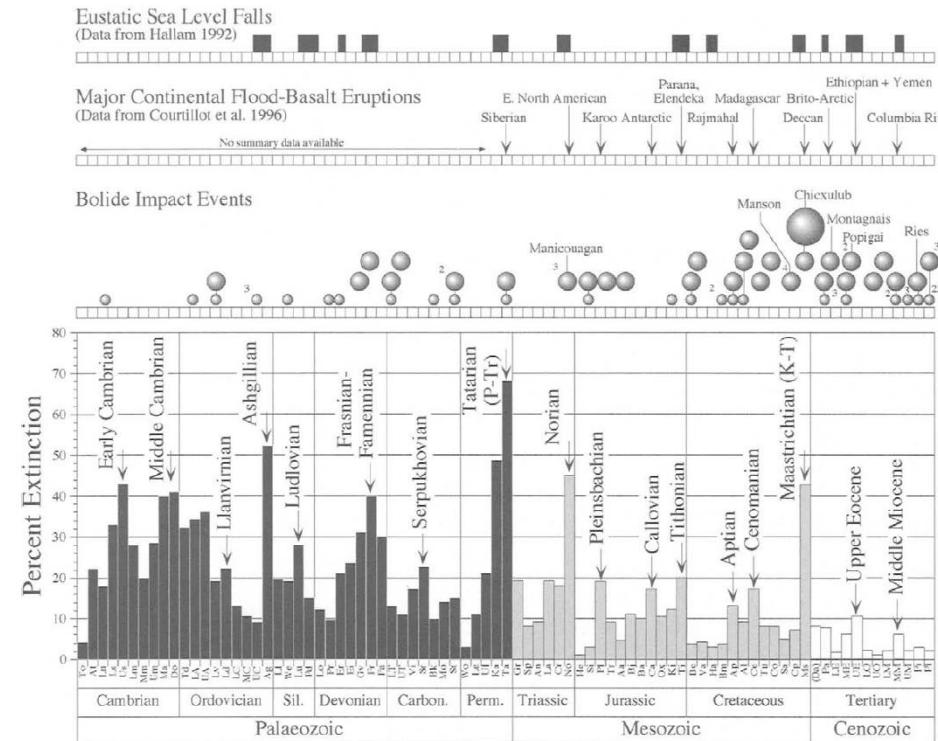
[MacLeod et al. \(2003\)](#)





## Extinción en masa.

Relación significativa entre la intensidad de extinción y las caídas del nivel del mar y eventos volcánicos -> Apoya hipótesis de factores tectónicos, en oposición a extraterrestres.



[MacLeod et al. \(2003\)](#)



## Extinción en masa.

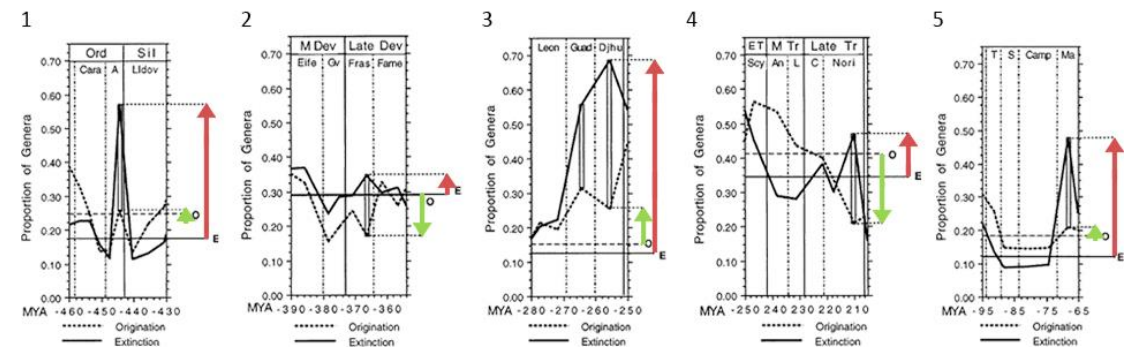
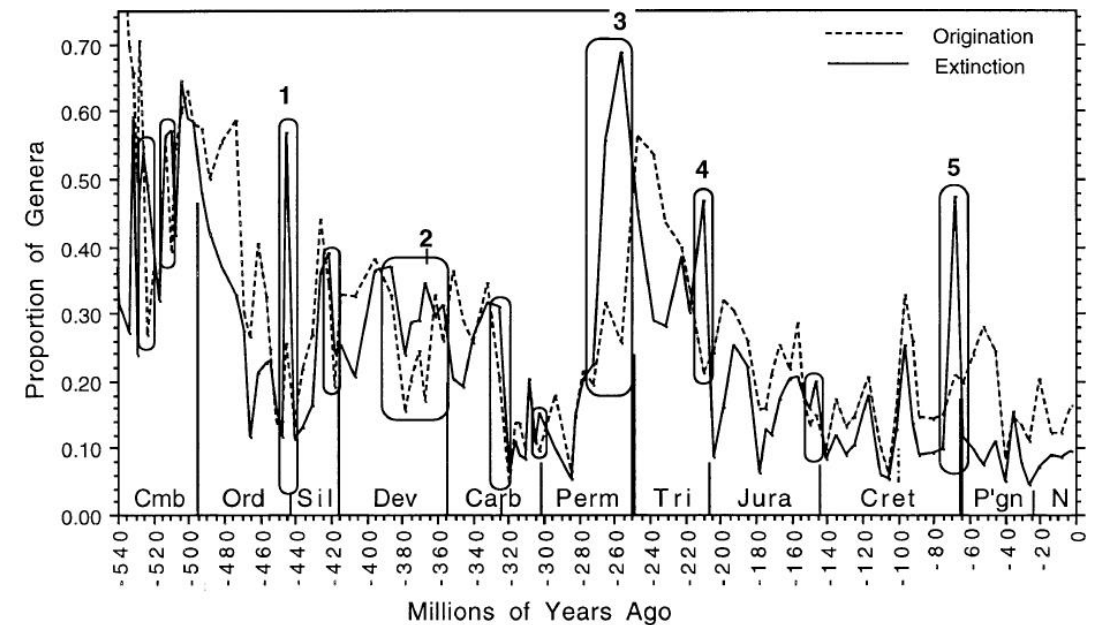
Trazadas por magnitud -> intensidades de extinción con distribución continua.

Trazadas por tiempo -> seis intervalos estratigráficamente coherentes de intensidad de extinción alterna alta y baja.

Contexto temporal para evaluar la intensidad de la extinción durante los eventos de los "cinco grandes".

En comparación con etapas adyacentes solo las intensidades de extinción de finales del Ordovícico, finales del Pérmico y finales del Cretácico aparecen como valores atípicos.

Bambach et al. (2004)





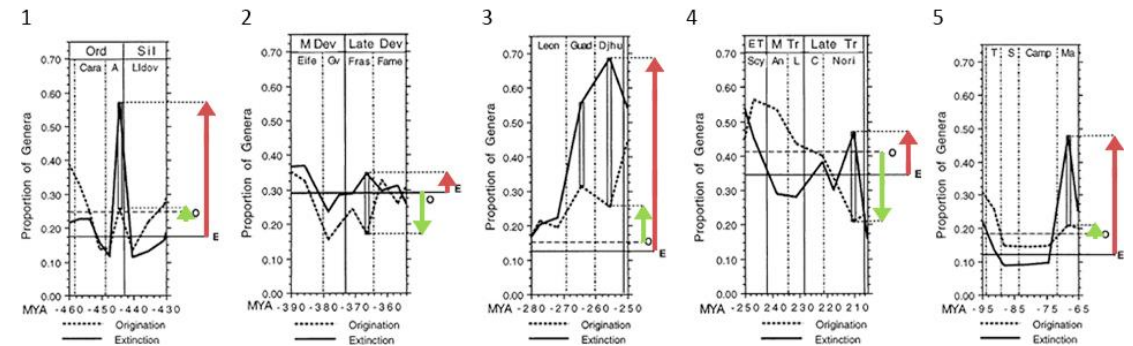
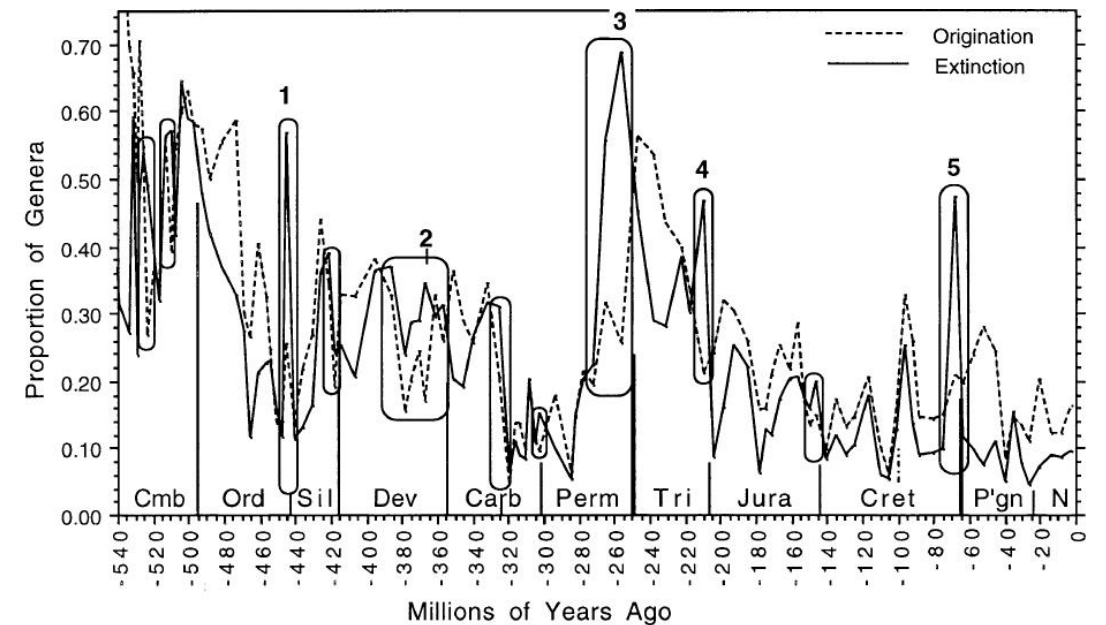
## Extinción en masa.

Además, cuando el origen y la extinción se consideran juntos, solo estos tres eventos de los "cinco grandes" parecen haber sido generados exclusivamente por una extinción elevada.

La baja originación contribuyó más que la alta extinción a la marcada pérdida de diversidad a finales del Frasniano y al final del Triásico.

Cada evento tiene un patrón único en la dinámica de diversidad y por tanto la causalidad común parece poco probable.

Bambach et al. (2004)

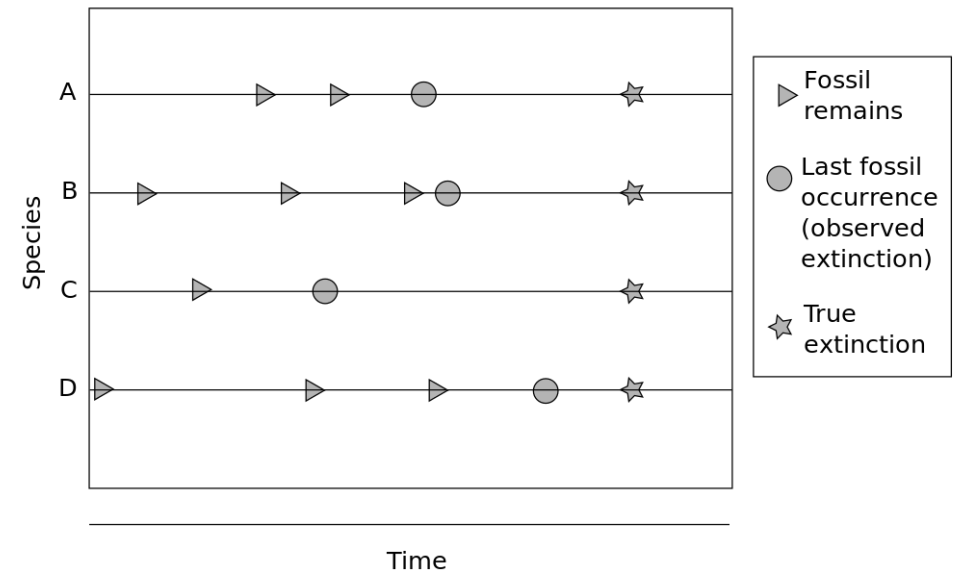




## Extinción en masa. Posibles sesgos.

El **efecto Signor-Lipps** es un principio paleontológico propuesto en 1982 por Philip W. Signor y Jere H. Lipps que establece que, dado que el registro fósil de los organismos nunca es completo, no se registrará ni el primer ni el último organismo de un taxón determinado como un fósil. El efecto Signor-Lipps a menudo se aplica específicamente a casos en los que los fósiles más jóvenes conocidos de un taxón no representan la última aparición de un organismo.

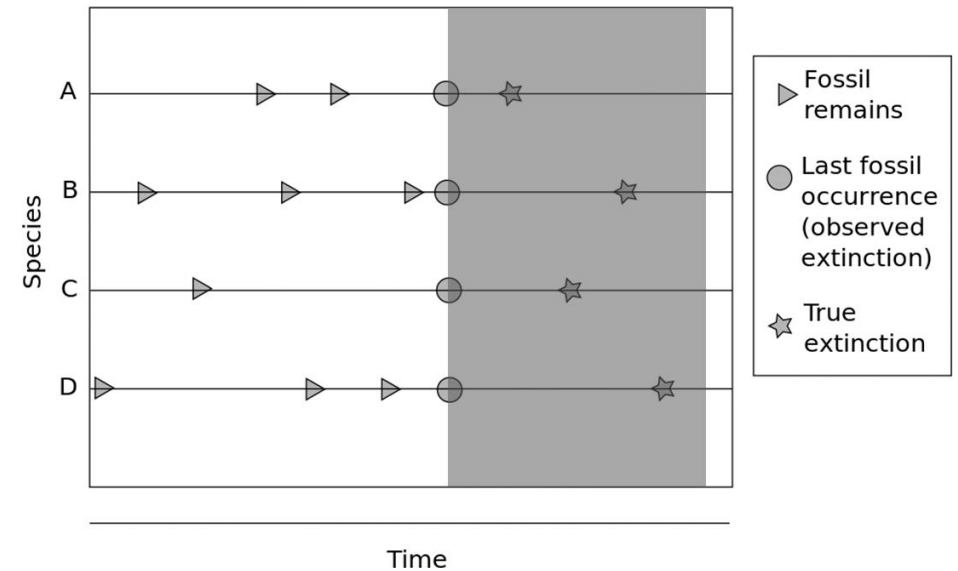
Este efecto puede hacer que una extinción súbita parezca una extinción gradual o escalonada.





## Extinción en masa. Posibles sesgos.

El **efecto hiato** puede hacer que una extinción gradual o escalonada parezca una extinción catastrófica.





## 2.4. Recuperación de las extinciones en masa





## Las fases de la recuperación (ver [Twitchett, 2006](#)).

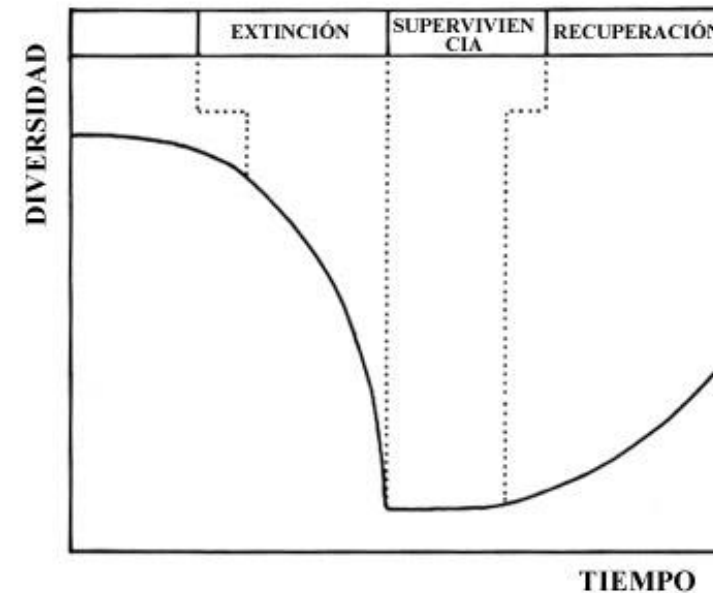
Tres fases tras el evento de extinción masiva:

- Extinción.
- Supervivencia.
- Recuperación.

El tiempo de duración de cada fase puede variar de forma importante.

Recuperación taxonómica y funcional pueden o no estar desacoplada ([Song et al. 2018](#) y [Cole & Hopkins, 2021](#), respectivamente.).

[Hallan & Wignall \(1997\)](#)





## Las fases de la recuperación.

Tres fases tras el evento de extinción masiva:

- Extinción.
- Supervivencia.
- Recuperación.

El tiempo de duración de cada fase puede variar de forma importante.

Recuperación taxonómica y funcional pueden o no estar desacoplada ([Song et al. 2018](#) y [Cole & Hopkins, 2021](#), respectivamente.).

[Erwin \(1998\)](#)

Table 1. Summary of the extinction and recovery patterns for the six major mass extinctions and one smaller biotic crisis (\*)

Extinction and/or recovery event	Nature of extinction <sup>a</sup>	Total duration of extinction (My)	% loss of marine taxa <sup>b</sup>	Survival	Duration of survival interval (My)	Duration of recovery (My)	Nature of marine survival and/or recovery assemblages	Refs
Early Cambrian (512 Mya)	Two pulses	1	G, 50	Yes	?	5	Relatively rapid recovery of benthic invertebrates; delayed recovery of reefs	11,12
end-Ordovician (439 Mya)	Two pulses	1–2	G, 60 F, 26	Yes	<1	7?	Persistence of 'progenitor' spp. in deep water; diachronous recovery through the Early Silurian (Llandovery stage) dominated by low-diversity, eurytopic forms	13, 15–22
Frasnian–Famennian (376 Mya)	Includes pulse of 0.5 My	2	G, 57 F, 22	?	?	3?	Eurytopic faunas, simple communities; diachronous recovery	3,23, 24
end-Permian (251 Mya)	Complex; includes pulse of 1 My	11	G, 82 F, 51 vF, 19	Yes	1–3	3–9?	Eurytopic, cosmopolitan faunas and simple communities through the Early Triassic; low diversity and simple structure. Full recovery by late Spath–Anisian boundary <sup>c</sup>	5,8, 26–28
end-Triassic (206 Mya)	Pulse	<0.5	G, 53 F, 22 vF, 12	No?	?	3	Steady increase in diversity through the Hettangian, slower increase through the late Pleinsbachian <sup>d</sup> . No clear eurytopic–stenotopic transition, but there is migration into Europe. Delayed reef recovery	29
*Cenomanian–Turonian (93.5 Mya)	Stepwise – an anoxic event	0.52	S, 70	Yes	0.21	1	Survival interval of 'disaster species' <sup>e</sup> and ecological generalists; broad ecological range of survivors; no grading from eurytopes to stenotopes	4,30, 31
Cretaceous–Tertiary (65 Mya)	Pulse	<1	G, 47 F, 16 vF, 18	Yes	0.2	2	Immediate opportunistic taxa, followed by recovery. Ecological gradation from eurytopic to stenotopic forms	7,9, 32–37

<sup>a</sup>My = Million years.

<sup>b</sup>Key: G = genera; F = families; vF = vertebrate families; S = North American species of molluscs.

<sup>c</sup>Spath–Anisian is the boundary between the Early and middle Triassic series.

<sup>d</sup>Hettangian is the earliest stage of the Early Jurassic; Pleinsbachian is the third stage (four in total) of the Early Jurassic.

<sup>e</sup>Disaster species are opportunistic species that flourish in the immediate aftermath of a mass extinction, then decline to insignificance as other species recover.



## Las fases de la recuperación.

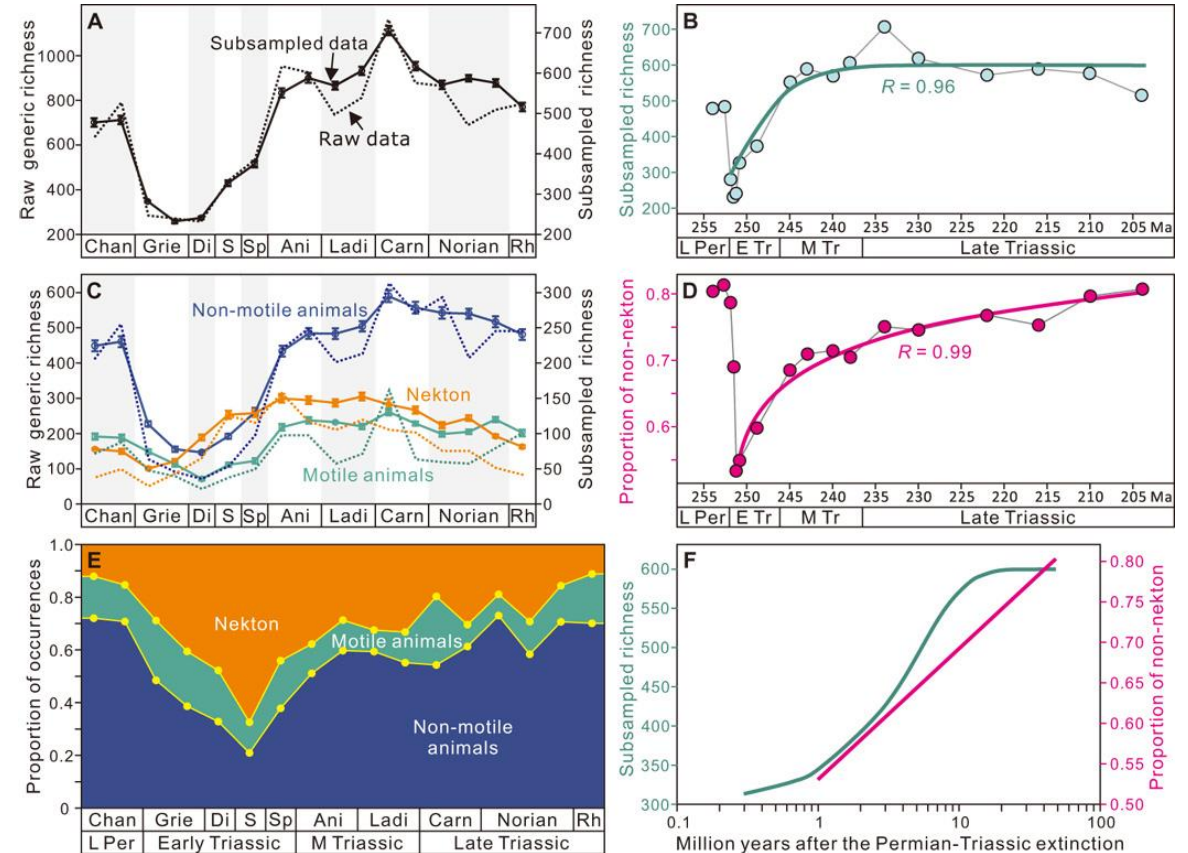
Tres fases tras el evento de extinción masiva:

- Extinción.
- Supervivencia.
- Recuperación.

El tiempo de duración de cada fase puede variar de forma importante.

Recuperación taxonómica y funcional pueden o no estar desacoplada ([Song et al. 2018](#) y [Cole & Hopkins, 2021](#)).

[Song et al. \(2018\)](#)





## Las fases de la recuperación.

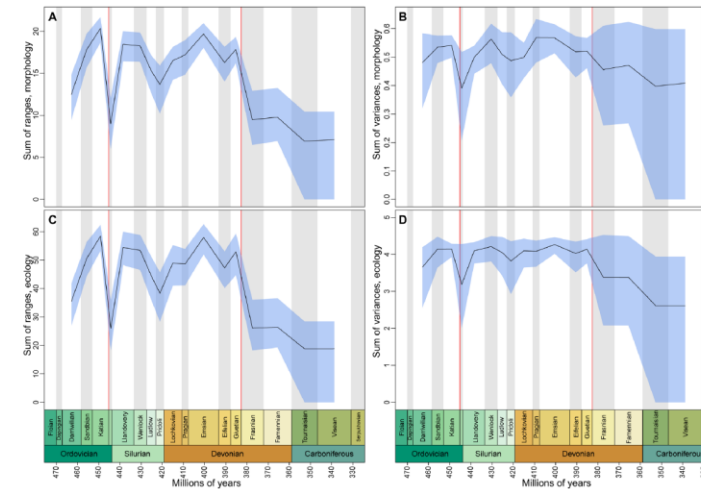
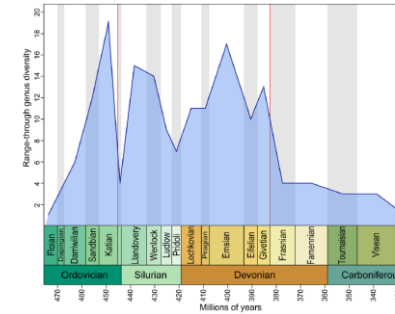
Tres fases tras el evento de extinción masiva:

- Extinción.
- Supervivencia.
- Recuperación.

El tiempo de duración de cada fase puede variar de forma importante.

Recuperación taxonómica y funcional pueden o no estar desacoplada ([Song et al. 2018](#) y [Cole & Hopkins, 2021](#)).

Cole & Hopkins (2021)



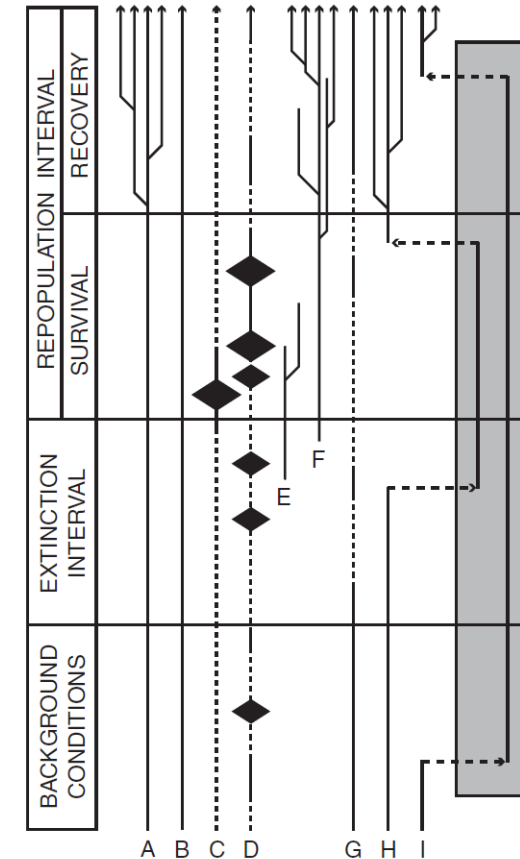


## Las fases de la recuperación.

### El modelo de Kauffman-Erwin

- A = supervivientes preadaptados.
- B = generalistas ecológicos.
- C = especie de desastre.
- D = especies oportunistas.
- E = progenitores de crisis fallidos.
- F = progenitores de crisis.
- G = taxones lázaro.
- H = especies de refugio a corto plazo.
- I = especie refugio a largo plazo.

[Twitchett \(2006\)](#)



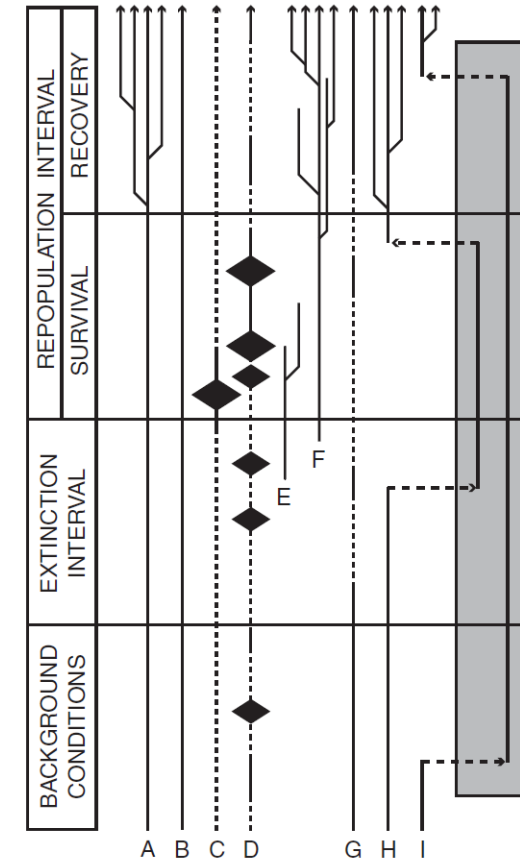


## Las fases de la recuperación.

### El modelo de Kauffman-Erwin

- A = supervivientes preadaptados.
- B = generalistas ecológicos.
- C = especie de desastre.
- D = especies oportunistas.
- E = progenitores de crisis fallidos.
- F = progenitores de crisis.
- G = taxones lázaro.
- H = especies de refugio a corto plazo.
- I = especie refugio a largo plazo.

[Twitchett \(2006\)](#)





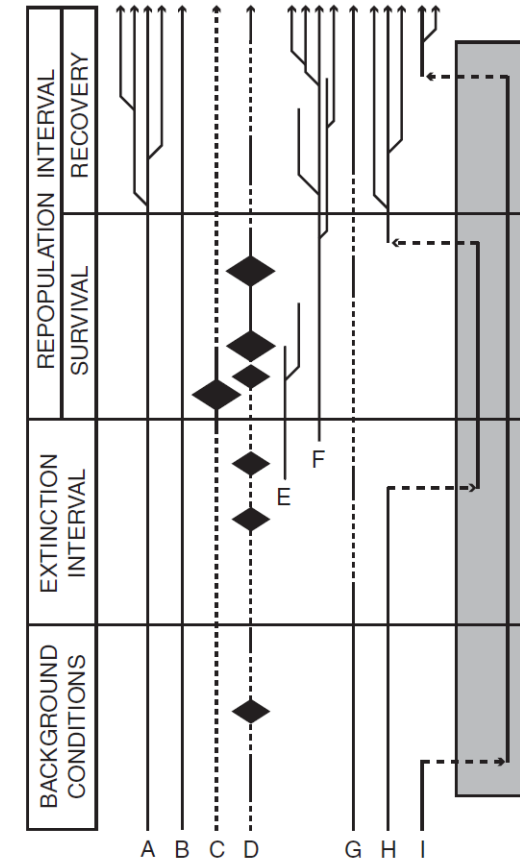


## Las fases de la recuperación.

### El modelo de Kauffman-Erwin

- A = supervivientes preadaptados.
- B = generalistas ecológicos.
- C = especie de desastre.
- D = especies oportunistas.
- E = progenitores de crisis fallidos.
- F = progenitores de crisis.
- G = taxones lázaro.
- H = especies de refugio a corto plazo.
- I = especie refugio a largo plazo.

[Twitchett \(2006\)](#)



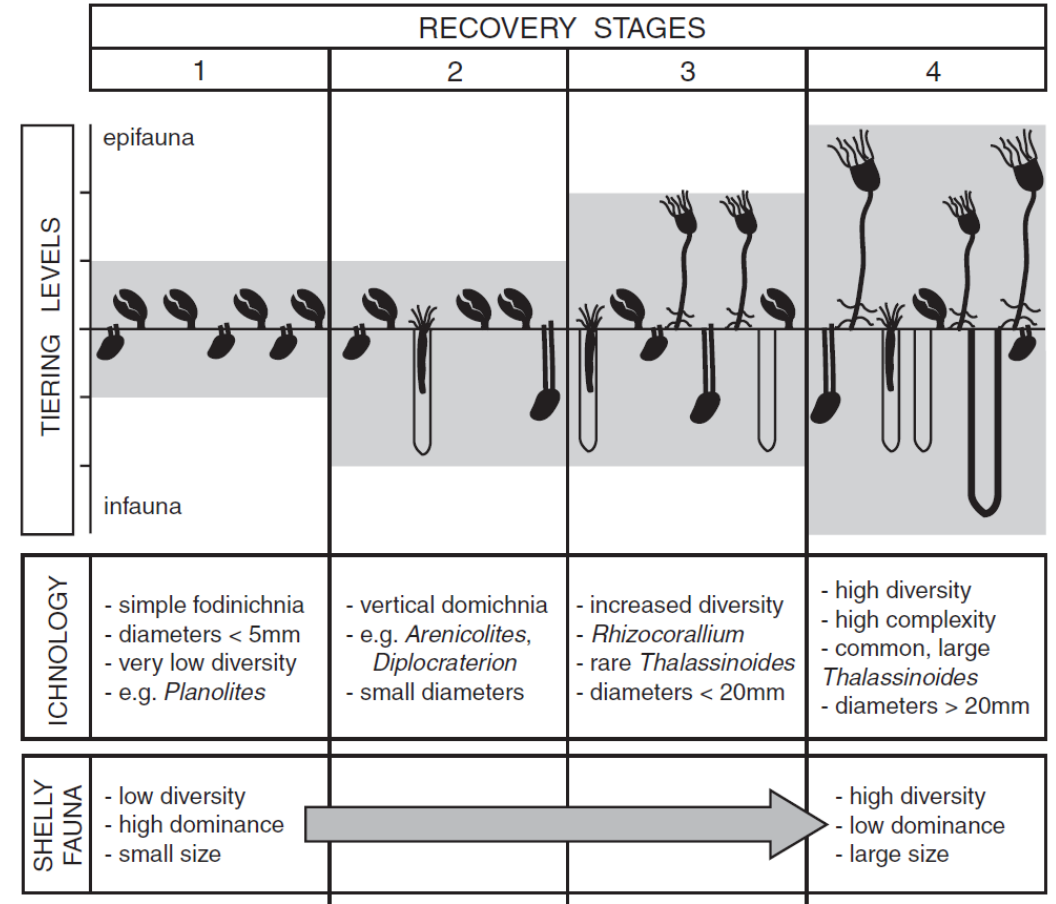


## Las fases de la recuperación.

Nuevo modelo. De etapas tempranas a tardías de a recuperación:

- Niveles de estratificación desacoplados (primero infauna después epifauna).
- Reparición gradual en ciertos icnotaxones.
- Aumento del tamaño del cuerpo (o madriguera).
- Decece la dominancia y la uniformidad de las asociaciones.

[Twitchett \(2006\)](#)



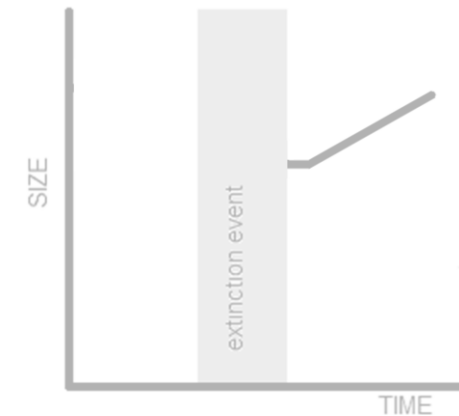
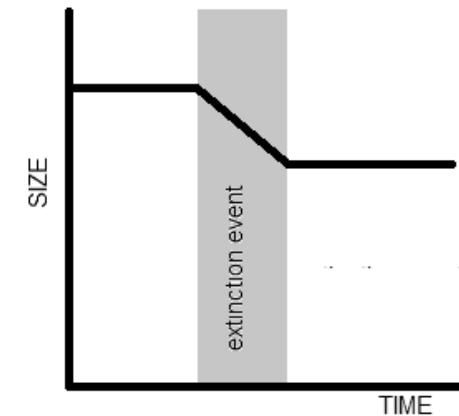


## Efectos Lilliput y Brobdingnag

El **efecto Lilliput** es una disminución del tamaño corporal en especies animales que han sobrevivido a una gran extinción. El término fue acuñado en 1993 por Adam Urbanek en su artículo sobre la extinción de los graptoloides y se deriva de la isla de Lilliput habitada por una raza de personas en miniatura en *Los viajes de Gulliver*. Esta disminución de tamaño puede ser solo un fenómeno temporal restringido al período de supervivencia del evento de extinción.

En 2019 se acuñó el término **efecto Brobdingnag** para describir un fenómeno relacionado que opera en la dirección opuesta, por el cual las nuevas especies que evolucionaron después de la extinción experimentan un aumento de tamaño. El término también proviene de *Los viajes de Gulliver*, donde Brobdingnag es una tierra habitada por gigantes.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



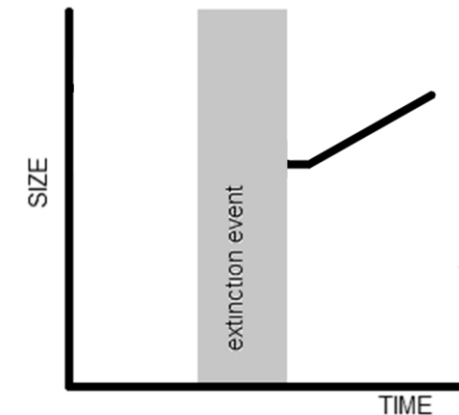
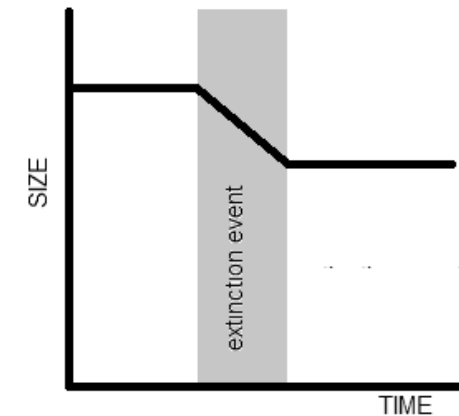


## Efectos Lilliput y Brobdingnag

El **efecto Lilliput** es una disminución del tamaño corporal en especies animales que han sobrevivido a una gran extinción. El término fue acuñado en 1993 por Adam Urbanek en su artículo sobre la extinción de los graptoloides y se deriva de la isla de Lilliput habitada por una raza de personas en miniatura en *Los viajes de Gulliver*. Esta disminución de tamaño puede ser solo un fenómeno temporal restringido al período de supervivencia del evento de extinción.

En 2019 se acuñó el término **efecto Brobdingnag** para describir un fenómeno relacionado que opera en la dirección opuesta, por el cual las nuevas especies que evolucionaron después de la extinción experimentan un aumento de tamaño. El término también proviene de *Los viajes de Gulliver*, donde Brobdingnag es una tierra habitada por gigantes.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





## La significatividad evolutiva de las extinciones en masa.

“La extinción es una bendición”

Raup (1987).

“Considérese lo que ocurre después de un evento de extinción: existe un espacio ecológico vacante. En este momento, la evolución se hace más creativa, rápida, produciendo una amplia variedad de criaturas que ocupan los lugares de sus compañeros desaparecidos. Creo firmemente que sin la extinción que libera esos nichos ecológicos, la vida estaría todavía confinada a un estadio primitivo en algún lugar del fondo marino”

Niels Eldrege (1987).



## La significatividad evolutiva de las extinciones en masa.

“La extinción es una bendición”

Raup (1987).

“Considérese lo que ocurre después de un evento de extinción: existe un espacio ecológico vacante. En este momento, la evolución se hace más creativa, rápida, produciendo una amplia variedad de criaturas que ocupan los lugares de sus compañeros desaparecidos. Creo firmemente que sin la extinción que libera esos nichos ecológicos, la vida estaría todavía confinada a un estadio primitivo en algún lugar del fondo marino”

Niels Eldrege (1987).





## La significatividad evolutiva de las extinciones en masa. Selectividad.

Los grupos menos afectados en las extinciones en masa:

- Generalistas de pequeño tamaño.
- Buenas estrategias de dispersión.
- Crecimiento poblacional rápido.
- Amplio rango geográfico.

Los grupos menos afectados en las extinciones en masa:

- Especialistas ecológicos que dependen de nichos específicos o especies asociadas para sobrevivir.
- Tamaño corporal grande (y bajo tamaño poblacional).
- Rango geográfico estrecho.
- Especializaciones tróficas.



## La significatividad evolutiva de las extinciones en masa. Selectividad.

Los grupos menos afectados en las extinciones en masa:

- Generalistas de pequeño tamaño.
- Buenas estrategias de dispersión.
- Crecimiento poblacional rápido.
- Amplio rango geográfico.

Los grupos mas afectados en las extinciones en masa:

- Especialistas ecológicos que dependen de nichos específicos o especies asociadas para sobrevivir.
- Tamaño corporal grande (y bajo tamaño poblacional).
- Rango geográfico estrecho.
- Especializaciones tróficas.



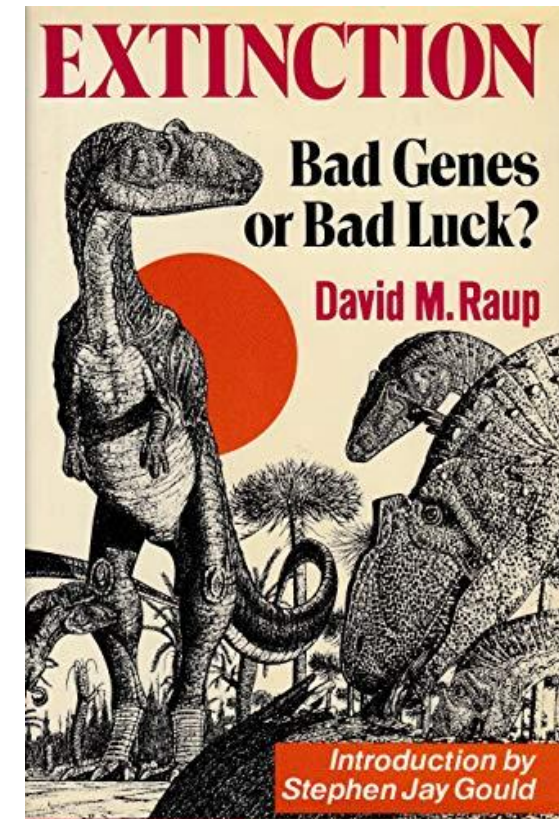
## La significatividad evolutiva de las extinciones en masa. Selectividad.

Los grupos menos afectados en las extinciones en masa:

- Generalistas de pequeño tamaño.
- Buenas estrategias de dispersión.
- Crecimiento poblacional rápido.
- Amplio rango geográfico.

Los grupos menos afectados en las extinciones en masa:

- Especialistas ecológicos que dependen de nichos específicos o especies asociadas para sobrevivir.
- Tamaño corporal grande (y bajo tamaño poblacional).
- Rango geográfico estrecho.
- Especializaciones tróficas.



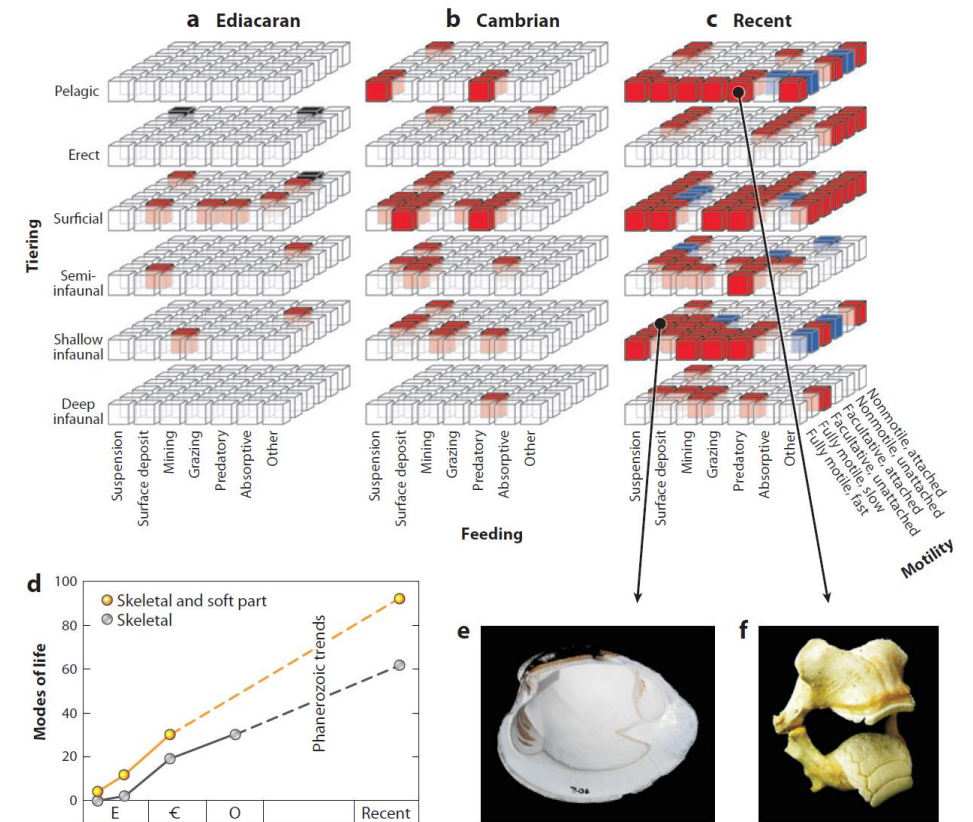
[Raup \(1992\)](#)



## La significatividad evolutiva de las extinciones en masa. Selectividad.

Eliminación de taxones incumbentes (competitivamente superiores) -> Liberación de ecoespacio para la diversificación de nuevos taxones.

Ver Bush & Bambach (2011) y Bush et al. (2007, 2011).



Bush & Bambach (2011)



## 2.5. Dinámicas de originación



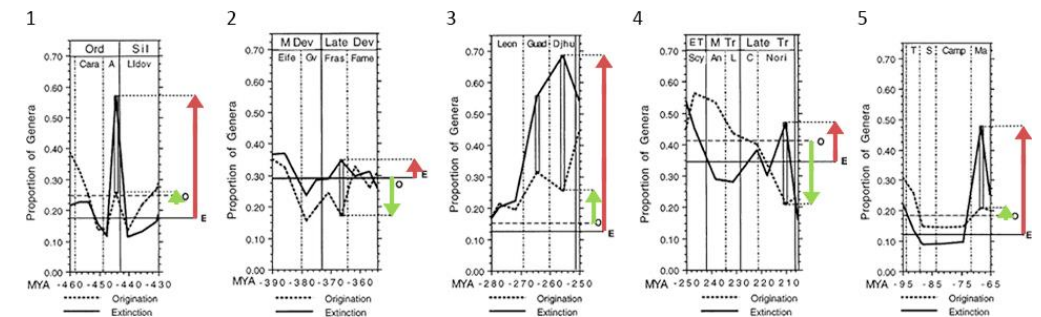
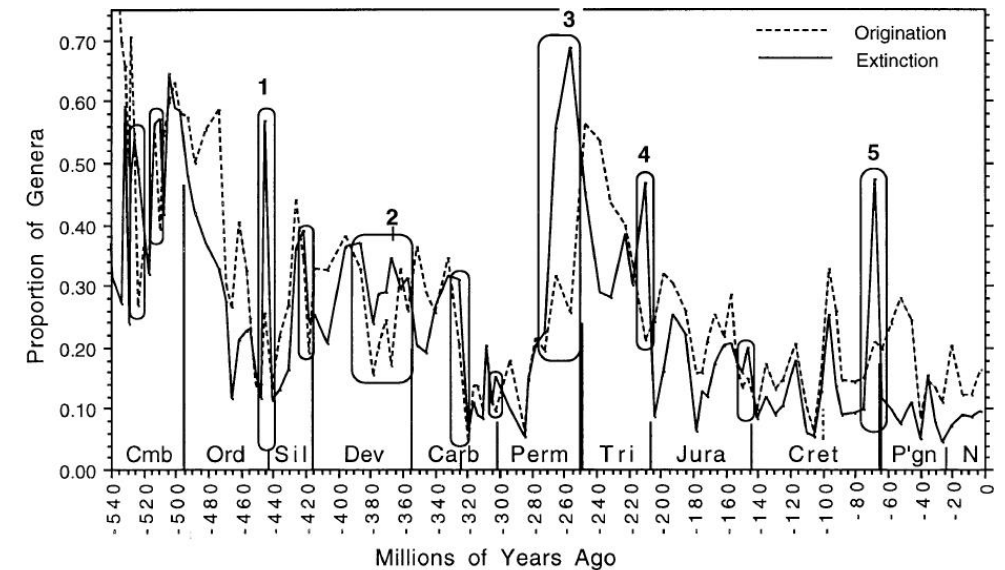
## Posible papel clave en las extinciones en masa.

Cuando el la originación y la extinción se consideran juntos, solo estos tres eventos de los "cinco grandes" parecen haber sido generados exclusivamente por una extinción elevada.

La baja originación contribuyó más que la alta extinción a la marcada pérdida de diversidad a finales del Frasniano y al final del Triásico.

Cada evento tiene un patrón único en la dinámica de diversidad y por tanto la causalidad común parece poco probable.

[Bambach et al. \(2004\)](#)

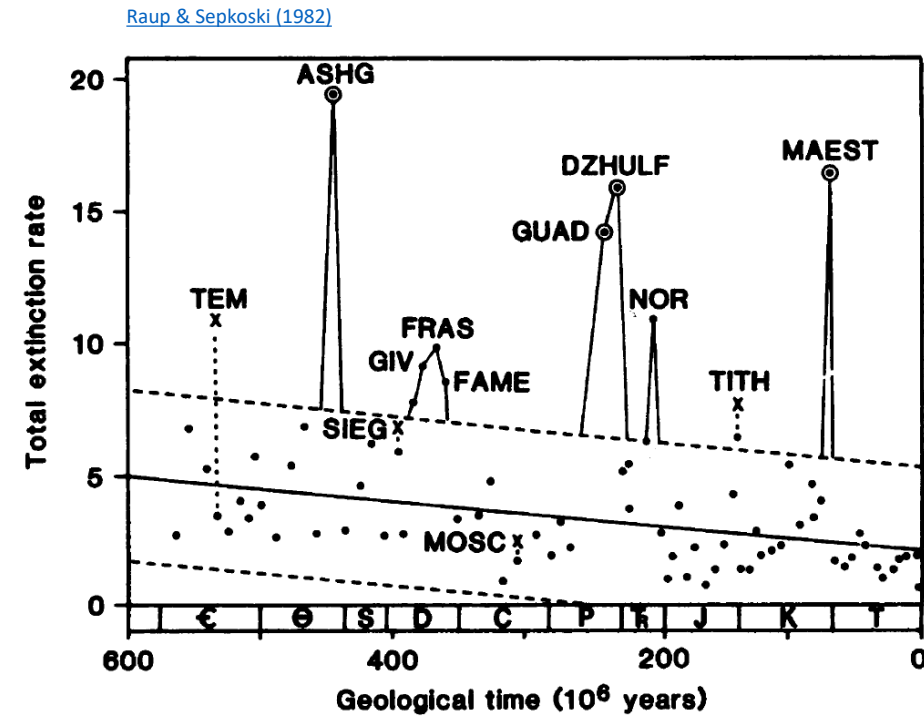
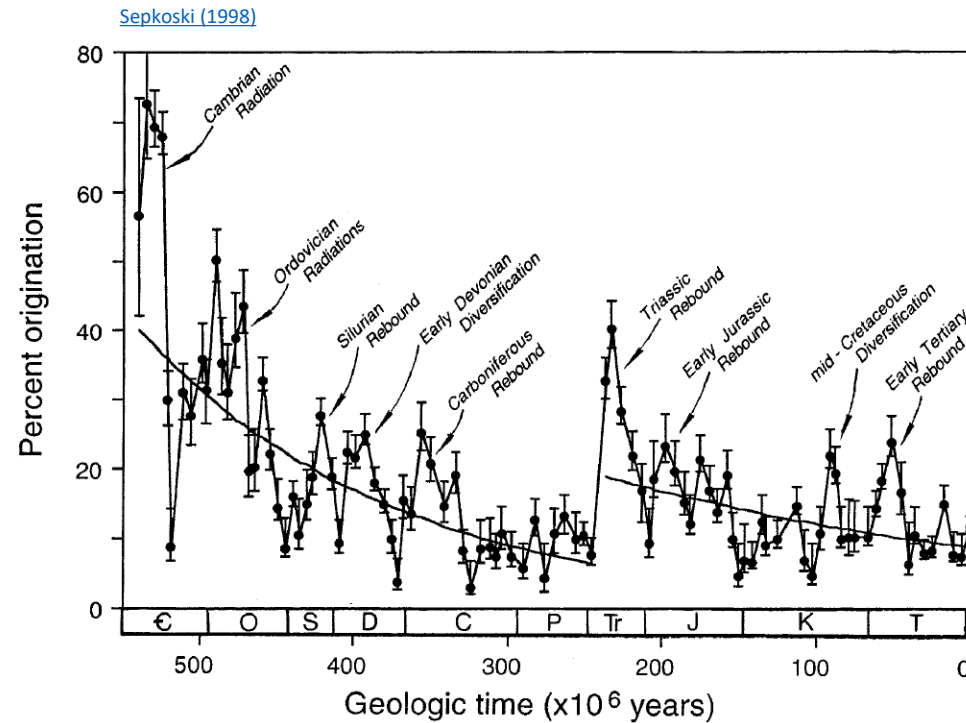






## Tendencias en las tasas de origenación (y extinción).

Las tasas de origenación y extinción decrecen a lo largo del Fanerozoico.





## Tendencias en las tasas de originación (y extinción).

Posibles causas:

### **Bióticas:**

- Cambios generales a lo largo del tiempo en la naturaleza de las interacciones entre los taxones.
- Transición biótica entre taxones con altas tasas de recambio (F. Cámbrica y Paleozoica) a otros con bajas tasas (F. Moderna).
- Incremento progresivo de la “resistencia” a la extinción (número de especies, distribución geográfica, etc.).

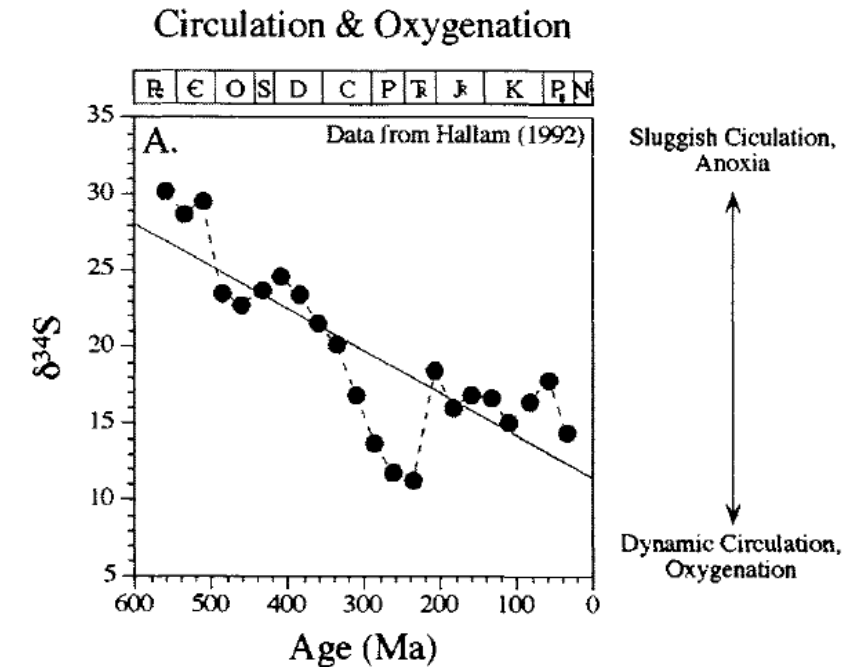


## Tendencias en las tasas de originación (y extinción).

Posibles causas:

### Abióticas:

- Intensidad de la circulación marina.
- Tasas de meteorización química continental y la esorrentía de nutriente.
- Tasas de fotosíntesis y de la eficacia del reciclaje de nutrientes en los sistemas orgánicos



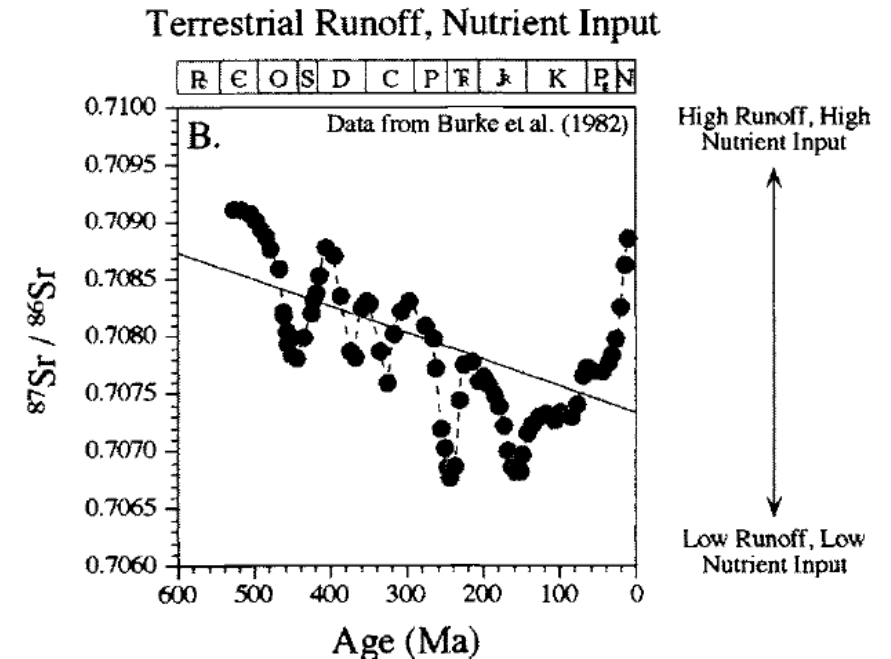


## Tendencias en las tasas de originación (y extinción).

Posibles causas:

### Abióticas:

- Intensidad de la circulación marina.
- Tasas de meteorización química continental y la esorrentía de nutriente.
- Tasas de fotosíntesis y de la eficacia del reciclaje de nutrientes en los sistemas orgánicos



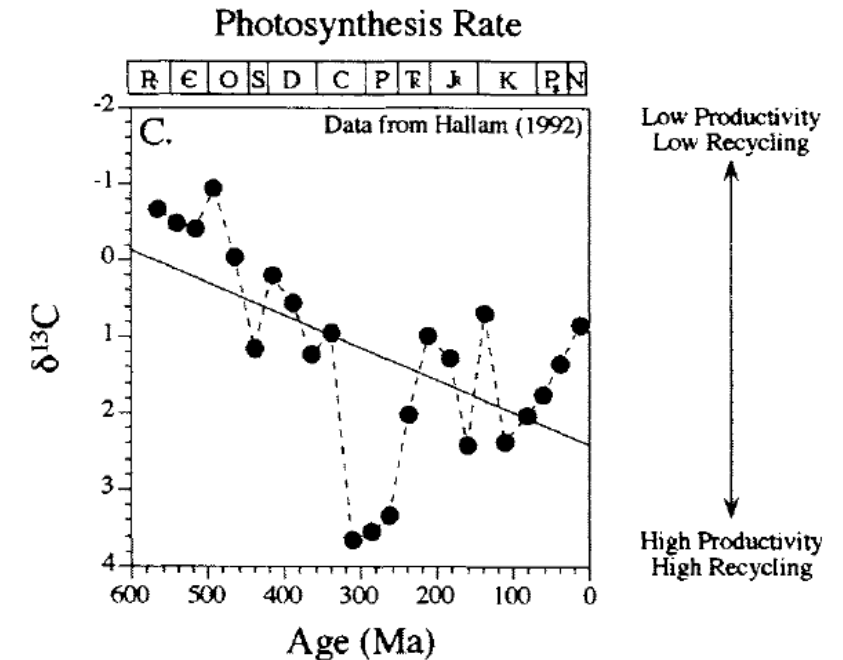


## Tendencias en las tasas de origenación (y extinción).

Posibles causas:

### Abióticas:

- Intensidad de la circulación marina.
- Tasas de meteorización química continental y la esorrentía de nutriente.
- Tasas de fotosíntesis y de la eficacia del reciclaje de nutrientes en los sistemas orgánicos

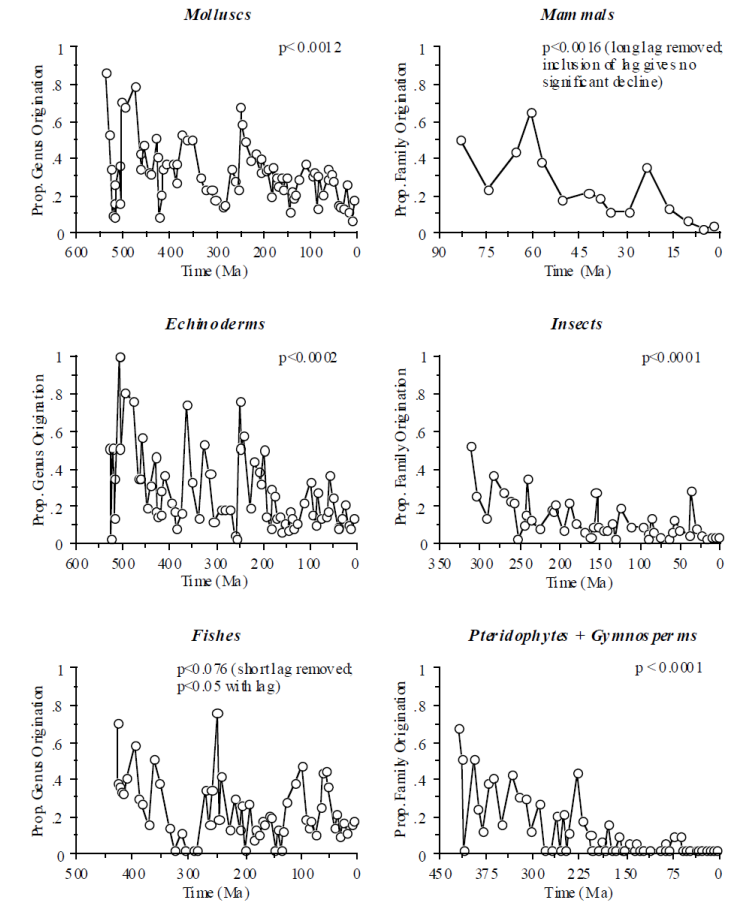




## Dinámicas de originación en medios terrestres y marinos.

Se prueban tres hipótesis: (1) declive secular en la tasa de originación; (2) declive secular en la innovación evolutiva; (3) dependencia de la diversidad con la tasa de originación.

[Eble \(1999\)](#)





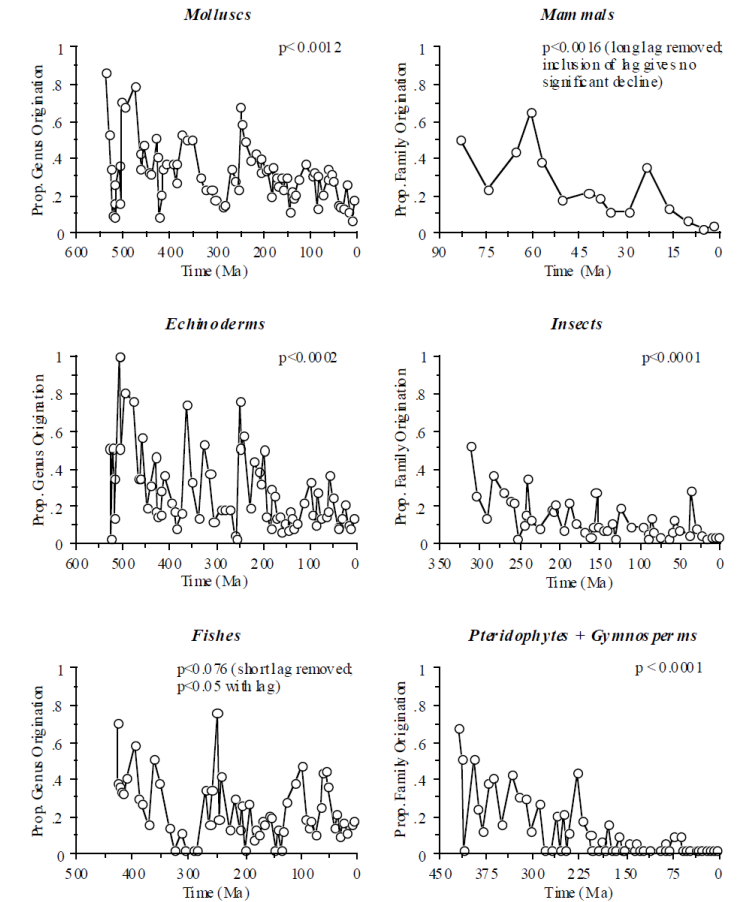


## Dinámicas de originación en medios terrestres y marinos.

Se prueban cuatro hipótesis: (1) declive secular en la tasa de originación; (2) declive secular en la innovación evolutiva; (3) dependencia de la diversidad con la tasa de originación.

Una disminución en la tasa de originación y en la producción de innovaciones importantes está presente en todos los grupos, lo que sugiere controles que trascienden la distinción tierra-mar.

Eble (1999)



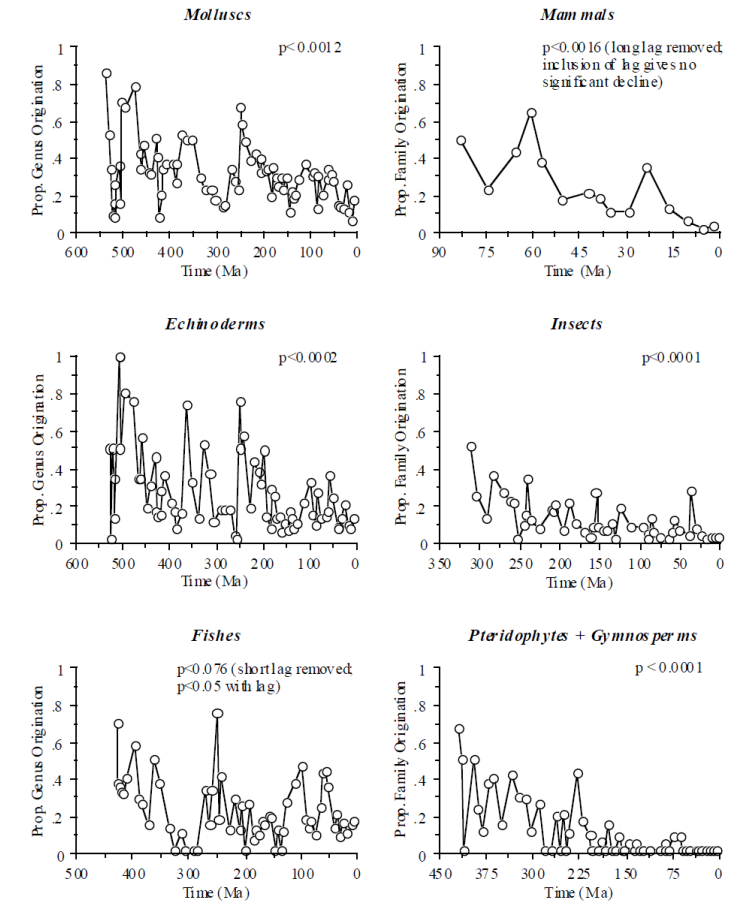


## Dinámicas de originación en medios terrestres y marinos.

Se prueban cuatro hipótesis: (1) declive secular en la tasa de originación; (2) declive secular en la innovación evolutiva; (3) dependencia de la diversidad con la tasa de originación.

La relación entre diversidad y tasa de originación parece ser fuerte en el mar y débil en tierra, una diferencia que podría implicar controles específicos del entorno.

Eble (1999)





## 2.6. Diversificación y extinción en el Fanerozoico



## **The History of Earth - How Our Planet Formed**

<https://www.youtube.com/watch?v=pN7VQas4OgQ>



## Alteraciones ecológicas asociadas a procesos de extinción y diversificación.

1. Primer nivel. Aparición/desaparición de un ecosistema.
  1. Colonización inicial de un ambiente.
  2. Destrucción de ecosistema completo.
2. Segundo nivel. Cambios estructurales a nivel de ecosistema.
  1. Cambios ecológicos en dominancia dentro de un ambiente.
  2. Aparición/desaparición de modos de vida.
  3. Pérdida/aparición de arrecifes de metazoos.
3. Tercer nivel. Cambios a nivel de comunidad.
  1. Aparición/desaparición de tipos de comunidades.
  2. “Relleno o vaciado” del ecoespacio.
  3. Incremento o disminución de la complejidad del escalonamiento ecológico.
4. Cuarto nivel. Cambios dentro de la comunidad.
  1. Cambios taxonómicos dentro de un clado.
  2. Aparición o desaparición de comunidades.



## Alteraciones ecológicas asociadas a procesos de extinción y diversificación.

1. Primer nivel. Aparición/desaparición de un ecosistema.
  1. Colonización inicial de un ambiente.
  2. Destrucción de ecosistema completo.
  
2. Segundo nivel. Cambios estructurales a nivel de ecosistema.
  1. Cambios ecológicos en dominancia dentro de un ambiente.
  2. Aparición/desaparición de modos de vida.
  3. Pérdida/aparición de arrecifes de metazoos.
  
3. Tercer nivel. Cambios a nivel de comunidad.
  1. Aparición/desaparición de tipos de comunidades.
  2. “Relleno o vaciado” del ecoespacio.
  3. Incremento o disminución de la complejidad del escalonamiento ecológico.
  
4. Cuarto nivel. Cambios dentro de la comunidad.
  1. Cambios taxonómicos dentro de un clado.
  2. Aparición o desaparición de comunidades.





## Alteraciones ecológicas asociadas a procesos de extinción y diversificación.

1. Primer nivel. Aparición/desaparición de un ecosistema.
  1. Colonización inicial de un ambiente.
  2. Destrucción de ecosistema completo.
2. Segundo nivel. Cambios estructurales a nivel de ecosistema.
  1. Cambios ecológicos en dominancia dentro de un ambiente.
  2. Aparición/desaparición de modos de vida.
  3. Pérdida/aparición de arrecifes de metazoos.
3. Tercer nivel. Cambios a nivel de comunidad.
  1. Aparición/desaparición de tipos de comunidades.
  2. “Relleno o vaciado” del ecoespacio.
  3. Incremento o disminución de la complejidad del escalonamiento ecológico.
4. Cuarto nivel. Cambios dentro de la comunidad.
  1. Cambios taxonómicos dentro de un clado.
  2. Aparición o desaparición de comunidades.



## Alteraciones ecológicas asociadas a procesos de extinción y diversificación.

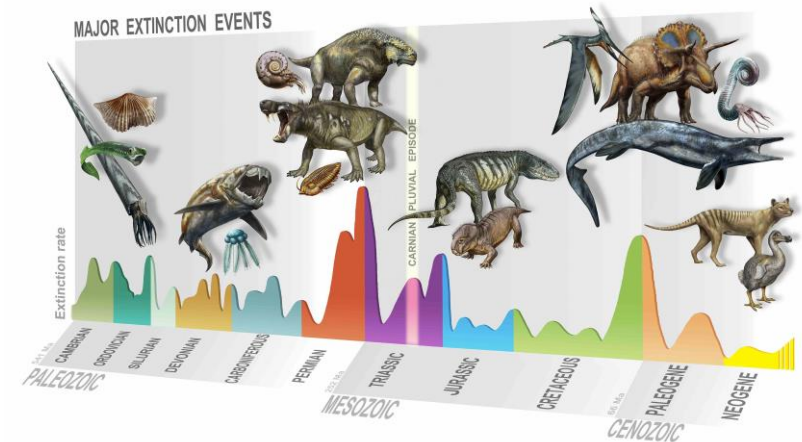
1. Primer nivel. Aparición/desaparición de un ecosistema.
  1. Colonización inicial de un ambiente.
  2. Destrucción de ecosistema completo.
2. Segundo nivel. Cambios estructurales a nivel de ecosistema.
  1. Cambios ecológicos en dominancia dentro de un ambiente.
  2. Aparición/desaparición de modos de vida.
  3. Pérdida/aparición de arrecifes de metazoos.
3. Tercer nivel. Cambios a nivel de comunidad.
  1. Aparición/desaparición de tipos de comunidades.
  2. “Relleno o vaciado” del ecoespacio.
  3. Incremento o disminución de la complejidad del escalonamiento ecológico.
4. Cuarto nivel. Cambios dentro de la comunidad.
  1. Cambios taxonómicos dentro de un clado.
  2. Aparición o desaparición de comunidades.



## Causas de extinción.

1. Internalistas (dinámica de la biota provoca la extinción).
  1. Interacciones interespecíficas (criticalidad autoorganizada).
  2. Superpoblación.
  3. Virus.
  4. Parásitos.
  
2. Ambientalistas (agente externo causa la extinción).
  1. Terrestres.
    1. Vulcanismo a gran escala.
    2. Grandes fugas de gas del manto.
    3. Descensos rápidos del nivel del mar.
    4. Episodios de anoxia oceánica (transgresiones).
    5. Cambios de temperatura (glaciación, calentamiento global).
    6. Inversiones del campo magnético.
    7. Movimiento de continentes.
  
  2. Extraterrestres
    1. Erupciones solares gigantes.
    2. Proximidad de una supernova (rayos gamma).
    3. Estrellas de paso cercanas.
    4. Desplazamiento a través del plano galáctico.
    5. Impacto/s de meteoritos.
    6. Tormentas de meteoritos/cometas.

Credito imagen: [© CNN](#)

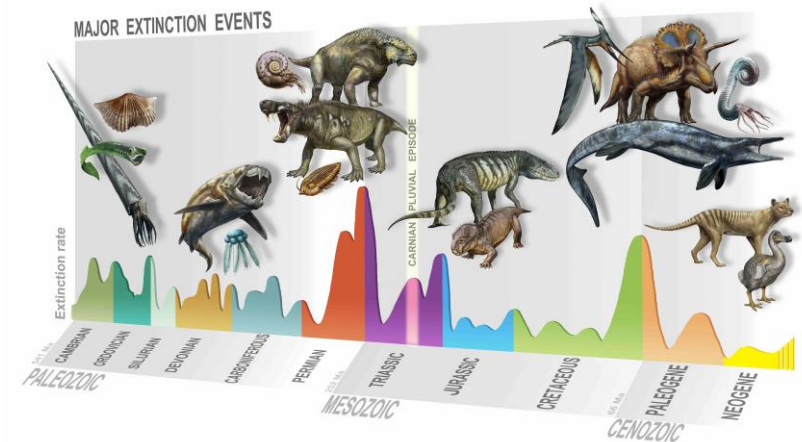




## Causas de extincion.

1. Internalistas (dinámica de la biota provoca la extinción).
  1. Interacciones interespecíficas (criticalidad autoorganizada).
  2. Superpoblación.
  3. Virus.
  4. Parásitos.
  
2. Ambientalistas (agente externo causa la extinción).
  1. Terrestres.
    1. Vulcanismo a gran escala.
    2. Grandes fugas de gas del manto.
    3. Descensos rápidos del nivel del mar.
    4. Episodios de anoxia oceánica (transgresiones).
    5. Cambios de temperatura (glaciación, calentamiento global).
    6. Inversiones del campo magnético.
    7. Movimiento de continentes.
  
  2. Extraterrestres
    1. Erupciones solares gigantes.
    2. Proximidad de una supernova (rayos gamma).
    3. Estrellas de paso cercanas.
    4. Desplazamiento a través del plano galáctico.
    5. Impacto/s de meteoritos.
    6. Tormentas de meteoritos/cometas.

Credito imagen: [© CNN](#)





## Detonantes vs Mecanismos de extinción.

**Detonante.** Hecho que provoca o desencadena una acción o un proceso (mecanismo).

**Mecanismo.** Sistema de procesos que interactúan causalmente y que producen uno o más efectos (en este caso el efecto es la extinción).

**Efecto.** Aquello que sigue por virtud de una causa. En nuestro caso, la extinción.

Detonante → Mecanismos → Efecto (Extinción)



## Detonantes vs Mecanismos de extinción.

**Detonante.** Hecho que provoca o desencadena una acción o un proceso (mecanismo).

**Mecanismo.** Sistema de procesos que interactúan causalmente y que producen uno o más efectos (en este caso el efecto es la extinción).

**Efecto.** Aquello que sigue por virtud de una causa. En nuestro caso, la extinción.

Detonante → Mecanismos → Efecto (Extinción)





## Detonantes vs Mecanismos de extinción.

**Detonante.** Hecho que provoca o desencadena una acción o un proceso (mecanismo).

**Mecanismo.** Sistema de procesos que interactúan causalmente y que producen uno o más efectos (en este caso el efecto es la extinción).

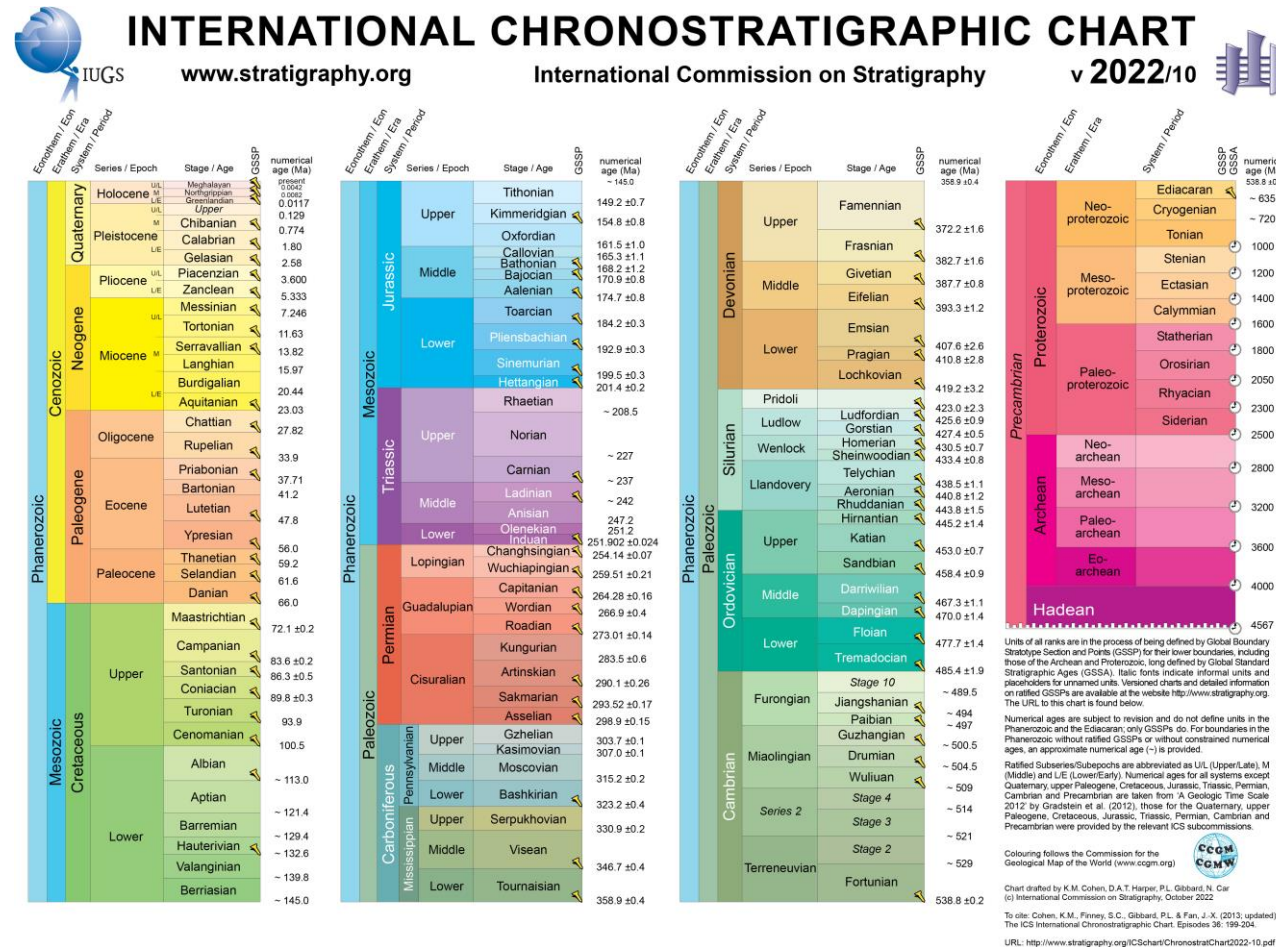
**Efecto.** Aquello que sigue por virtud de una causa. En nuestro caso, la extinción.

Detonante → Mecanismos → Efecto (Extinción)



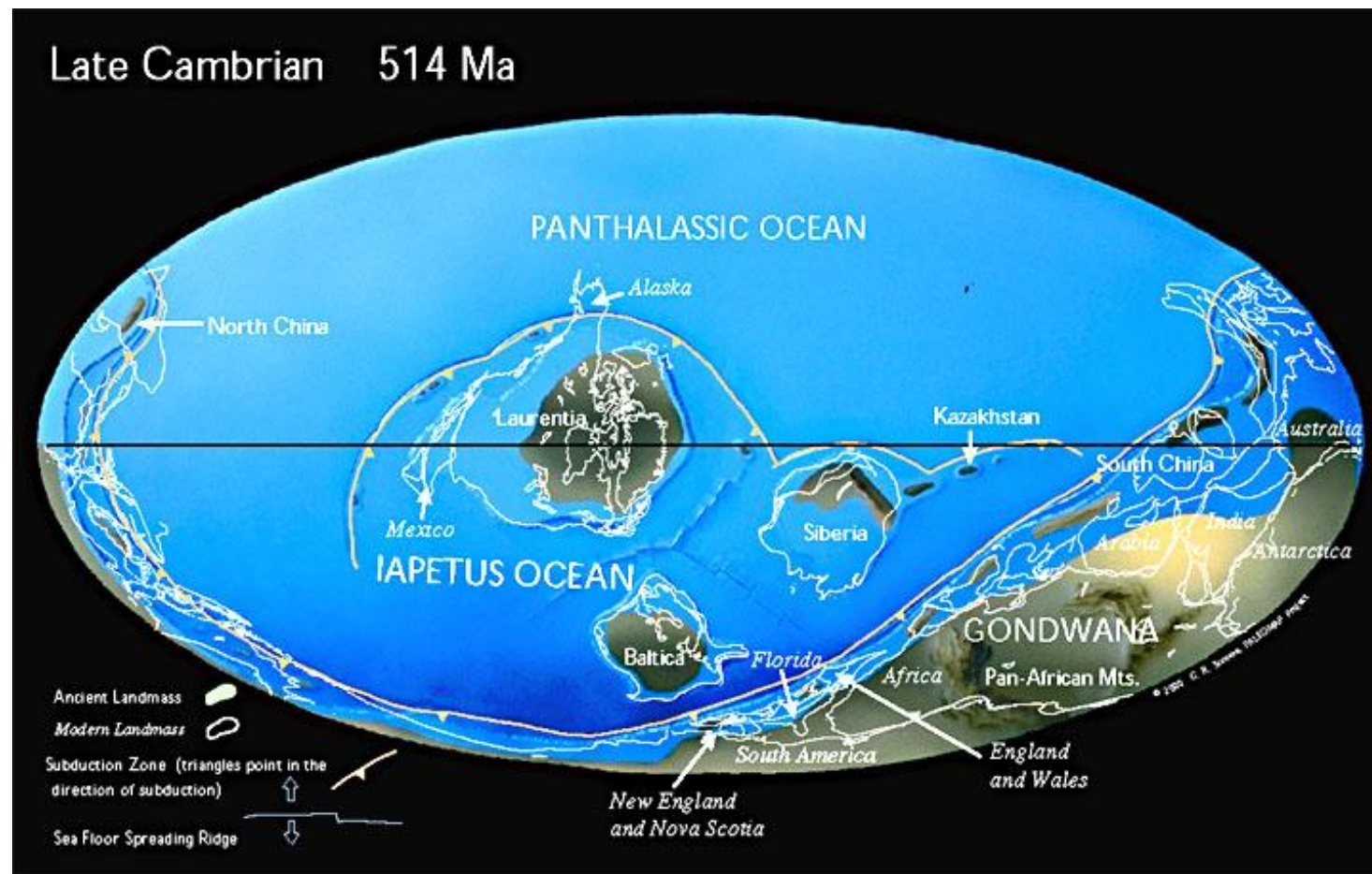
# Cámbrico.

Credito imagen: [ICS](https://www.ics.stratigraphy.org/)



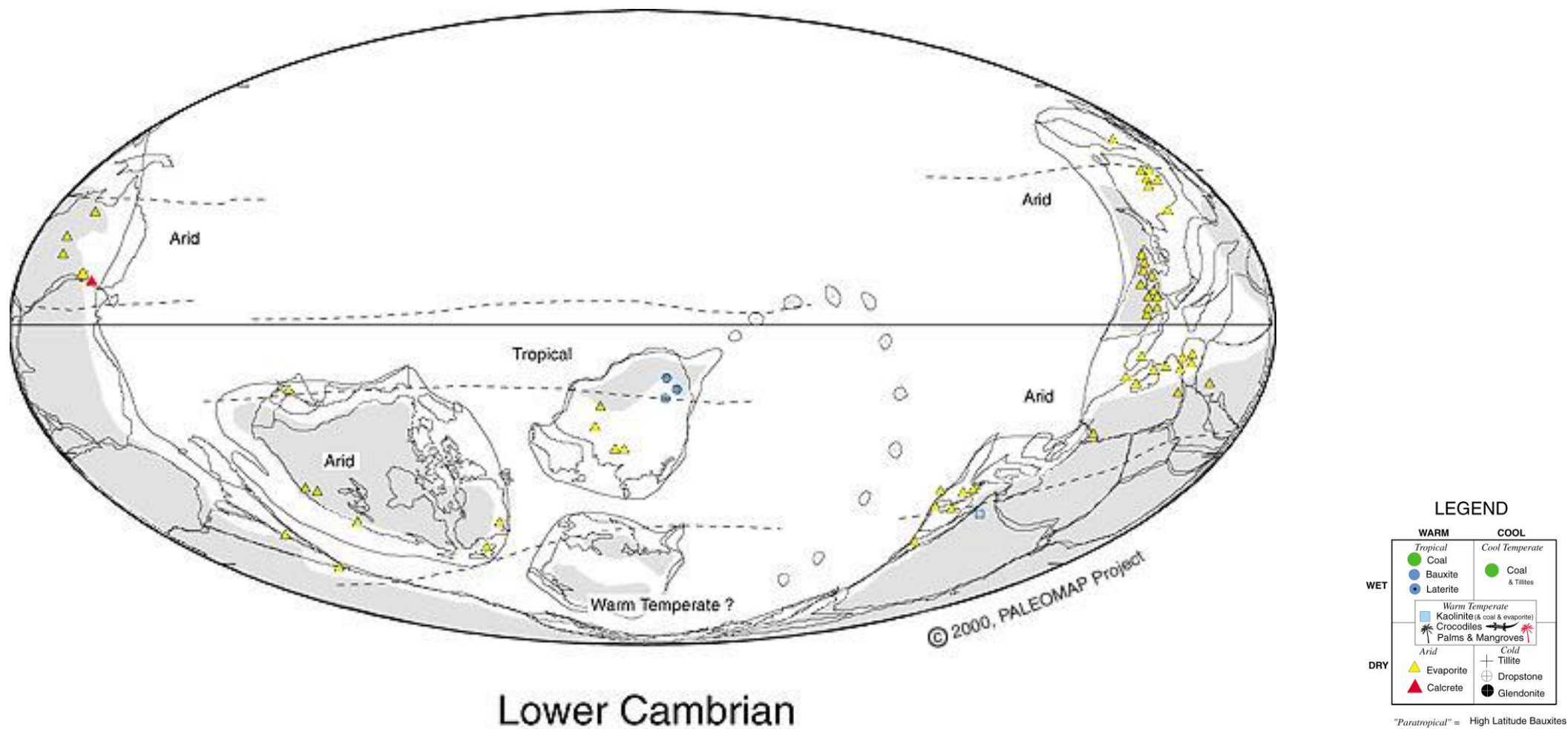


## Cámbrico.





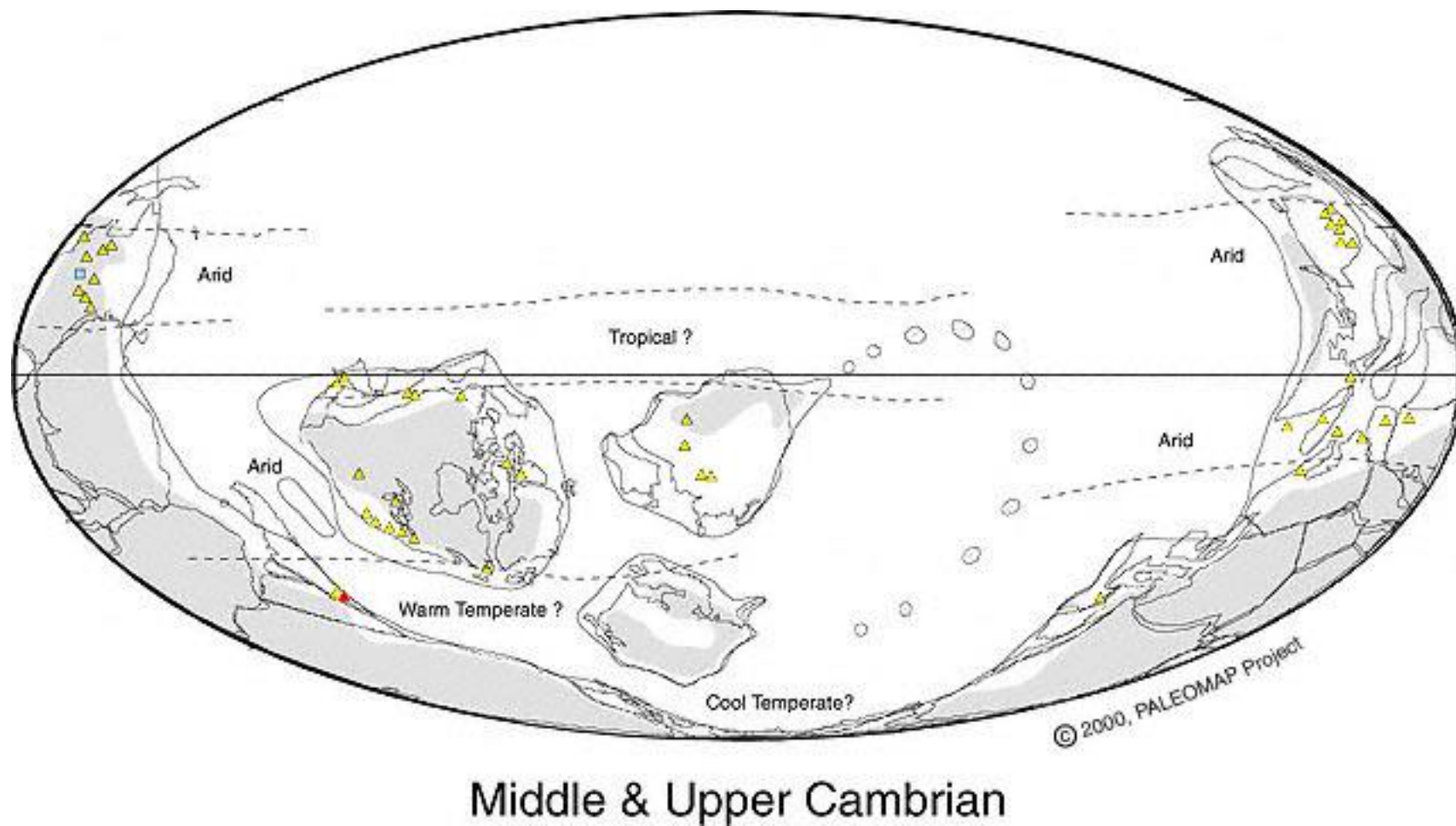
## Cámbrico.







# Cámbrico.



**LEGEND**

		WARM	COOL
WET	Tropical	● Coal ● Bauxite ● Laterite	● Cool Temperate ● Coal & Talles
	Warm Temperate	■ Kaolinite (& coal & evaporite)	■ Crocodiles ■ Palms & Mangroves
	Arid	▲ Evaporite ▲ Calcrete	● Cold ● Tillite ● Dropstone ● Glendonite
DRY			

"Paratropical" = High Latitude Bauxites



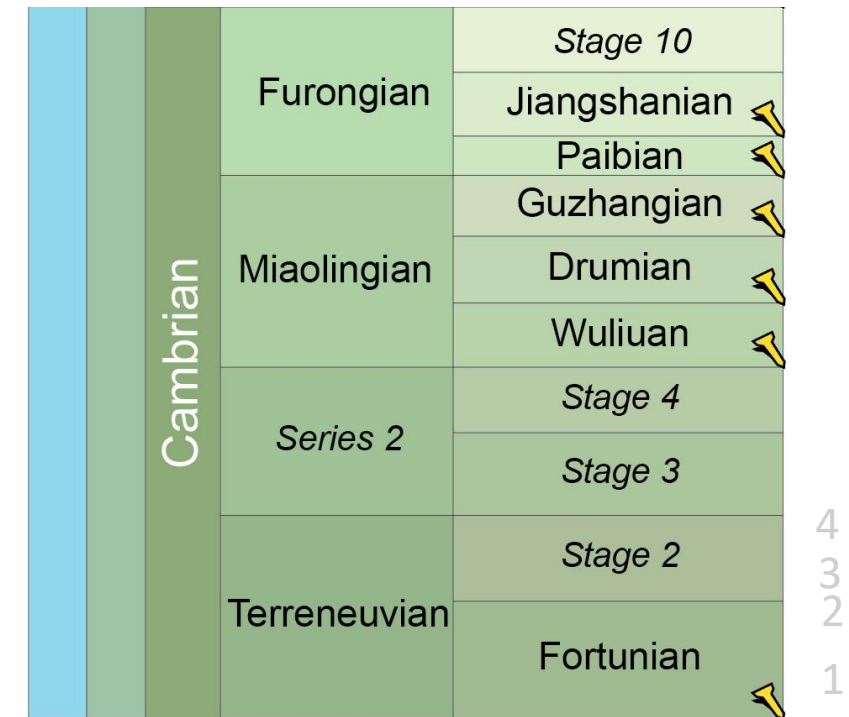
## Cámbrico.

**Explosión Cámbrica:** Aparición y la diversificación temprana de prácticamente todos los principales clados de animales marinos y el establecimiento de ecosistemas dominados por los metazoos.

Aparece Bilateria y se diversifican los los animales con esqueleto.

1. Aumento en la complejidad y diversidad de los icnofósiles, aparición de un número importante de “Small shelly fauna” (SSF).
2. Diversificación de SSF con los primeros moluscos, hiolítidos y escleritos fosfáticos.
3. Aparición de arqueociatos (Siberia) y ecosistemas arrecifales.
4. Aparición de trilobites y numerosos artrópodos. Cambio en la arquitectura de los arqueociatos y dispersión fuera de Siberia.

Credito imagen: [LCS](#)







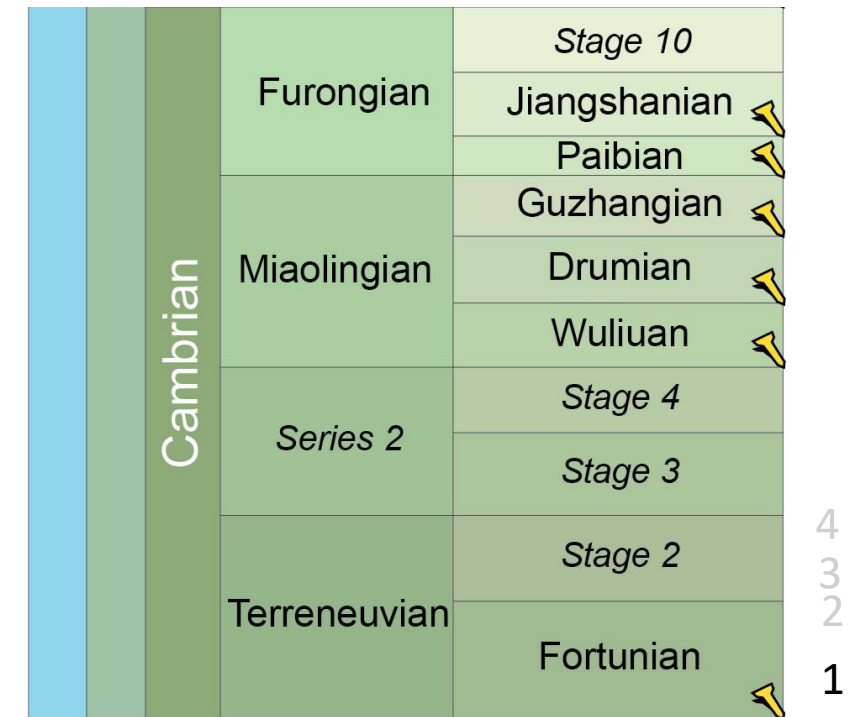
## Cámbrico.

**Explosión Cámbrica:** Aparición y la diversificación temprana de prácticamente todos los principales clados de animales marinos y el establecimiento de ecosistemas dominados por los metazoos.

Aparece Bilateria y se diversifican los los animales con esqueleto.

1. Aumento en la complejidad y diversidad de los icnofósiles, aparición de un número importante de “Small shelly fauna” (SSF).
2. Diversificación de SSF con los primeros moluscos, hiolítidos y escleritos fosfáticos.
3. Aparición de arqueociatos (Siberia) y ecosistemas arrecifales.
4. Aparición de trilobites y numerosos artrópodos. Cambio en la arquitectura de los arqueociatos y dispersión fuera de Siberia.

Credito imagen: [LCS](#)





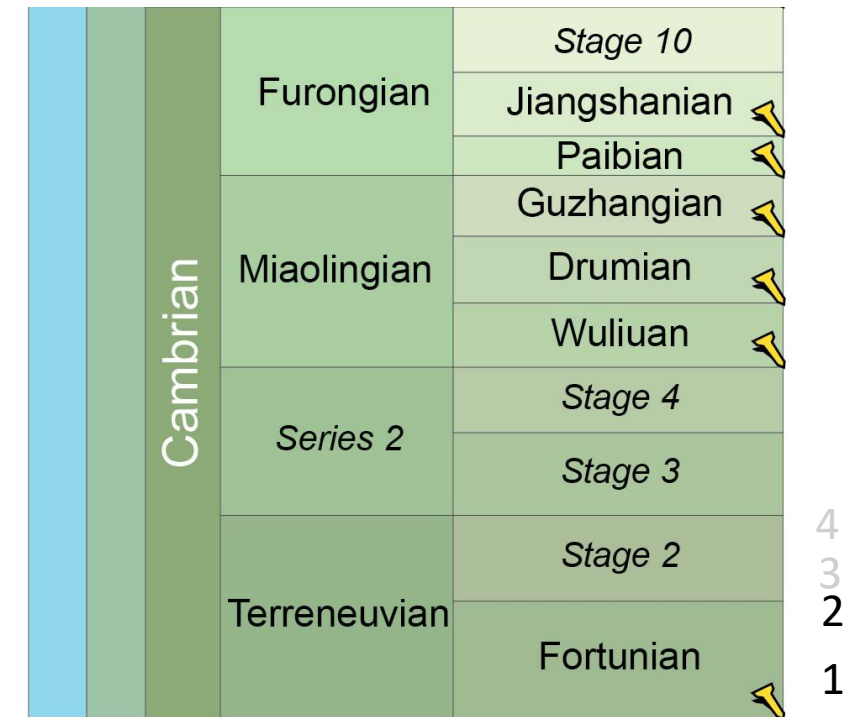
## Cámbrico.

**Explosión Cámbrica:** Aparición y la diversificación temprana de prácticamente todos los principales clados de animales marinos y el establecimiento de ecosistemas dominados por los metazoos.

Aparece Bilateria y se diversifican los los animales con esqueleto.

1. Aumento en la complejidad y diversidad de los icnofósiles, aparición de un número importante de “Small shelly fauna” (SSF).
2. Diversificación de SSF con los primeros moluscos, hiolítidos y escleritos fosfáticos.
3. Aparición de arqueociatos (Siberia) y ecosistemas arrecifales.
4. Aparición de trilobites y numerosos artrópodos. Cambio en la arquitectura de los arqueociatos y dispersión fuera de Siberia.

Credito imagen: [LCS](#)





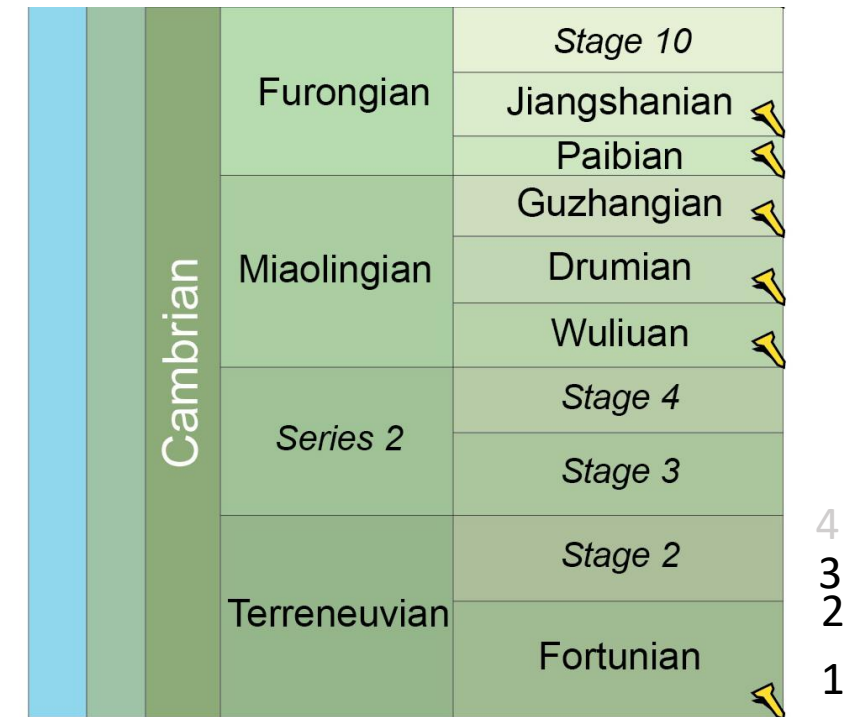
## Cámbrico.

**Explosión Cámbrica:** Aparición y la diversificación temprana de prácticamente todos los principales clados de animales marinos y el establecimiento de ecosistemas dominados por los metazoos.

Aparece Bilateria y se diversifican los los animales con esqueleto.

1. Aumento en la complejidad y diversidad de los icnofósiles, aparición de un número importante de “Small shelly fauna” (SSF).
2. Diversificación de SSF con los primeros moluscos, hiolítidos y escleritos fosfáticos.
3. Aparición de arqueociatos (Siberia) y ecosistemas arrecifales.
4. Aparición de trilobites y numerosos artrópodos. Cambio en la arquitectura de los arqueociatos y dispersión fuera de Siberia.

Credito imagen: [LCS](#)





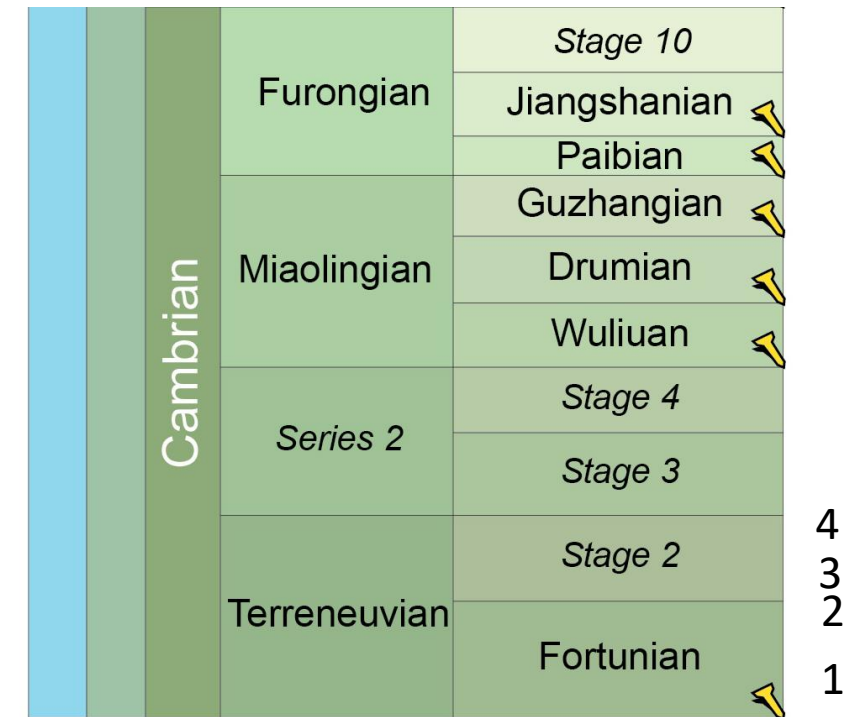
## Cámbrico.

**Explosión Cámbrica:** Aparición y la diversificación temprana de prácticamente todos los principales clados de animales marinos y el establecimiento de ecosistemas dominados por los metazoos.

Aparece Bilateria y se diversifican los los animales con esqueleto.

1. Aumento en la complejidad y diversidad de los icnofósiles, aparición de un número importante de “Small shelly fauna” (SSF).
2. Diversificación de SSF con los primeros moluscos, hiolítidos y escleritos fosfáticos.
3. Aparición de arqueociatos (Siberia) y ecosistemas arrecifales.
4. Aparición de trilobites y numerosos artrópodos. Cambio en la arquitectura de los arqueociatos y dispersión fuera de Siberia.

Credito imagen: [LCS](#)







## Cámbrico.

**Revolución agronómica del Cámbrico:** diversificación de las madrigueras de los animales durante el período Cámbrico temprano.

Anteriormente los animales se alimentaban en las esteras microbianas que recubrían la superficie y que constituían una barrera entre el agua y el sedimento (sedimentos anóxicos).

Alrededor del comienzo del Cámbrico, los organismos comenzaron a excavar verticalmente, permitiendo que el agua y el oxígeno penetraran una distancia considerable debajo de la superficie.





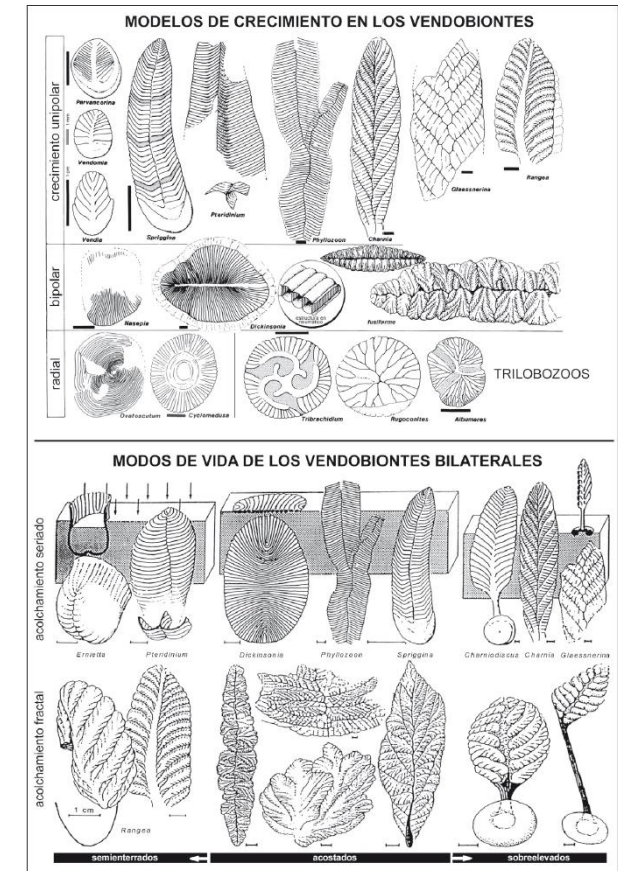
## Cámbrico.

**Revolución agronómica del Cámbrico:** diversificación de las madrigueras de los animales durante el período Cámbrico temprano.

Anteriormente los animales se alimentaban en las esteras microbianas que recubrían la superficie y que constituían una barrera entre el agua y el sedimento (sedimentos anóxicos).

Alrededor del comienzo del Cámbrico, los organismos comenzaron a excavar verticalmente, permitiendo que el agua y el oxígeno penetraran una distancia considerable debajo de la superficie.

[Gozalo et al. \(2010\)](#)





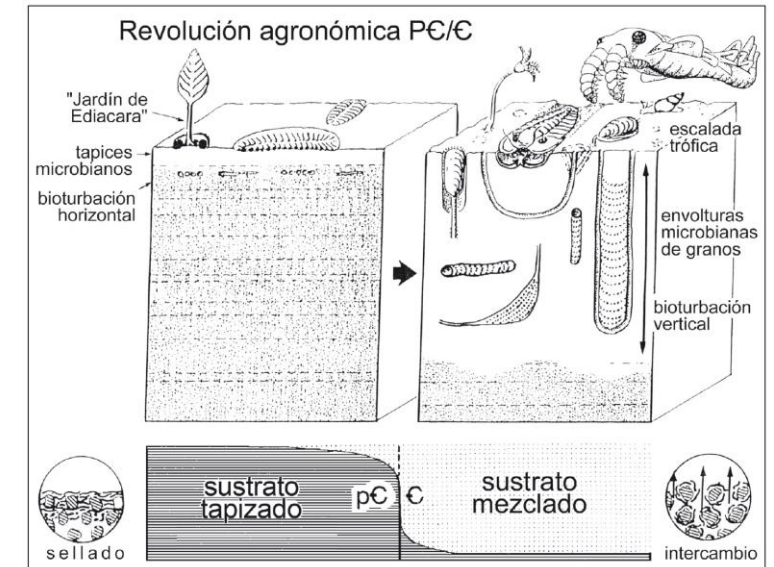
## Cámbrico.

**Revolución agronómica del Cámbrico:** diversificación de las madrigueras de los animales durante el período Cámbrico temprano.

Anteriormente los animales se alimentaban en las esteras microbianas que recubrían la superficie y que constituían una barrera entre el agua y el sedimento (sedimentos anóxicos).

Alrededor del comienzo del Cámbrico, los organismos comenzaron a excavar verticalmente, permitiendo que el agua y el oxígeno penetraran una distancia considerable debajo de la superficie.

Gozalo et al. (2010)





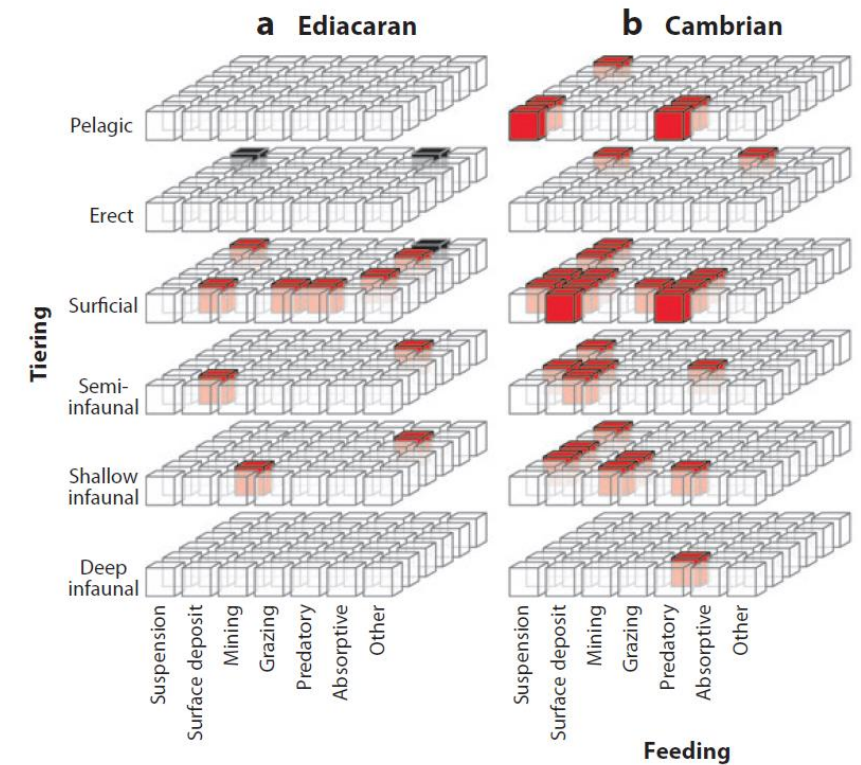
## Cámbrico.

**Revolución agronómica del Cámbrico:** diversificación de las madrigueras de los animales durante el período Cámbrico temprano.

Anteriormente los animales se alimentaban en las esteras microbianas que recubrían la superficie y que constituían una barrera entre el agua y el sedimento (sedimentos anóxicos).

Alrededor del comienzo del Cámbrico, los organismos comenzaron a excavar verticalmente, permitiendo que el agua y el oxígeno penetraran una distancia considerable debajo de la superficie.

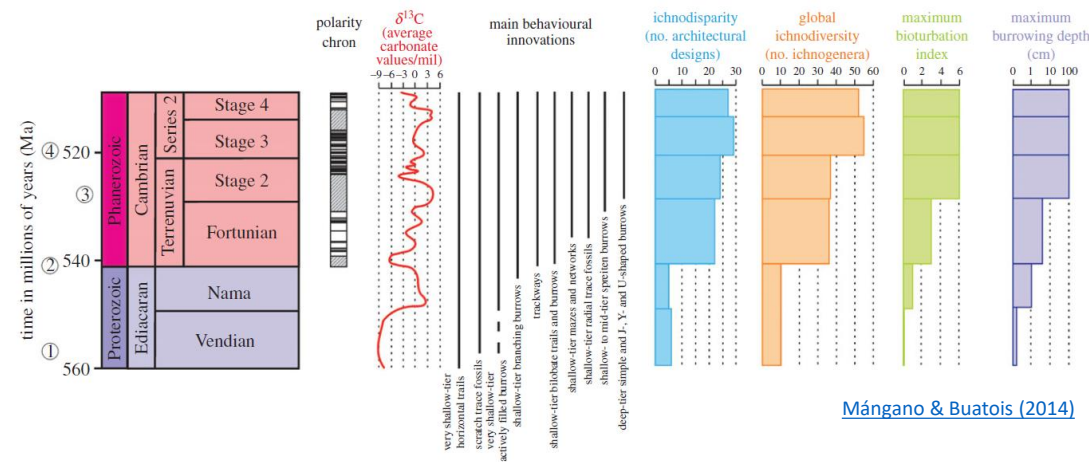
[Bush & Bambach \(2011\)](#)





## Cámbrico.

**Revolución agronómica del Cámbrico:** un análisis sistemático y completo del registro de trazas fósiles de la transición Ediacárica-Cámbrica indica que la **diversificación del plan corporal y la estructuración ecológica estaban desacopladas**. La aparición de un amplio repertorio de estrategias conductuales y planes corporales se dio por en el Fortuniano. Sin embargo, durante la Etapa 2 del Cámbrico se produjo un cambio importante en la estructura ecológica bentónica, que registró el establecimiento de una fauna que se alimenta en suspensión, una mayor complejidad de la red trófica y el acoplamiento de bentos y plancton.

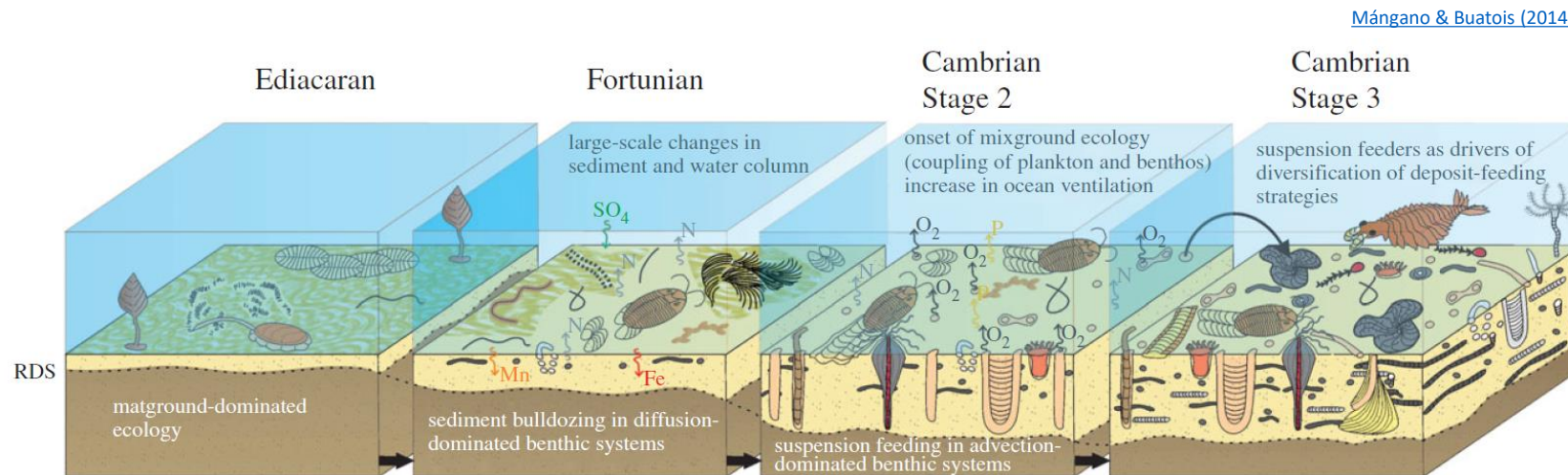






## Cámbrico.

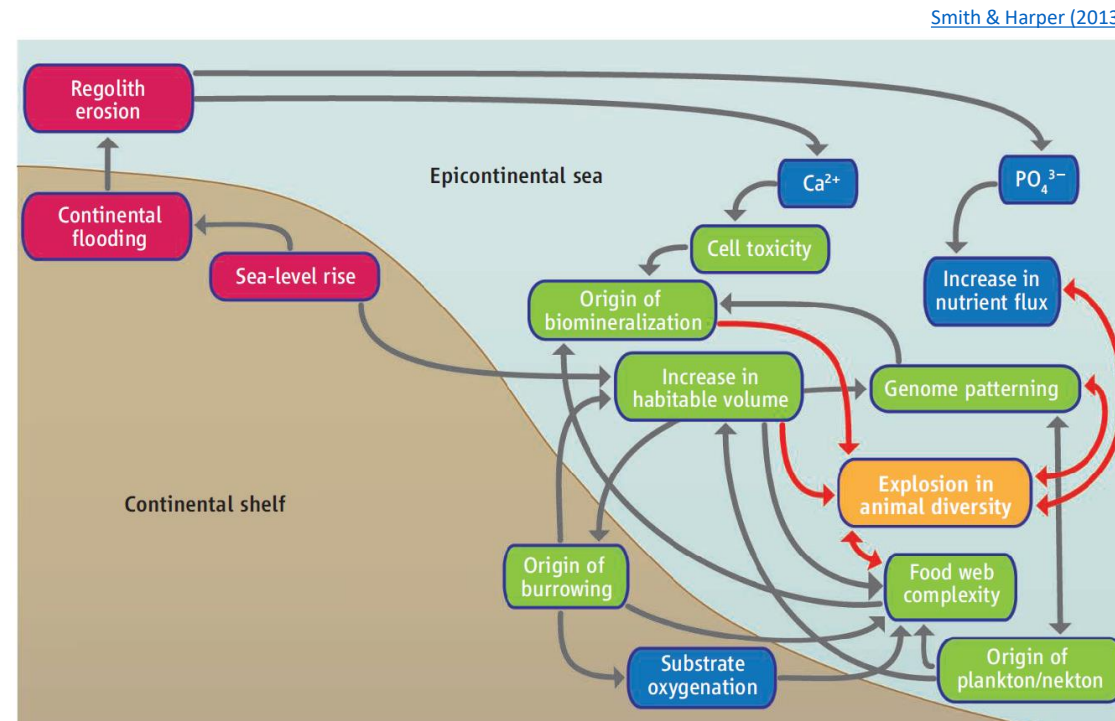
**Revolución agronómica del Cámbrico:** un análisis sistemático y completo del registro de trazas fósiles de la transición Ediacárica-Cámbrica indica que la **diversificación del plan corporal y la estructuración ecológica estaban desacopladas**. La aparición de un amplio repertorio de estrategias conductuales y planes corporales se dio por en el Fortunienense. Sin embargo, durante la Etapa 2 del Cámbrico se produjo un cambio importante en la estructura ecológica bentónica, que registró el establecimiento de una fauna que se alimenta en suspensión, una mayor complejidad de la red trófica y el acoplamiento de bentos y plancton.





## Cámbrico.

**Causas:** Es probable que la rápida diversificación de los animales a principios del Cámbrico haya sido el resultado de una compleja interacción de procesos bióticos y abióticos (de desarrollo/genética, ecológica y abiótica/ambiental).



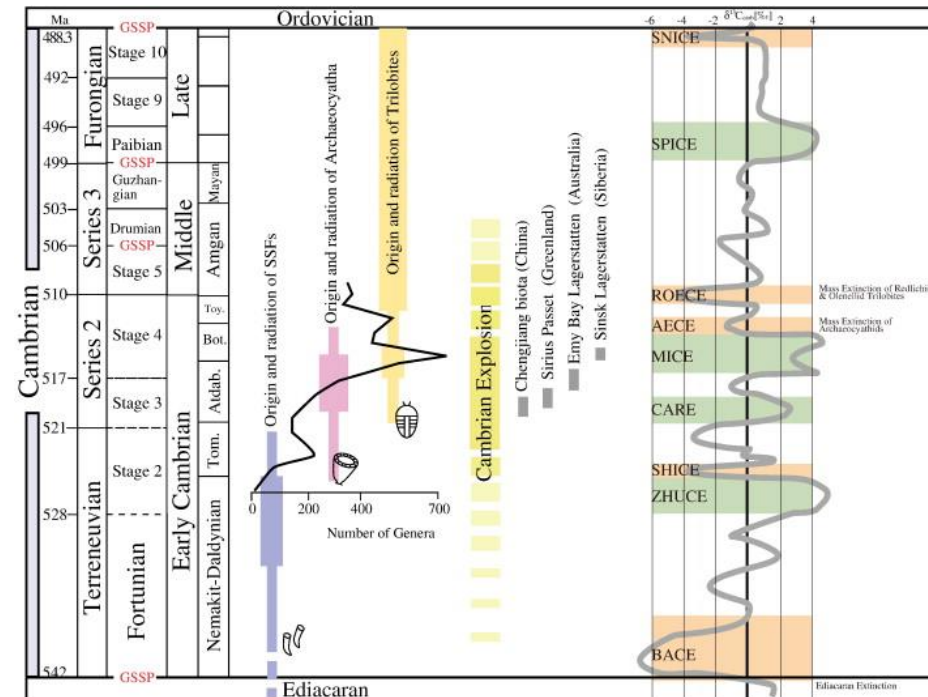




## Cámbrico.

**Extinciones del Cámbrico (crisis del Botomiense-Toyoniense).** En la transición del Cámbrico inferior al Cámbrico medio se dan una serie de extinciones tras la “explosión” que afectaron de forma notable a varios grupos como arqueociatos, trilobites, (olenellidos y redlichiidos, etc.), etc.

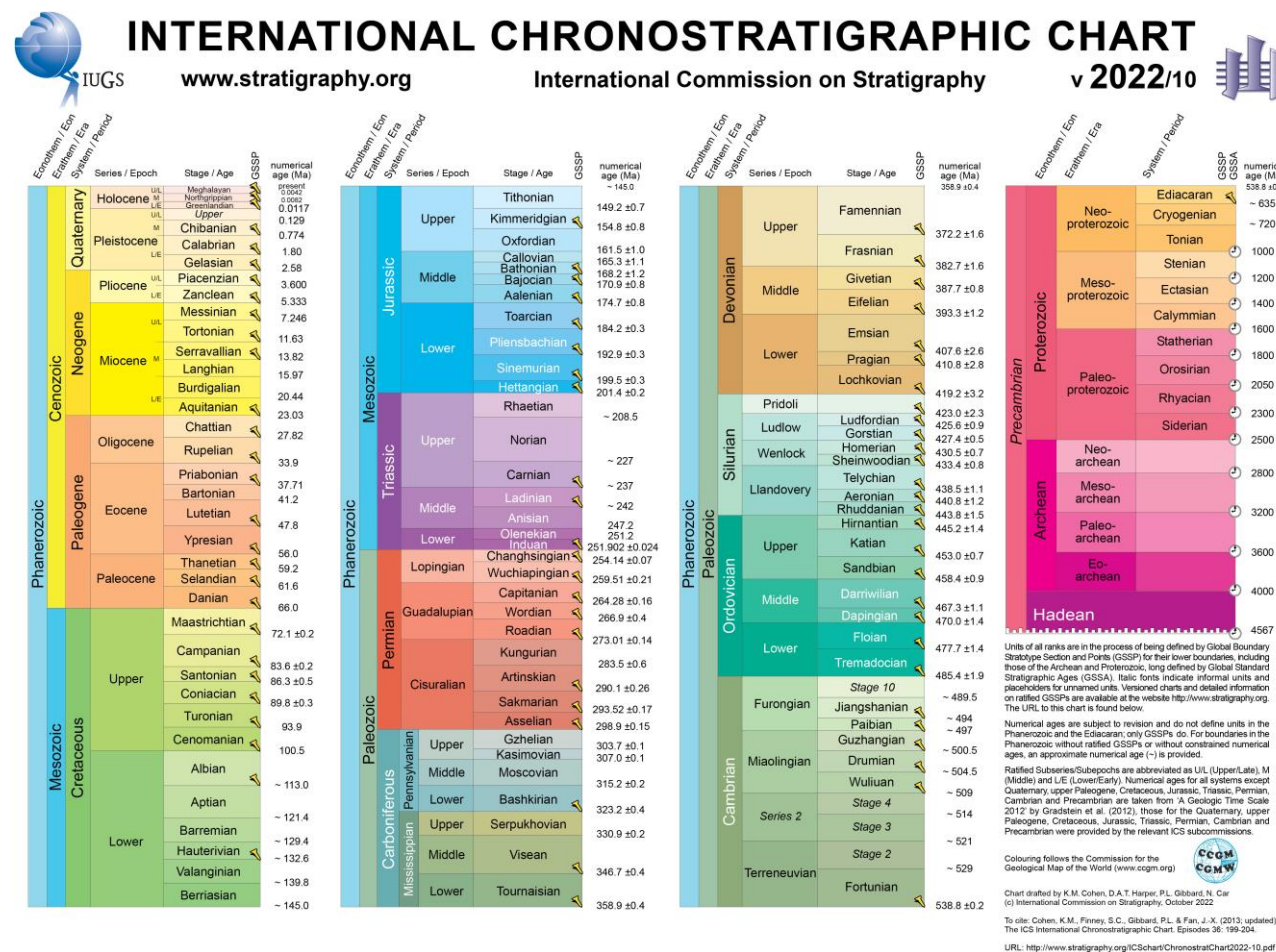
[Ishikawa et al. \(2014\)](#)





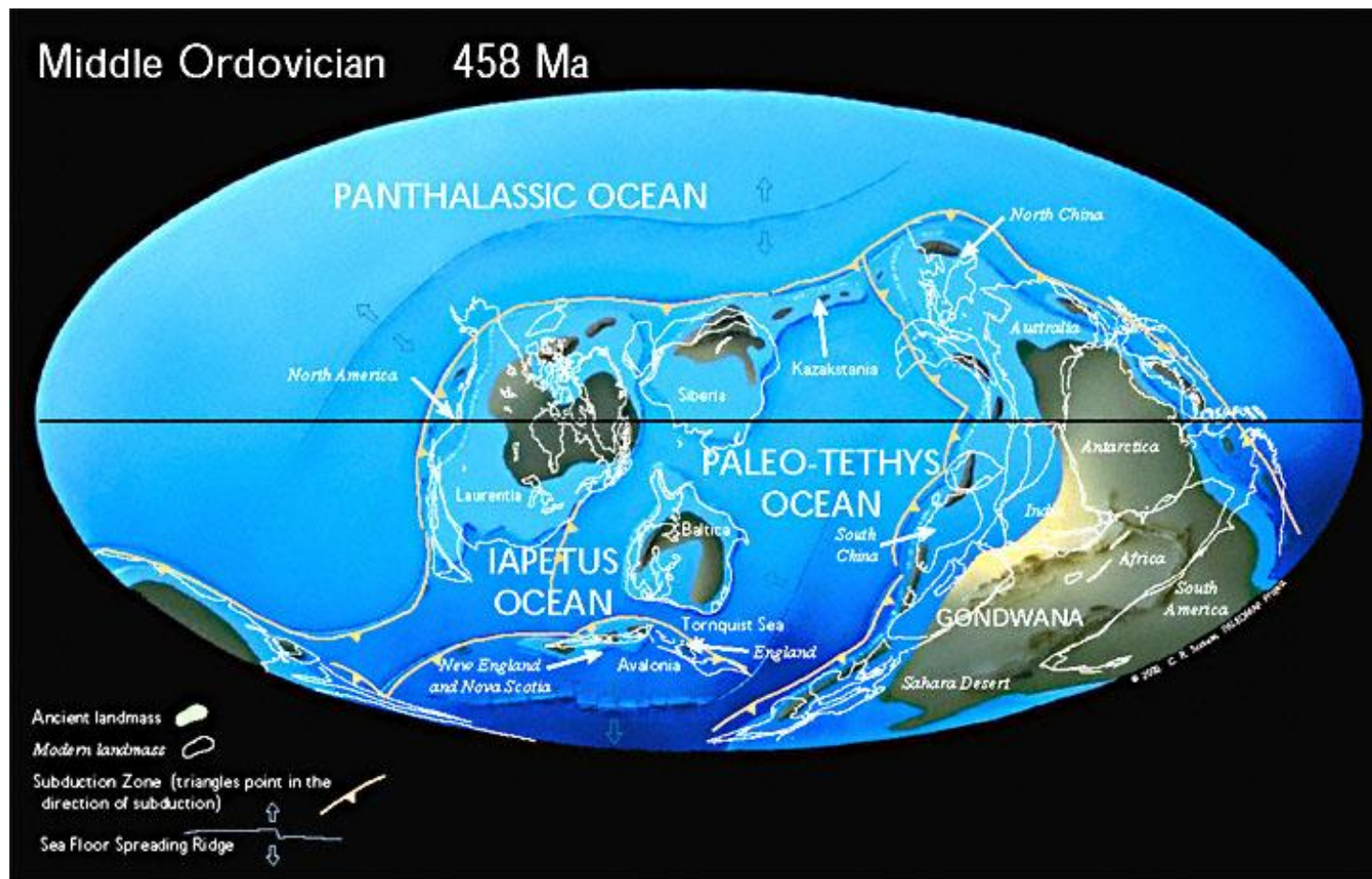
# Ordovícico.

Credito imagen: [ICS](https://www.stratigraphy.org)





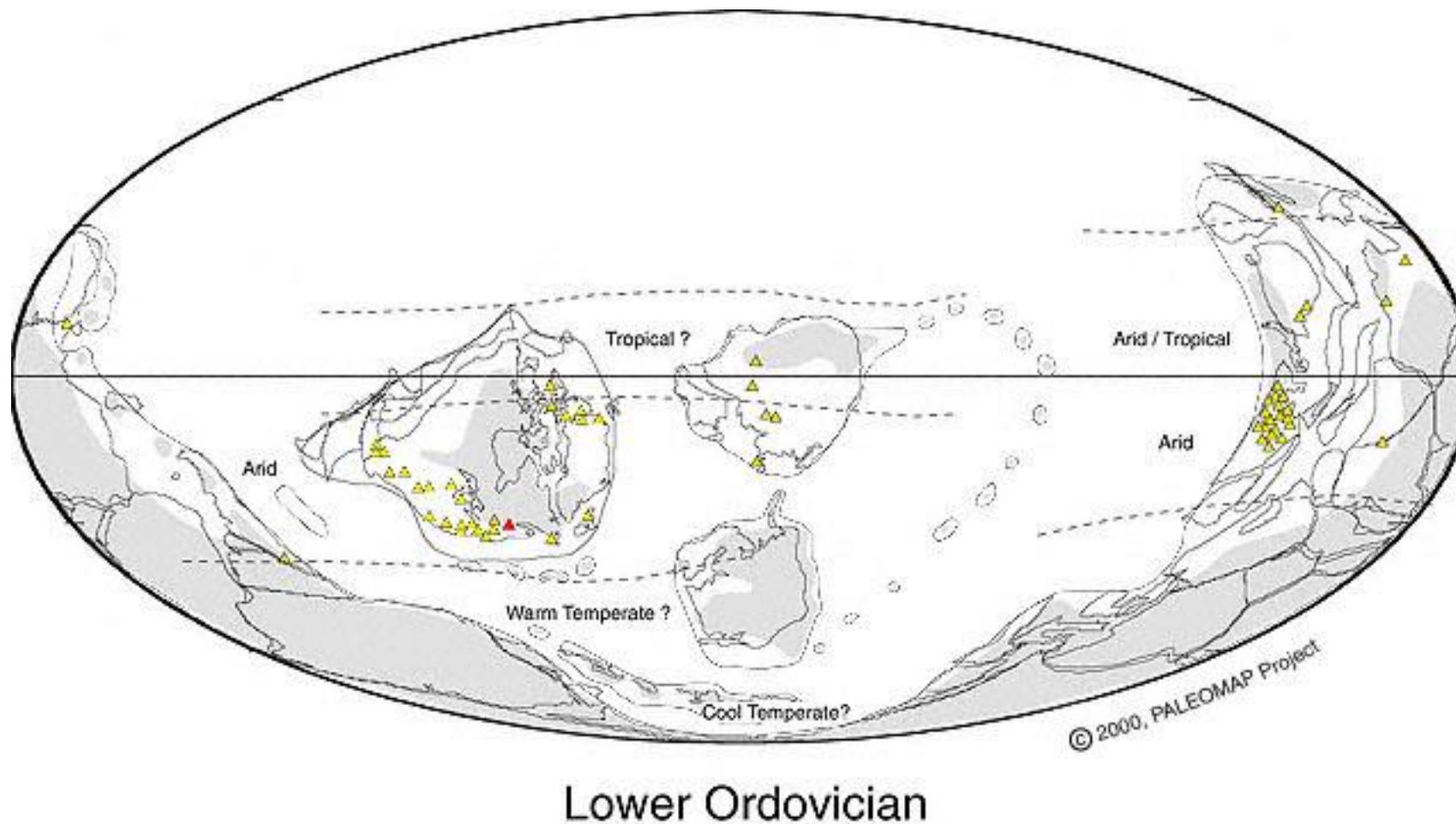
## Ordovícico.







## Ordovícico.



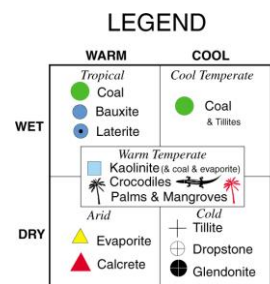
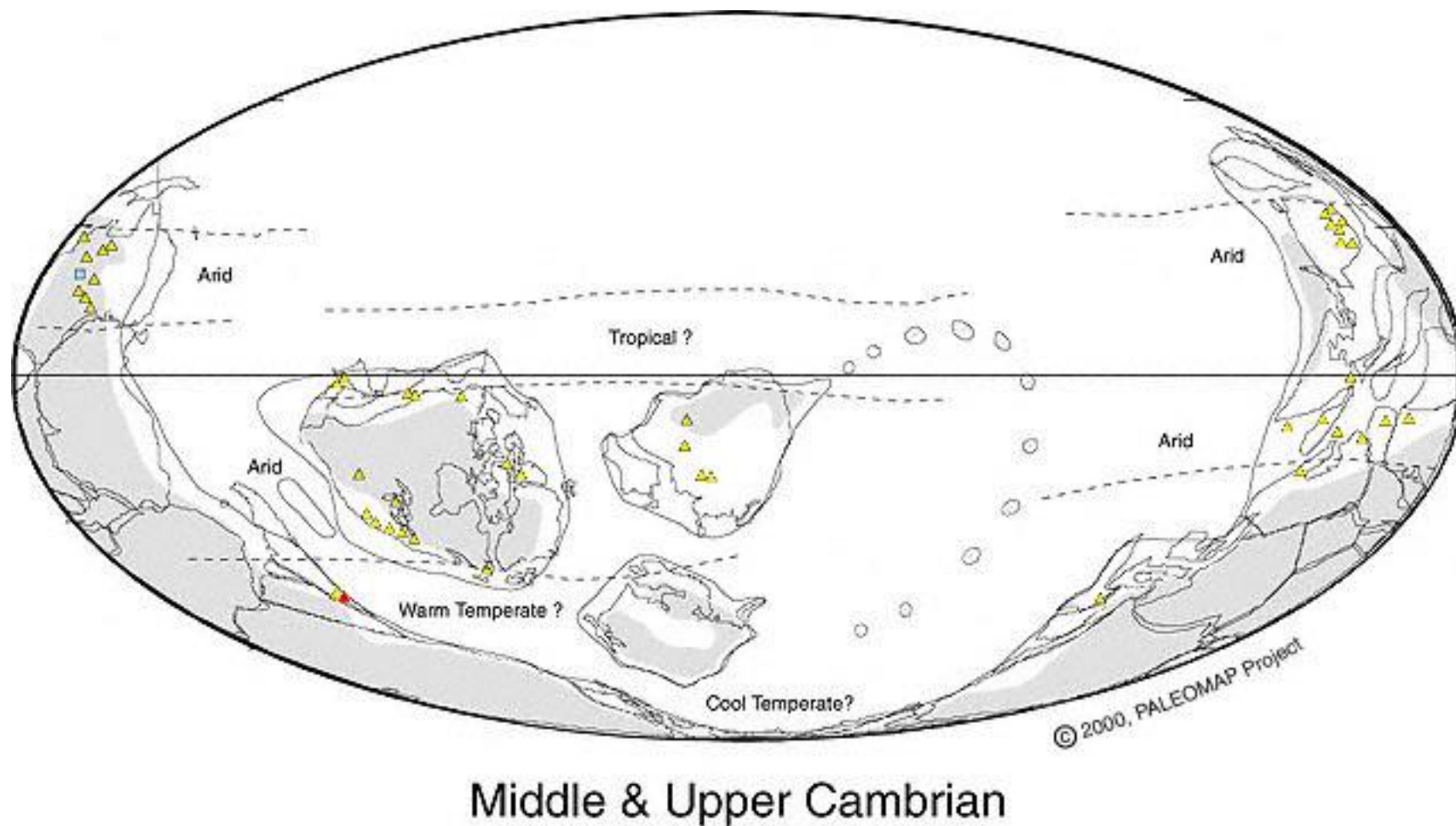
**LEGEND**

		WARM	COOL
WET	Tropical	● Coal ● Bauxite ● Laterite	● Coal & Talles
	Warm Temperate	■ Kaolinite (& coal & evaporite) ☞ Crocodiles ☞ Palms & Mangroves	☞ Crocodiles ☞ Palms & Mangroves
DRY	Arid	▲ Evaporite ▲ Calcrete	
	Cold		+ Tillite ⊕ Dropstone ● Glendonite

"Paratropical" = High Latitude Bauxites



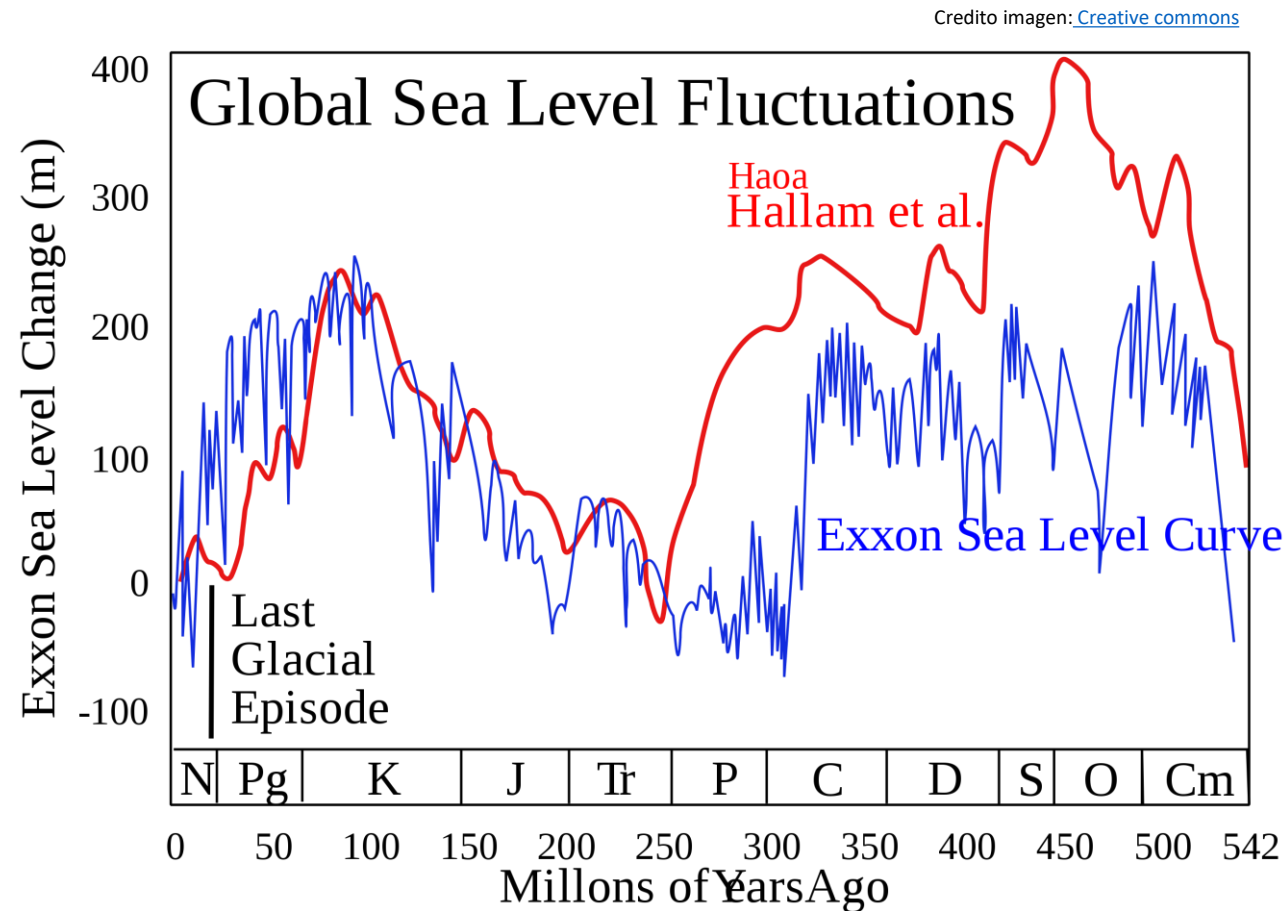
## Ordovícico.



"Paratropical" = High Latitude Bauxites



## Ordovícico.

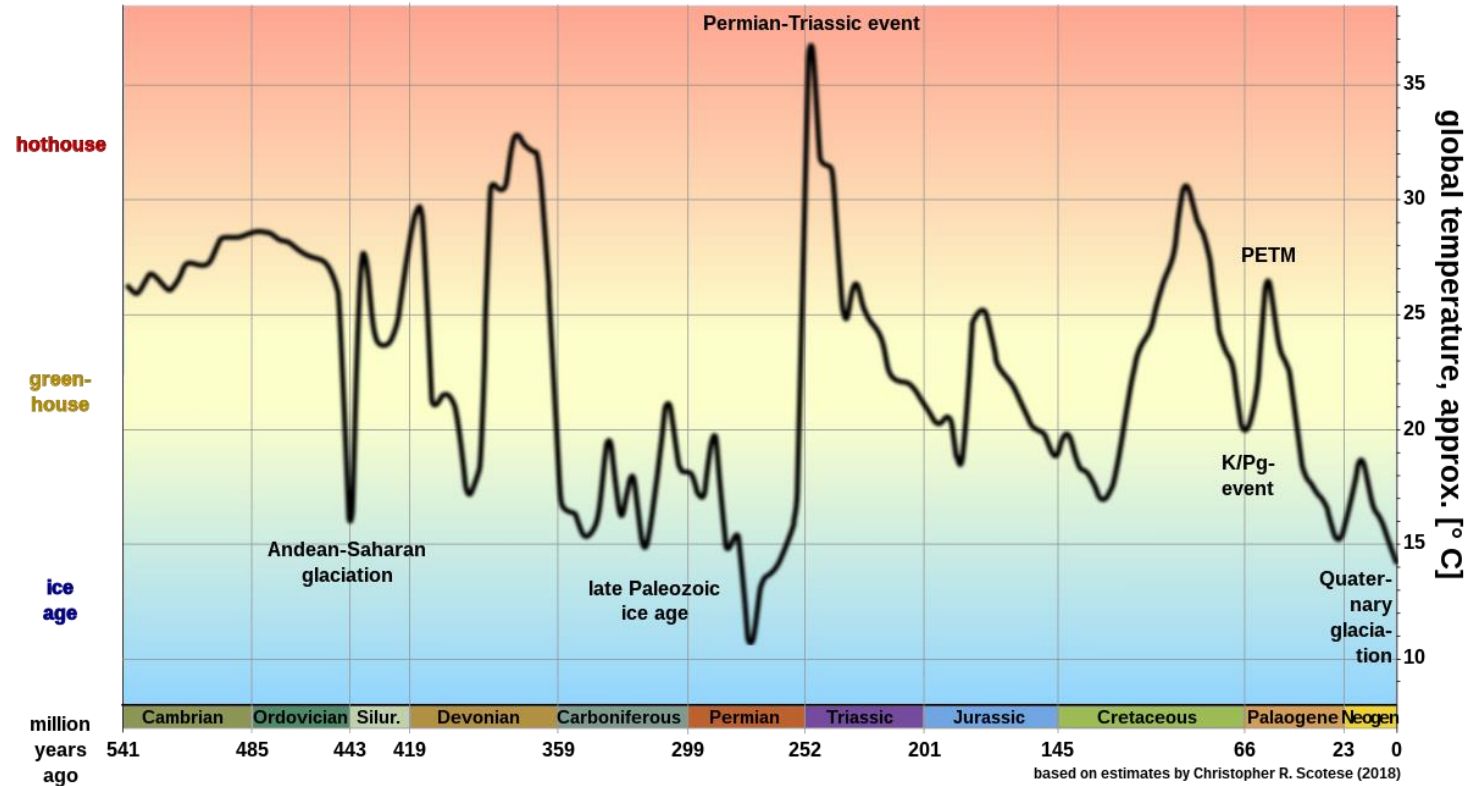




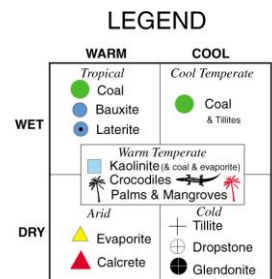


## Ordovícico.

Earth's surface temperature of the Phanerozoic  
 (from 541 million years ago up to the present)



Credito imagen: [Creative commons](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)



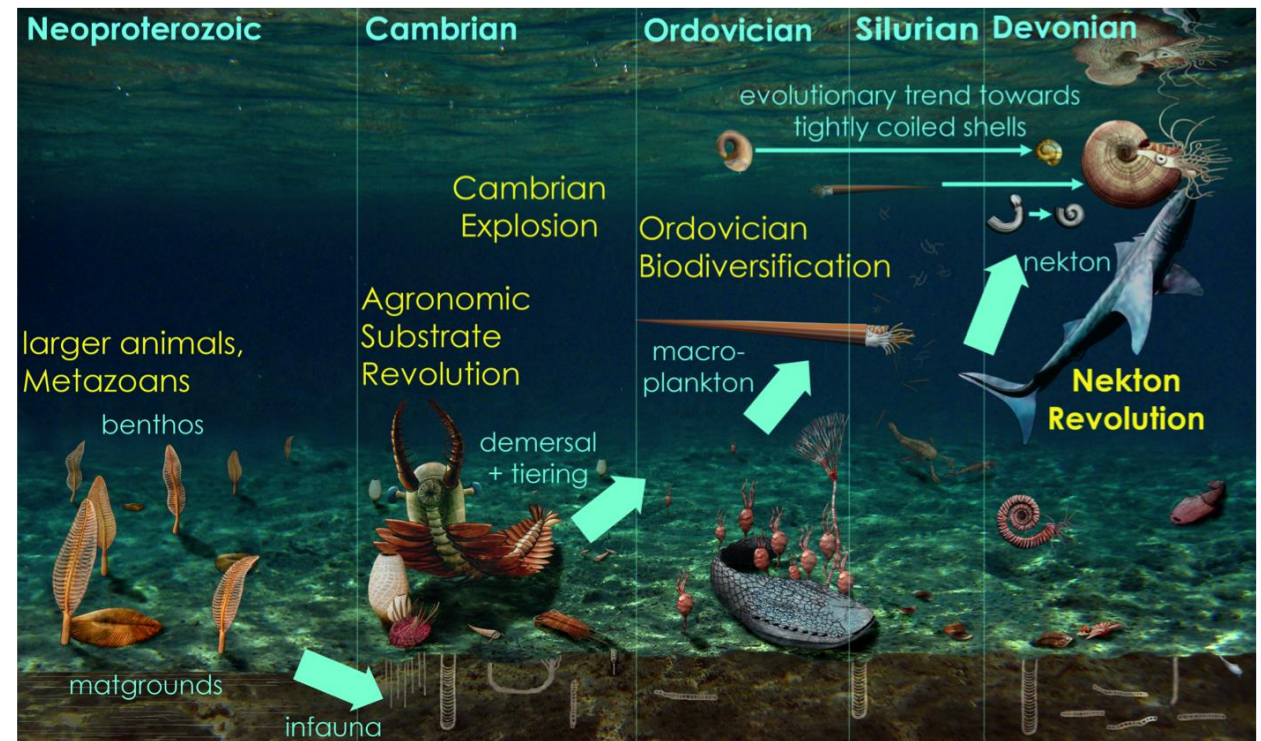
\*Paratropical\* = High Latitude Bauxites



## Ordovícico.

**Gran Evento de Biodiversificación del Ordovícico (GOBE).** Fue una radiación evolutiva de la vida animal ocurrida a lo largo del período Ordovícico, 40 millones de años después de la explosión cámbrica. La mayoría de los filarios ya se habían establecido a fines del Cámbrico (planes corporales básicos) y es en el GOBE donde se produce la diversificación a niveles taxonómicos más bajos (Familia, Género, Especie). Se triplica la diversidad de organismos marinos. La explosión cámbrica y la diversificación ordovícica muy probablemente forman parte de un evento continuo.

[Klug et al. \(2010\)](#)

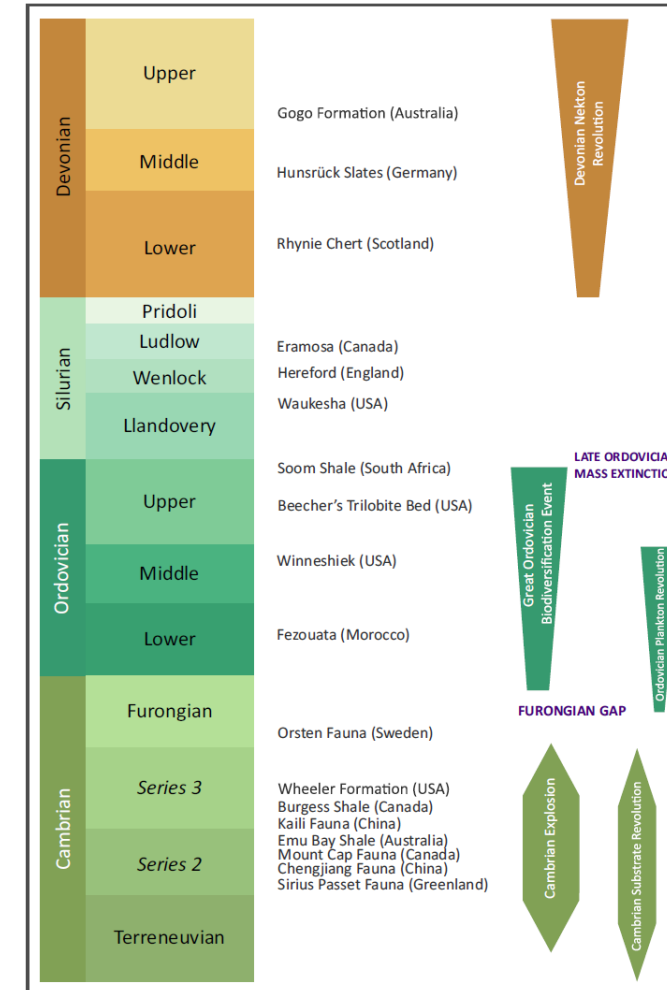




## Ordovícico.

**Gran Evento de Biodiversificación del Ordovícico (GOBE).** Fue una radiación evolutiva de la vida animal ocurrida a lo largo del período Ordovícico, 40 millones de años después de la explosión cámbrica. La mayoría de los fósiles ya se habían establecido a fines del Cámbrico (planes corporales básicos) y es en el GOBE donde se produce la diversificación a niveles taxonómicos más bajos (Familia, Género, Especie). Se triplica la diversidad de organismos marinos. La explosión cámbrica y la diversificación ordovícica muy probablemente forman parte de un evento continuo.

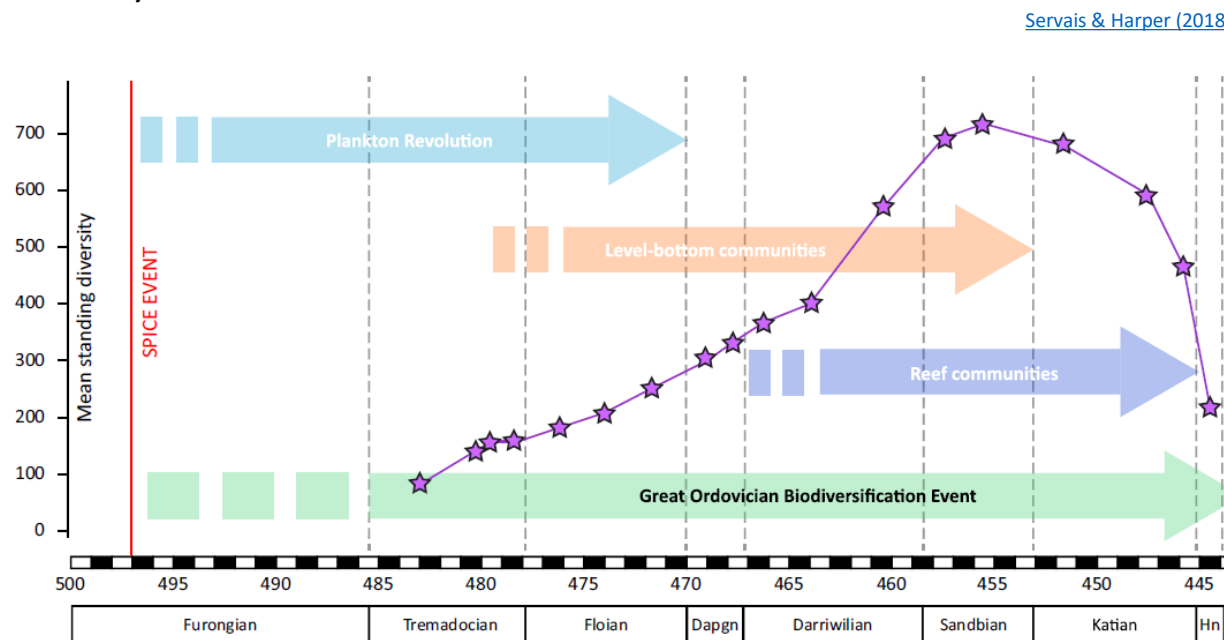
Servais & Harper (2018)





## Ordovícico.

**Gran Evento de Biodiversificación del Ordovícico (GOBE).** El GOBE incluye fases sucesivas de biodiversidad de las biotas pelágicas y bentónicas, posiblemente dissociadas. En pocas palabras, el GOBE puede verse como una secuencia de diversificaciones de las comunidades planctónicas (Cámbrico tardío-Ordovícico temprano), bénticas (Ordovícico temprano-medio) y arrecifes (Ordovícico medio-tardío).





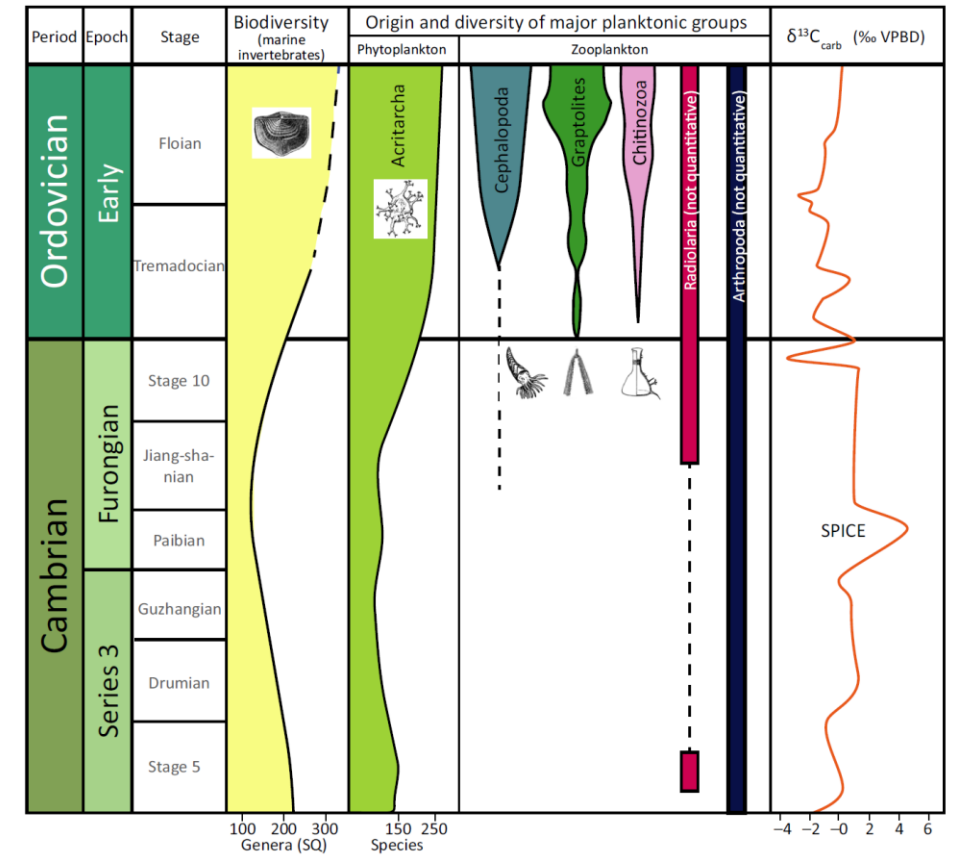
## Ordovícico.

### Gran Evento de Biodiversificación del Ordovícico (GOBE).

#### Comunidades planctónicas.

La 'Revolución del Plancton', que marca la llegada al registro fósil de organismos planctónicos, pero también introduce la planctotrofia cerca del límite Cámbrico-Ordovícico puede ser considerado como el primer gran paso del GOBE con ecosistemas marinos profundamente cambiados y una 'revolución' en las cadenas alimentarias marinas.

[Servais & Harper \(2018\)](#)







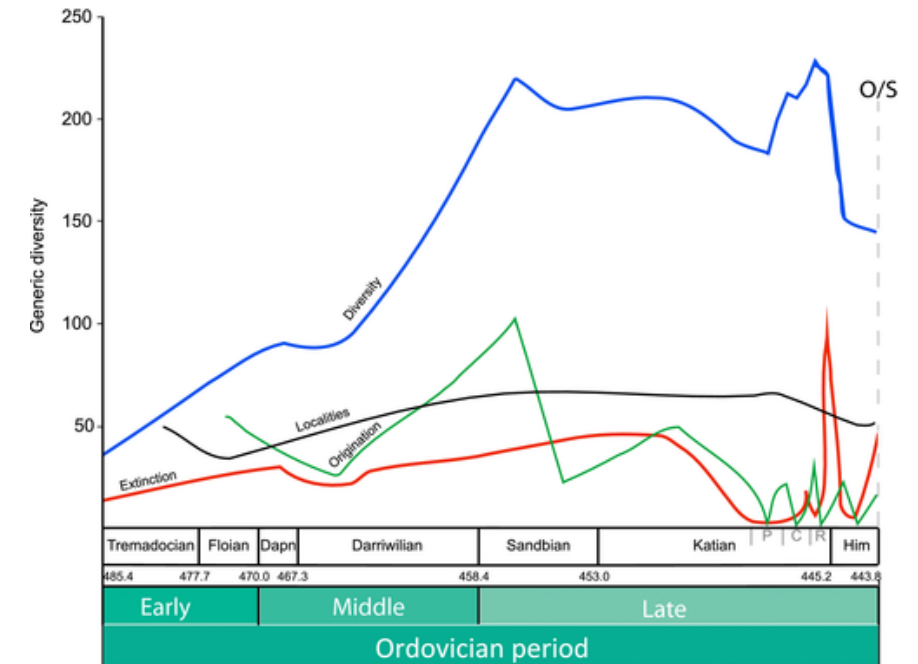
## Ordovícico.

### Gran Evento de Biodiversificación del Ordovícico (GOBE).

#### Comunidades bénticas.

Se observa un cambio dramático en las comunidades del nivel inferior durante el Ordovícico Medio, claramente después del inicio de la "Revolución del Plancton". Entre los organismos bentónicos, los braquiópodos son el grupo dominante. Otro grupo de organismos (principalmente) bénticos son los equinodermos. Después de su aparición en el registro fósil durante el Cámbrico, una radiación de equinodermos mucho más significativa comenzó en el Ordovícico temprano, pero las curvas de diversidad varían mucho entre los cinco subfilos de equinodermos.

[Servais & Harper \(2018\)](#)







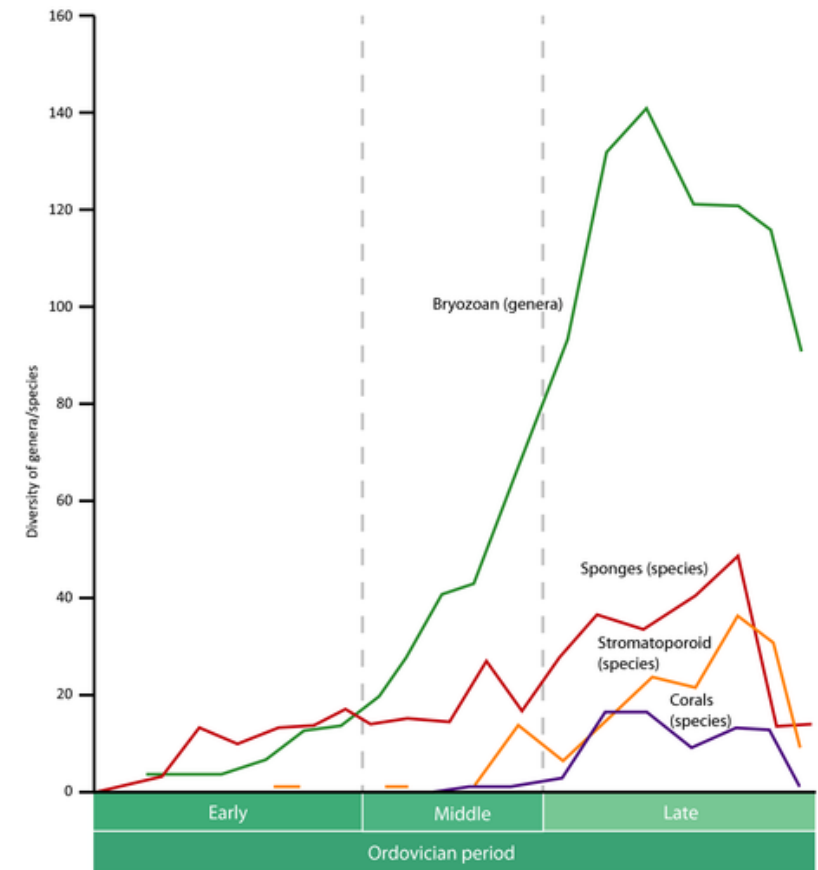
## Ordovícico.

### Gran Evento de Biodiversificación del Ordovícico (GOBE).

#### Arrecifes.

Los organismos formadores de arrecifes se diversificaron incluso un poco más tarde en comparación con los organismos planctónicos y bentónicos. El grupo más diverso son los briozoos, las esponjas se diversificaron de manera continua, los estromatoporidos estuvieron virtualmente ausentes durante el Ordovícico Inferior, y solo aumentaron significativamente durante el Ordovícico Superior y los corales muestran un rápido aumento de la diversidad después del límite del Ordovícico medio-superior. El 'GOBE' dentro de las comunidades de arrecifes solo ocurrió en el Ordovícico superior. En resumen, existe una evolución progresiva de los diferentes grupos fósiles.

[Servais & Harper \(2018\)](#)





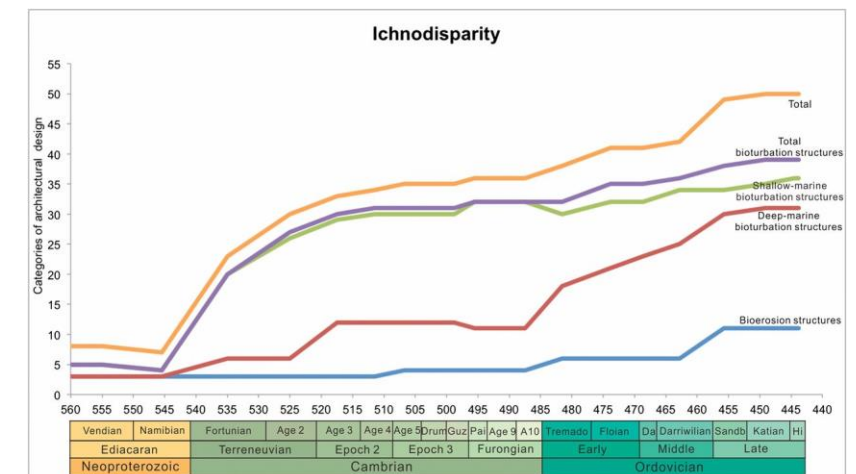
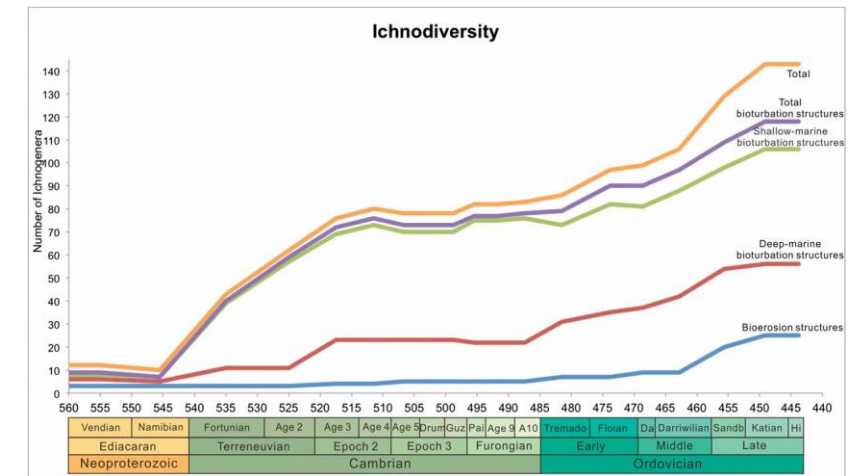
## Ordovícico.

### Gran Evento de Biodiversificación del Ordovícico (GOBE).

### Bioturbación y bioerosión.

Los datos sobre la diversidad y disparidad de la bioturbación y la bioerosión indican que las comunidades de sustrato duro y blando experimentaron una evolución desacoplada. Los datos de icnofósiles indican que la rápida diversificación de la bioturbación ocurrió durante el Cámbrico temprano (Fortuniano). El primer aumento rápido de la bioerosión tuvo lugar durante el GOBE aproximadamente 80 Ma después del aumento en bioturbación.

Buatois et al. (2016)





## Ordovícico.

**Gran Evento de Biodiversificación del Ordovícico (GOBE).** El GOBE también incluye **varios eventos de inmigración biótica (BIME)**, como la '**invasión de Richmond**' y el '**evento de Boda**', que registran la dispersión a gran escala de taxones de un área biogeográfica a otra.

El GOBE es, por lo tanto, la suma de las tendencias de diversidad de todos los grupos de fósiles individuales que muestran aumentos rápidos, diacrónicamente, durante diferentes intervalos y en diferentes regiones. Por lo tanto, abarca todo el Ordovícico, capturando la creciente diversidad total de organismos marinos durante el período. **El GOBE no es simplemente uno, sino muchos eventos secuenciales.**



## Ordovícico.

[Harper \(2006\)](#)

End Ordovician extinction			
Third articulated brachiopod radiation	Cincinnatian	Ashgill	Increased bioturbation in carbonate environments
Major echinoderm radiation	Mohawkian	Caradoc	Palaeozoic diversity plateau
Second articulated brachiopod radiation	Whiterock	Llanvirn	Ordovician bioerosion revolution Development of metazoan reefs Rise in diversity of ichnotaxa in both deep and shallow marine environments
First articulated brachiopod radiation		Arenig	Dispersed volcanic arcs and terranes
Bivalve radiation in Gondwana	Ibex	Tremadoc	Prevalence of hardgrounds Brachiopod dominance in shell beds
Gastropod radiation in Laurentia			Trilobite dominance in shell beds
Initial graptolite radiations			
Diversifications of trilobites and nonarticulated brachiopods			Communities dominated by members of Cambrian Evolutionary Fauna



## Ordovícico.

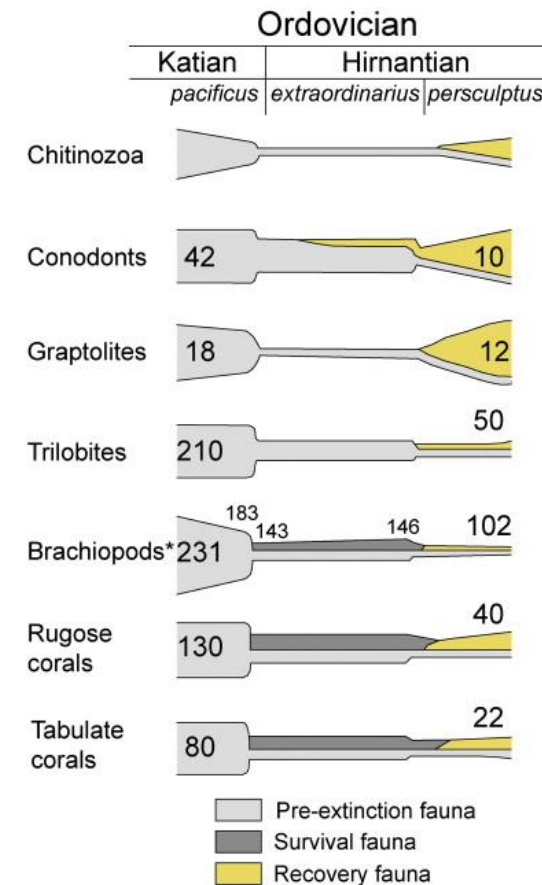
### Extinción del Ordovícico Superior.

Segunda en pérdida taxonómica (85% especies), cambios ecológicos de tercer nivel (vacío del ecoespacio).

Dos pulsos de extinción correspondientes al inicio y al final de la glaciación del Ordovícico Tardío (corta duración,  $\approx 1$  ma).

Causa más probable: Tectónica y cambio climático (glaciación, regresión y destrucción de hábitat en el primer pulso y anoxia casi global asociada con una marcada transgresión tras la glaciación en el segundo pulso).

[Harper et al. \(2014\)](#)





## Ordovícico.

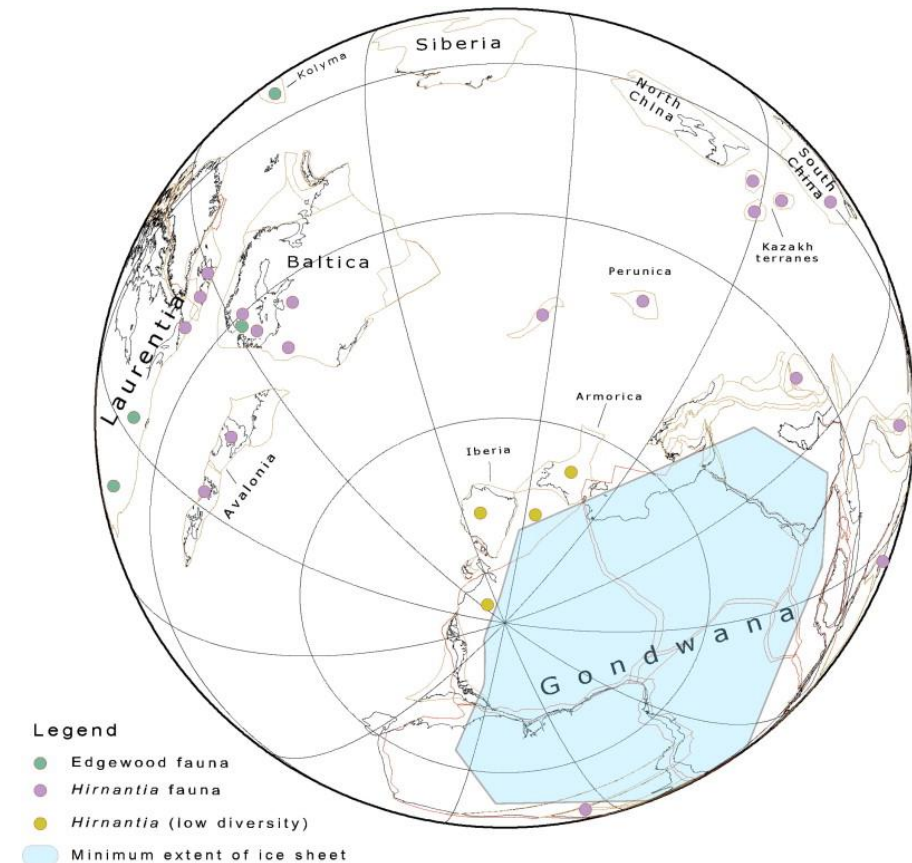
### Extinción del Ordovícico Superior.

Segunda en pérdida taxonómica (85% especies), cambios ecológicos de tercer nivel (vaciado del ecoespacio).

Dos pulsos de extinción (separados por 1 ma) correspondientes al inicio y al final de la glaciación del Ordovícico Tardío.

Causas probables: Tectónica y cambio climático (glaciación, regresión y destrucción de hábitat en el primer pulso y anoxia casi global asociada con una marcada transgresión tras la glaciación en el segundo pulso).

[Harper et al. \(2014\)](#)







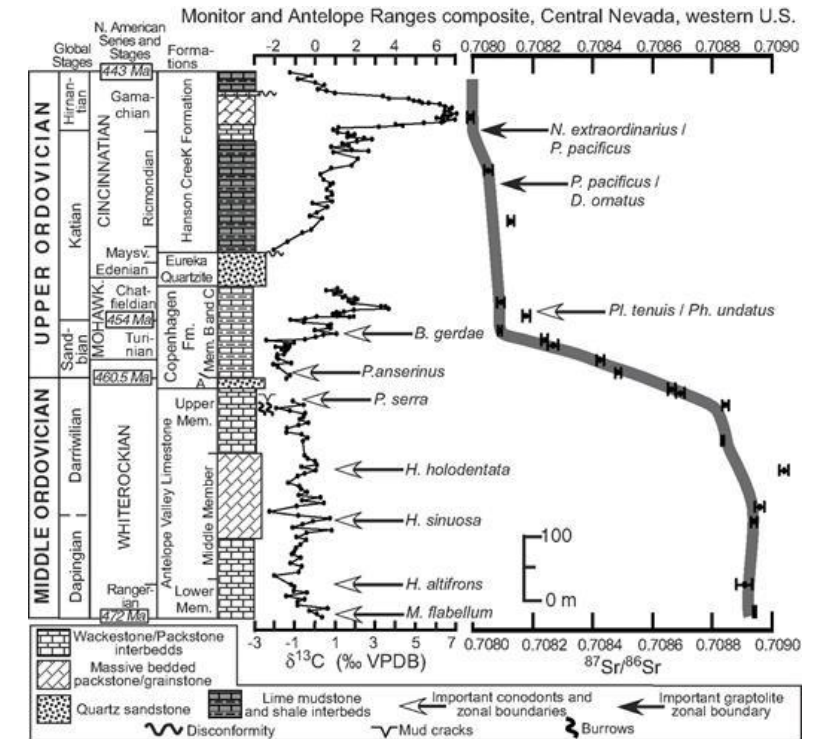
## Ordovícico.

### Extinción del Ordovícico Superior.

#### Causas menos probables. Vulcanismo.

Un estrecho equilibrio entre la desgasificación volcánica y el consumo/secuestro de CO<sub>2</sub> por la meteorización de silicatos produjo niveles constantes de la concentración CO<sub>2</sub>. A finales del Katiense, la desgasificación se redujo mientras continuaba la meteorización, y resultó en un episodio de enfriamiento que condujo a la conocida glaciación del Ordovícico final.

[Young et al. \(2009\)](#)





## Ordovícico.

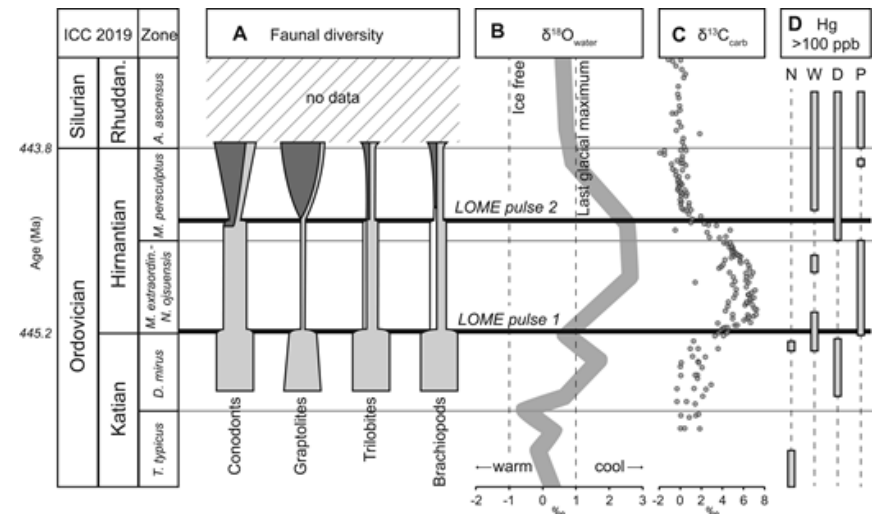
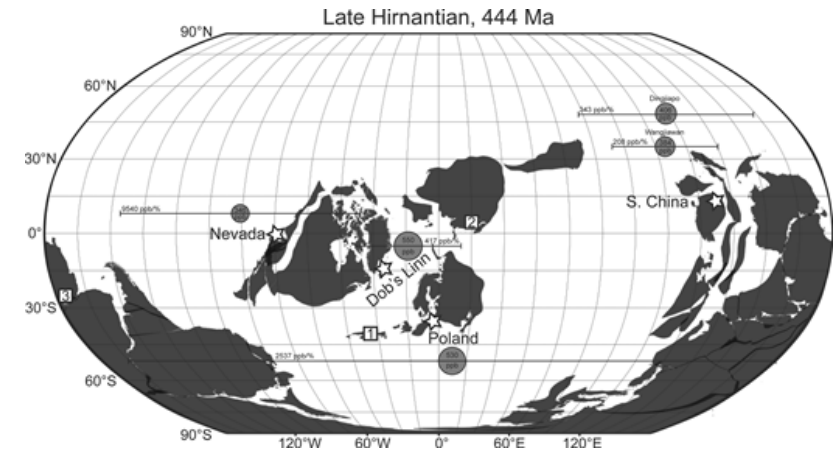
### Extinción del Ordovícico Superior.

#### Causas menos probables. Vulcanismo.

Picos de mercurio (Hg) informados anteriormente en Nevada (EE. UU.), el sur de China y Polonia implican a una gran provincia ígnea desconocida.

Escenario de extinción en el que los gases de efecto invernadero volcanogénicos causaron un calentamiento alrededor del límite Katian-Hirnantian que condujo a la expansión de una zona mínima de oxígeno en aguas profundas preexistente, al colapso de la productividad y al primer pulso. El vulcanismo renovado en el Hirnantiano estimuló un mayor calentamiento y anoxia y el segundo pulso.

[Bond & Grasby \(2020\)](#)





## Ordovícico.

### Extinción del Ordovícico Superior.

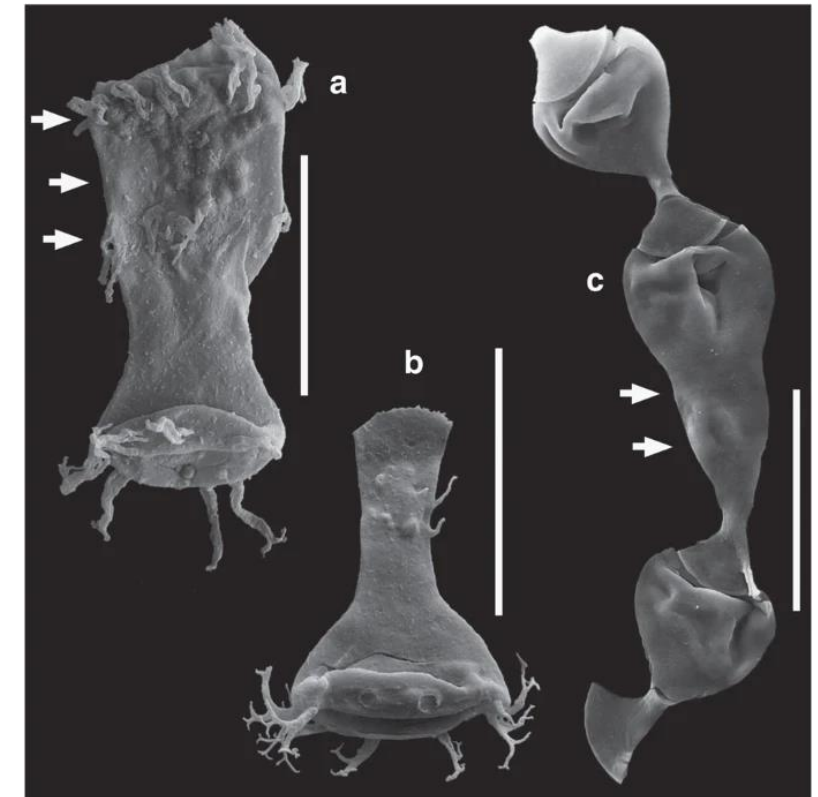
#### Causas menos probables. Anoxia y envenenamiento.

Los ensamblajes teratológicos (malformados) de plancton fósil que se correlacionan precisamente con los eventos de extinción pueden ayudar a identificar impulsores alternativos de extinción.

Las malformaciones coinciden con un aumento dramático de metales (Fe, Mo, Pb, Mn y As) en los fósiles y sus rocas.

La anoxia y la alteración ciclo redox de metales nocivos fue un mecanismo de muerte que contribuyó durante estos devastadores eventos paleobiológicos del Ordovícico-Silúrico.

[Vandenbroucke et al. \(2015\)](#)





## Ordovícico.

### Extinción del Ordovícico Superior.

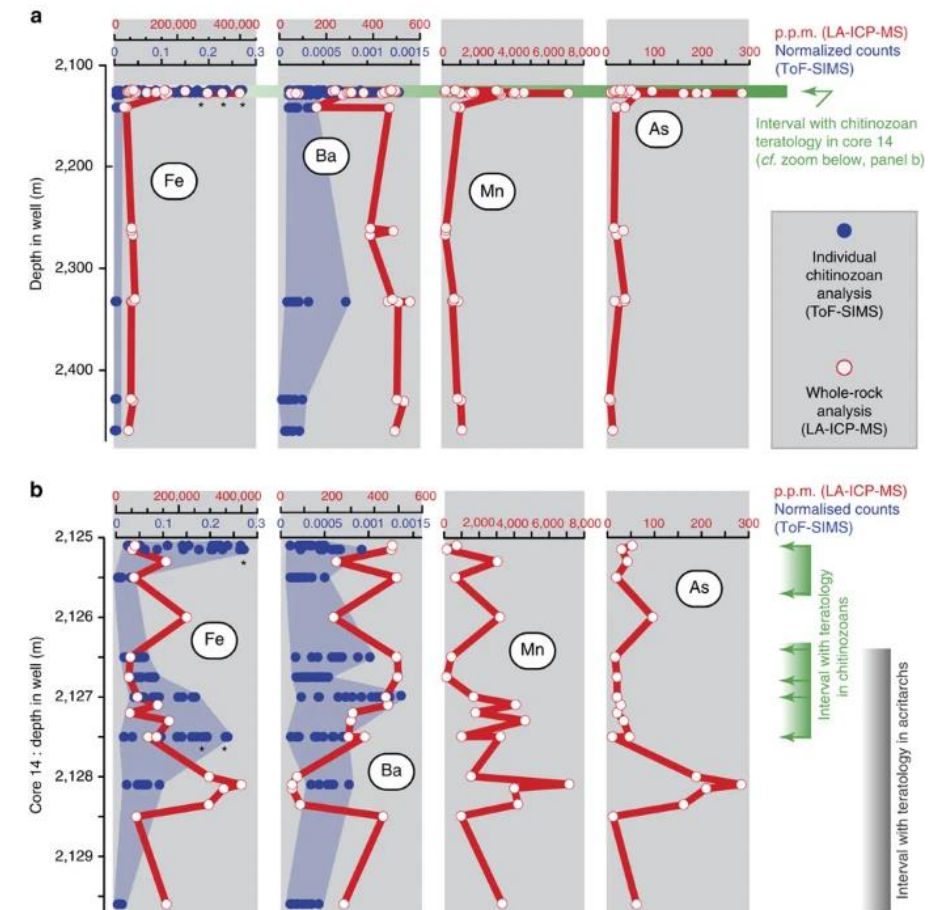
#### Causas menos probables. Anoxia y envenenamiento.

Los ensamblajes teratológicos (malformados) de plancton fósil que se correlacionan precisamente con los eventos de extinción pueden ayudar a identificar impulsores alternativos de extinción.

Las malformaciones coinciden con un aumento dramático de metales (Fe, Mo, Pb, Mn y As) en los fósiles y sus rocas.

La anoxia y la alteración ciclo redox de metales nocivos fue un mecanismo de muerte que contribuyó durante estos devastadores eventos paleobiológicos del Ordovícico-Silúrico.

[Vandenbroucke et al. \(2015\)](#)







## Ordovícico.

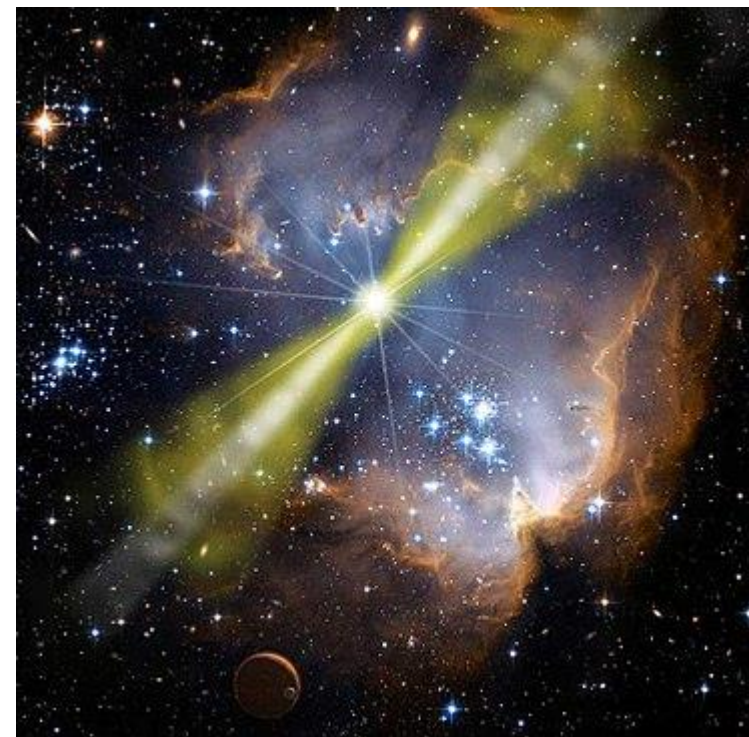
### Extinción del Ordovícico Superior.

#### Causas menos probables. Brote de rayos gamma.

Un estallido de diez segundos habría despojado a la atmósfera de la Tierra de la mitad de su ozono casi de inmediato, exponiendo a los organismos que habitan en la superficie, incluidos los responsables de la fotosíntesis planetaria, a altos niveles de radiación ultravioleta extrema.

Podría explicar la rápida expansión de los glaciares, por la formación de dióxido de nitrógeno, un aerosol de color oscuro que enfría el planeta. Este compuesto facilitaría la captura de CO<sub>2</sub> al volver al precipitar como nitratos y mejorar la productividad primaria (Ver [Melott et al. 2004](#), [2005](#)).

Credito imagen: [Creative commons](#)





## Ordovícico.

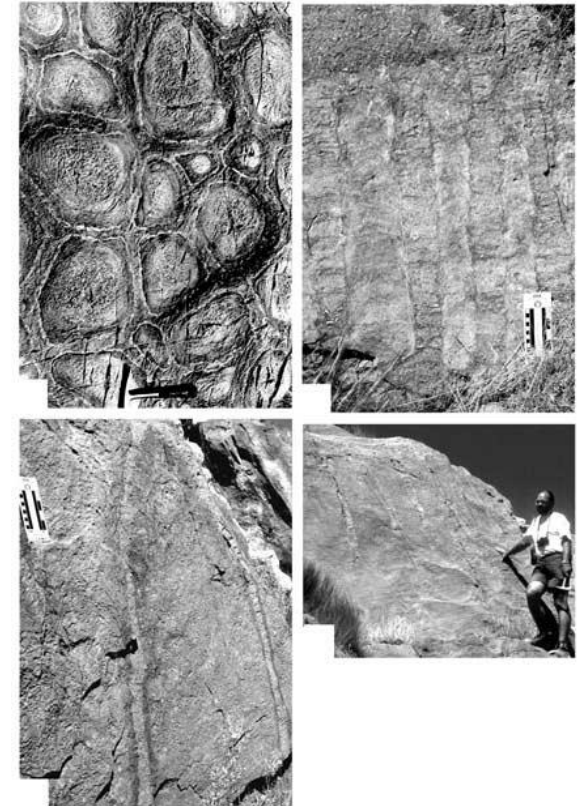
### Extinción del Ordovícico Superior.

**Intervalo de supervivencia.** Baja diversidad.

**Intervalo de recuperación.** Poca innovación en términos de estrategias adaptativas, las comunidades Silúricas fueron similares a las Ordovícicas (5 ma).

Arrecifes: muy afectados por las bajas temperaturas. Tabulados, rugosos y estromatopóridos de las mismas familias en el Silúrico (taxones lázaro).  
Ambiente pelágico: conodontos y graptolites se recuperan rápidamente.  
Braquiópodos: aunque sufrieron una gran pérdida taxonómica, no se pierde ninguna estrategia paleoecológica y recuperan su dominancia en ambientes bentónicos con gran rapidez

[Sheehan & Harris \(2004\)](#)







## Reconstrucciones paleogeográficas y paleoclimáticas.

<http://www.scotese.com/Default.htm>

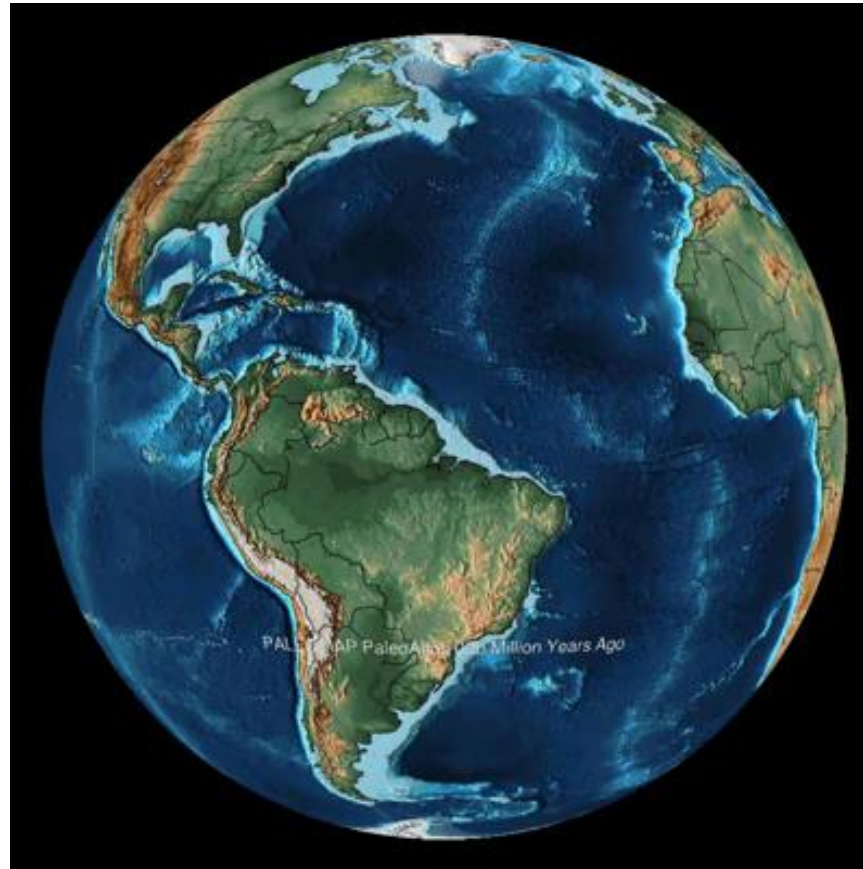
<https://www.youtube.com/user/cscotese/videos>

<https://sos.noaa.gov/catalog/datasets/paleomap-paleoatlas-0-750-million-years-ago/>

<https://www.gplates.org/>



## Reconstrucciones paleogeográficas y paleoclimáticas.

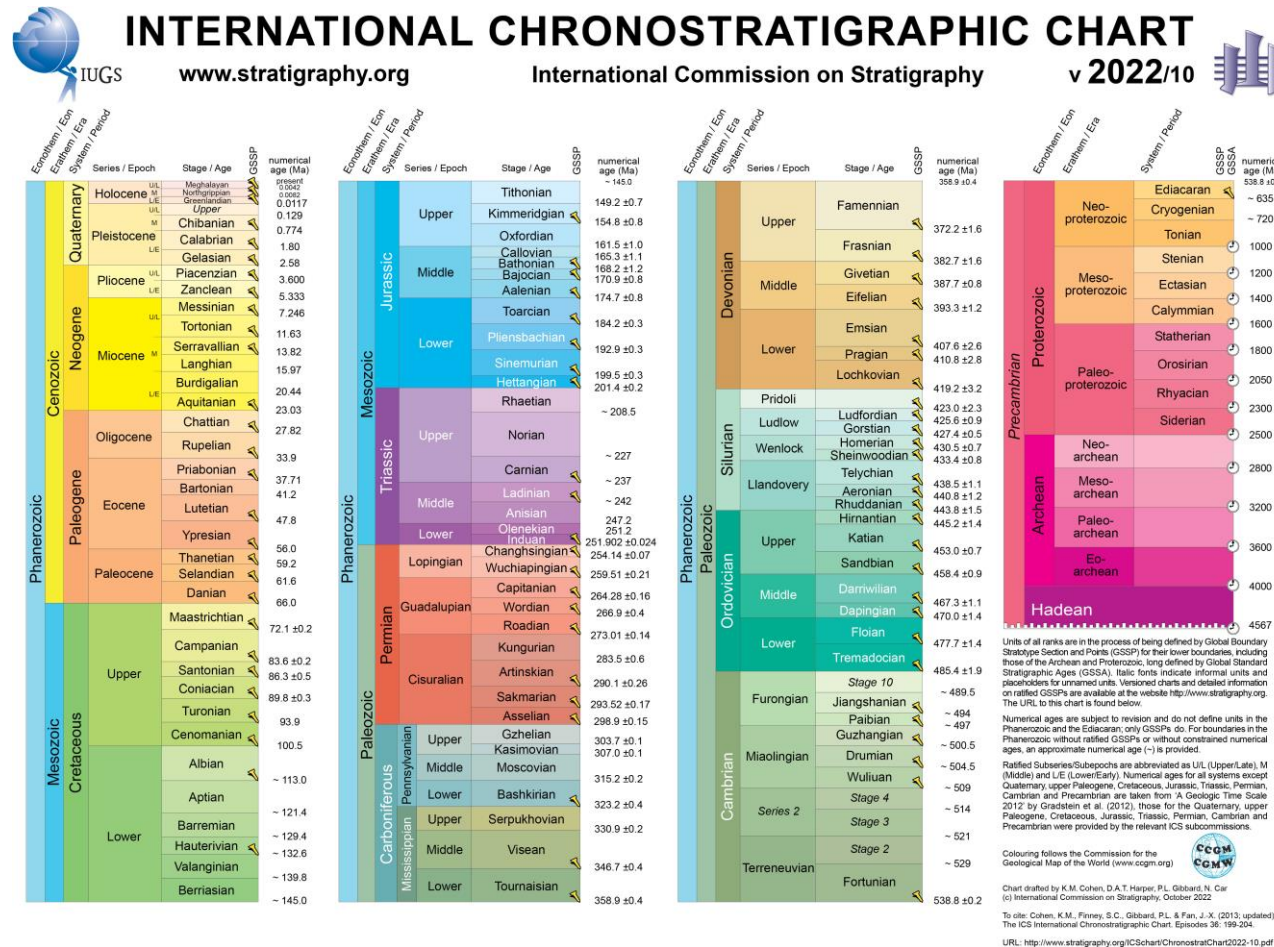


Credito imagen: [@Paleoatlas](#)



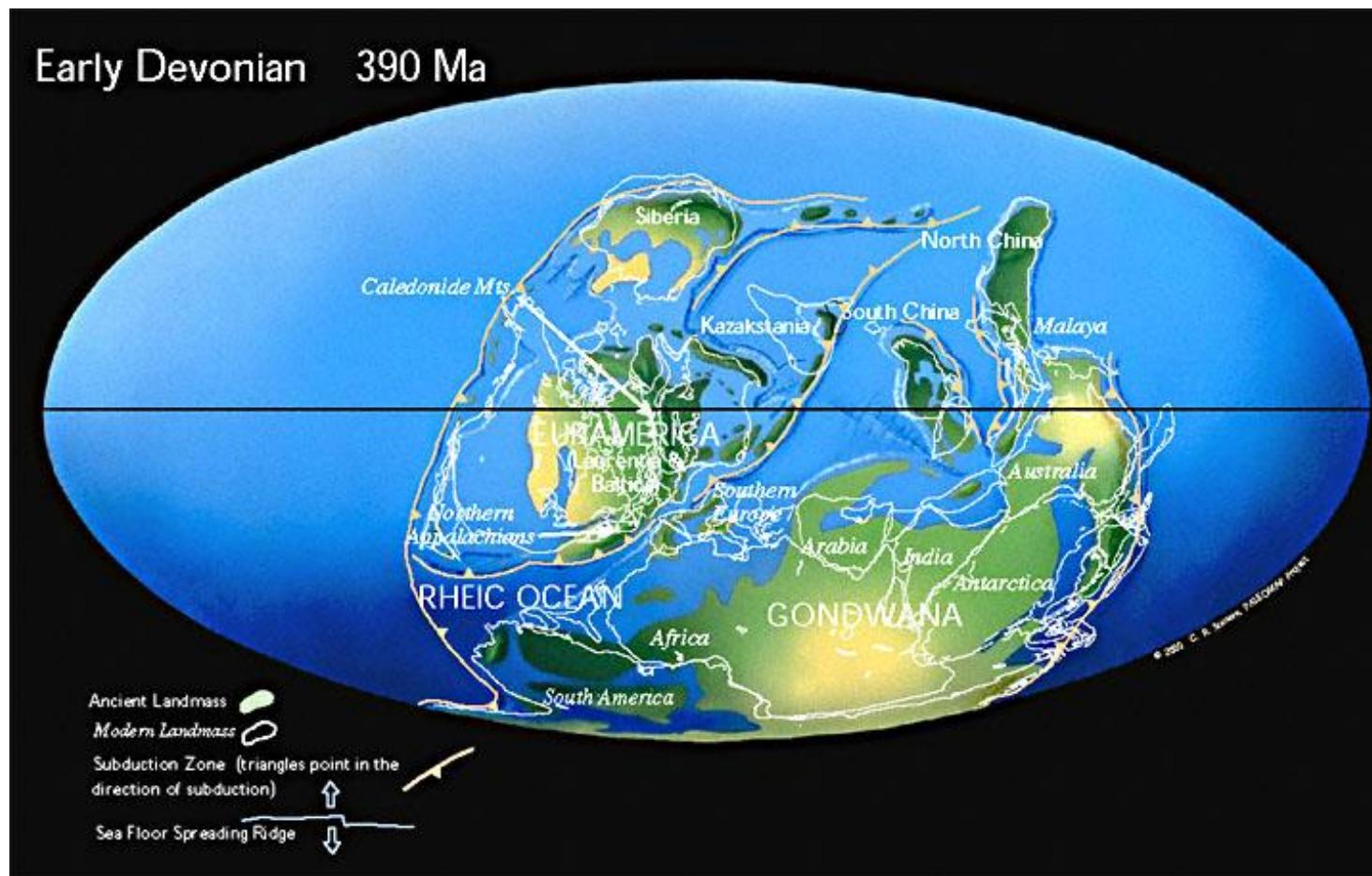
# Devónico.

Credito imagen: [ICS](https://www.stratigraphy.org)





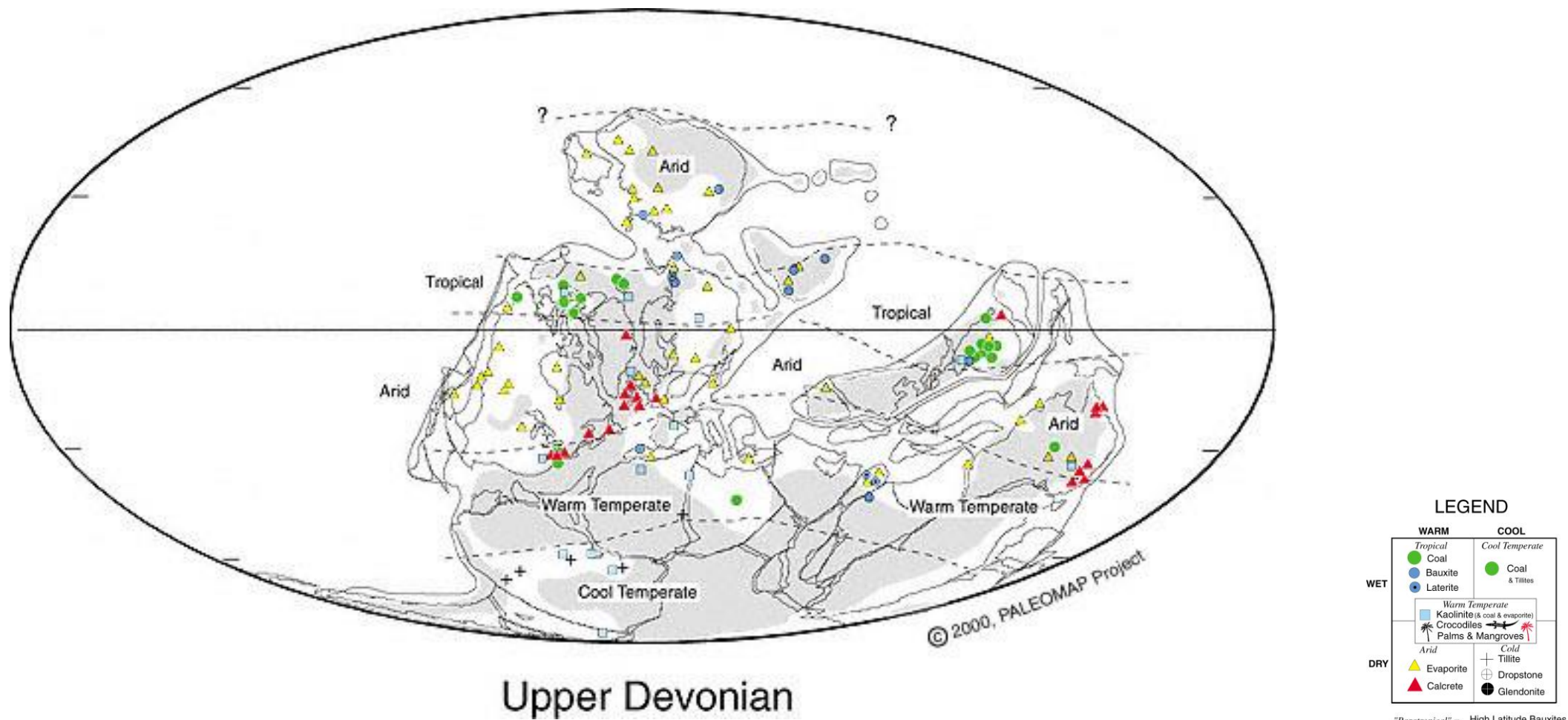
## Devónico.







## Devónico.





## Devónico.

### Extinción del Devónico Superior.

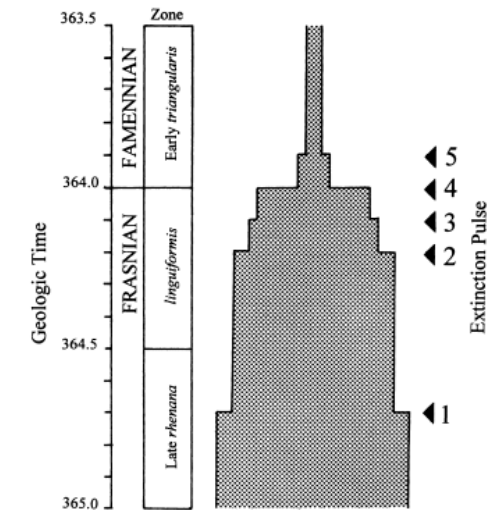
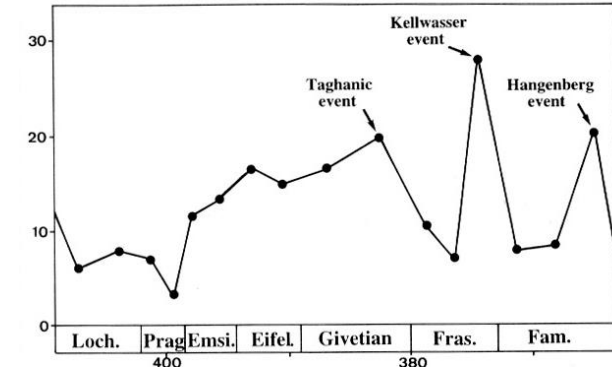
Tercera en impacto taxonómico (80% de las especies), y con cambios ecológicos de segundo nivel (reestructuración de los ecosistemas marinos).

Varios eventos de extinción (382-359 ma, evento Teghanic 388 ma, evento Kellwasser 372 ma y evento de Hangenberg 359 ma). Duración total discutida, de 0.5 a 25 ma.

Afectó sobre todo al medio marino: organismos arrecifales, braquiópodos y trilobites también.

Impacto taxonómico similar a la extinción del Ordovícico, pero impacto ecológico mucho mayor (ver [Droser et al. 2000](#)),

[Hallam & Wignall \(1997\)](#)



[McGhee \(2001\)](#)





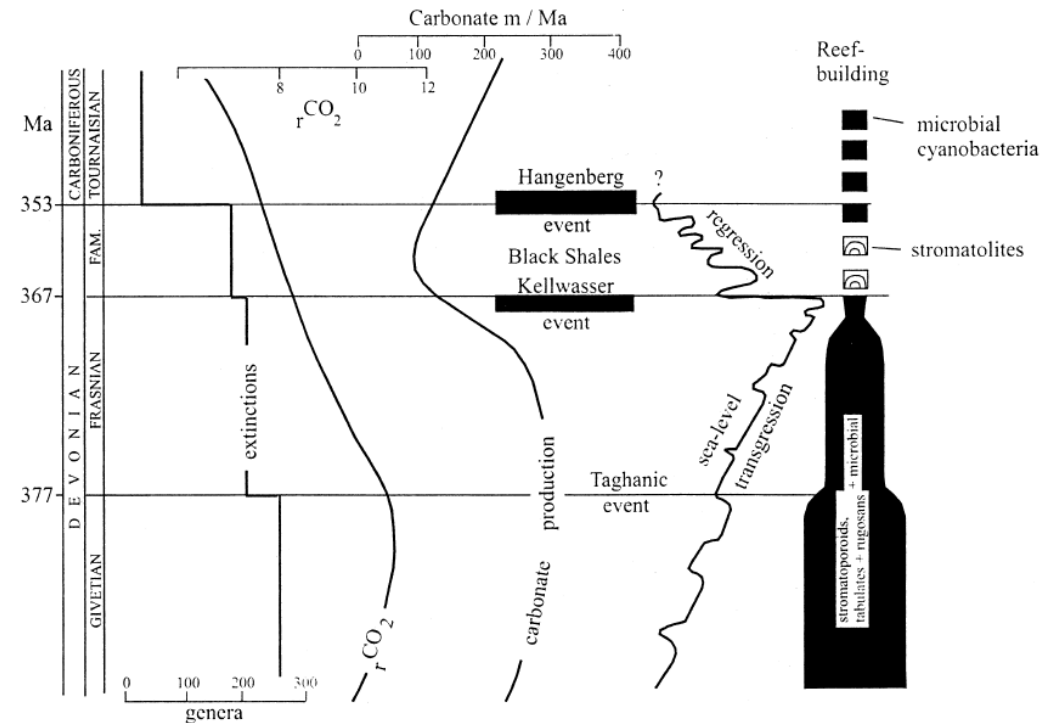
## Devónico.

### Extinción del Devónico Superior.

#### Impacto taxonómico.

**Arrecifes:** los organismos **más afectados** por el evento de **Kellwasser** fueron los constructores de arrecifes a base de calcita de los grandes sistemas de arrecifes del Devónico, incluidas los **estromatoporidos y los corales rugosos y tabulados**. Después del evento de **Kellwasser**, los arrecifes del Famennian estaban dominados principalmente por **esponjas silíceas y bacterias calcificadoras**. El colapso del sistema de arrecifes fue tan marcado que los arrecifes **tardarían hasta el Mesozoico en recuperar** su extensión del Devónico Medio.

[Wood \(2004\)](#)





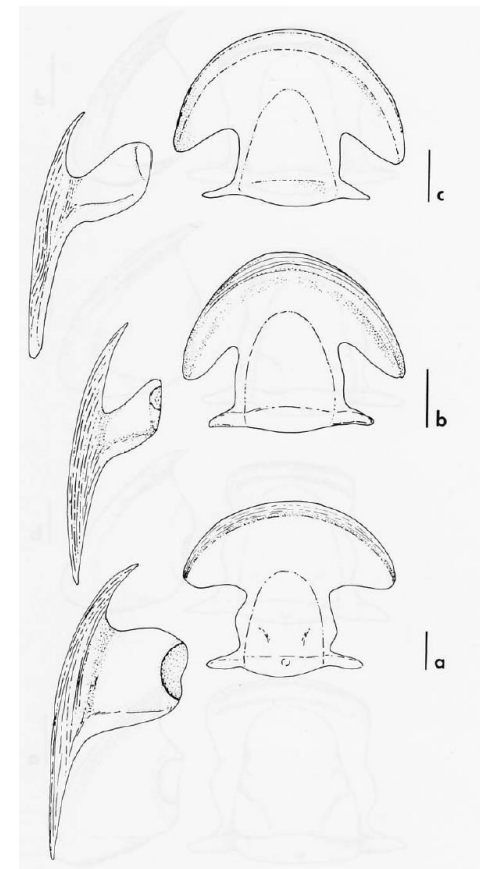
## Devónico.

### Extinción del Devónico Superior.

#### Impacto taxonómico.

**Invertebrados marinos:** otros taxones que se verán severamente afectados incluyen los **braquiópodos**, **trilobites**, **ammonites**, **conodontos**, **acritarcos** y **graptolites**. Los **cistoideos** desaparecieron durante este evento. Los taxones sobrevivientes muestran **tendencias morfológicas** durante el evento que sugieren **adaptaciones a las condiciones ambientales**. Al igual que con la mayoría de los eventos de extinción, los taxones especialistas que ocupaban nichos pequeños fueron más afectados que los generalistas.

[Wood \(2004\)](#)





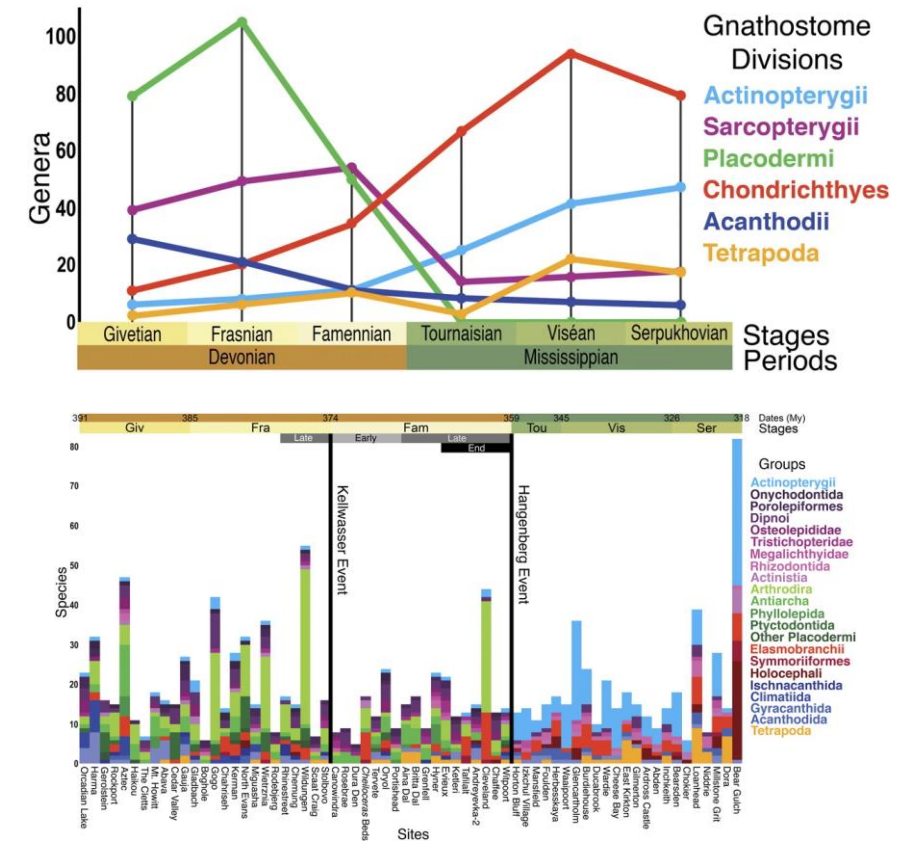
## Devónico.

### Extinción del Devónico Superior.

#### Impacto taxonómico.

**Vertebrados:** no se vieron fuertemente afectados por el evento de Kellwasser. El evento de **Hangenberg** tuvo un **impacto mucho mayor** y afectó tanto a las **comunidades marinas como a las de agua dulce**. Está relacionado con la extinción del **44% de los clados de vertebrados de alto nivel**, incluidos todos los **placodermos** y la mayoría de los **sarcopterigios**, y la renovación completa de la biota de los vertebrados. Esto condujo al establecimiento de la **fauna vertebrada moderna en el Carbonífero**, compuesta principalmente por actinopterigios, condriictios y tetrápodos.

Sallan & Coates (2010)





## Devónico.

### Extinción del Devónico Superior.

Dado que las extinciones del final del Devónico **ocurrieron durante tanto tiempo**, es **difícil asignar una sola causa y**, de hecho, separar el detonante del efecto. El registro sedimentario muestra que el Devónico tardío fue una **época de cambio ambiental**, que afectó directamente a los organismos y provocó la extinción. Lo que causó estos cambios es algo más abierto a debate. Se ha encontrado buena evidencia de cambios de alta frecuencia en el nivel del mar alrededor del **evento Kellwasser**, con un **aumento del nivel del mar asociado con la aparición de depósitos anóxicos**. El **evento de Hangenberg** se ha asociado con el aumento del nivel del mar seguido rápidamente por la **caída del nivel del mar relacionada con una glaciación**.



## Devónico.

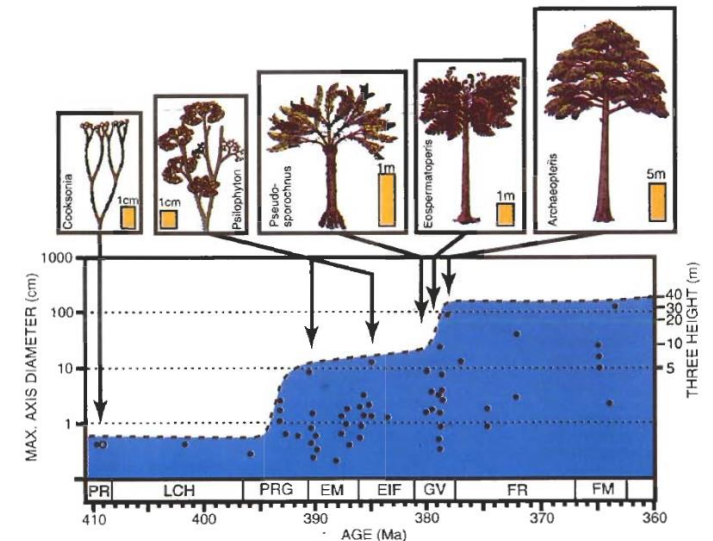
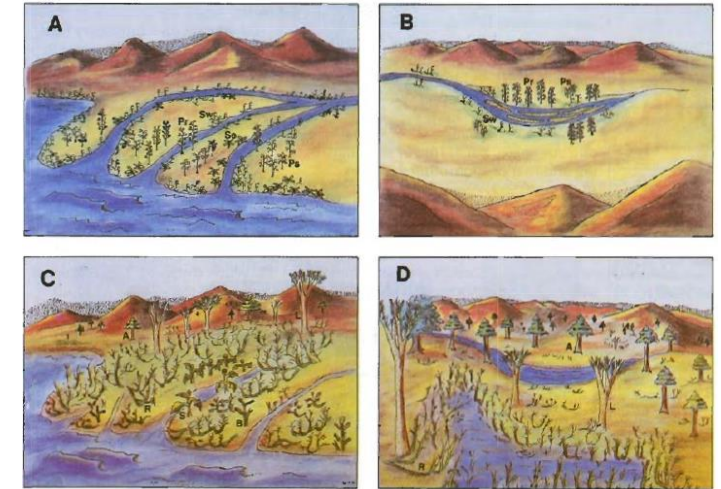
### Extinción del Devónico Superior.

#### Causas probables. Meteorización y enfriamiento.

Durante el Devónico, las **plantas terrestres** experimentaron una fase de evolución muy significativa (aumento de tamaño y sistemas de **raíces** y mayor dispersión por la aparición de **semillas**).

Sistemas de raíces -> Formación de suelo -> Aporte de sedimentos y nutrientes a ambientes marinos -> Extinción de organismos que necesitan aguas oligotróficas (corales y estromatopóridos). La entrada relativamente repentina de nutrientes en el agua del río puede haber causado eutrofización y anoxia posterior durante el **Frasniense**.

Algeo et al. (1995)







## Devónico.

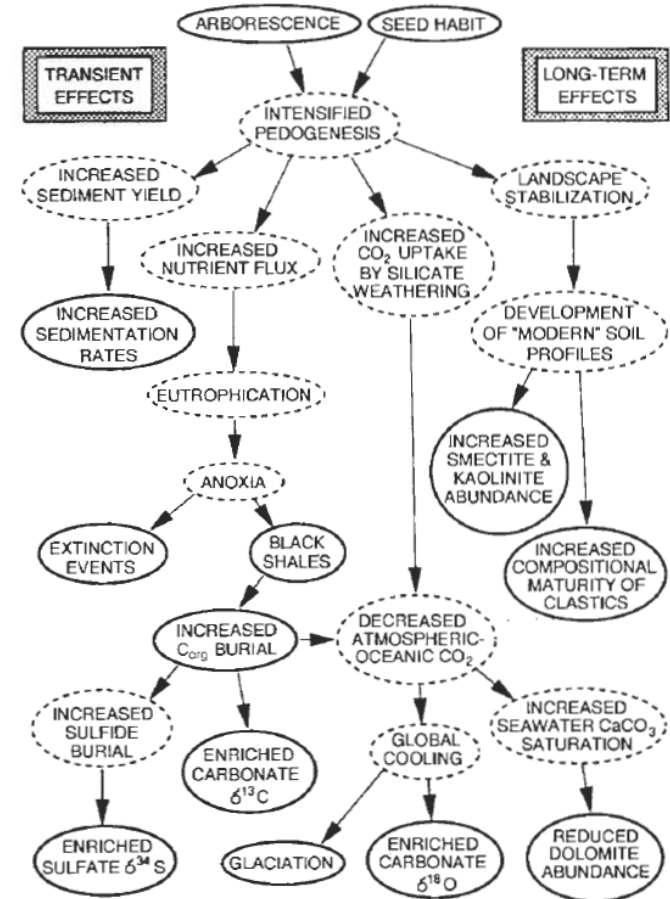
### Extinción del Devónico Superior.

Causas probables. Meteorización y enfriamiento.

Glaciación al final del Fameniense dada por descenso en CO<sub>2</sub> atmosférico:

- Expansión de plantas en el continente.
- La meteorización de las rocas de silicato.
- Captura de materia orgánica en depósitos (carbón).

[Algeo et al. \(1995\)](#)







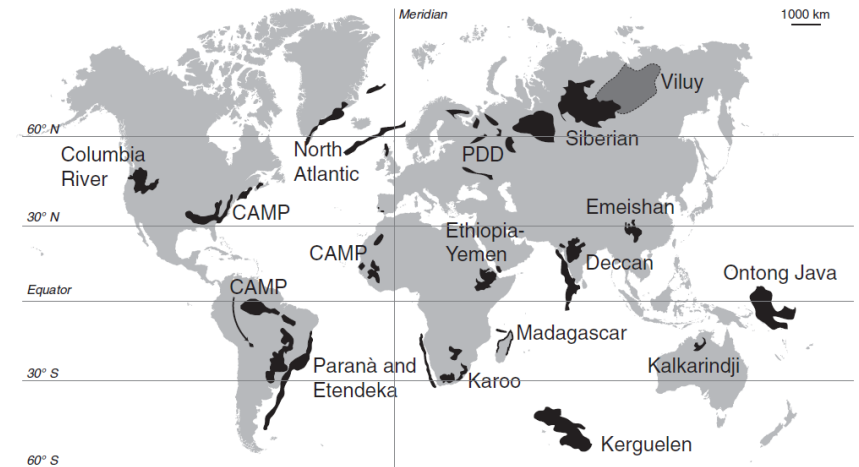
## Devónico.

### Extinción del Devónico Superior.

#### Causas probables. Actividad volcánica.

Se ha sugerido que las grandes provincias ígneas de Viluy (Rusia) y Pripyat-Dnieper-Donets (Ucrania) se correlacionan con la extinción de Kellwasser y se sugirió que el magmatismo de Kola (Rusia) y Timan-Pechora (Rusia) corresponde a la extinción del evento Hangenberg.

Los datos apoyan dos fases volcánicas separas. Dataciones de la primera coinciden con el evento Kellwasser, sin embargo, la segunda es un poco más antigua que el evento Hangenberg.



[Bond et al. \(2014\)](#)

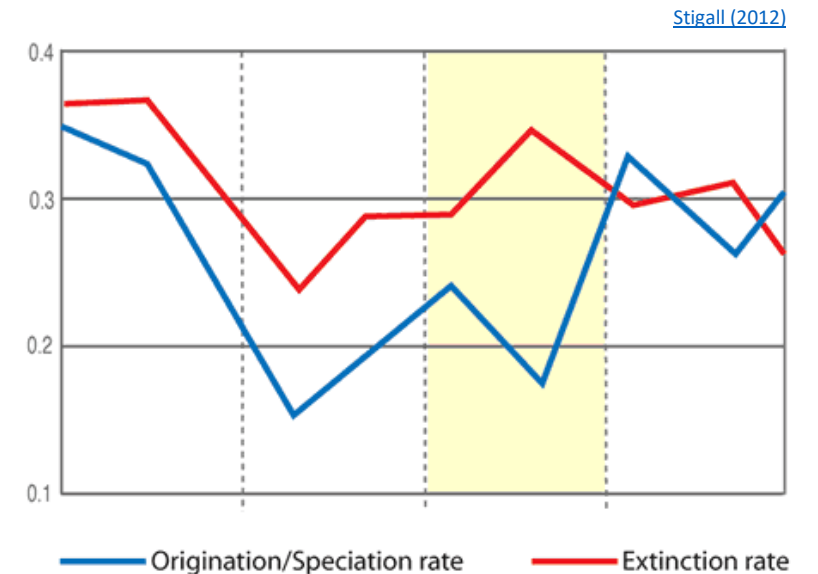


## Devónico.

### Extinción del Devónico Superior.

**Causas probables.** Bajas tasas de originación.

El intervalo Devónico Superior (Frasniense-Fameniano) incluye uno de los intervalos más dramáticos de recambio biótico en el Fanerozoico. La evaluación estadística del cambio en la diversidad revela que la causa principal de la disminución de la biodiversidad fue la reducción en la tasa de especiación durante el intervalo de crisis, no el aumento de las tasas de extinción. Análisis recientes centrados en patrones biogeográficos y filogenéticos de especies en ecosistemas marinos poco profundos sugieren que **pulsos de transgresiones facilitaron la expansión del rango de generalistas ecológicos, eliminando la vicarianza** (vía principal de especiación). Análogo de la actual crisis de biodiversidad.





## Devónico.

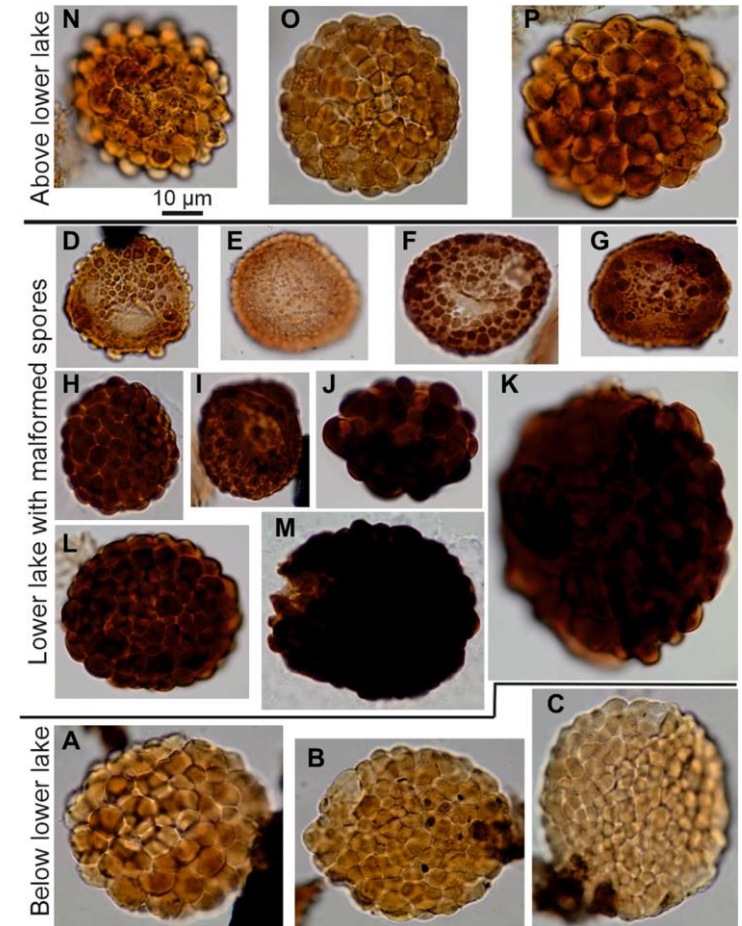
### Extinción del Devónico Superior.

#### Causas menos probables.

**Impacto meteorítico.** Algunos **cráteres** podrían relacionarse con estos eventos pero sus **dataciones no son muy precisas** (Álamo de la edad de Kellwasser y Woodleigh de la edad de Hangenberg). Aunque se han observado algunas **características menores del impacto** meteorítico en algunos lugares (anomalías de iridio y microsferulas), estas probablemente fueron **causadas por otros factores**.

**Explosión de supernova** cercana para explicar el evento **Hangenberg**. Evidencia fósil de **daño ultravioleta al polen y las esporas** por destrucción de capa de ozono. Actualmente, **no hay evidencia directa** para esta hipótesis.

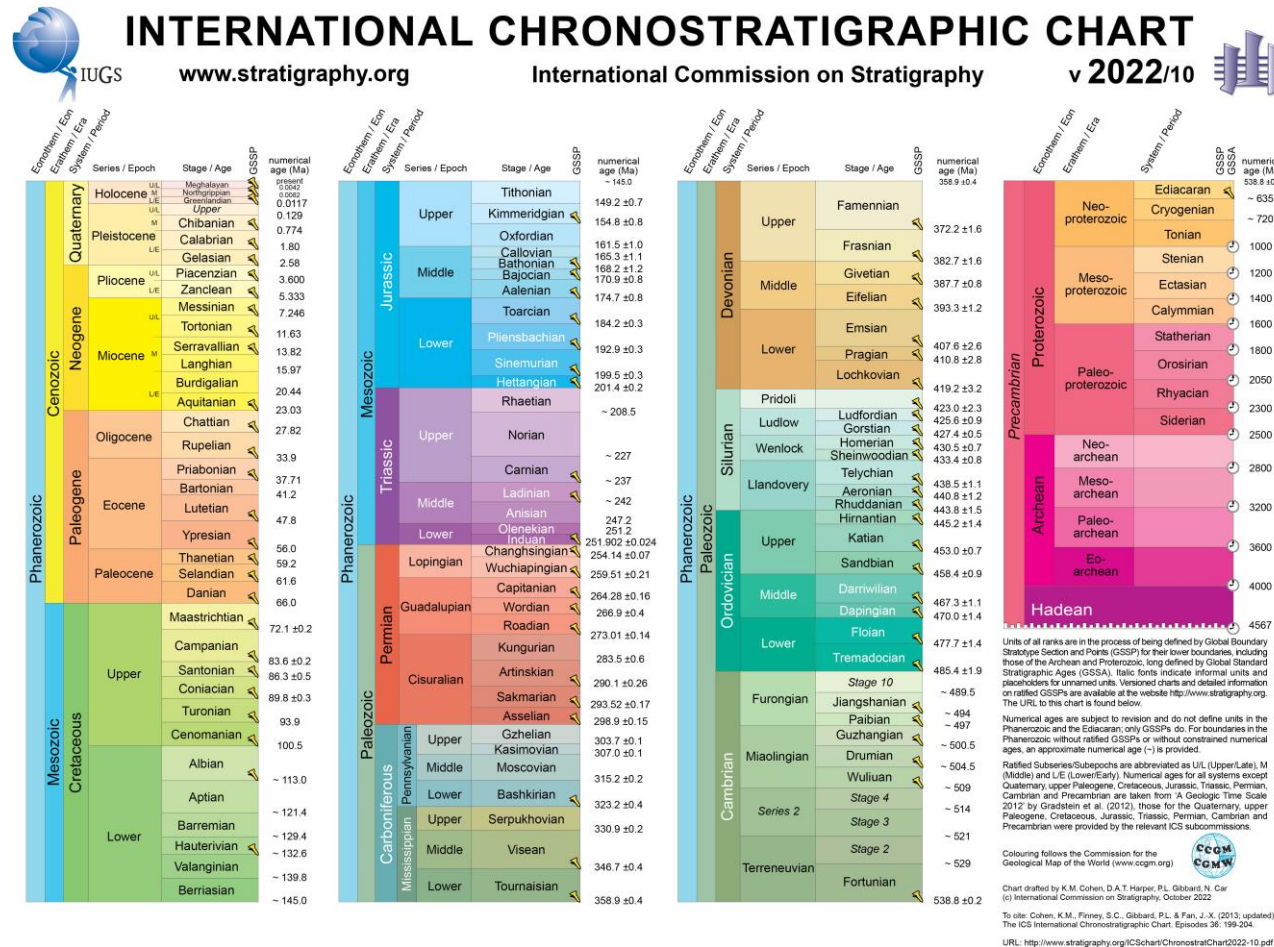
[Marshall et al. \(2020\)](#)





# Pérmico.

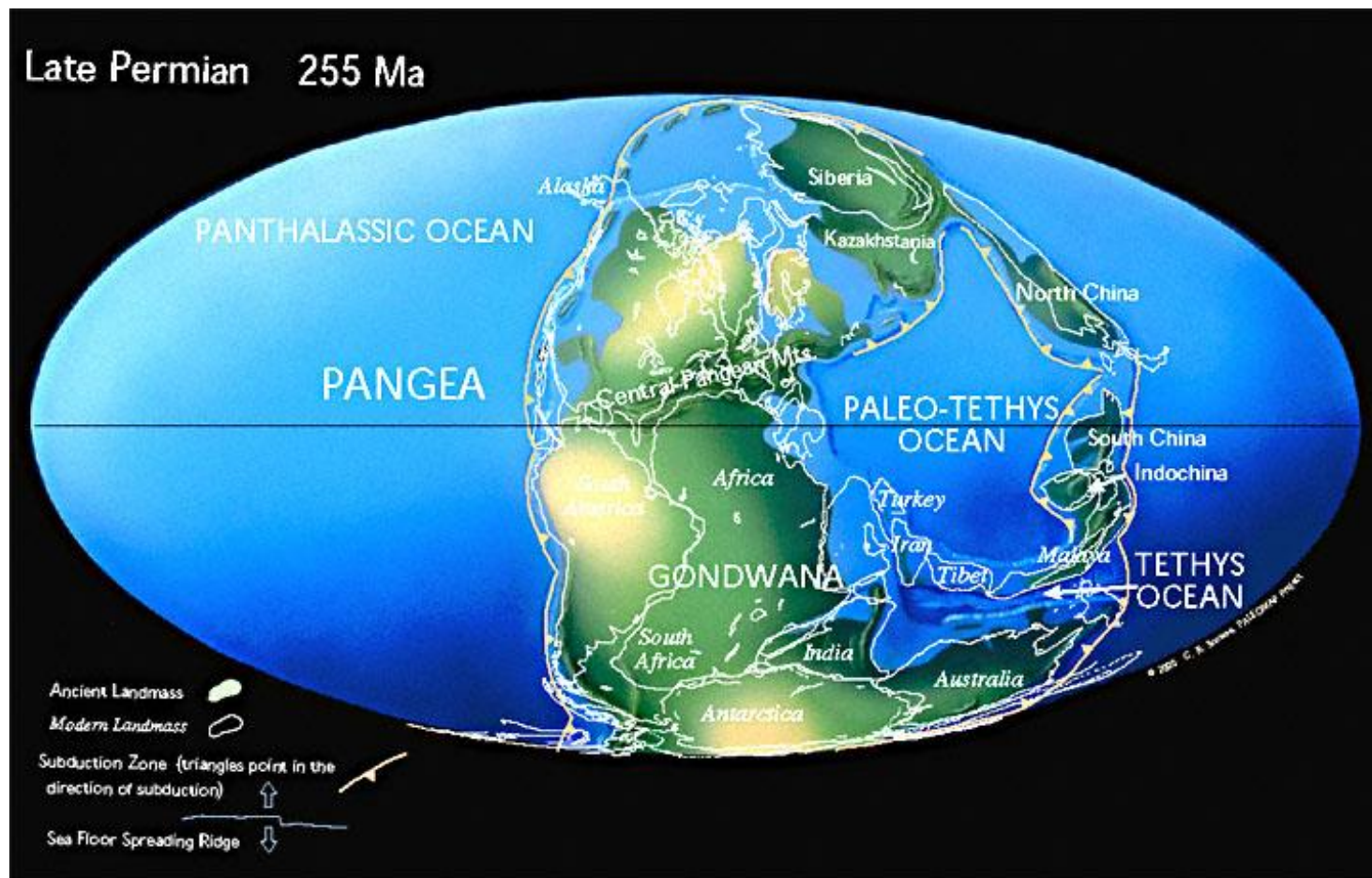
Credito imagen: [ICS](http://ICS)





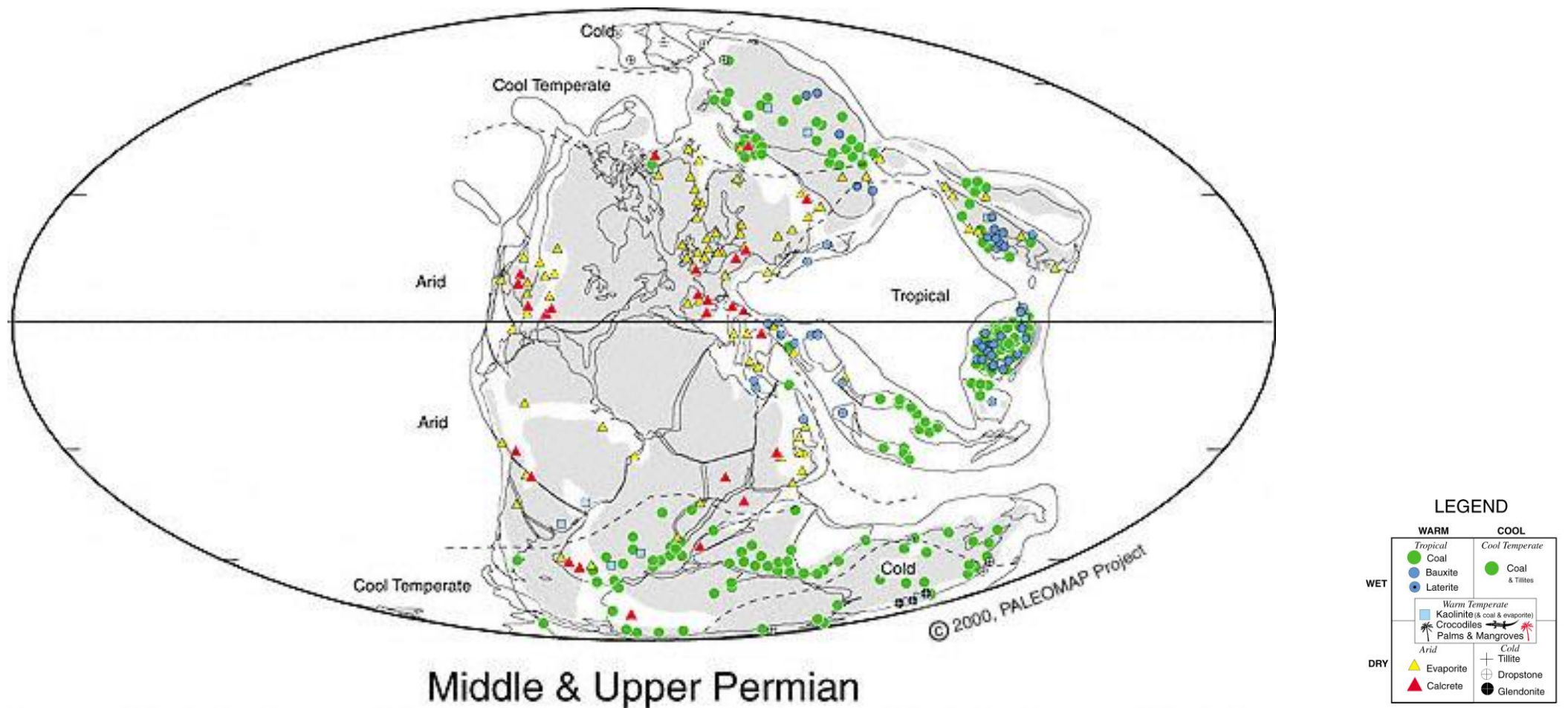


## Pérmico.





## Pérmico.







## Pérmico.

### Extinción del Pérmico/Triásico.

La gran mortandad: 95% especies extintas y cambios ecológicos de segundo nivel (reestructuración completa de los ecosistemas marinos).

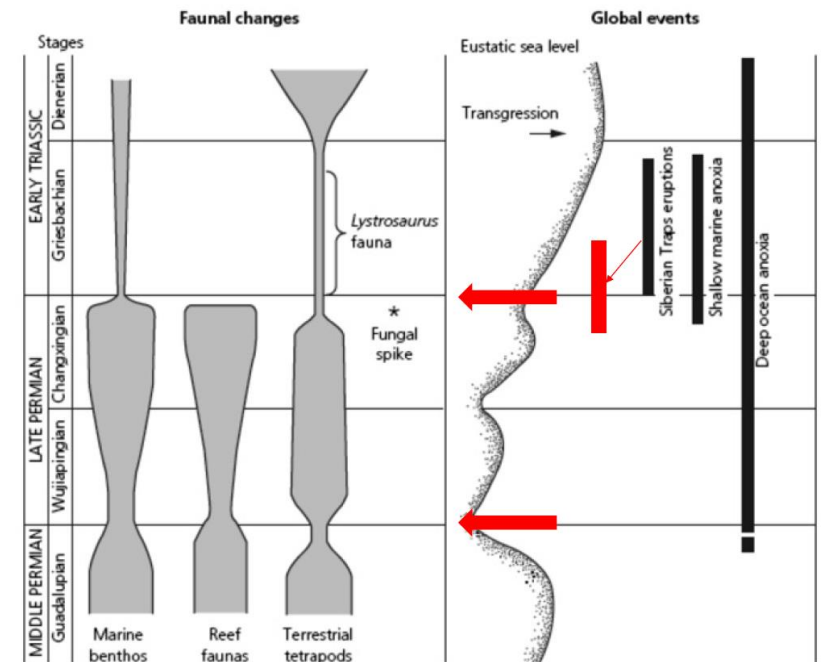
Fauna terrestre y marina afectada.

Hace unos 252 ma. (entre  $251,941 \pm 0.037$  y  $251,880$  ma. Durando unos 60.000 años).

Problemática con la extinción previa del Guadalupiense.

Varios mecanismos implicados.

Image credit: © Sonia Ros





## Pérmico.

### Extinción del Pérmico/Triásico.

#### Impacto taxonómico. Organismos marinos.

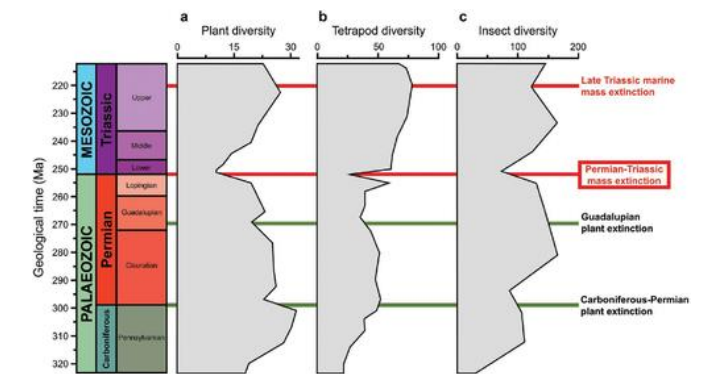
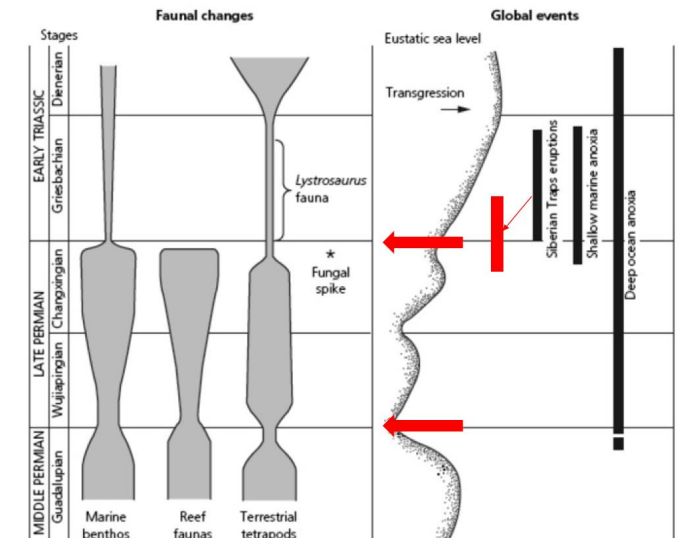
Los **invertebrados marinos** sufrieron **las mayores pérdidas** durante la extinción P-Tr.

**Desaparecen completamente:** foraminíferos fusulínidos, corales tabulados y rugosos, trilobites.

**Desaparecen casi completamente:** briozoos, braquiópodos articulados, ammonoideos. La mayoría de grupos de equinodermos sufren cuellos de botella severos.

**Otros grupos no fueron tan afectados o se recuperaron con rapidez:** esponjas, nautiloideos, bivalvos u ostrácodos.

Image credit: © Sonia Ros



Cascales-Miñana et al. (2018)



## Pérmico.

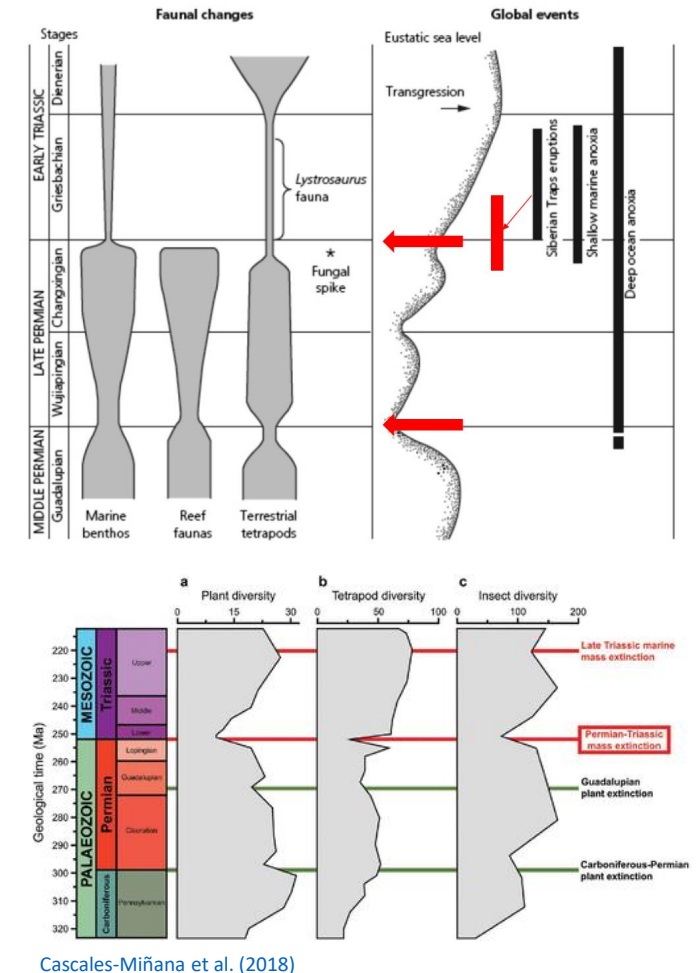
### Extinción del Pérmico/Triásico.

#### Impacto taxonómico. Plantas.

El registro geológico de plantas terrestres es **escaso** y se basa principalmente en **estudios de polen y esporas**. Las plantas son relativamente **inmunes a la extinción masiva**, con el impacto de todas las principales extinciones masivas **"insignificante"** a nivel de familia (55% de las familias de plantas se extinguieron, principalmente entre los grupos paleofitos remanentes que ya estaban en declive).

Sin embargo, se produce una **reorganización masiva de los ecosistemas**, con cambios profundos en la abundancia y distribución de las plantas y la **desaparición virtual de todos los bosques**; la flora paleozoica apenas sobrevivió a esta extinción

Image credit: © Sonia Ros





## Pérmico.

### Extinción del Pérmico/Triásico.

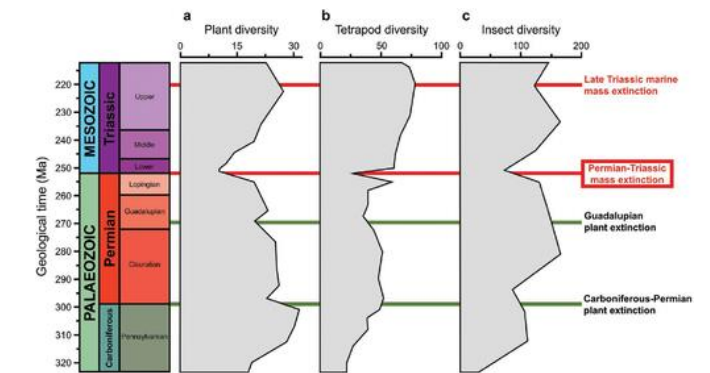
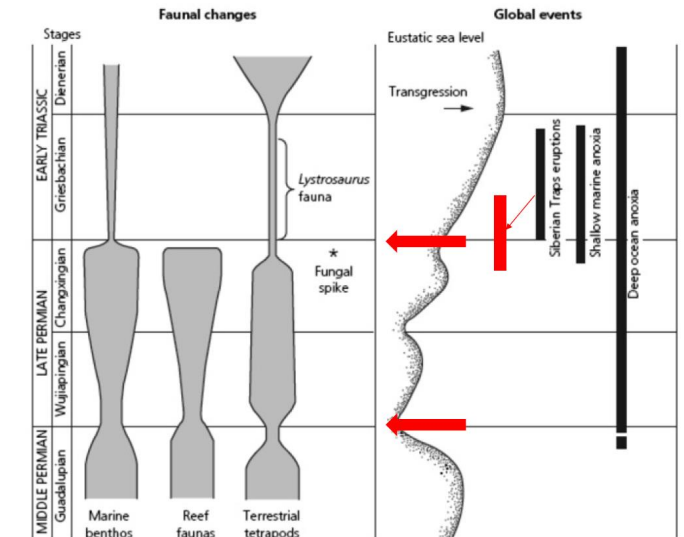
#### Impacto taxonómico. Vertebrados terrestres.

Es difícil analizar en detalle las tasas de extinción y supervivencia de los organismos terrestres porque **pocos lechos de fósiles terrestres** abarcan el límite Pérmico-Triásico.

Hay suficiente evidencia para indicar que más de dos tercios de los taxones de **anfibios laberintodontos** terrestres, **saurópsidos** ("reptiles") y **terápsidos** ("protomamíferos") se extinguieron. Los grandes herbívoros sufrieron las mayores pérdidas.

La fauna de vertebrados terrestres tardó **30 millones de años** en recuperarse por completo tanto **taxonómica** como **ecológicamente**.

Image credit: © Sonia Ros



Cascales-Miñana et al. (2018)



## Pérmico.

### Extinción del Pérmico/Triásico.

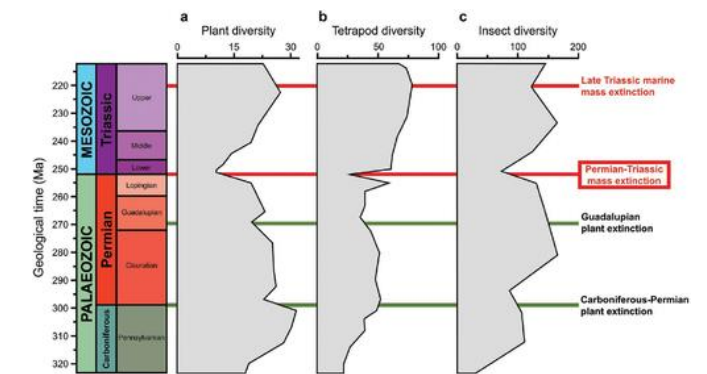
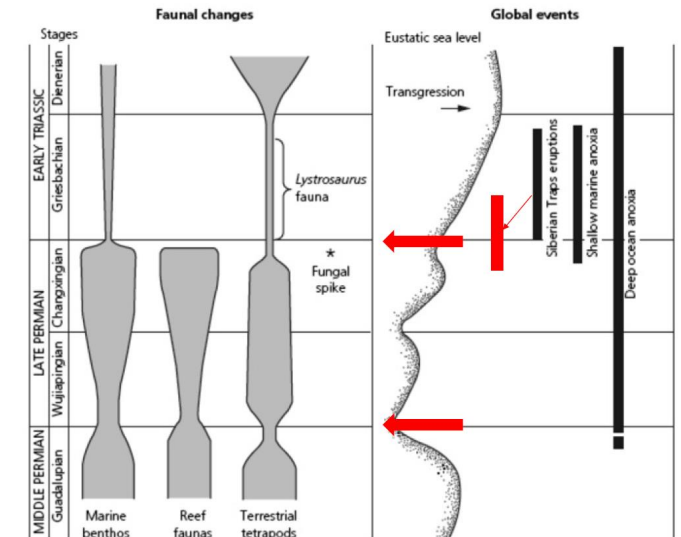
### Impacto ecológico.

**Fuertemente selectiva:** las formas **sedentarias epifaunales dominantes** durante el Pérmico fueron **diezmadas** (formas muy calcificadas con poco control fisiológico de la mineralización).

**Transición** de las comunidades suspensívoras del Paleozoico **hacia las comunidades** del Mesozoico-Cenozoico dominadas por equinoideos, decápodos y moluscos **más móviles**.

Impacto ecológico: (1) cambios de **segundo nivel**, (2) **reducción de la altura y complejidad de la estratificación epifaunal** (crinoideos y arrecifes), (3) proliferación de **estromatolitos**, (4) **reducción de la bioturbación**.

Image credit: © Sonia Ros



Cascales-Miñana et al. (2018)



## Pérmico.

### Extinción del Pérmico/Triásico.

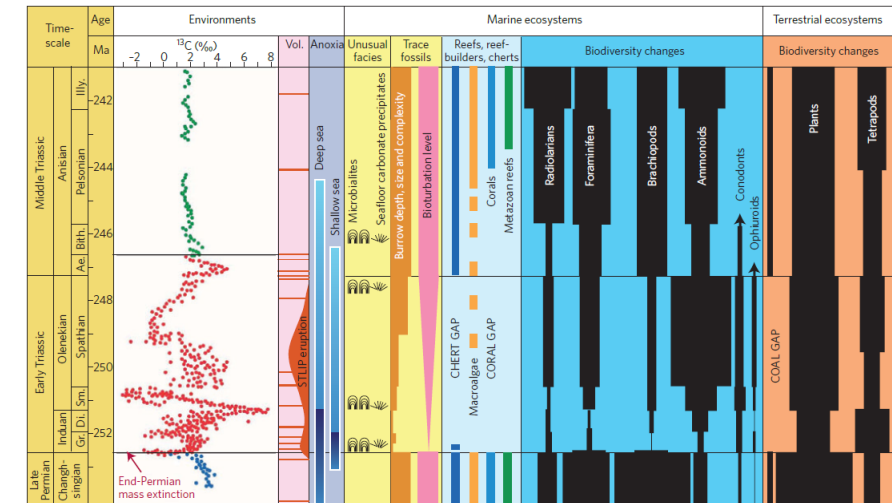
### Recuperación.

Después de la extinción P/T, los ecosistemas no se recuperan hasta el **Triásico Medio (8-9 ma)**.

Triásico Inferior: versión empobrecida del Pérmico

- Supervivientes del Pérmico.
- Fauna cosmopolita.
- Domina el modo de vida epifaunal.

[Chen and Benton \(2012\)](#)







## Pérmico.

### Extinción del Pérmico/Triásico.

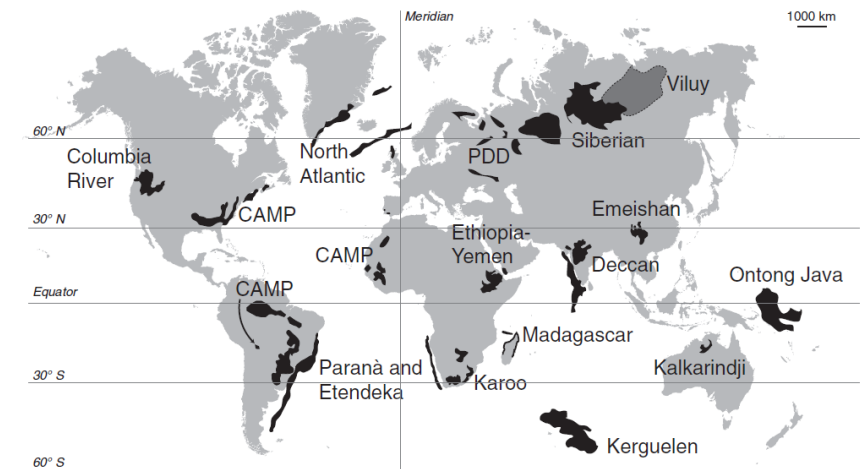
#### Causas probables. Vulcanismo.

Erupciones de Emeishan y Siberian Traps (2.000.000 km<sup>2</sup>)

CO<sub>2</sub> -> Calentamiento (retroalimentado por liberación de CH<sub>4</sub> en depósitos de clatrato) -> Falta de circulación -> Anoxia en el fondo -> Acumulación de materia orgánica -> Bacterias purpura viven en condiciones de poco oxígeno y su actividad despiden sulfuro de hidrógeno.

CO<sub>2</sub> -> Acidificación de los océanos -> Crisis de calcificación.

SO<sub>2</sub> -> Lluvia ácida -> Colapso de ecosistema vegetal.



[Bond et al. \(2014\)](#)



## Pérmico.

### Extinción del Pérmico/Triásico.

#### Causas probables. Fusil de clatratos.

Calentamiento -> Fusil de clatratos.

Los **clatratos de metano**, también conocidos como **hidratos de metano**, consisten en **moléculas de metano atrapadas en jaulas de moléculas de agua**. Con la combinación adecuada de **presión y temperatura**, el **metano generado por los microorganismos metanógenos queda atrapado** en los clatratos bastante cerca de la superficie del **permafrost** y, en cantidades mucho mayores, en las **plataformas continentales y los fondos marinos** más profundos cercanos a ellas.

El incremento de metano pudo proceder también de los **depósitos de carbón siberianos**.

Credito imagen: [Creative commons](#).





## Pérmico.

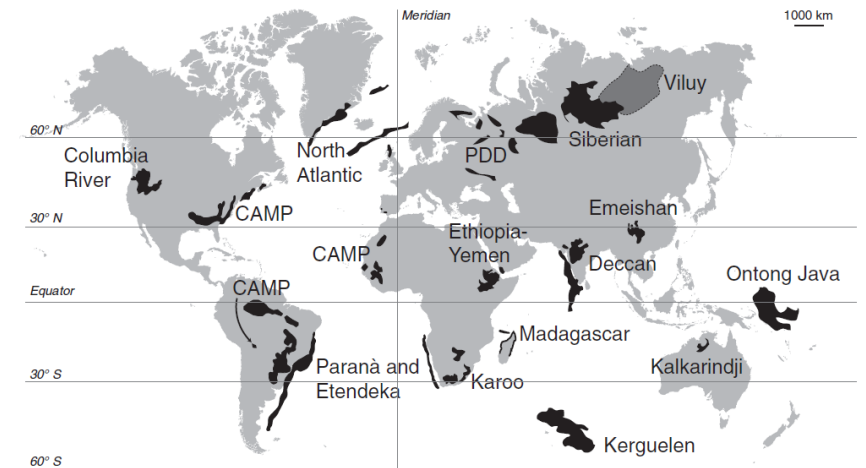
### Extinción del Pérmico/Triásico.

#### Causas probables. Anoxia y euxinia.

**Evidencias de anoxia:** laminaciones finas en sedimentos, estructuras de pirita, proporciones altas de uranio/torio y biomarcadores de bacterias verdes de azufre en el evento de extinción.

Provocada por las emisiones de dióxido de carbono de la erupción de las traps siberianas.

Un evento anóxico severo habría permitido que prosperaran las bacterias reductoras de sulfato, lo que provocó la producción de grandes cantidades de sulfuro de hidrógeno (euxinia).



[Bond et al. \(2014\)](#)



## Pérmico.

### Extinción del Pérmico/Triásico.

**Causas menos probables.** Pangea y aridificación.

Influencia del **supercontinente Pangea en el clima.**

Si bien la formación de Pangea (**plataformas reducidas**) parece que inició un largo período de extinción marina, su impacto en la "Gran mortandad" y el final del Pérmico es **incierto**.

Varias evidencias indican **aridificación** hacia el límite Pérmico/Triásico.

Credito imagen: [Creative commons](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pangea.jpg).





## **Pérmico.**

### **Extinción del Pérmico/Triásico.**

**Causas.** ¿Qué pasó realmente?

#### **Sabemos que:**

Hubo vulcanismo extremo.

Hubo calentamiento global extremo.

#### **Estamos casi seguros de que:**

Hubo altos niveles de CO<sub>2</sub>.

Hubo anoxia oceánica generalizada.

#### **No estamos muy seguros de:**

Cual fue exactamente el mecanismo de extinción.

Por qué algunos grupos se recuperan más rápido que otros.

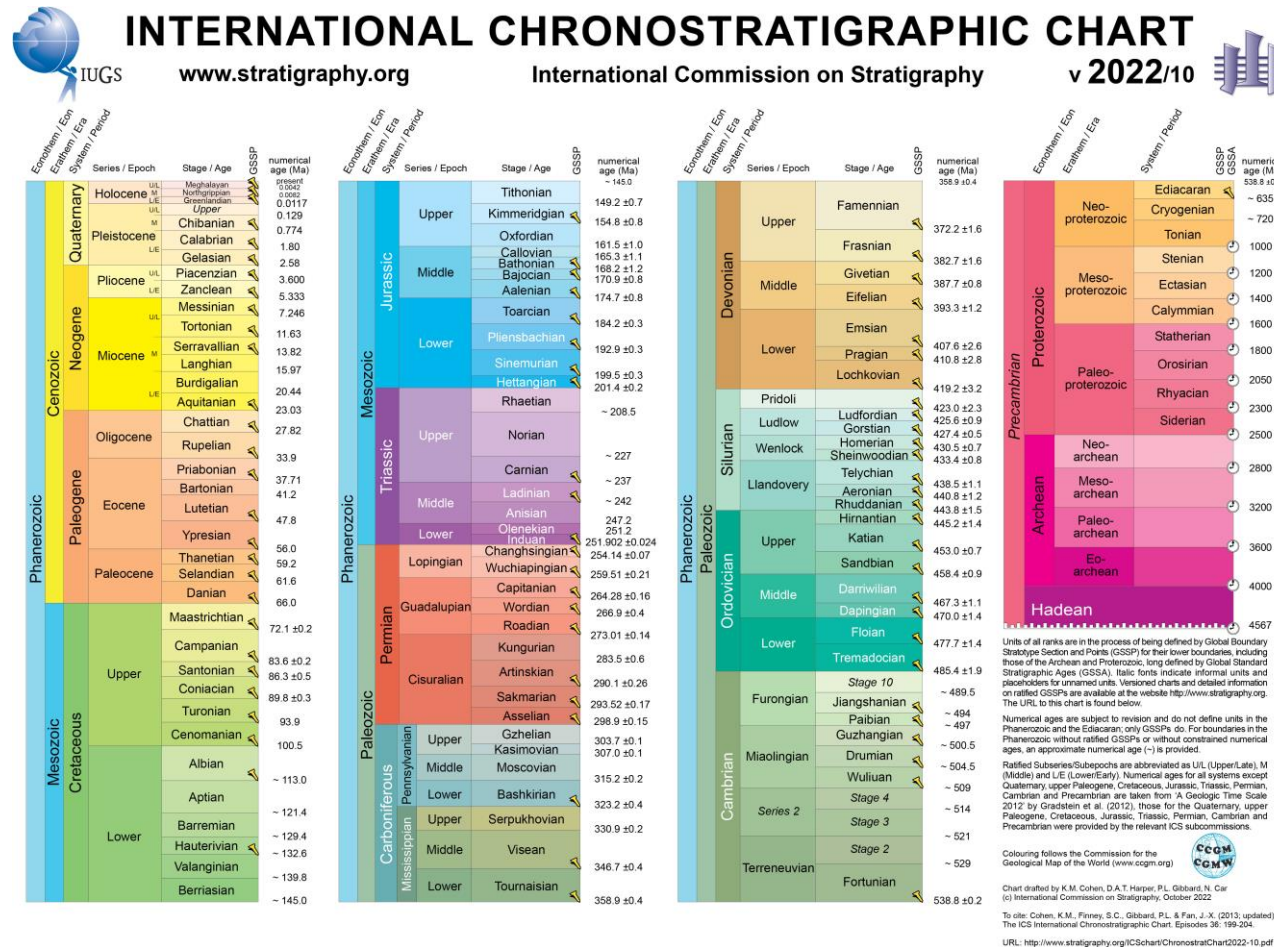
Por qué algunas regiones fueron más afectadas que otras.





# Triásico.

Credito imagen: [ICS](http://ICS)



Units of all ranks are in the process of being defined by Global Boundary Stratotype Section and Points (GSSP) for their lower boundaries, including those of the Archean and Proterozoic, long defined by Global Standard Stratigraphic Ages (GSSA). Italic fonts indicate informal units and placeholders for unnamed units. Versioned charts and detailed information on ratified GSSPs are available at the website <http://www.stratigraphy.org>. The URL to this chart is found below.

Numerical ages are subject to revision and do not define units in the Phanerozoic and the Ediacaran; only GSSPs do. For boundaries in the Phanerozoic without ratified GSSPs or without constrained numerical ages, an approximate numerical age (n) is provided.

Ratified Subseries/Subepochs are abbreviated as U/L (Upper/Late), M (Middle) and L/E (Lower/Early). Numerical ages for all systems except Quaternary, upper Paleogene, Cretaceous, Jurassic, Triassic, Permian, Cambrian and Precambrian are taken from A Geological Time Scale 2012 by Gradstein et al. (2012); those for the Quaternary, upper Paleogene, Cretaceous, Jurassic, Triassic, Permian, Cambrian and Precambrian were provided by the relevant ICS subcommissions.

Colouring follows the Commission for the Geological Map of the World ([www.cgmw.org](http://www.cgmw.org))

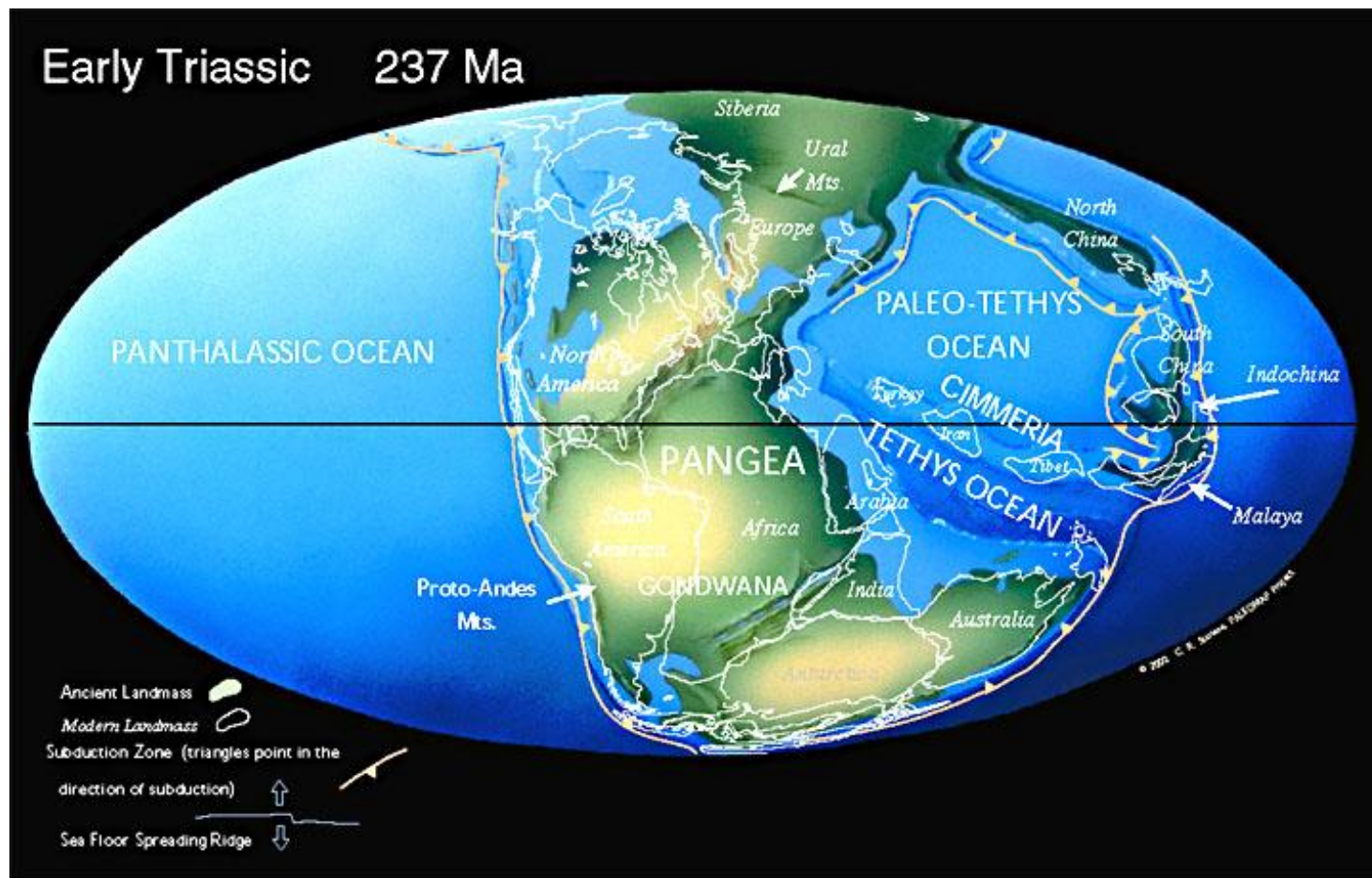
Chart drafted by K.M. Cohen, D.A.T. Harper, P.L. Gibbard, N. Car  
(c) International Commission on Stratigraphy, October 2022

To cite: Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. (2013), updated) The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36, 199-204.  
URL: <http://www.stratigraphy.org/ICSChart/ChronostratChart2022-10.pdf>



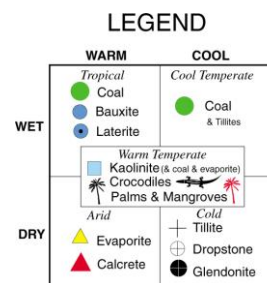
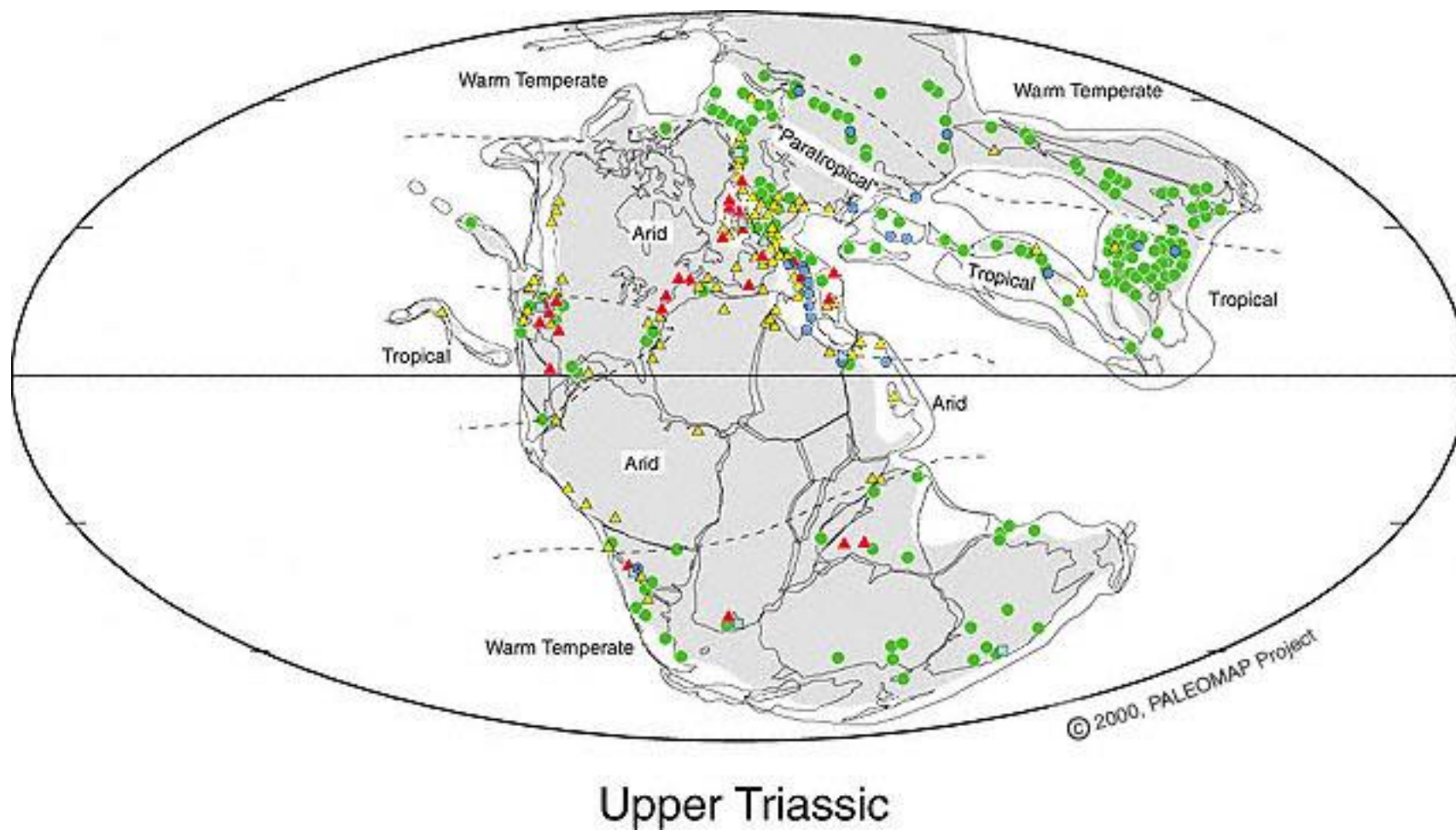


## Triásico.





## Triásico.



"Paratropical" = High Latitude Bauxites



## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

Impacto taxonómico relativamente alto (75-80% especies), especialmente dura con organismos arrecifales, pero no produjo cambios ecológicos a gran escala (cambios ecológicos de tercer nivel).

Sincronicidad extinciones marinas y terrestres.

Hace 201 ma. Corta duración (menos de 500.000 años).

No muy conocida (pocas secciones expuestas).

Varios mecanismos implicados.



## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

**Impacto taxonómico.** Invertebrados marinos.

**Desaparecen completamente conuláridos** y muchos **grupos de cefalópodos** (los ammonites muy afectados).

Los **organismos arrecifales**, corales escleractinios y esponjas son **muy afectados**.

**Braquiópodos**, 71% extinción articulados, solo 2 géneros de inarticulados superan la crisis. **Bivalvos** pierden el 40% de sus géneros.

**Poco afectados:** foraminíferos, gasterópodos, ostrácodos, radiolarios.

Credito imagen: [Creative commons](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)







## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

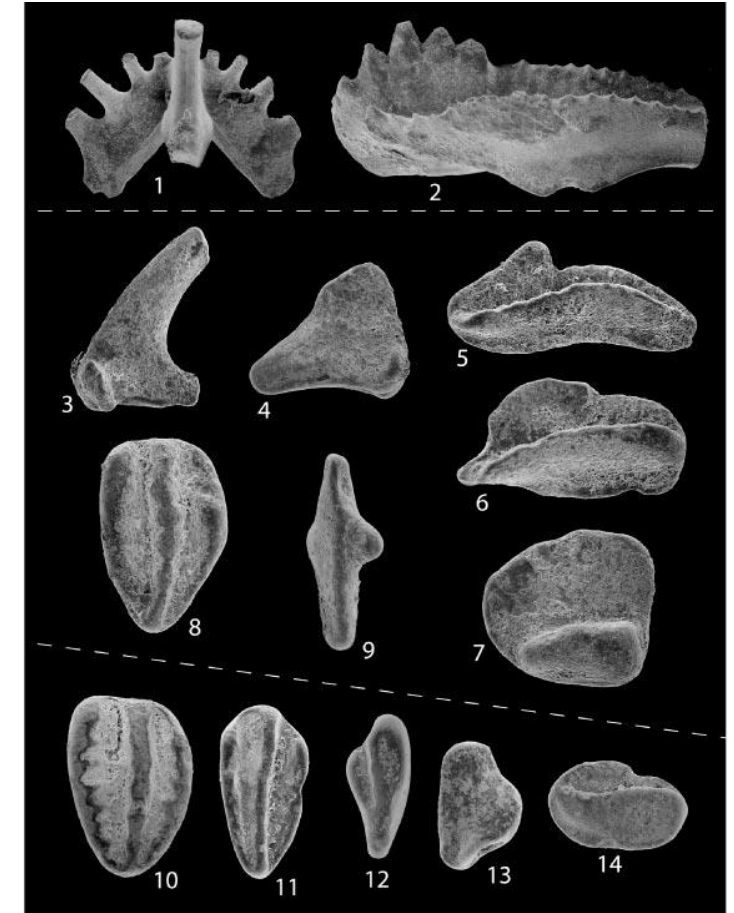
**Impacto taxonómico.** Vertebrados marinos.

Desaparecen completamente los **conodontos**.

Los **peces no sufrieron** una extinción masiva al final del Triásico.

Los **neopterigios** (que incluyen a la mayoría de los peces óseos modernos) sufrieron menos que los **actinopterigios** más "primitivos", lo que indica un cambio biológico en el que los grupos modernos de peces comenzaron a suplantar a los grupos anteriores.

Credito imagen: [Creative commons](#)





## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

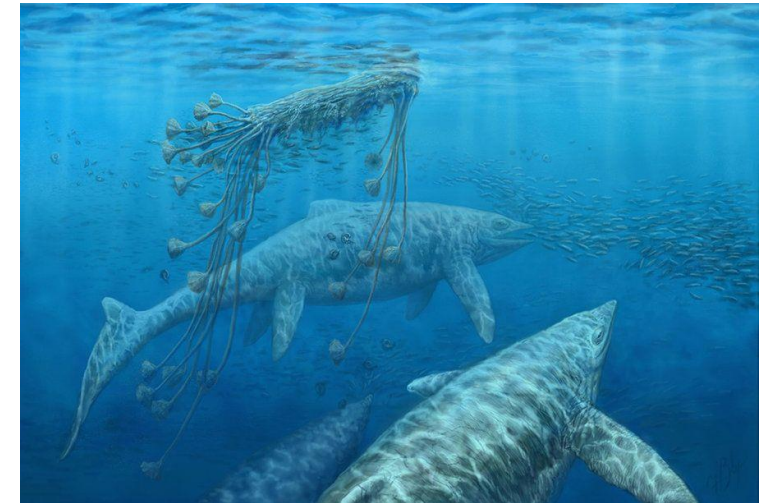
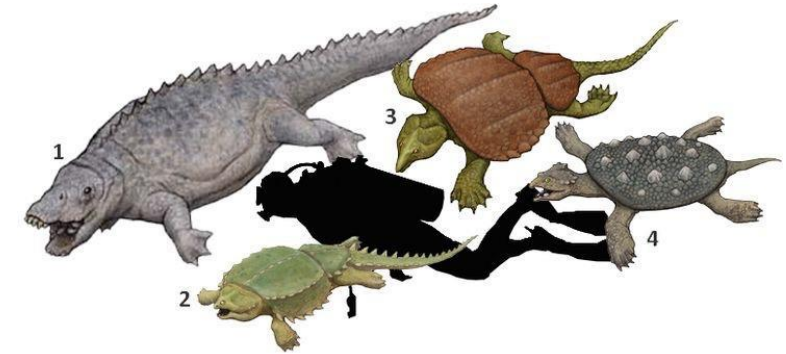
#### Impacto taxonómico. Vertebrados marinos.

Al igual que los peces, los **reptiles marinos** experimentaron una **caída sustancial en la diversidad** entre el Triásico medio y el Jurásico. Sin embargo, su **tasa de extinción en el límite Triásico-Jurásico no fue elevada**.

Las **únicas familias** de reptiles marinos **que se extinguieron** en el límite Triásico-Jurásico o un poco antes fueron los **placochelyidos** (la última familia de **placodontos**) y los **ictiosaurios gigantes** como los shastasauridos y shonisauridos.

Posible **cuello de botella** para los ictiosaurios.

Credito imagen: [@Reddit](#)



Credito imagen: [@Pinterest](#)





## Triásico.

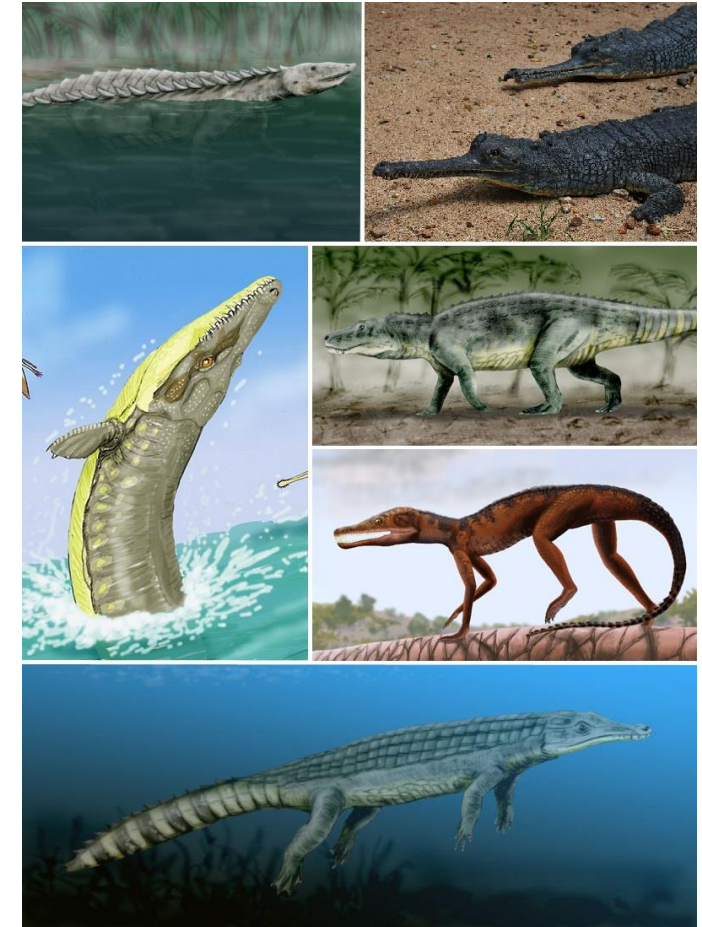
### Extinción del Triásico/Jurásico.

**Impacto taxonómico.** Vertebrados terrestres.

**Dinosaurios, los lepidosaurios** (lagartos y sus parientes) y los **crocodriliformes** (cocodrílidos y sus parientes) **llenaron los nichos de grupos más antiguos** de anfibios y reptiles arcosaurios (**fitosaurios y pseudosuchios**) que **merman en diversidad o se extinguieron** a principios del Jurásico.

Los **temnospondilos**, anfibios grandes parecidos a cocodrilos, **disminuyeron en diversidad** a partir del límite Triásico-Jurásico.

Credito imagen: [Creative commons](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)





## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

#### Impacto taxonómico.

- (A) Extinciones escalonadas o episódicas están bien documentadas en los principales grupos marinos, como los **conodontos**, los **bivalvos** y los **ammonoideos**.
- (B) **Foraminíferos**, los **ostrácodos** y las **plantas**, no muestran **extinción** evidente.
- (C) **Extinciones repentinas** de TJB en secciones individuales o áreas locales para algunos grupos, como **radiolarios** y **palinomorfos**, pero **no se ha demostrado que sean globales**.
- (D) Para algunos grupos, como los **conulariidos** y los **vertebrados tetrápodos**, un **registro incompleto** hace imposible determinar un patrón de extinción.

[Tanner et al. \(2004\)](#)

TRIASSIC		JURASSIC
Norian	Rhaetian	Hettangian
[Black bar representing extinction event A]		(A)
[Black bar representing extinction event B]		
[Black bar representing extinction event C]		(C)
		(D)



## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

#### Impacto ecológico.

Las **comunidades arrecifales se vieron muy afectadas**, no se reestablecen **hasta avanzado el Jurásico Inferior**: aguas cálidas y someras de bajas latitudes.

**No se observa selectividad** ni en cuanto a **distribución geográfica** ni a **longevidad** -> **¿Catastrófica en conjunto?**

**No afecta** a formas ecológicamente o morfológicamente **generalistas**, pero fue **dura con las especializadas**.



## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

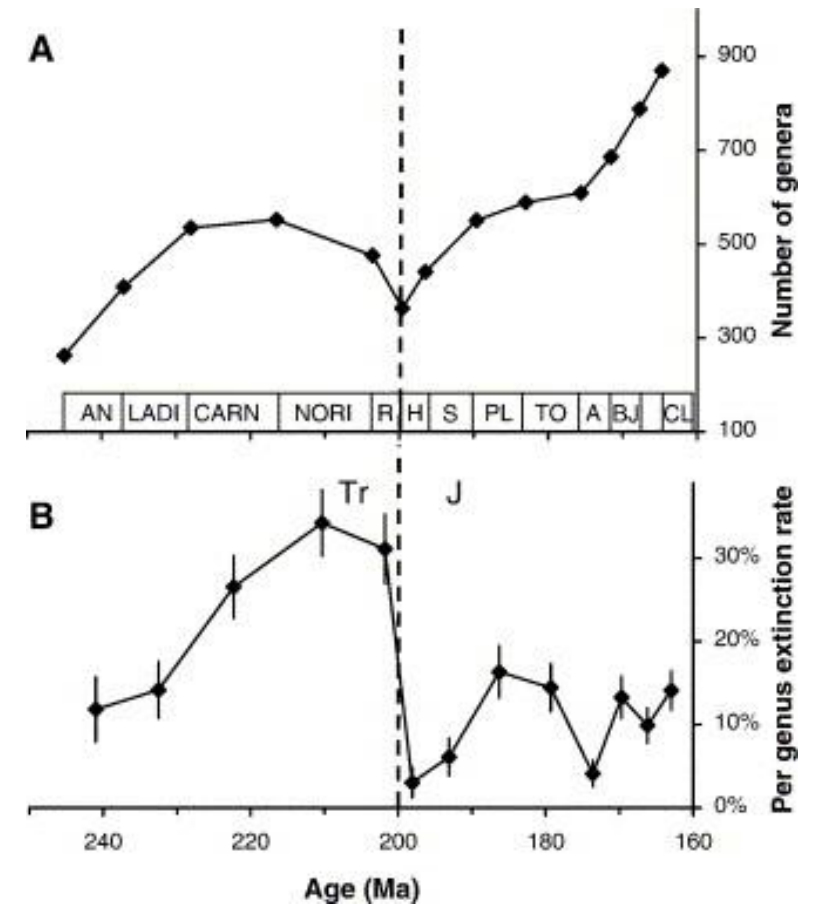
### Recuperación.

Los **ecosistemas arrecifales tardan 8-10 ma.** en reestablecerse.

Los **cambios ambientales severos y la química inusual** del agua de mar de la recuperación prolongada del Jurásico Temprano pueden haber llevado a la **supresión del crecimiento de los arrecifes de coral** y la **rápida radiación de los bivalvos formadores de arrecifes.**

La diversidad pre-extinción se recupera con cierta rapidez.

[Kiessling et al. \(2007\)](#)





## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

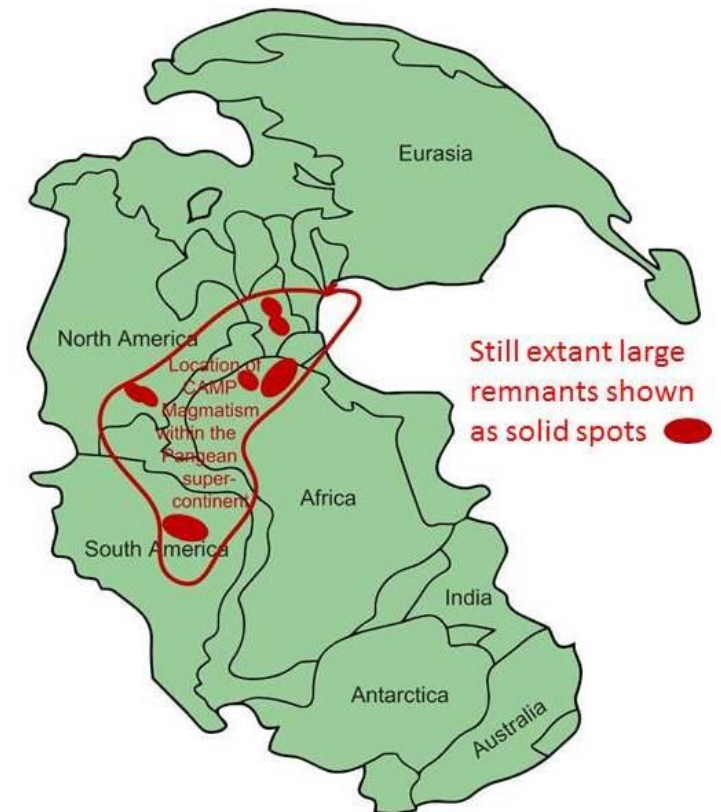
#### Causas probables. Vulcanismo.

La **provincia magmática del Atlántico central (CAMP)** es la provincia ígnea continental **más grande** de la Tierra con un área de aproximadamente 11 millones de km<sup>2</sup> y un volumen de magma de  $\sim 2-3 \times 10^6$  km<sup>3</sup>.

Las erupciones volcánicas CAMP ocurrieron **hace unos 201 millones de años** y se dividieron en **cuatro pulsos** que duraron más de **~600 000 años**.

Este evento geológico está asociado con el evento de extinción Triásico-Jurásico.

Credito imagen: [Creative commons](#)





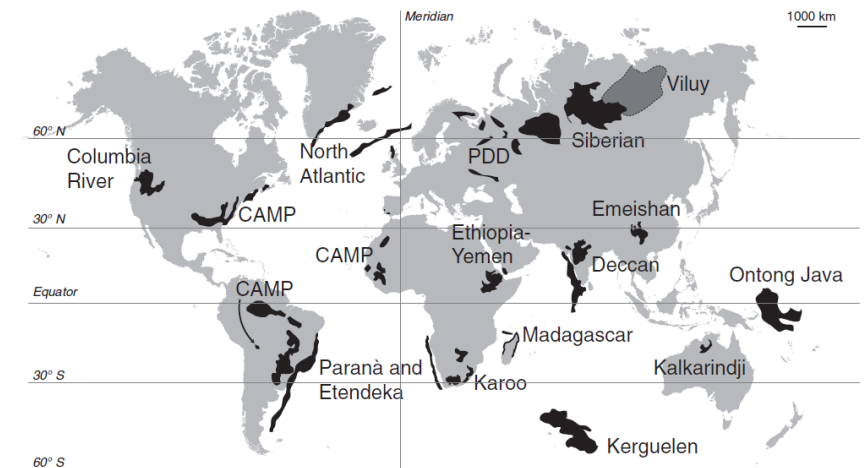
## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

#### Causas probables. Vulcanismo.

Está compuesto principalmente de **basalto** que se formó **antes de que Pangea se rompiera** en la Era Mesozoica, cerca del final del Triásico y el comienzo del Jurásico. La ruptura de Pangea creó el Atlántico, pero el afloramiento ígneo masivo proporcionó un legado de **diques basálticos y lavas en el noroeste de África, suroeste de Europa, y este de América del Norte.**

Ver apertura del atlantico en [© Scotese](#).



[Bond et al. \(2014\)](#)





## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

#### Causas probables. Vulcanismo.

Está compuesto principalmente de **basalto** que se formó **antes de que Pangea se rompiera** en la Era Mesozoica, cerca del final del Triásico y el comienzo del Jurásico. La ruptura de Pangea creó el Atlántico, pero el afloramiento ígneo masivo proporcionó un legado de **diques basálticos y lavas en el noroeste de África, suroeste de Europa, y este de América del Norte.**

Credito imagen: [Creative commons](#)





## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

#### Causas probables. Vulcanismo.

CO<sub>2</sub> -> Calentamiento -> Falta de circulación -> Anoxia ->  
Colapso de productividad primaria.

CO<sub>2</sub> -> Acidificación de los océanos -> Crisis de calcificación.

SO<sub>2</sub> -> Lluvia acida -> Colapso de ecosistema vegetal.



## Triásico.

### Extinción del Triásico/Jurásico.

#### Causas menos probables. Asteroide.

El embalse de **Manicouagan en Quebec** es uno de los grandes cráteres de impacto más visibles de la Tierra y, con **100 km de diámetro** ([Google maps](#)).

Una datación radiométrica más precisa ha demostrado que el impacto de Manicouagan ocurrió hace unos 214 ma., **unos 13 ma. antes del límite Triásico-Jurásico**.

**Rochechouart (Francia)** con unos  $201 \pm 2$  millones de años pero **parece ser demasiado pequeño** (25 km de ancho actualmente y 50 km de ancho originalmente).

Credito imagen: [Creative commons](#)

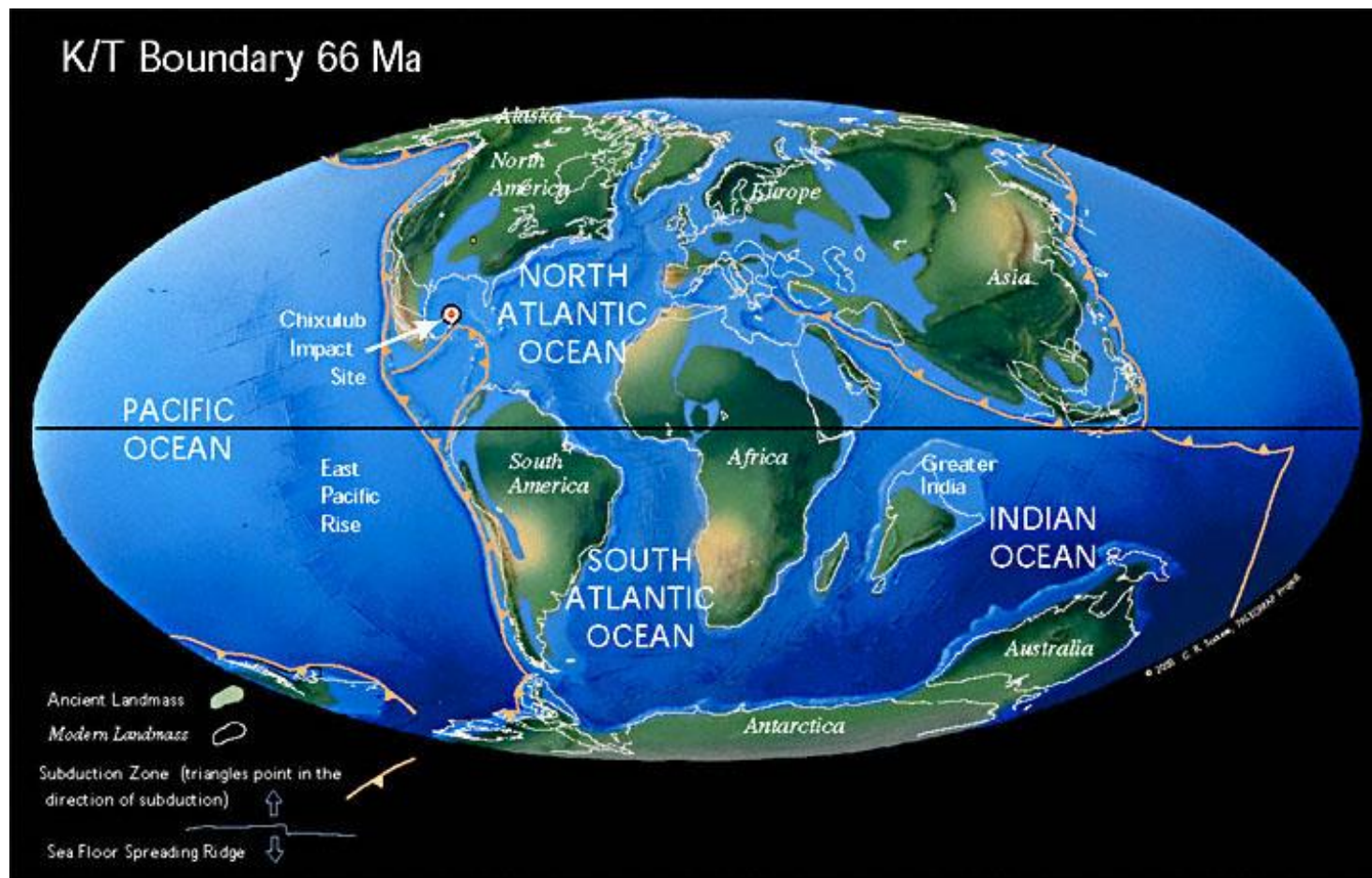






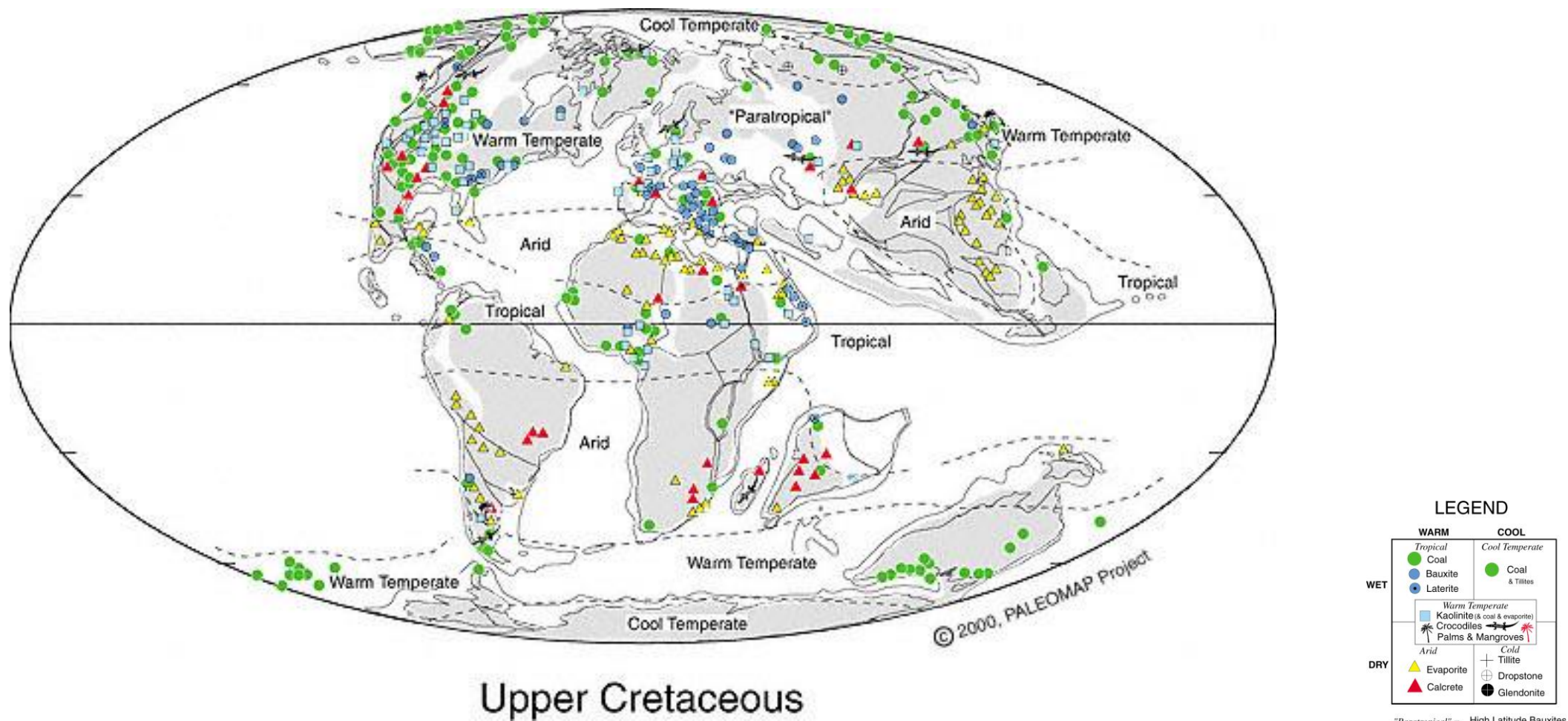


## Cretácico.





## Cretácico.







## Cretácico.

### Extinción del Cretácico/Terciario.

Impacto taxonómico relativamente alto (75% especies) y cambios ecológicos de segundo nivel.

Evento repentino y global (afectando a todos los continentes al mismo tiempo).

Extinción catastrófica.

Hace 66 ma. Corta duración (de pocos años a pocos miles de años. En cualquier caso menos de 1 ma.). Efecto Signor–Lipps.

Muy estudiada.

Asteroide y posiblemente vulcanismo implicados.

Credito imagen: [Stocktrek Images](https://www.istock.com/)





## Cretácico.

### Extinción del Cretácico/Terciario.

#### Impacto taxonómico y ecológico.

Una amplia gama de especies perecieron en la extinción K – Pg, siendo las más conocidas los **dinosaurios no aviares**. También afectó notablemente a una gran cantidad de otros organismos **terrestres**, incluidos varios **grupos de mamíferos, aves, lepidosaurios, insectos, plantas y todos los pterosaurios**.

En los **océanos**, la extinción K-Pg acabó con **plesiosaurios y mosasaurios** y devastó los **peces teleósteos, tiburones hybodontiformes, moluscos** (los **ammonites** se extinguieron) y muchas especies de organismos de **planctónicos que dependían directamente de la fotosíntesis**. Organismos **bentónicos detritívoros** fueron menos susceptibles.

Credito imagen: [Stocktrek Images](https://www.istock.com/)

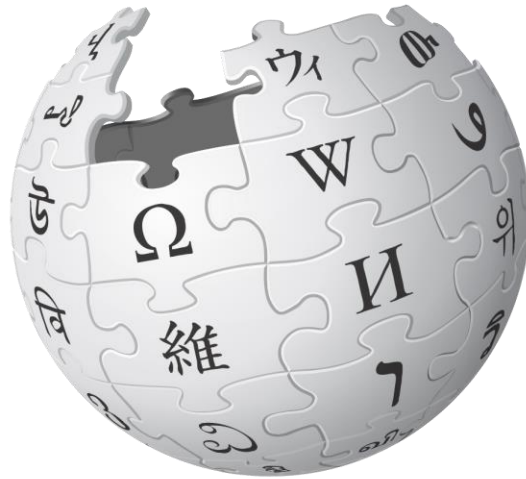




**Cretácico.**

**Extinción del Cretácico/Terciario.**

Credito imagen: [Creative commons](#)



**WIKIPEDIA**  
La enciclopedia libre



## Cretácico.

### Extinción del Cretácico/Terciario.

#### Causas probables. Asteroide.

Cráter de Chicxulub (Península de Yucatán, México)

Cráter: 200 km Ø.

Meteorito: 10 km Ø.

Equivalente a 5 millones de bombas atómicas.

Efectos a corto plazo: Colisión, incendios, tsunamis.

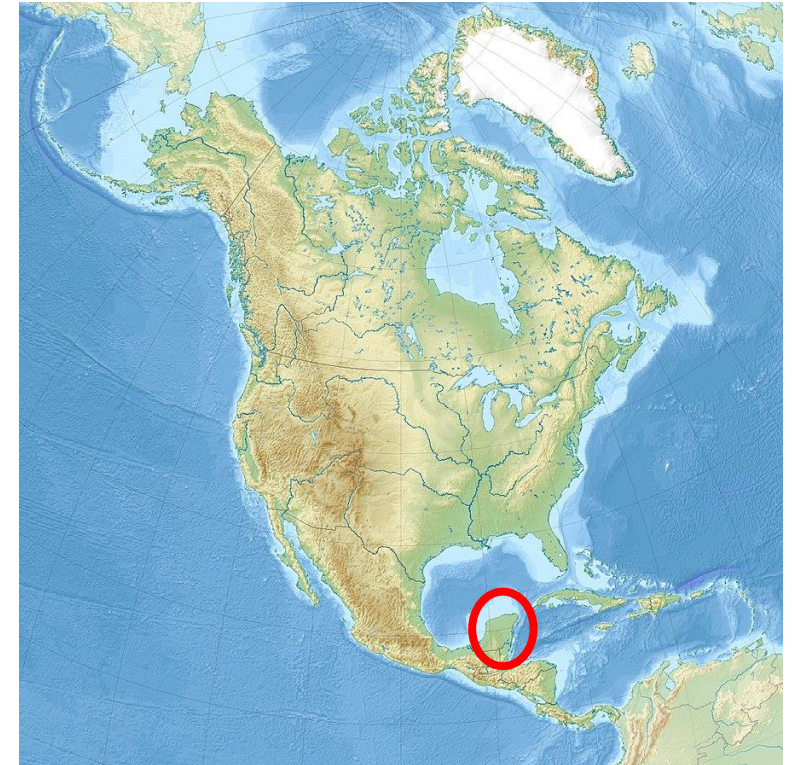
Efectos a medio y largo plazo:

Frío y oscuridad (invierno nuclear).

Destrucción de la capa de ozono.

Lluvias ácidas y envenenamiento por toxinas

Efecto invernadero (anoxia)







## Cretácico.

### Extinción del Cretácico/Terciario.

#### Causas probables. Asteroide.

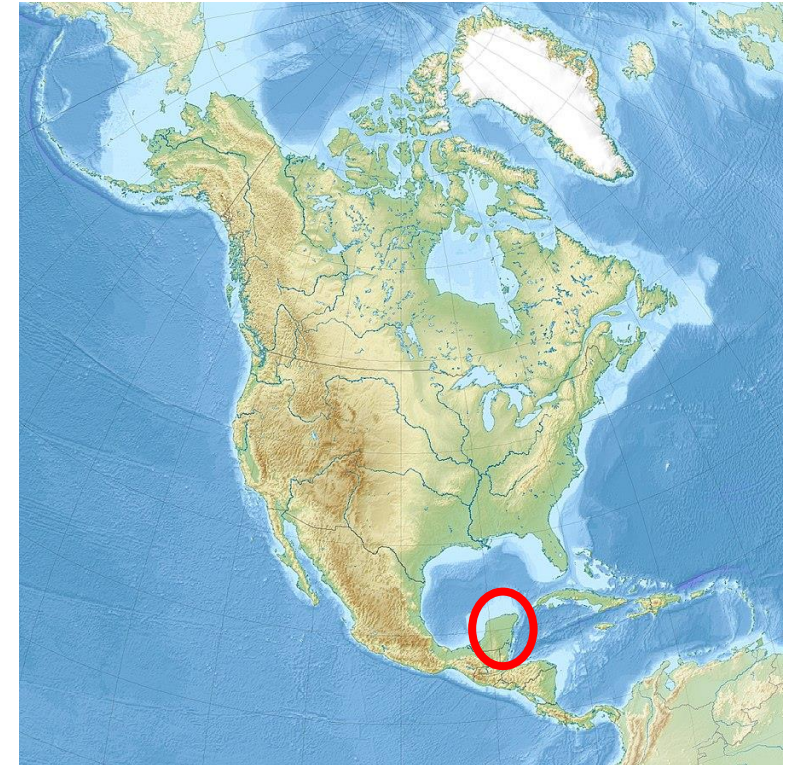
Cráter de Chicxulub (Península de Yucatán, México)

Cráter: 200 km Ø.

Meteorito: 10 km Ø.

Equivalente a 5 millones de bombas atómicas.

Otras evidencias: anomalía de iridio, microesferulas, cuarzo de impacto, depósitos de tsunami, etc.





## Cretácico.

### Extinción del Cretácico/Terciario.

#### Causas probables. Vulcanismo.

Deccan traps.

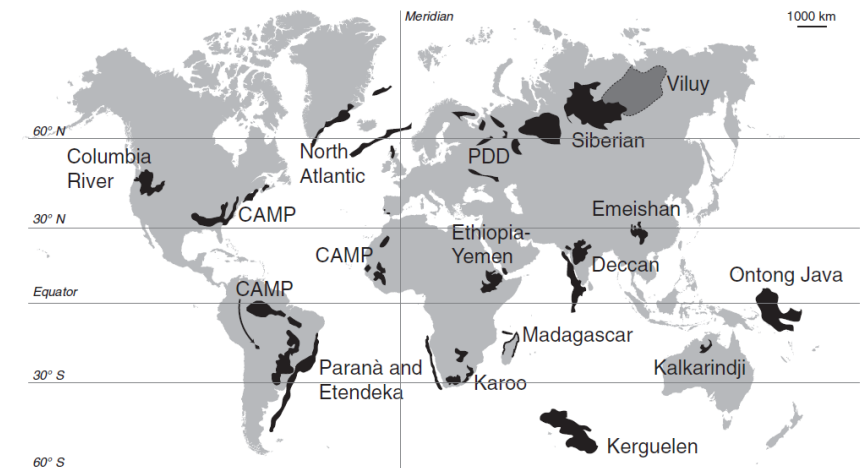
Antes de 2000 -> Extinción gradual (Deccan traps 2 ma.)  
Hoy sabemos que la erupción fue de solo 800 000 años.

Bloqueo de luz solar.

Lluvia acida.

Calentamiento global y anoxia.

El impacto de Chicxulub podría haber desencadenado algunas de las erupciones más grandes de Deccan.



[Bond et al. \(2014\)](#)





Esta obra está bajo una [Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

© Humberto G. Ferrón Jiménez

© Humberto G. Ferrón Jiménez. Universitat de València.  
Obra publicada para uso exclusivo de los y las estudiantes matriculados  
en la Asignatura Paleobiología y sistemática paleontológica del Máster en  
Paleontología Aplicada, Curso 2022-2023  
Cualquier otro uso requerirá la autorización por escrito del autor.



### 3. INTERPRETACIÓN EVOLUTIVA DEL REGISTRO FÓSIL



## 3.1. Microevolución vs Macroevolución

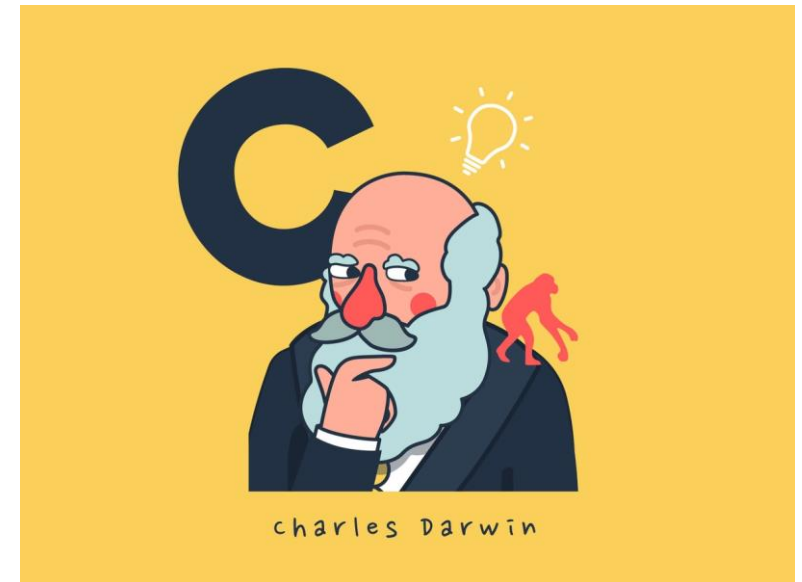


## Microevolución vs macroevolución (conceptos clásicos).

La **macroevolución** esta estrechamente relacionada con el registro fósil ya que se refiere a la evolución a gran escala (en **tiempo geológico**).

La macroevolución se puede entender como los aspectos que se manifiestan cuando se dan transiciones entre especies bien definidas de un mismo taxón (género, familia, etc.) (de acuerdo a **Goldschmidt**).

Crédito imagen: [@Coque](#)





## Microevolución vs macroevolución.

- I Constituyentes genómicos
- II Genomas
- III Linajes celulares
- IV Organismos
- V Poblaciones o grupos
- VI Especies
- VII Grupos monofiléticos



## Microevolución vs macroevolución.

- I Constituyentes genómicos
- II Genomas
- III Linajes celulares
- IV Organismos
- V Poblaciones o grupos

- VI Especies
- VII Grupos monofiléticos

Dominio de la microevolución.  
**Tiempo ecológico.**

Dominio de la macroevolución.  
**Tiempo geológico o evolutivo.**





## 3.2. Reduccionismo, gradualismo y equilibrio interrumpido



## El reduccionismo de la síntesis evolutiva

- I Constituyentes genómicos
- II Genomas
- III Linajes celulares
- IV Organismos
- V Poblaciones o grupos
- VI Especies
- VII Grupos monofiléticos

Dominio de la microevolución.  
**Tiempo ecológico.**

Dominio de la macroevolución.  
**Tiempo geológico o evolutivo.**

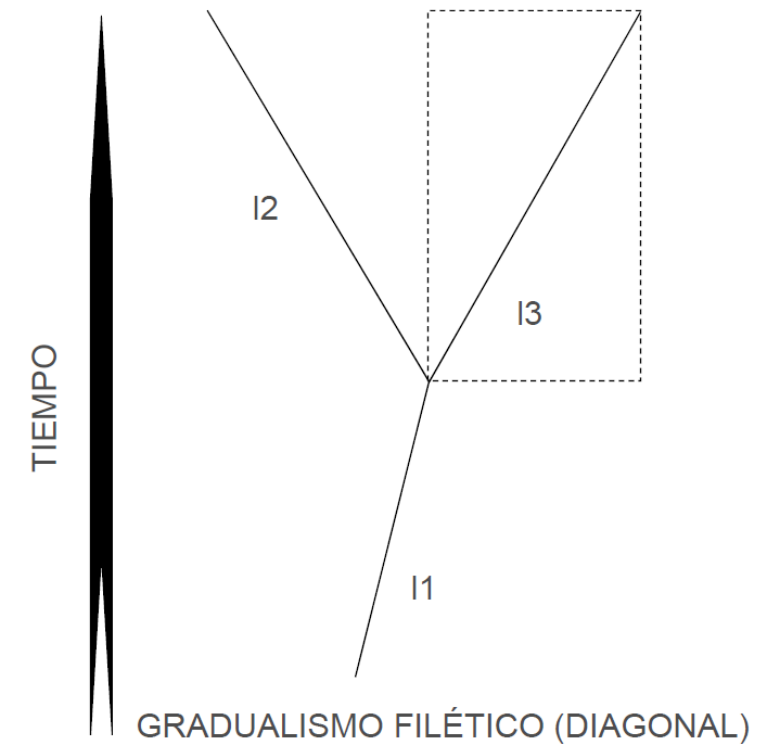


### Gradualismo filético (modelo diagonal).

Las nociones clásicas de Darwin y los neodarwinistas mostraban la evolución como un **continuum**, que se **rompía** múltiples veces a causa de la **escasez de registro o de su discontinuidad**.

La evolución avanzaría de forma **direccional** y con una velocidad de cambio o tasa de evolución más o menos **constante**, que daría árboles de **ramas divergentes (diagonales) (gradualismo filético)**.

Crédito imagen: © Miquel de Renzi



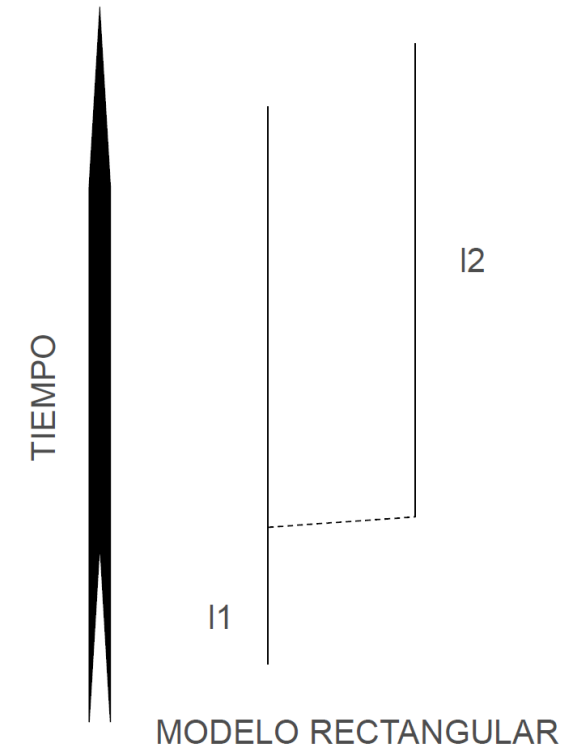


## Equilibrio interrumpido o puntuado (modelo rectangular).

Algunos biólogos soviéticos y, más tarde, americanos, con **Eldredge y Gould** a la cabeza, pensaban que **las especies se forman rápidamente** y, una vez establecidas, **cambian poco**, aunque ese cambio pueda ser gradual. Aquí, las **ramas no divergirían**, sino que serían **paralelas** (modelo rectangular).

La **tasa de evolución**, pues, **no sería constante**, sino que se concentraría en los **eventos de especiación**, para ser relativamente **baja en las especies establecidas**.

Crédito imagen: © Miquel de Renzi



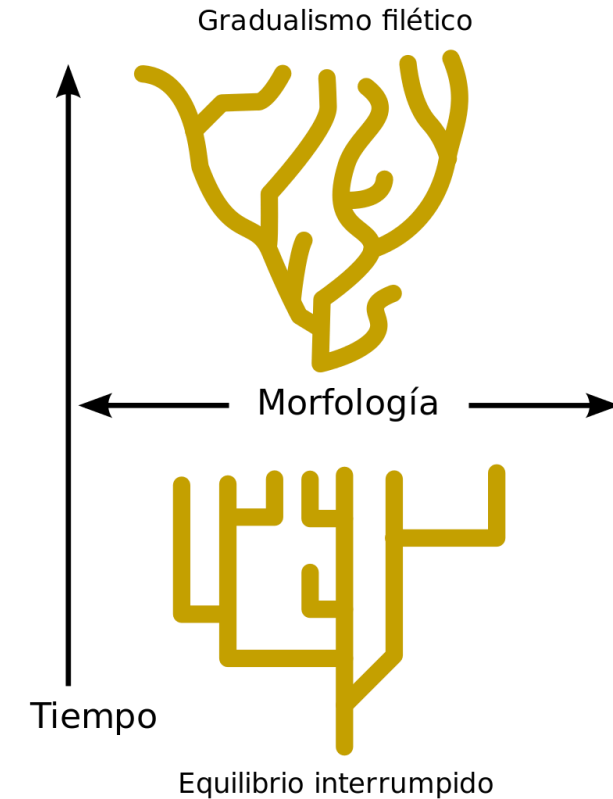


## Equilibrio interrumpido o puntuado (modelo rectangular).

El **concepto de equilibrio** puntuado se describió en detalle en [Eldredge y Gould \(1972\)](#), donde se acuñó el término, aunque aspectos importantes de la idea se desarrollaron por primera vez en [Eldredge \(1971\)](#).

Los ejemplos paradigmáticos de equilibrios puntuados provienen de las propias investigaciones de Eldredge y Gould sobre trilobites del género *Phacops* y caracoles de las Bermudas del género *Poecilozonites*.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



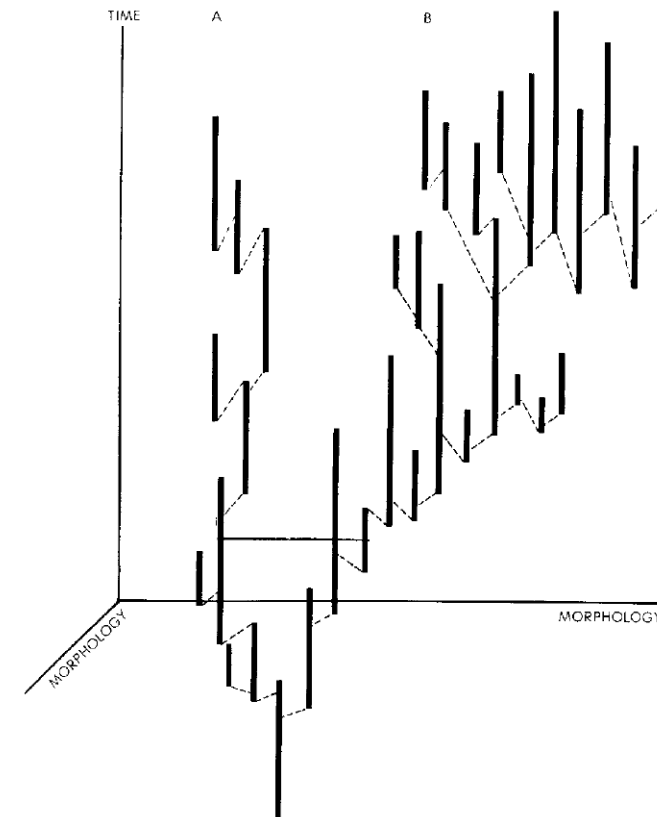


## Equilibrio interrumpido o puntuado (modelo rectangular).

El **concepto de equilibrio** puntuado se describió en detalle en [Eldredge y Gould \(1972\)](#), donde se acuñó el término, aunque aspectos importantes de la idea se desarrollaron por primera vez en [Eldredge \(1971\)](#).

Los ejemplos paradigmáticos de equilibrios puntuados provienen de las propias investigaciones de Eldredge y Gould sobre trilobites del género *Phacops* y caracoles de las Bermudas del género *Poecilozonites*.

[Eldredge y Gould \(1972\)](#)



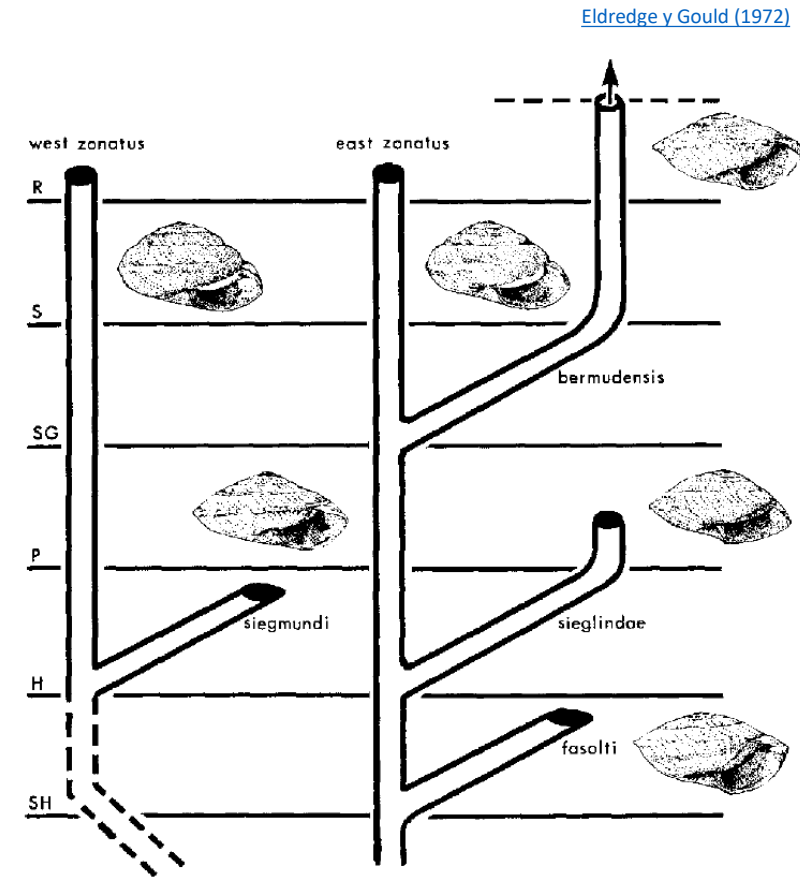




## Equilibrio interrumpido o puntuado (modelo rectangular).

El **concepto de equilibrio** puntuado se describió en detalle en [Eldredge y Gould \(1972\)](#), donde se acuñó el término, aunque aspectos importantes de la idea se desarrollaron por primera vez en [Eldredge \(1971\)](#).

Los **ejemplos paradigmáticos** de equilibrios puntuados provienen de las propias investigaciones de **Eldredge y Gould** sobre trilobites del género *Phacops* y caracoles de las Bermudas del género *Poecilozonites*.





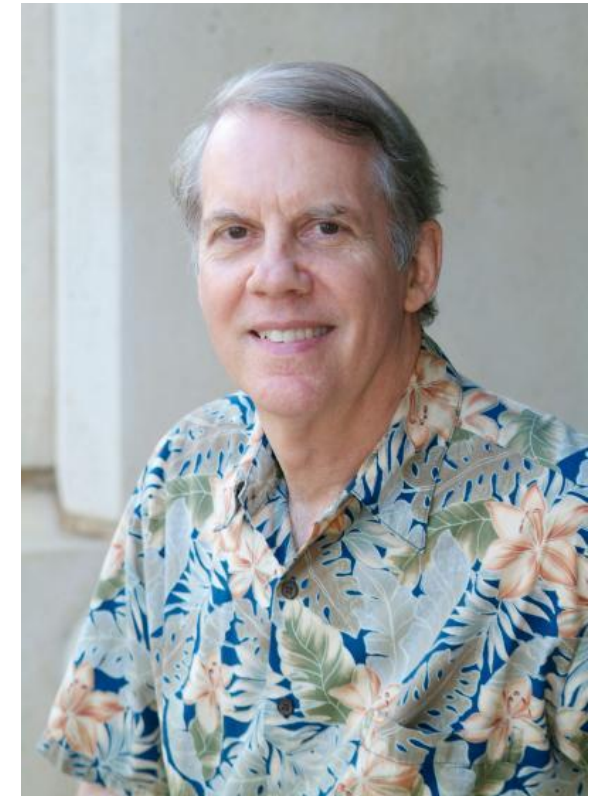
## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

Muchas **pruebas posteriores** de equilibrios puntuados se centraron en documentar la evidencia de estasis dentro de las especies, en **bivalvos, briozoos, braquiópodos**, etc. (Ver [Eldredge et al., 2005](#) para una revisión detallada).

El paleontólogo estadounidense [Steven M. Stanley \(1975\)](#) propone en **cuatro planteamientos** para testar el equilibrio puntuado:

1. La prueba de la radiación adaptativa.
2. La prueba de los berberechos pontienses.
3. La prueba de los fósiles vivientes.
4. La prueba del tiempo de generación.

Steven M. Stanley. Crédito imagen: [@ UH Manoa](#)





## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

Steven M. Stanley. Crédito imagen: [@ UH Manoa](#)

### La prueba de la radiación adaptativa ([Stanley, 1975](#)).

En una radiación se producen taxones supraespecíficos (diversidad y disparidad) en un tiempo breve (entre 10 y 30 ma).



En términos de modelo diagonal, de una especie se pasa a otra e implica que la duración de cada especie ha de ser breve.



Muchos linajes tienen duraciones de 2 ma o más.



## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

Steven M. Stanley. Crédito imagen: [@ UH Manoa](#)

### La prueba de la radiación adaptativa ([Stanley, 1975](#)).

En una radiación se producen taxones supraespecíficos (diversidad y disparidad) en un tiempo breve (entre 10 y 30 ma).



En términos de modelo diagonal, de una especie se pasa a otra e implica que la duración de cada especie ha de ser breve.



Muchos linajes tienen duraciones de 2 ma o más.



## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

Steven M. Stanley. Crédito imagen: [@ UH Manoa](#)

### La prueba de la radiación adaptativa ([Stanley, 1975](#)).

En una radiación se producen taxones supraespecíficos (diversidad y disparidad) en un tiempo breve (entre 10 y 30 ma).



En términos de modelo diagonal, de una especie se pasa a otra e implica que la duración de cada especie ha de ser breve.



Muchos linajes tienen duraciones de 2 ma o más.



## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

### La prueba de la radiación adaptativa ([Stanley, 1975](#)).

Los mamíferos del Eoceno inferior del Big Horn Basin (Wyoming)

Longevidades altas (> 2 Ma) y formas que se creyó que intergradaban en el tiempo; luego se vio que solapaban.

Gran continuidad de registros (cada 10 m; 10 m representaría del orden de unos 40.000 a 70.000 años)

La evolución de los mamíferos no se produjo tanto por gradualismo filético sino concentrada en episodios de rápido cambio.

[Stanley \(1982\)](#)







## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

### La prueba de los berberechos pontienses ([Stanley, 1975](#)).

En el Mioceno superior (antiguamente denominado Pontiense) se produce un “mar” de baja salinidad en lo que ahora es el Caspio.



Especiación alopátrida -> una nueva familia –Limnocardiidae – cinco subfamilias y 30 nuevos géneros, con una gran disparidad. Los cambios se concentraron en los eventos de especiación.



El antepasado común de Limnocardiidae fue *Cerastoderma* que permaneció en el Atlántico desde el Oligoceno superior con flujo genético entre poblaciones, una condición básica para el gradualismo filético, pero se dio poco cambio y a penas hubo especiación.



## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

### La prueba de los berberechos pontienses ([Stanley, 1975](#)).

En el Mioceno superior (antiguamente denominado Pontiense) se produce un “mar” de baja salinidad en lo que ahora es el Caspio.



Especiación alopátrida -> una nueva familia –Limnocardiidae – cinco subfamilias y 30 nuevos géneros, con una gran disparidad. Los cambios se concentraron en los eventos de especiación.



El antepasado común de Limnocardiidae fue *Cerastoderma* que permaneció en el Atlántico desde el Oligoceno superior con flujo genético entre poblaciones, una condición básica para el gradualismo filético, pero se dio poco cambio y a penas hubo especiación.



## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

### La prueba de los berberechos pontienses ([Stanley, 1975](#)).

En el Mioceno superior (antiguamente denominado Pontiense) se produce un “mar” de baja salinidad en lo que ahora es el Caspio.



Especiación alopátrida -> una nueva familia –Limnocardiidae – cinco subfamilias y 30 nuevos géneros, con una gran disparidad. Los cambios se concentraron en los eventos de especiación.



El antepasado común de Limnocardiidae fue *Cerastoderma* que permaneció en el Atlántico desde el Oligoceno superior con flujo genético entre poblaciones, una condición básica para el gradualismo filético, pero se dio poco cambio y a penas hubo especiación.



## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

### La prueba de los fósiles vivientes ([Stanley, 1975](#)).

Bajo modelo rectangular, grupos con baja diversidad durante largos periodos han de mostrar poco cambio evolutivo (fósiles vivientes, nombre dado por Darwin).

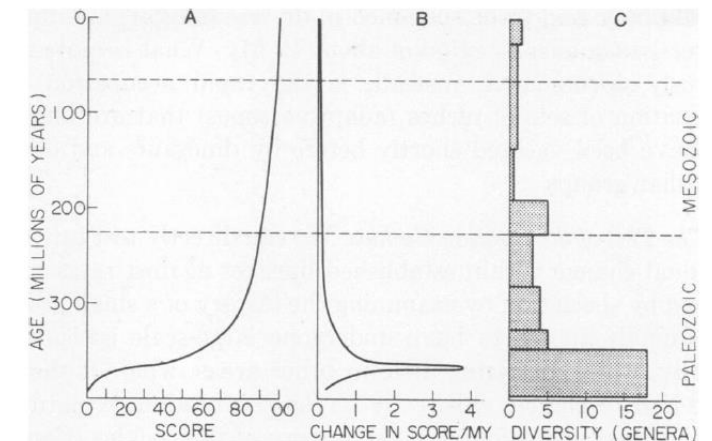


Bajo el modelo gradualista, desde esa perspectiva de tasa de evolución constante, no tienen explicación.



Los planes corporales sólo cambiaron en los tiempos de diversificación (especiación) rápida.

[Stanley \(1982\)](#)





## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

### La prueba de los fósiles vivientes ([Stanley, 1975](#)).

Bajo modelo rectangular, grupos con baja diversidad durante largos periodos han de mostrar poco cambio evolutivo (fósiles vivientes, nombre dado por Darwin).

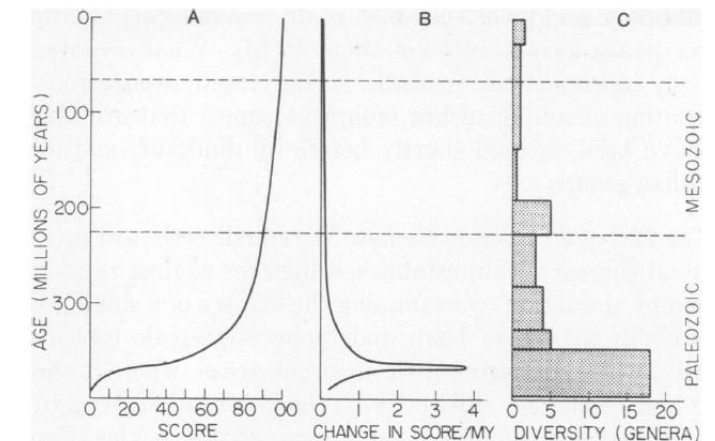


Bajo el modelo gradualista, desde esa perspectiva de tasa de evolución constante, no tienen explicación.



Los planes corporales sólo cambiaron en los tiempos de diversificación (especiación) rápida.

[Stanley \(1982\)](#)





## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

### La prueba de los fósiles vivientes ([Stanley, 1975](#)).

Bajo modelo rectangular, grupos con baja diversidad durante largos periodos han de mostrar poco cambio evolutivo (fósiles vivientes, nombre dado por Darwin).

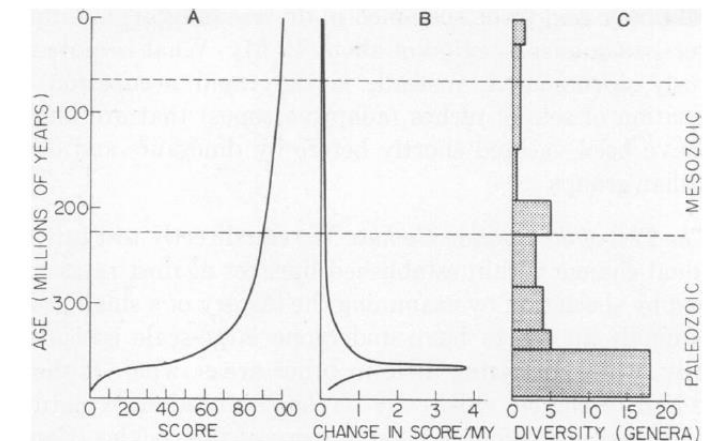


Bajo el modelo gradualista, desde esa perspectiva de tasa de evolución constante, no tienen explicación.



Los planes corporales sólo cambiaron en los tiempos de diversificación (especiación) rápida.

[Stanley \(1982\)](#)







## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

### La prueba del tiempo de generación ([Stanley, 1975](#)).

El tiempo de generación debería correlacionarse con la tasa de evolución dentro de una especie bajo el modelo gradualista.



Ello sería así a causa de que cada generación representaría un evento único de selección natural.



Se ha visto que tal correlación no existe y que esto sería un fallo del modelo gradualista.



La hipótesis alternativa: la especiación concentra una parte sustancial del cambio. Por este motivo, la tasa de evolución se habría de correlacionar con parámetros relacionados con la especiación y no con el tiempo de generación.



## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

### La prueba del tiempo de generación ([Stanley, 1975](#)).

El tiempo de generación debería correlacionarse con la tasa de evolución dentro de una especie bajo el modelo gradualista.



Ello sería así a causa de que cada generación representaría un evento único de selección natural.



Se ha visto que tal correlación no existe y que esto sería un fallo del modelo gradualista.



La hipótesis alternativa: la especiación concentra una parte sustancial del cambio. Por este motivo, la tasa de evolución se habría de correlacionar con parámetros relacionados con la especiación y no con el tiempo de generación.



## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

### La prueba del tiempo de generación ([Stanley, 1975](#)).

El tiempo de generación debería correlacionarse con la tasa de evolución dentro de una especie bajo el modelo gradualista.



Ello sería así a causa de que cada generación representaría un evento único de selección natural.



Se ha visto que tal correlación no existe y que esto sería un fallo del modelo gradualista.



La hipótesis alternativa: la especiación concentra una parte sustancial del cambio. Por este motivo, la tasa de evolución se habría de correlacionar con parámetros relacionados con la especiación y no con el tiempo de generación.



## Estudios posteriores (los planteamientos de Stanley)

### La prueba del tiempo de generación ([Stanley, 1975](#)).

El tiempo de generación debería correlacionarse con la tasa de evolución dentro de una especie bajo el modelo gradualista.



Ello sería así a causa de que cada generación representaría un evento único de selección natural.



Se ha visto que tal correlación no existe y que esto sería un fallo del modelo gradualista.



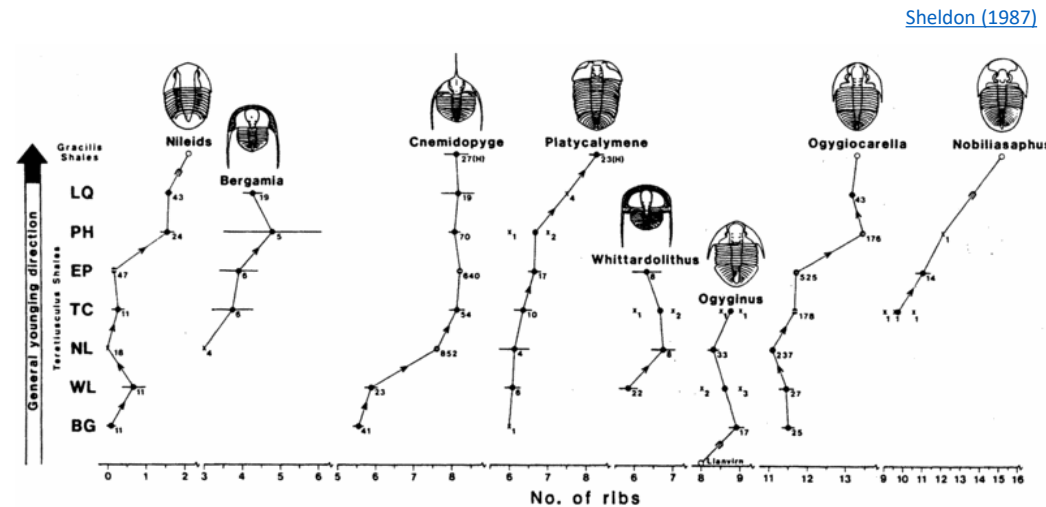
La hipótesis alternativa: la especiación concentra una parte sustancial del cambio. Por este motivo, la tasa de evolución se habría de correlacionar con parámetros relacionados con la especiación y no con el tiempo de generación.



## Desafíos a la estasis

Aunque en general la estasis parece ser un **patrón generalizado en el registro fósil**, hay **excepciones** que proporcionan evidencia de un **cambio gradual** más infrecuente.

Algunos de los casos más destacados de gradualismo provienen de foraminíferos fósiles, mamíferos fósiles de la cuenca Big Horn del oeste de los Estados Unidos y trabajos sobre los trilobites ordovícicos de Gales.





## Condiciones para testar el equilibrio puntuado.

Idealmente debe de satisfacer varios criterios ([Jackson & Cheetham, 1999](#)):

1. Registro continuo dado que los gaps pueden ocasionar una falsa apariencia de puntuacionismo.
2. Resolución estratigráfica suficiente.
3. Filogenias bien resueltas.
4. Control biogeográfico adecuado para valorar posible variación ecofenotípica.







## Condiciones para testar el equilibrio puntuado.

Idealmente debe de satisfacer varios criterios ([Jackson & Cheetham, 1999](#)):

1. Registro continuo dado que los gaps pueden ocasionar una falsa apariencia de puntuacionismo.
2. Resolución estratigráfica suficiente.
3. Filogenias bien resueltas.
4. Control biogeográfico adecuado para valorar posible variación ecofenotípica.





## Condiciones para testar el equilibrio puntuado.

Idealmente debe de satisfacer varios criterios ([Jackson & Cheetham, 1999](#)):

1. Registro continuo dado que los gaps pueden ocasionar una falsa apariencia de puntuacionismo.
2. Resolución estratigráfica suficiente.
3. Filogenias bien resueltas.
4. Control biogeográfico adecuado para valorar posible variación ecofenotípica.





## Condiciones para testar el equilibrio puntuado.

Idealmente debe de satisfacer varios criterios ([Jackson & Cheetham, 1999](#)):

1. Registro continuo dado que los gaps pueden ocasionar una falsa apariencia de puntuacionismo.
2. Resolución estratigráfica suficiente.
3. Filogenias bien resueltas.
4. Control biogeográfico adecuado para valorar posible variación ecofenotípica.





## Condiciones para testar el equilibrio puntuado.

Idealmente debe de satisfacer varios criterios ([Jackson & Cheetham, 1999](#)):

1. Registro continuo dado que los gaps pueden ocasionar una falsa apariencia de puntuacionismo.
2. Resolución estratigráfica suficiente.
3. Filogenias bien resueltas.
4. Control biogeográfico adecuado para valorar posible variación ecofenotípica.





## Implicaciones para la teoría de la evolución

Dos grandes implicaciones:

- La macroevolución implica típicamente cladogénesis en lugar de modificación anagenética de las poblaciones.
- Las especies se reconocen como entidades evolutivas en un nivel jerárquico superior lo que condujo a la formulación de la "selección de especies".

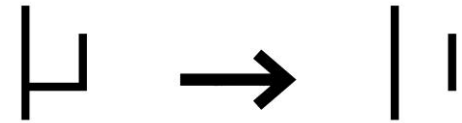




## Implicaciones para la teoría de la evolución

Dos grandes implicaciones:

- La macroevolución implica típicamente cladogénesis en lugar de modificación anagenética de las poblaciones.
- Las especies se reconocen como entidades evolutivas en un nivel jerárquico superior lo que condujo a la formulación de la "selección de especies".







## Antecedentes históricos.

Aunque los equilibrios puntuados eran una **idea novedosa**, Eldredge y Gould **prestaron mucha atención** a los trabajos de los científicos que les habían precedido, en particular, dos de los **arquitectos de la síntesis evolutiva**:

Asimilaron la lógica de **Simpson** de que los patrones de evolución conservados en el registro fósil deben ser tratados como reales, no como artefactos de un registro pobre.

Demostraron que el modelo de especiación alopátrica favorecido por **Mayr** en realidad debería producir equilibrios puntuados en lugar de un cambio gradual.

En realidad, la mayoría de los paleontólogos sabían durante décadas que la estasis estaba omnipresente en el registro, pero no fue hasta 1972 cuando Eldredge y Gould dignificaron esta idea.



## Antecedentes históricos.

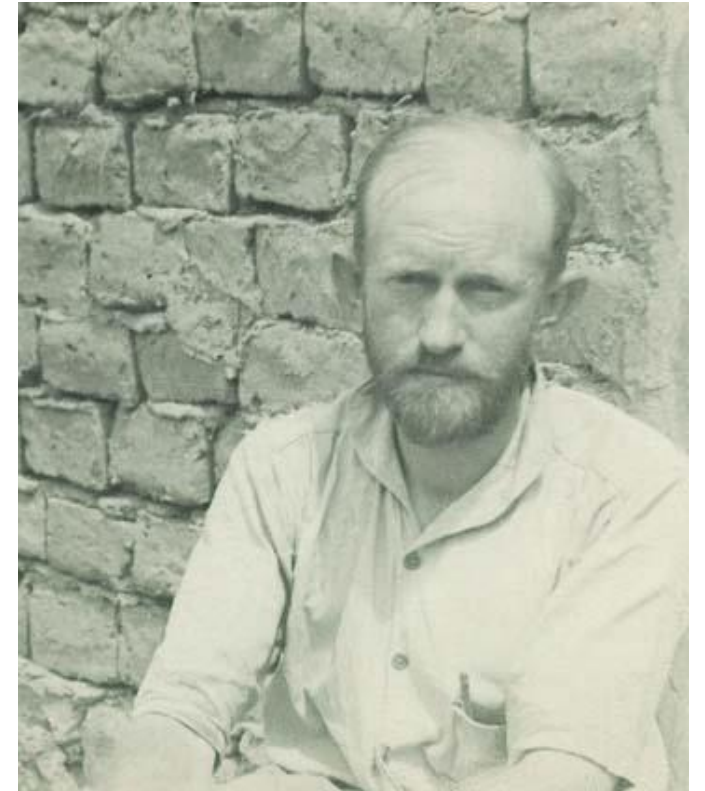
Aunque los equilibrios puntuados eran una **idea novedosa**, Eldredge y Gould **prestaron mucha atención** a los trabajos de los científicos que les habían precedido, en particular, dos de los **arquitectos de la síntesis evolutiva**:

Asimilaron la lógica de **Simpson** de que los patrones de evolución conservados en el registro fósil deben ser tratados como reales, no como artefactos de un registro pobre.

Demostraron que el modelo de especiación alopátrica favorecido por **Mayr** en realidad debería producir equilibrios puntuados en lugar de un cambio gradual.

En realidad, la mayoría de los paleontólogos sabían durante décadas que la estasis estaba omnipresente en el registro, pero no fue hasta 1972 cuando Eldredge y Gould dignificaron esta idea.

George Gaylord Simpson. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





## Antecedentes históricos.

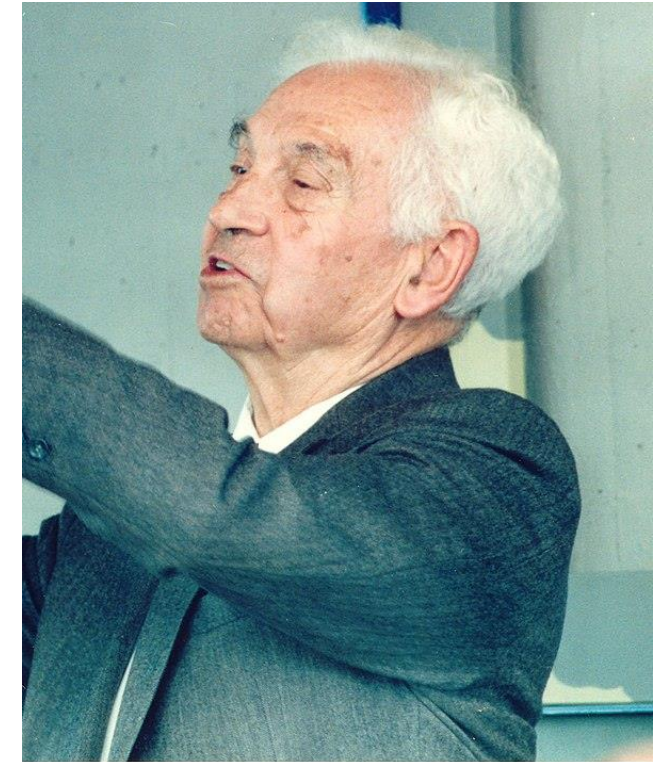
Aunque los equilibrios puntuados eran una **idea novedosa**, Eldredge y Gould **prestaron mucha atención** a los trabajos de los científicos que les habían precedido, en particular, dos de los **arquitectos de la síntesis evolutiva**:

Asimilaron la lógica de **Simpson** de que los patrones de evolución conservados en el registro fósil deben ser tratados como reales, no como artefactos de un registro pobre.

Demostraron que el modelo de especiación alopátrica favorecido por **Mayr** en realidad debería producir equilibrios puntuados en lugar de un cambio gradual.

En realidad, la mayoría de los paleontólogos sabían durante décadas que la estasis estaba omnipresente en el registro, pero no fue hasta 1972 cuando Eldredge y Gould dignificaron esta idea.

Ernst Mayr. Crédito imagen: [Creative Commons](#)





## Antecedentes históricos.

Aunque los equilibrios puntuados eran una **idea novedosa**, Eldredge y Gould **prestaron mucha atención** a los trabajos de los científicos que les habían precedido, en particular, dos de los **arquitectos de la síntesis evolutiva**:

Asimilaron la lógica de **Simpson** de que los patrones de evolución conservados en el registro fósil deben ser tratados como reales, no como artefactos de un registro pobre.

Demostraron que el modelo de especiación alopátrica favorecido por **Mayr** en realidad debería producir equilibrios puntuados en lugar de un cambio gradual.

En realidad, la mayoría de los paleontólogos sabían durante décadas que la estasis estaba omnipresente en el registro, pero no fue hasta 1972 cuando Eldredge y Gould dignificaron esta idea.



## Desacuerdos y controversias.

Dos controversias principales:

- Diferencias entre lo que los biólogos y los paleontólogos entendían por "**cambio rápido**".
- Hubo cierto desacuerdo sobre cómo debería **definirse la estasis**. Algunos que cuestionaron el equilibrio puntuado sostuvieron que cualquier cantidad de cambio dentro del linaje de una especie a lo largo del tiempo era suficiente para descalificar un ejemplo particular como evidencia de estasis. Otros argumentaron que la prueba principal para la estasis debería ser la ausencia de cambio neto.



## Mecanismos de estasis (Ver [Eldredge et al., 2005](#)).

- **Restricciones de desarrollo y genéticas** (actúan canalizando y restringiendo la cantidad y el tipo de cambio morfológico que puede ocurrir).
- **Seguimiento del hábitat** (dispersión hacia territorios con mejores entornos ecológicos como respuesta de las especies al cambio ambiental).
- **Selección estabilizadora** (los fenotipos intermedios son más aptos que los extremos).
- **Flujo genético en grandes poblaciones** (enmascara la acumulación de cambio en poblaciones locales).
- **Selección actuando en direcciones distintas en diferentes poblaciones** (generando cambios que al sumarse se cancelan).





## El papel de la regulación y movilización de elementos transponibles.

Una serie de mecanismos genéticos y epigenéticos se han propuesto como base del equilibrio interrumpido (Ver [Casanova & Konkel, 2020](#); [Davidson, 2010](#); [Oliver & Greene, 2011](#); [Zeh et al. 2009](#)).

Diferentes mecanismos reguladores epigenéticos (interferencia de ARN, metilación de ADN y modificaciones de histonas) mantienen la estasis al suprimir la movilización de elementos transponibles (TE). Sin embargo, el estrés fisiológico, puede irrumpir la regulación y desencadenar la movilización de TE.

La actividad e inactividad episódica de TE, junto con la supervivencia diferencial de los linajes, sugiere una explicación para el equilibrio puntuado, la estasis evolutiva, los linajes “prolíficos” y las radiaciones adaptativas, todos encontrados en el registro fósil, y para las 'especies fósiles' existentes (hipótesis TE-Thrust).



## El papel de la regulación y movilización de elementos transponibles.

Una serie de mecanismos genéticos y epigenéticos se han propuesto como base del equilibrio interrumpido (Ver [Casanova & Konkel, 2020](#); [Davidson, 2010](#); [Oliver & Greene, 2011](#); [Zeh et al. 2009](#)).

Diferentes mecanismos reguladores epigenéticos (interferencia de ARN, metilación de ADN y modificaciones de histonas) mantienen la estasis al suprimir la movilización de elementos transponibles (TE). Sin embargo, el estrés fisiológico, puede irrumpir la regulación y desencadenar la movilización de TE.

La actividad e inactividad episódica de TE, junto con la supervivencia diferencial de los linajes, sugiere una explicación para el equilibrio puntuado, la estasis evolutiva, los linajes “prolíficos” y las radiaciones adaptativas, todos encontrados en el registro fósil, y para las 'especies fósiles' existentes (hipótesis TE-Thrust).



## El papel de la regulación y movilización de elementos transponibles.

Una serie de mecanismos genéticos y epigenéticos se han propuesto como base del equilibrio interrumpido (Ver [Casanova & Konkel, 2020](#); [Davidson, 2010](#); [Oliver & Greene, 2011](#); [Zeh et al. 2009](#)).

Diferentes mecanismos reguladores epigenéticos (interferencia de ARN, metilación de ADN y modificaciones de histonas) mantienen la estasis al suprimir la movilización de elementos transponibles (TE). Sin embargo, el estrés fisiológico, puede irrumpir la regulación y desencadenar la movilización de TE.

La actividad e inactividad episódica de TE, junto con la supervivencia diferencial de los linajes, sugiere una explicación para el equilibrio puntuado, la estasis evolutiva, los linajes “prolíficos” y las radiaciones adaptativas, todos encontrados en el registro fósil, y para las 'especies fósiles' existentes (hipótesis TE-Thrust).



## 3.3. Pautas evolutivas



## ¿Cómo se manifiesta la macroevolución?

Los procesos macroevolutivos se manifiestan esencialmente en una serie de cambios reunidos bajo el término de **pautas evolutivas**:

- Tendencias evolutivas o segregación aleatoria de aspectos morfológicos, con oscilaciones sin dirección.
- Diversificación taxonómica.
- Divergencia morfológica (o disparidad).
- Reemplazamiento ecológico.
- Convergencia, paralelismo y evolución iterativa.



## ¿Cómo se manifiesta la macroevolución?

Los procesos macroevolutivos se manifiestan esencialmente en una serie de cambios reunidos bajo el término de **pautas evolutivas**:

- Tendencias evolutivas o segregación aleatoria de aspectos morfológicos, con oscilaciones sin dirección.
- Diversificación taxonómica.
- Divergencia morfológica (o disparidad).
- Reemplazamiento ecológico.
- Convergencia, paralelismo y evolución iterativa.





## ¿Cómo se manifiesta la macroevolución?

Los procesos macroevolutivos se manifiestan esencialmente en una serie de cambios reunidos bajo el término de **pautas evolutivas**:

- Tendencias evolutivas o segregación aleatoria de aspectos morfológicos, con oscilaciones sin dirección.
- Diversificación taxonómica.
- Divergencia morfológica (o disparidad).
- Reemplazamiento ecológico.
- Convergencia, paralelismo y evolución iterativa.



## ¿Cómo se manifiesta la macroevolución?

Los procesos macroevolutivos se manifiestan esencialmente en una serie de cambios reunidos bajo el término de **pautas evolutivas**:

- Tendencias evolutivas o segregación aleatoria de aspectos morfológicos, con oscilaciones sin dirección.
- Diversificación taxonómica.
- Divergencia morfológica (o disparidad).
- Reemplazamiento ecológico.
- Convergencia, paralelismo y evolución iterativa.



## ¿Cómo se manifiesta la macroevolución?

Los procesos macroevolutivos se manifiestan esencialmente en una serie de cambios reunidos bajo el término de **pautas evolutivas**:

- Tendencias evolutivas o segregación aleatoria de aspectos morfológicos, con oscilaciones sin dirección.
- Diversificación taxonómica.
- Divergencia morfológica (o disparidad).
- Reemplazamiento ecológico.
- Convergencia, paralelismo y evolución iterativa.



## ¿Cómo se manifiesta la macroevolución?

Los procesos macroevolutivos se manifiestan esencialmente en una serie de cambios reunidos bajo el término de **pautas evolutivas**:

- Tendencias evolutivas o segregación aleatoria de aspectos morfológicos, con oscilaciones sin dirección.
- Diversificación taxonómica.
- Divergencia morfológica (o disparidad).
- Reemplazamiento ecológico.
- Convergencia, paralelismo y evolución iterativa.



## Tendencias evolutivas.

Las **tendencias evolutivas** pueden definirse en términos generales como patrones identificables en los que la evolución general de un rasgo se produce en una dirección determinada dentro de un clado durante un período prolongado de tiempo.



Es, pues, un concepto estadístico.



Este carácter estadístico se opone a la ortogénesis.

Ver [Gregory \(2008\)](#)



## Tendencias evolutivas.

Las **tendencias evolutivas** pueden definirse en términos generales como patrones identificables en los que la evolución general de un rasgo se produce en una dirección determinada dentro de un clado durante un período prolongado de tiempo.



Es, pues, un concepto estadístico.



Este carácter estadístico se opone a la ortogénesis.

Ver [Gregory \(2008\)](#)





## Tendencias evolutivas.

Las **tendencias evolutivas** pueden definirse en términos generales como patrones identificables en los que la evolución general de un rasgo se produce en una dirección determinada dentro de un clado durante un período prolongado de tiempo.



Es, pues, un concepto estadístico.



Este carácter estadístico se opone a la ortogénesis.

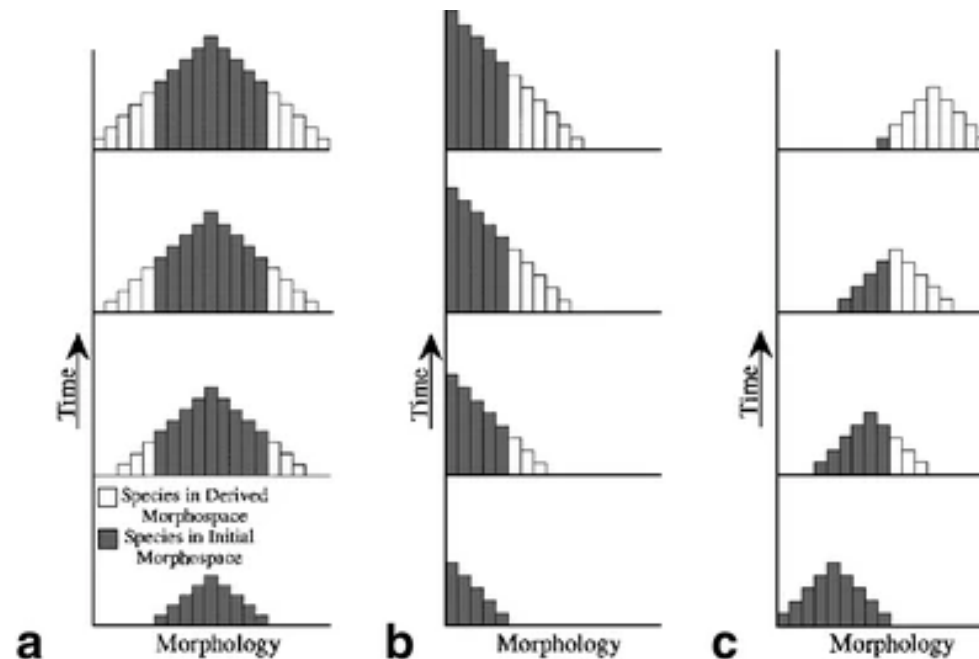
Ver [Gregory \(2008\)](#)



## Tendencias evolutivas.

Las tendencias evolutivas representan **cambios direccionales en el valor promedio de una característica** determinada, como el tamaño del cuerpo o alguna medida de complejidad entre las especies y sus descendientes durante períodos prolongados de tiempo.

[Gregory \(2008\)](#)





## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

Se han postulado muchas **tendencias generales para caracterizar la historia de la vida**. Tendencias potenciales a gran escala se han propuesto se han propuesto para al menos **ocho rasgos**: entropía, intensidad energética, versatilidad evolutiva, profundidad de desarrollo, profundidad estructural, adaptabilidad, tamaño y complejidad.

**¿Hay una tendencia real?**

**¿Local o global?**

**¿Con ramificación o sin ramificación?**

**¿Qué explica la tendencia? Dinámica, Causas y Bases.**



## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Hay una tendencia real?

No se puede suponer que existan tendencias, sino que deben demostrarse empíricamente, sin importar cuán intuitiva pueda parecer su ocurrencia.



## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Local o global?

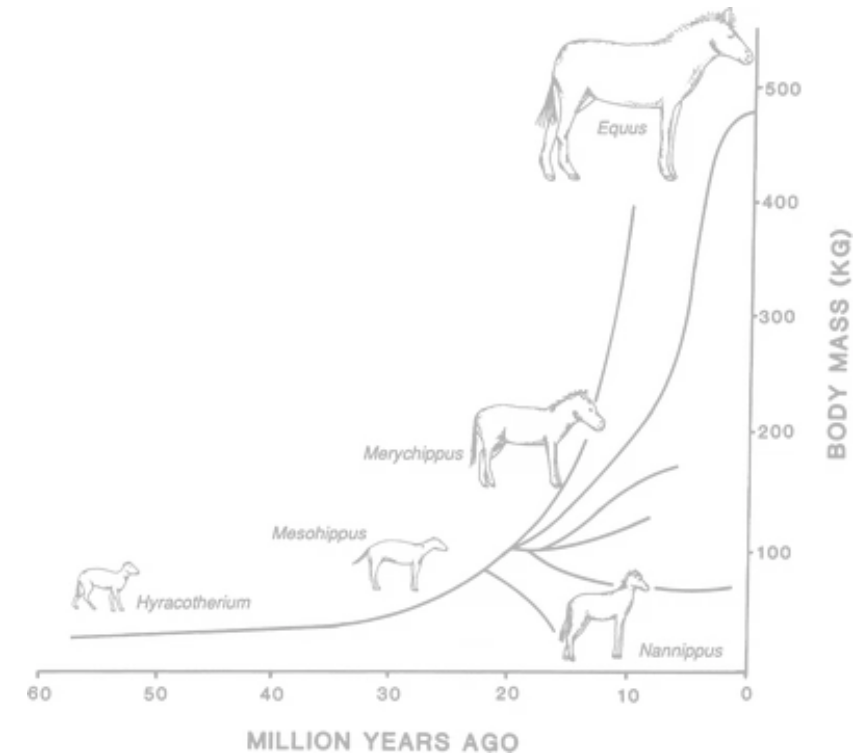
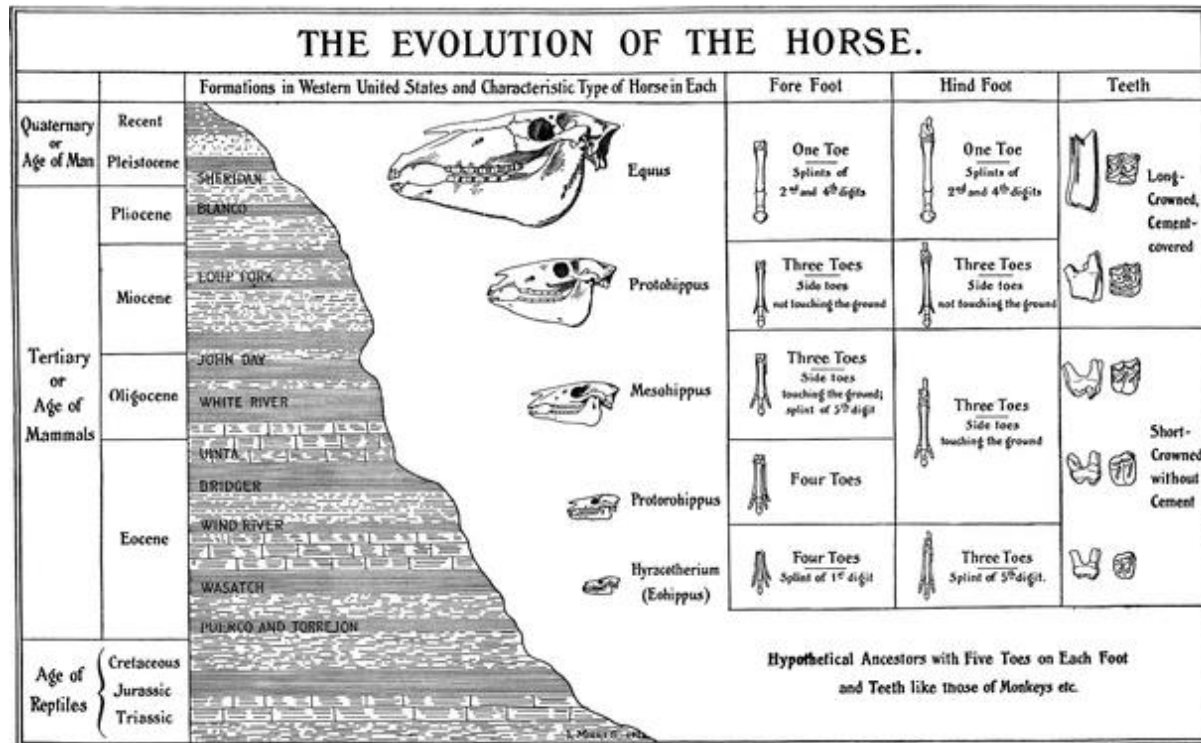
Es útil determinar si la tendencia es “global” taxonómicamente o temporalmente, o si es sólo “local” en el ámbito taxonómico o temporal.



## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

¿Local o global? La regla de Cope y la evolución de los caballos.

[Gregory \(2008\)](#)



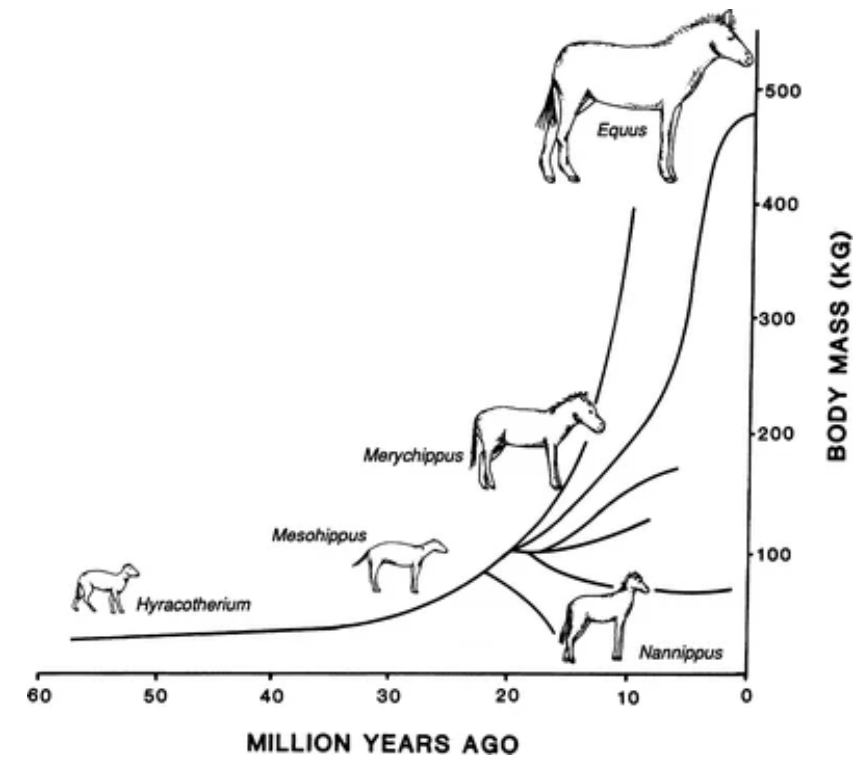
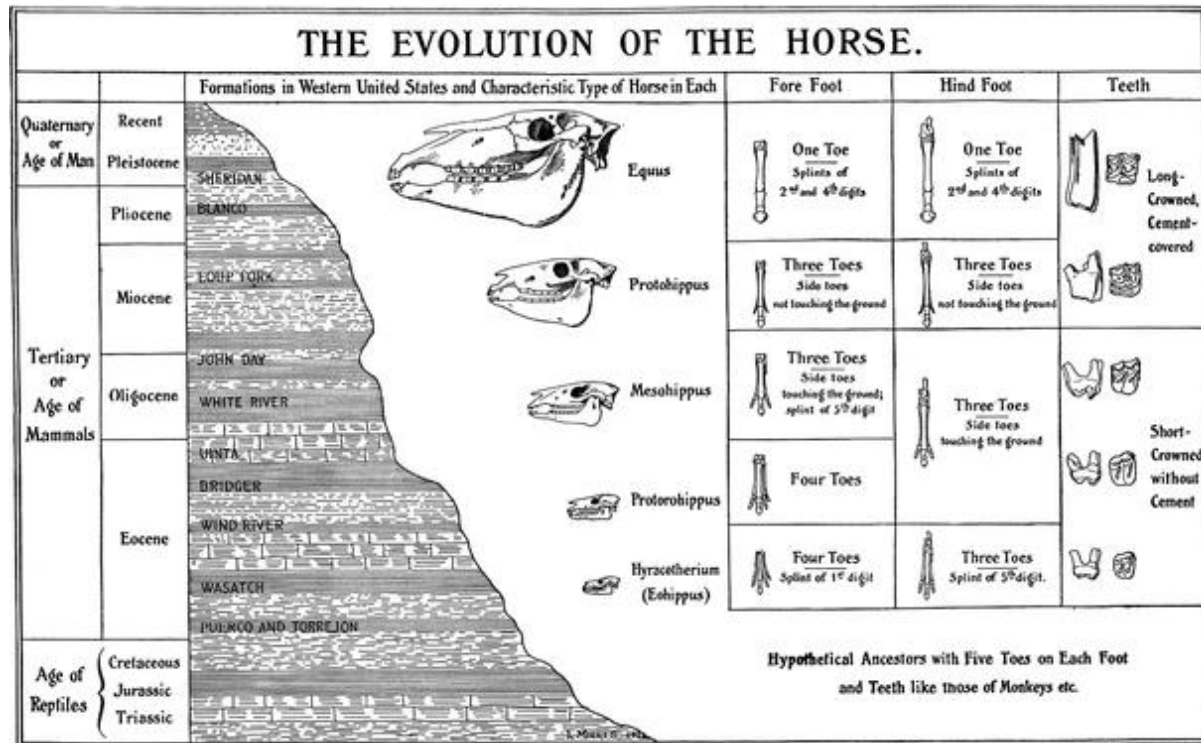




## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

¿Local o global? La regla de Cope y la evolución de los caballos.

[Gregory \(2008\)](#)





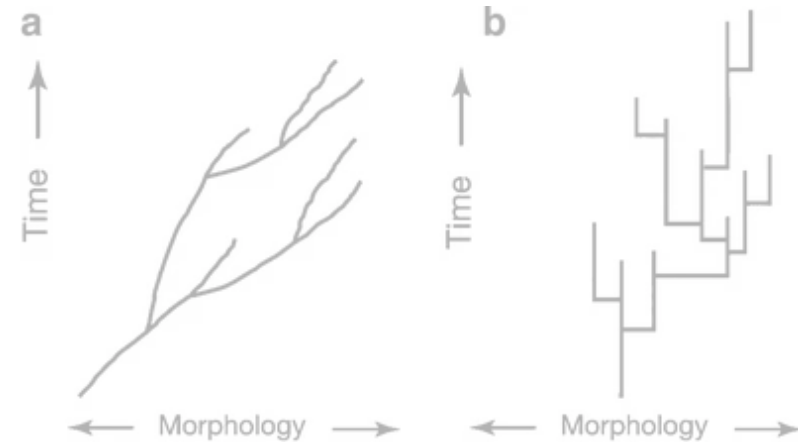
## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Tendencia por anagénesis o cladogénesis?

Es importante conocer si la mayor parte del cambio de dirección se ha producido de forma consistente dentro de linajes únicos (anagénesis) o si la tendencia ha sido generada por procesos que implican una ramificación significativa para formar nuevas especies hijas (cladogénesis).

Tendencia por anagénesis -> Factores adaptativos que operan dentro de las poblaciones.

Tendencia por cladogénesis -> Factores que no involucra adaptación a nivel de población.





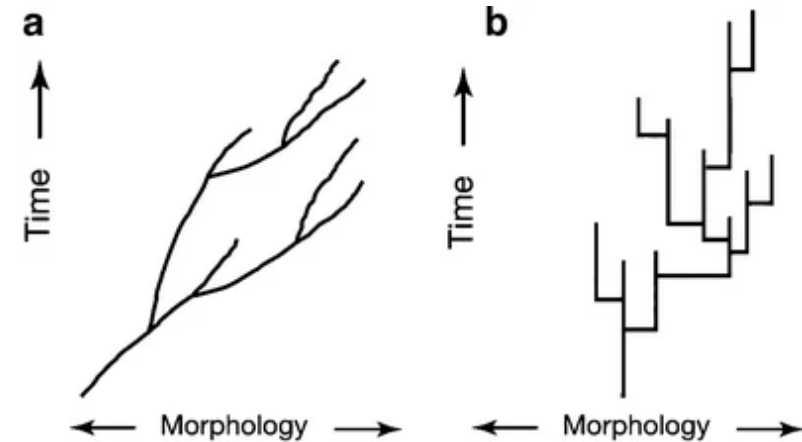
## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Tendencia por anagénesis o cladogénesis?

Es importante conocer si la mayor parte del cambio de dirección se ha producido de forma consistente dentro de linajes únicos (anagénesis) o si la tendencia ha sido generada por procesos que implican una ramificación significativa para formar nuevas especies hijas (cladogénesis).

Tendencia por anagénesis -> Factores adaptativos que operan dentro de las poblaciones.

Tendencia por cladogénesis -> Factores que no involucra adaptación a nivel de población.





## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Qué explica la tendencia? Dinámica, Causas y Bases

Se pueden investigar las razones de la tendencia desde perspectivas centradas en varios niveles de explicación de especificidad creciente:



## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Qué explica la tendencia? Dinámica, Causas y Bases

Se pueden investigar las razones de la tendencia desde perspectivas centradas en varios niveles de explicación de especificidad creciente:

**1. Dinámica.** Las características de los cambios entre los linajes componentes o en escalas de tiempo más pequeñas que subyacen a una tendencia a gran escala. Si la dinámica ocurre consistentemente en una dirección, entonces la tendencia es impulsada, mientras que si la dinámica varía, entonces la tendencia es pasiva.

Ejemplo: Una tendencia impulsada en la que las especies descendientes tienen consistentemente cuerpos más grandes en promedio que sus ancestros, o una tendencia pasiva en la que los linajes comienzan con un tamaño pequeño, de modo que un aumento acotado en la varianza da como resultado un aumento en el tamaño promedio.



## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Qué explica la tendencia? Dinámica, Causas y Bases

Se pueden investigar las razones de la tendencia desde perspectivas centradas en varios niveles de explicación de especificidad creciente:

**1. Dinámica.** Las características de los cambios entre los linajes componentes o en escalas de tiempo más pequeñas que subyacen a una tendencia a gran escala. Si la dinámica ocurre consistentemente en una dirección, entonces la tendencia es impulsada, mientras que si la dinámica varía, entonces la tendencia es pasiva.

Ejemplo: Una tendencia impulsada en la que las especies descendientes tienen consistentemente cuerpos más grandes en promedio que sus ancestros, o una tendencia pasiva en la que los linajes comienzan con un tamaño pequeño, de modo que un aumento acotado en la varianza da como resultado un aumento en el tamaño promedio.





## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Qué explica la tendencia? Dinámica, Causas y Bases

Se pueden investigar las razones de la tendencia desde perspectivas centradas en varios niveles de explicación de especificidad creciente:

**2. Causas.** La(s) causa(s) de la dinámica que genera las tendencias.

Ejemplo: Una tendencia impulsada causada por la selección natural que opera entre individuos, o una tendencia pasiva que resulta de una restricción de desarrollo que limita el cambio en una dirección.



## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Qué explica la tendencia? Dinámica, Causas y Bases

Se pueden investigar las razones de la tendencia desde perspectivas centradas en varios niveles de explicación de especificidad creciente:

**2. Causas.** La(s) causa(s) de la dinámica que genera las tendencias.

Ejemplo: Una tendencia impulsada causada por la selección natural que opera entre individuos, o una tendencia pasiva que resulta de una restricción de desarrollo que limita el cambio en una dirección.



## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Qué explica la tendencia? Dinámica, Causas y Bases

Se pueden investigar las razones de la tendencia desde perspectivas centradas en varios niveles de explicación de especificidad creciente:

**3. Bases.** La base subyacente específica (o bases) para la(s) causa(s) de la dinámica de la tendencia.

Ejemplo: Selección natural para un tamaño corporal más grande sobre la base de que los individuos más grandes son depredadores más efectivos o adquieren mejores territorios en relación con los individuos más pequeños, o restricciones de desarrollo relacionadas con limitaciones en la función de los órganos en tamaños muy pequeños.



## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Qué explica la tendencia? Dinámica, Causas y Bases

Se pueden investigar las razones de la tendencia desde perspectivas centradas en varios niveles de explicación de especificidad creciente:

**3. Bases.** La base subyacente específica (o bases) para la(s) causa(s) de la dinámica de la tendencia.

Ejemplo: Selección natural para un tamaño corporal más grande sobre la base de que los individuos más grandes son depredadores más efectivos o adquieren mejores territorios en relación con los individuos más pequeños, o restricciones de desarrollo relacionadas con limitaciones en la función de los órganos en tamaños muy pequeños.



## Cuestiones sobre tendencias evolutivas.

### ¿Qué explica la tendencia? Dinámica, Causas y Bases

Se pueden investigar las razones de la tendencia desde perspectivas centradas en varios niveles de explicación de especificidad creciente:

Varios factores pueden estar en juego en cada uno de estos niveles y puede que lo hagan en diferentes momentos de la historia evolutiva de un grupo.



## Dinámica de tendencias: tendencias impulsadas vs tendencias pasivas.

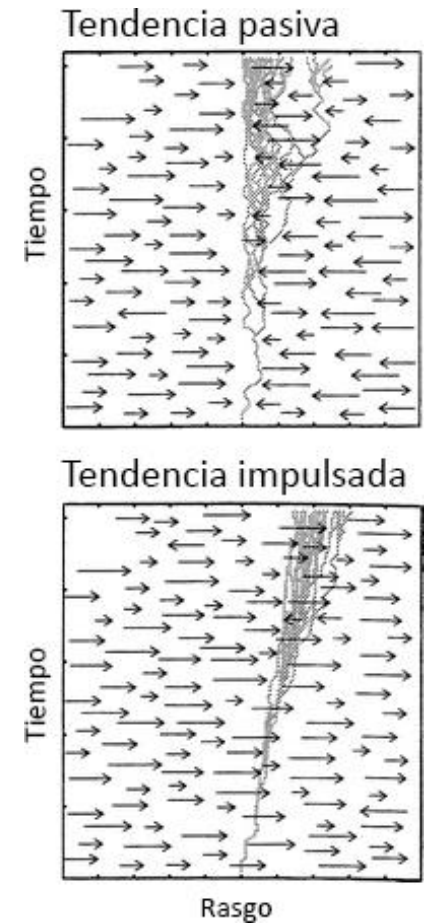
### Qué son y por qué son importantes

En términos técnicos, las tendencias impulsadas son aquellas en las que la dinámica subyacente es homogénea, mientras que las tendencias pasivas resultan de dinámicas que son al menos localmente heterogéneas.

En términos más simples, la dinámica de las tendencias impulsadas ocurre principalmente en una dirección y se aplica a la mayoría de los linajes componentes, mientras que las tendencias pasivas son el resultado neto de dinámicas complejas que operan en diferentes direcciones en diferentes linajes o en diferentes momentos.

Las tendencias evolutivas pasivas pueden representar aumentos en la diversidad general entre los linajes componentes a lo largo del tiempo, pero una en la que la expansión se limita a una sola dirección.

[Gregory \(2008\)](#)







## Dinámica de tendencias: tendencias impulsadas vs tendencias pasivas

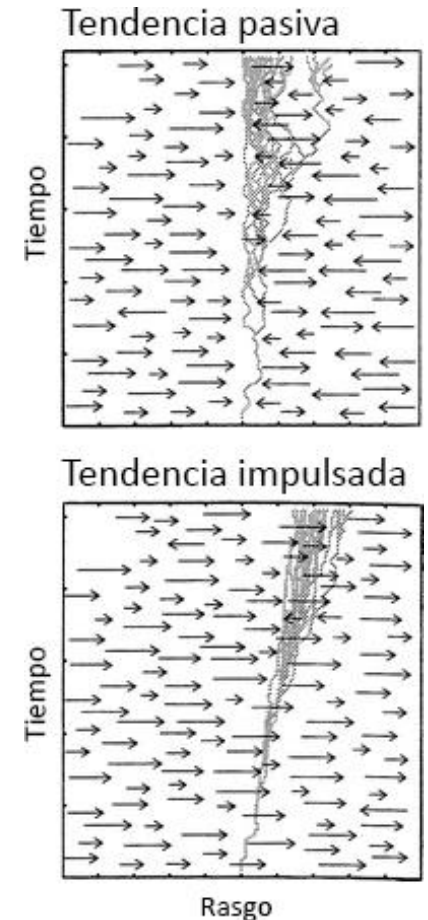
### Qué son y por qué son importantes

En términos técnicos, las tendencias impulsadas son aquellas en las que la dinámica subyacente es homogénea, mientras que las tendencias pasivas resultan de dinámicas que son al menos localmente heterogéneas.

En términos más simples, la dinámica de las tendencias impulsadas ocurre principalmente en una dirección y se aplica a la mayoría de los linajes componentes, mientras que las tendencias pasivas son el resultado neto de dinámicas complejas que operan en diferentes direcciones en diferentes linajes o en diferentes momentos.

Las tendencias evolutivas pasivas pueden representar aumentos en la diversidad general entre los linajes componentes a lo largo del tiempo, pero una en la que la expansión se limita a una sola dirección.

[Gregory \(2008\)](#)





## Dinámica de tendencias: tendencias impulsadas vs tendencias pasivas.

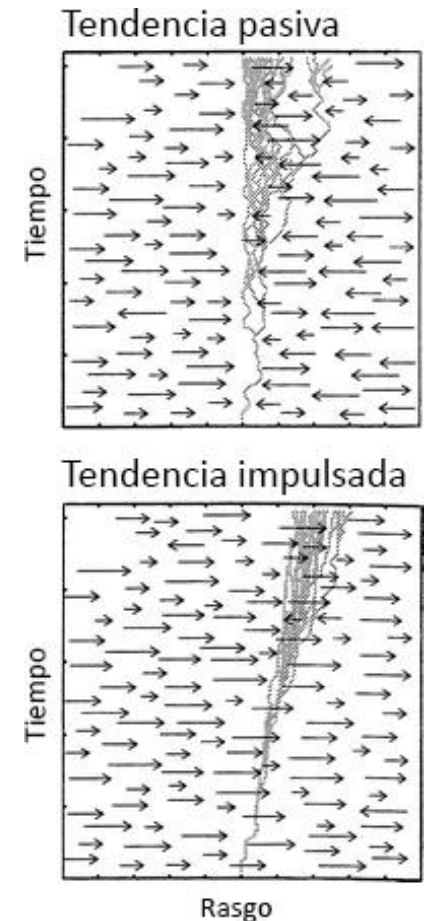
### Qué son y por qué son importantes

En términos técnicos, las tendencias impulsadas son aquellas en las que la dinámica subyacente es homogénea, mientras que las tendencias pasivas resultan de dinámicas que son al menos localmente heterogéneas.

En términos más simples, la dinámica de las tendencias impulsadas ocurre principalmente en una dirección y se aplica a la mayoría de los linajes componentes, mientras que las tendencias pasivas son el resultado neto de dinámicas complejas que operan en diferentes direcciones en diferentes linajes o en diferentes momentos.

Las tendencias evolutivas pasivas pueden representar aumentos en la diversidad general entre los linajes componentes a lo largo del tiempo, pero donde la expansión se limita a una sola dirección.

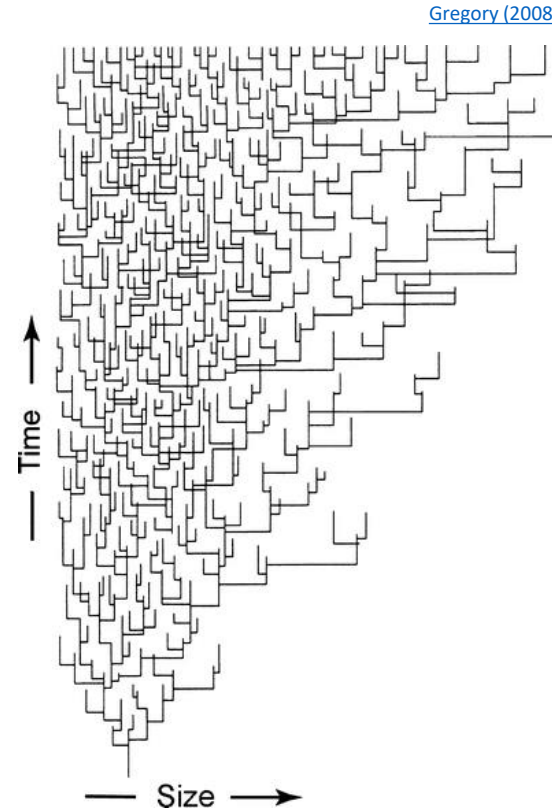
[Gregory \(2008\)](#)





## Dinámica de tendencias: tendencias impulsadas vs tendencias pasivas.

Qué son y por qué son importantes





## Dinámica de tendencias: tendencias impulsadas vs tendencias pasivas.

### Qué son y por qué son importantes

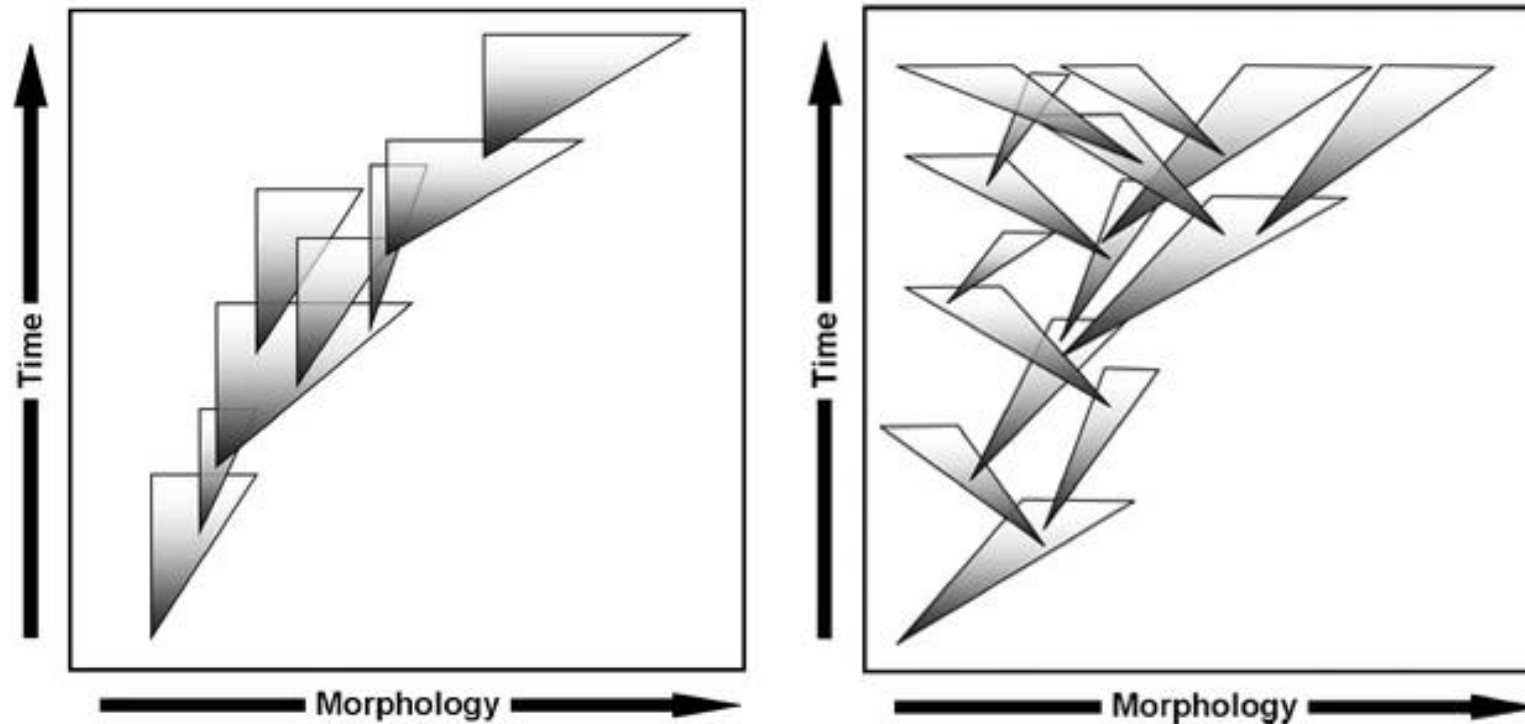
#### Precaución:

- Esta terminología es ampliamente aceptada, pero no universalmente.
- El término “pasivo” no debe interpretarse como que implica aleatoriedad o que procesos biológicamente importantes no están operando.
- Las tendencias a gran escala a menudo pueden consistir en componentes tanto impulsados como pasivos, dependiendo de la escala taxonómica y/o temporal.
- La dicotomía entre "impulsado" vs "pasivo" no brinda automáticamente información sobre la causalidad (aunque puede ser útil para su estudio).



## Dinámica de tendencias: tendencias impulsadas vs tendencias pasivas.

Qué son y por qué son importantes





**Dinámica de tendencias: tendencias impulsadas vs tendencias pasivas.**

**Pruebas para distinguirlas.**

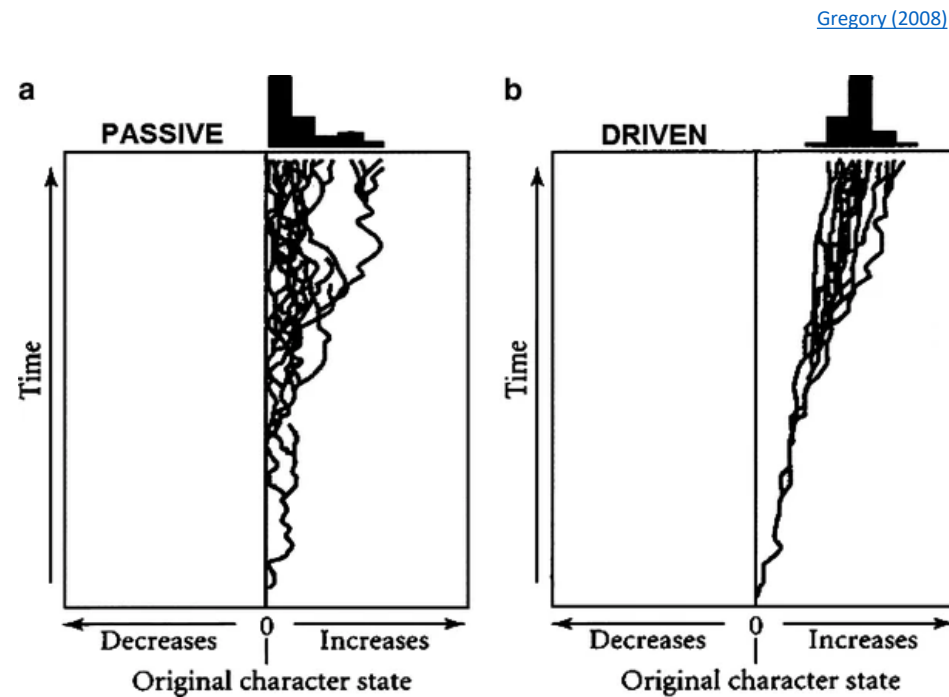




Dinámica de tendencias: tendencias impulsadas vs tendencias pasivas.

Pruebas para distinguirlas.

Prueba del Mínimo.



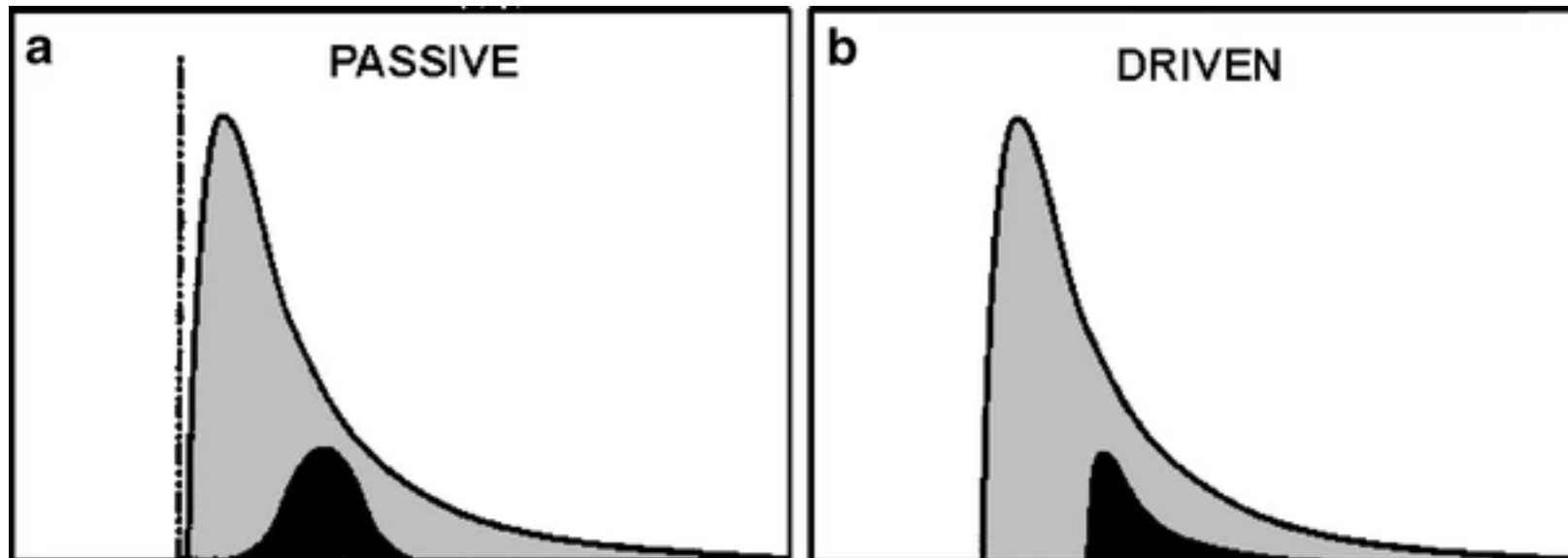


**Dinámica de tendencias: tendencias impulsadas vs tendencias pasivas.**

**Pruebas para distinguirlas.**

Pruebas de subclados y asimetría.

[Gregory \(2008\)](#)



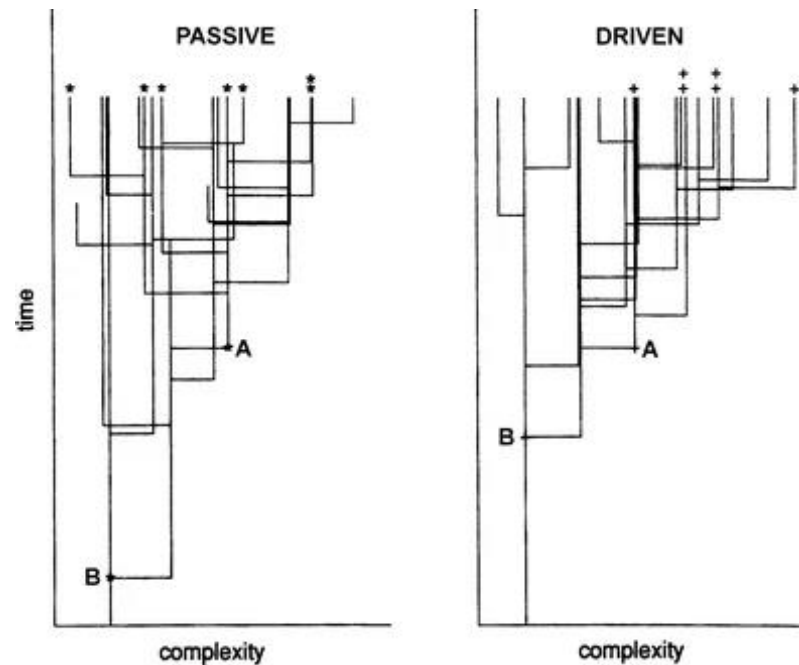


**Dinámica de tendencias: tendencias impulsadas vs tendencias pasivas.**

**Pruebas para distinguirlas.**

Prueba de emparejamiento de antepasado-descendiente.

[Gregory \(2008\)](#)





## Causas de las tendencias.

Ya sea que las dinámicas que subyacen a una tendencia en particular sean **impulsadas, pasivas o una combinación de ambas**, a su vez exigen una explicación basada en la identificación de sus **causas subyacentes** (y, en un nivel de resolución aún **más profundo**, las **bases de esas causas**). Existen **numerosos procesos** capaces de causar tendencias impulsadas o pasivas, que en general **no son mutuamente excluyentes y pueden interactuar** de maneras interesantes. Algunos de estos se relacionan con procesos que operan dentro de las poblaciones (**causas microevolutivas**) mientras que otros ejercen su influencia solo en niveles más altos (**causas macroevolutivas**).



## Causas de las tendencias (microevolutivas).

### Selección natural y restricciones.

- **Dinámica impulsada causada por la selección natural.** Selección natural direccional que opera entre organismos individuales dentro de poblaciones de varias especies.
- **Dinámica pasiva provocada por la selección natural.** Selección natural estabilizadora que opera entre organismos individuales dentro de poblaciones de varias especies.
- **Dinámica impulsada causada por restricciones.** Restricciones internas sobre los tipos de cambios que son posibles.
- **Dinámica pasiva causada por restricciones.** Limitaciones no adaptativas a la expansión de la varianza (que no son el resultado de la selección natural estabilizante).



## Causas de las tendencias (microevolutivas).

### Selección natural y restricciones.

- **Dinámica impulsada causada por la selección natural.** Selección natural direccional que opera entre organismos individuales dentro de poblaciones de varias especies.
- **Dinámica pasiva provocada por la selección natural.** Selección natural estabilizadora que opera entre organismos individuales dentro de poblaciones de varias especies.
- **Dinámica impulsada causada por restricciones.** Restricciones internas sobre los tipos de cambios que son posibles.
- **Dinámica pasiva causada por restricciones.** Limitaciones no adaptativas a la expansión de la varianza (que no son el resultado de la selección natural estabilizante).





## Causas de las tendencias (microevolutivas).

### Selección natural y restricciones.

- **Dinámica impulsada causada por la selección natural.** Selección natural direccional que opera entre organismos individuales dentro de poblaciones de varias especies.
- **Dinámica pasiva provocada por la selección natural.** Selección natural estabilizadora que opera entre organismos individuales dentro de poblaciones de varias especies.
- **Dinámica impulsada causada por restricciones.** Restricciones internas sobre los tipos de cambios que son posibles.
- **Dinámica pasiva causada por restricciones.** Limitaciones no adaptativas a la expansión de la varianza (que no son el resultado de la selección natural estabilizante).



## Causas de las tendencias (microevolutivas).

### Selección natural y restricciones.

- **Dinámica impulsada causada por la selección natural.** Selección natural direccional que opera entre organismos individuales dentro de poblaciones de varias especies.
- **Dinámica pasiva provocada por la selección natural.** Selección natural estabilizadora que opera entre organismos individuales dentro de poblaciones de varias especies.
- **Dinámica impulsada causada por restricciones.** Restricciones internas sobre los tipos de cambios que son posibles.
- **Dinámica pasiva causada por restricciones.** Limitaciones no adaptativas a la expansión de la varianza (que no son el resultado de la selección natural estabilizante).



## Causas de las tendencias (microevolutivas).

### Selección natural y restricciones.

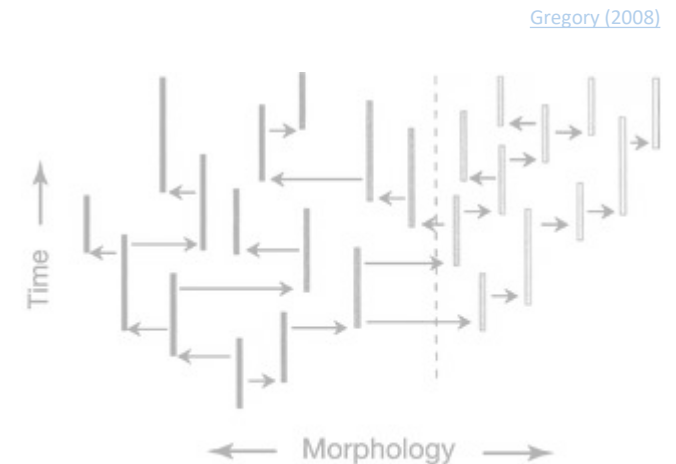
- **Dinámica impulsada causada por la selección natural.** Selección natural direccional que opera entre organismos individuales dentro de poblaciones de varias especies.
- **Dinámica pasiva provocada por la selección natural.** Selección natural estabilizadora que opera entre organismos individuales dentro de poblaciones de varias especies.
- **Dinámica impulsada causada por restricciones.** Restricciones internas sobre los tipos de cambios que son posibles.
- **Dinámica pasiva causada por restricciones.** Limitaciones no adaptativas a la expansión de la varianza (que no son el resultado de la selección natural estabilizante).



## Causas de las tendencias (macroevolutivas).

### Especiación direccional.

- Nichos disponibles para las nuevas especies (y a los que se “han de adaptar”) difieren consistentemente de la misma manera en relación con los nichos ocupados por las especies existentes.
- Las reversiones de la evolución siguen siendo posibles hasta que se cruza cierto umbral, momento en el cual el linaje permanece "atrapado" puede continuar cambiando solo en una dirección a partir de ese momento.
- Ley de Dollo: cambios evolutivos irreversibles de caracteres complejos.

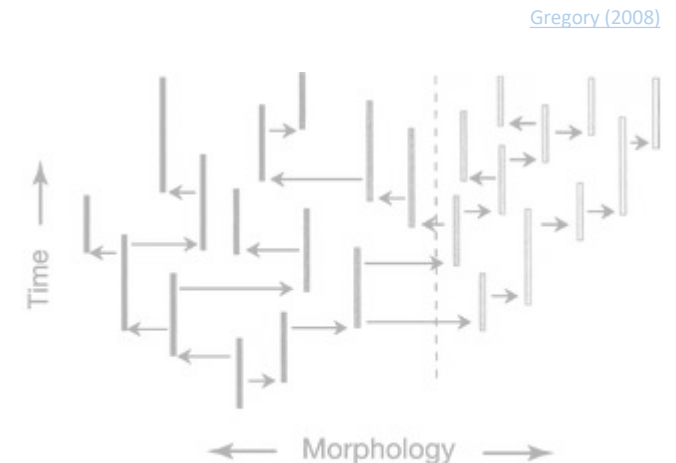




## Causas de las tendencias (macroevolutivas).

### Especiación direccional.

- Nichos disponibles para las nuevas especies (y a los que se “han de adaptar”) difieren consistentemente de la misma manera en relación con los nichos ocupados por las especies existentes.
- Las reversiones de la evolución siguen siendo posibles hasta que se cruza cierto umbral, momento en el cual el linaje permanece "atrapado" puede continuar cambiando solo en una dirección a partir de ese momento.
- Ley de Dollo: cambios evolutivos irreversibles de caracteres complejos.

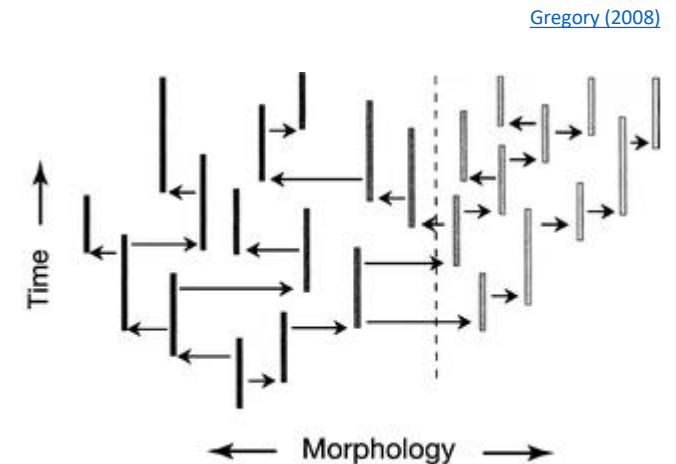




## Causas de las tendencias (macroevolutivas).

### Especiación direccional.

- Nichos disponibles para las nuevas especies (y a los que se “han de adaptar”) difieren consistentemente de la misma manera en relación con los nichos ocupados por las especies existentes.
- Las reversiones de la evolución siguen siendo posibles hasta que se cruza cierto umbral, momento en el cual el linaje permanece "atrapado" puede continuar cambiando solo en una dirección a partir de ese momento.
- Ley de Dollo: cambios evolutivos irreversibles de caracteres complejos.



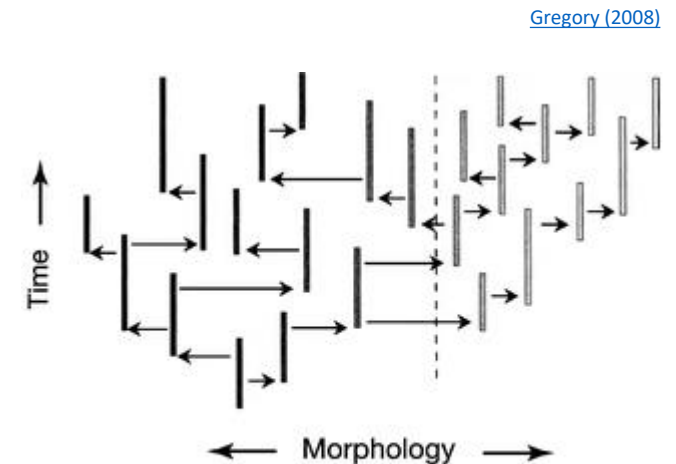




## Causas de las tendencias (macroevolutivas).

### Especiación direccional.

- Nichos disponibles para las nuevas especies (y a los que se “han de adaptar”) difieren consistentemente de la misma manera en relación con los nichos ocupados por las especies existentes.
- Las reversiones de la evolución siguen siendo posibles hasta que se cruza cierto umbral, momento en el cual el linaje permanece "atrapado" puede continuar cambiando solo en una dirección a partir de ese momento.
- Ley de Dollo: cambios evolutivos irreversibles de caracteres complejos.



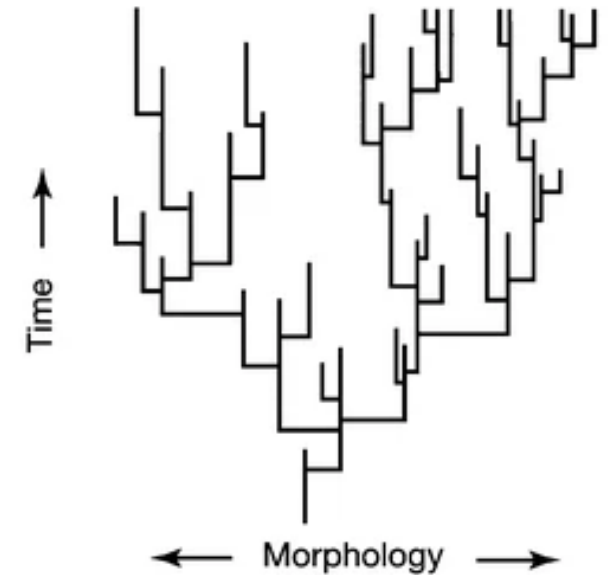


## Causas de las tendencias (macroevolutivas).

### Tasa de especiación diferencial.

Pensemos en una situación en la que las especies con ciertos valores más altos de un parámetro morfológico particular tienden a dejar más especies descendientes que aquellas con valores más bajos (es decir, más ramas nuevas se desprenden de esas partes del árbol). Con el tiempo, esta especiación diferencial da como resultado la producción de más especies con valores más altos que los más bajos, generando así una tendencia en la que el promedio aumenta en el conjunto del grupo.

[Gregory \(2008\)](#)



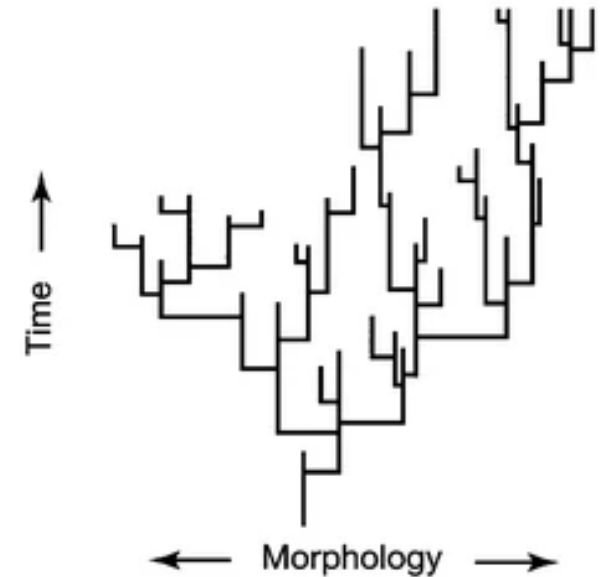


## Causas de las tendencias (macroevolutivas).

### Longevidad diferencial de las especies.

Pensemos ahora en una situación en la que la tasa de formación de nuevas especies no difiere según el rasgo morfológico en consideración, pero aquellas con valores más altos para el rasgo tienden a persistir más tiempo antes de extinguirse (es decir, esas ramas del árbol son más largas en el eje del tiempo). Esto da como resultado un mayor número total de especies con valores más altos para el rasgo y, una vez más, genera una tendencia en la que el promedio de todo el grupo aumenta con el tiempo.

[Gregory \(2008\)](#)

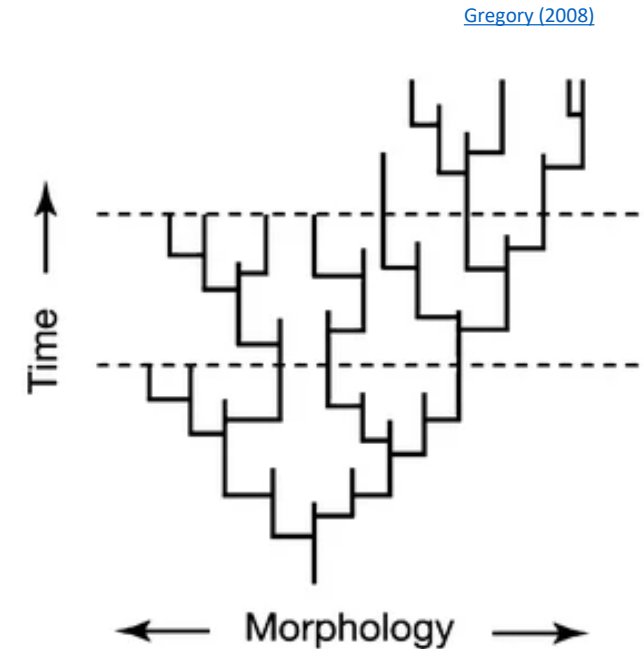




## Causas de las tendencias (macroevolutivas).

### Supervivencia diferencial a través de extinciones masivas.

Los eventos de extinción masiva producen una supervivencia diferencial de especies, ya sea por casualidad o por la posesión de rasgos que son relevantes para la supervivencia en circunstancias tan extraordinarias. Esto no solo puede detener las tendencias que habían estado ocurriendo antes del evento, sino que también puede generar tendencias propias.



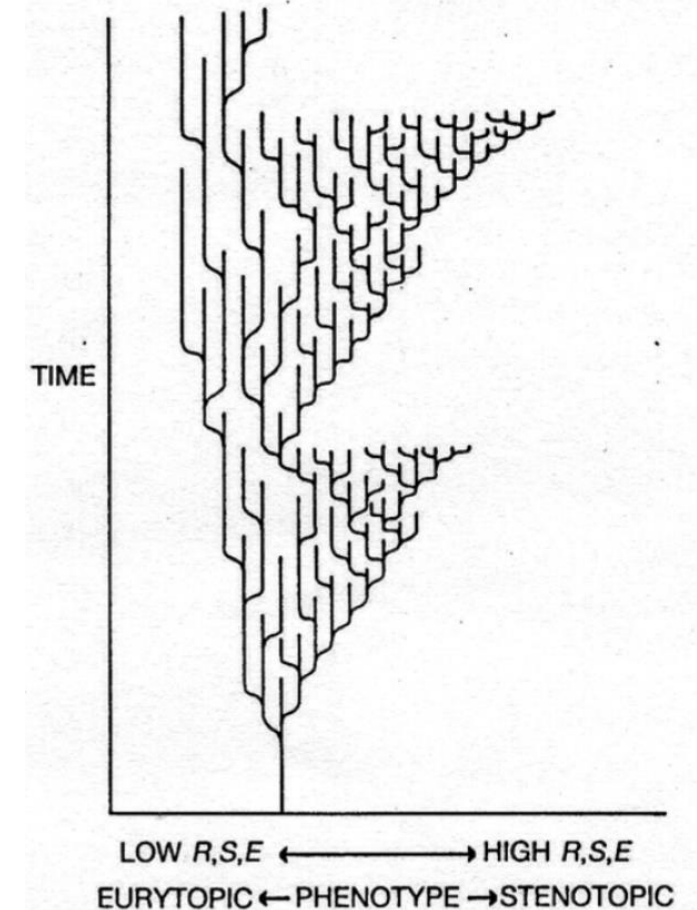


## Causas de las tendencias (macroevolutivas).

### La hipótesis del efecto (ascendente).

El cambio anagenético que puede ser adaptativo dentro de las especies puede tener consecuencias incidentales para la diversificación o extinción de especies, generando así tendencias cladogenéticas. En otras palabras, las tendencias a gran escala pueden ser efectos secundarios no adaptativos de procesos adaptativos a pequeña escala (ver [Vrba, 1983](#)).

Credito imagen: © Miquel de Renzi



*R: tasa de diversificación, S: tasa de originación, E: tasa de extinción.*

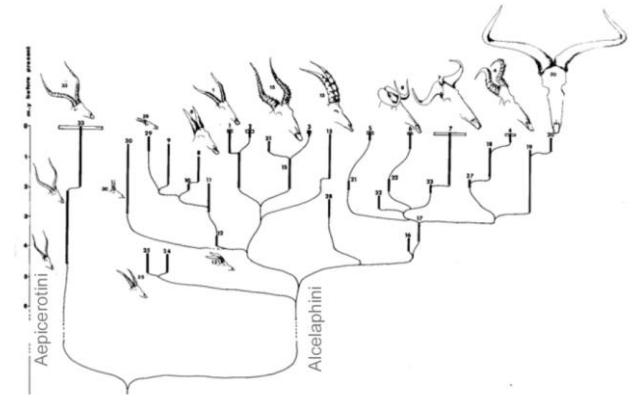


## Causas de las tendencias (macroevolutivas).

### La hipótesis del efecto (ascendente).

El cambio anagenético que puede ser adaptativo dentro de las especies puede tener consecuencias incidentales para la diversificación o extinción de especies, generando así tendencias cladogenéticas. En otras palabras, las tendencias a gran escala pueden ser efectos secundarios no adaptativos de procesos adaptativos a pequeña escala.

Credito imagen: © Miquel de Renzi



	ALCELAPHINI	AEPICEROTINI
Nº especies extintas	25	0-1
Nº especies vivientes	7	1
Tasas de originación, extinción	Alta	Baja
Divergencias fenotípicas entre los extremos de linajes	Altas en todos los linajes	Bajas
Hábitos tróficos de las especies vivientes	Todos pasedores especialistas	Cada una paca o ramonea diversos tipos de plantas
Flujo genético en las especies vivientes	Bajo, poco contacto entre poblaciones	Alto, debido a migración
Abundancia relativa por especie viviente	Menor	Mayor

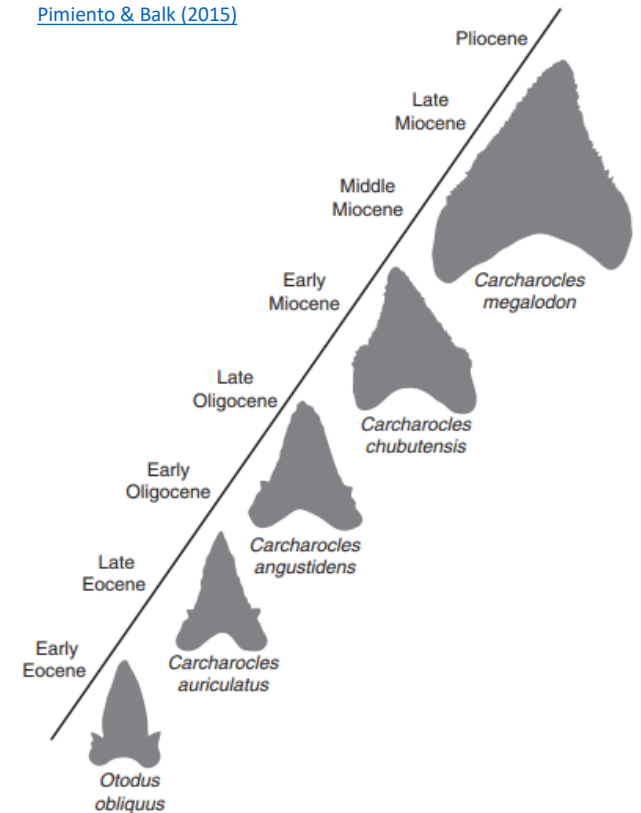




## Causas de las tendencias (macroevolutivas).

### Especies autostopistas (descendente).

Los organismos son entidades integradas y los cambios en una característica a menudo generan cambios correlacionados en otras características. Por esta razón, es posible que algunas tendencias, aunque estén bien respaldadas por un análisis cuidadoso, sean meramente espurias. Es decir, el rasgo que muestra una tendencia simplemente se correlaciona con otro rasgo que en realidad está impulsando la tendencia.



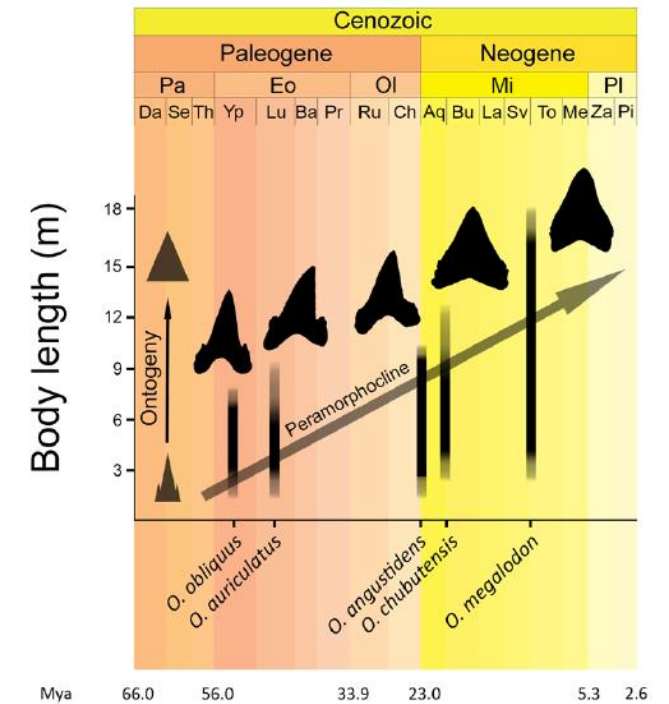


## Causas de las tendencias (macroevolutivas).

### Especies autostopistas (descendente).

Los organismos son entidades integradas y los cambios en una característica a menudo generan cambios correlacionados en otras características. Por esta razón, es posible que algunas tendencias, aunque estén bien respaldadas por un análisis cuidadoso, sean meramente espurias. Es decir, el rasgo que muestra una tendencia simplemente se correlaciona con otro rasgo que en realidad está impulsando la tendencia.

[Ballell & Ferrón \(2021\)](#)





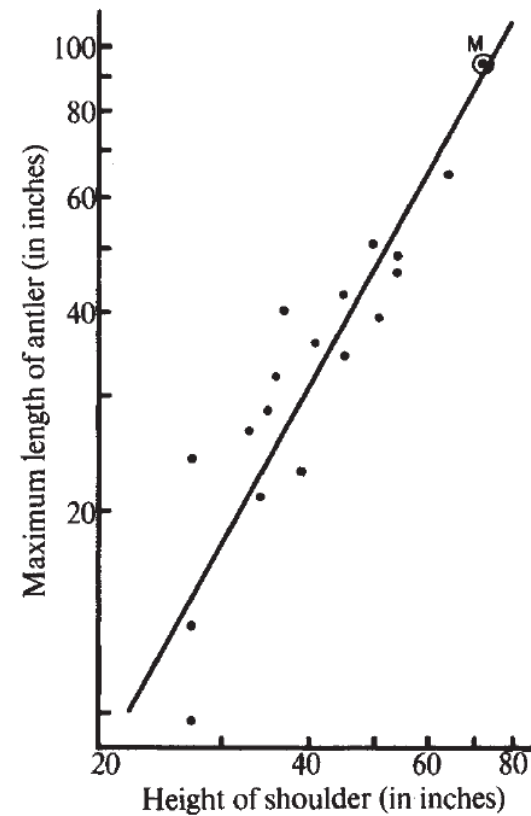
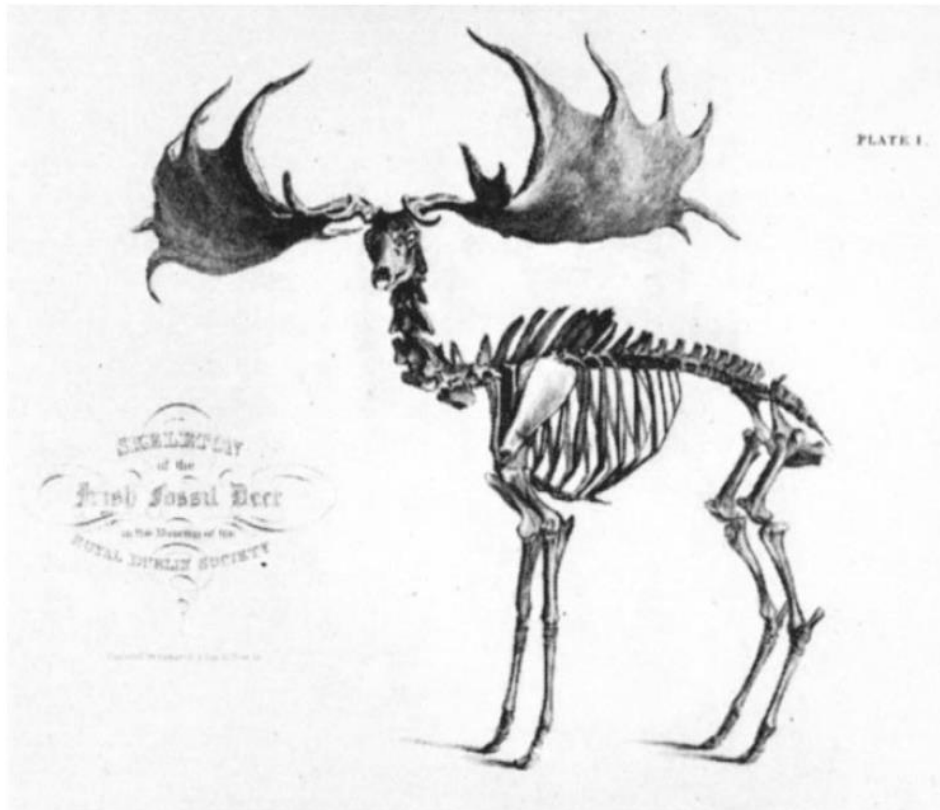
## ¿Por qué las tendencias no continúan indefinidamente?

- Límites físicos.
- Límites genéticos.
- Límites ecológicos.
- Alcanzar un óptimo.
- Cambio de ambientes.
- Compromisos a nivel de organismo.
- Compromisos a nivel de especie.
- Extinción masiva.



## Critica a la ortogénesis como mecanismo para generar tendencias evolutivas.

[Gould \(1973\)](#)

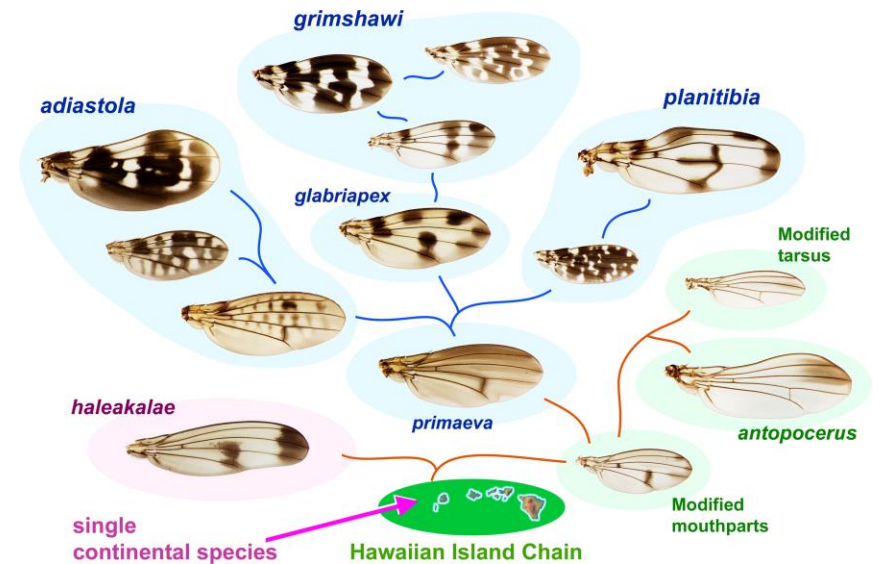




## Diversificación y divergencia morfológica (disparidad).

La **diversificación** hace referencia al simple aumento de diversidad puramente taxonómica.

Por ejemplo, el género *Drosophila* experimenta una gran diversificación en las islas Hawaii; sin embargo, siempre nos movemos en morfologías semejantes (son siempre formas del mismo género).



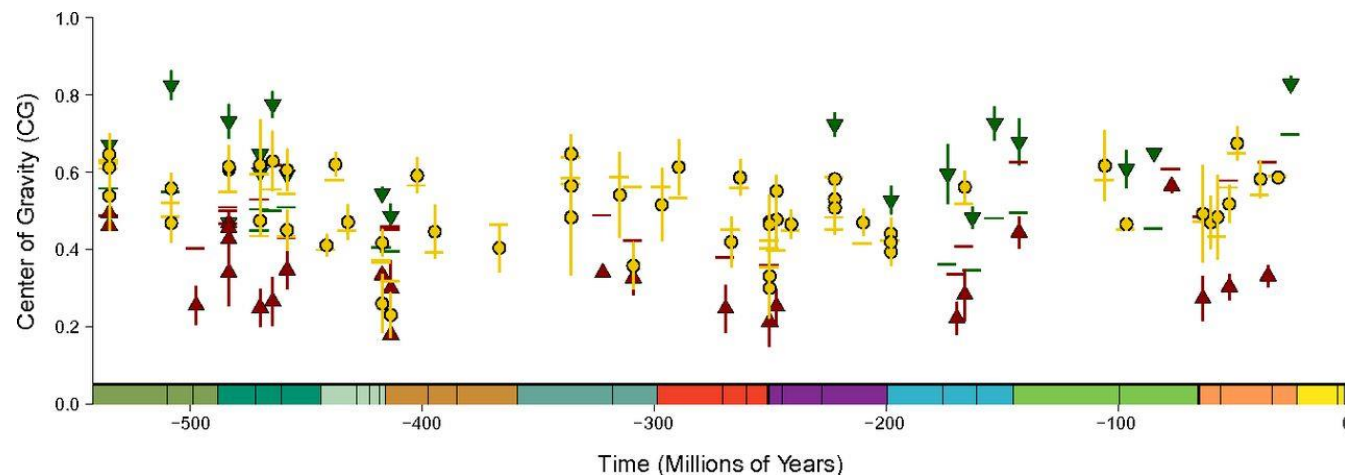
[Edwards et al. \(2007\)](#)



## Diversificación y divergencia morfológica (disparidad).

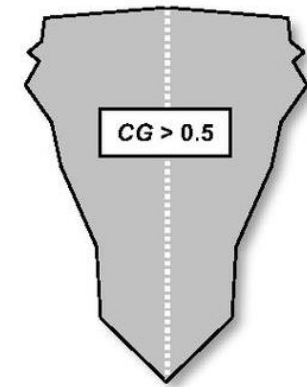
La **divergencia o disparidad morfológica** hace referencia a los cambios morfológicos que pueden acompañar a la diversificación.

Los clados animales tienden a alcanzar su máxima disparidad morfológica relativamente temprano en sus historias evolutivas. Ver [Hughes et al. \(2013\)](#).

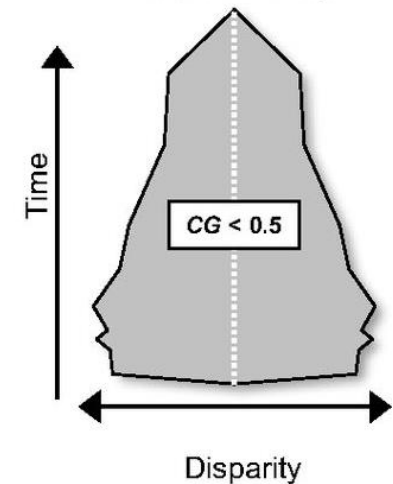


[Hughes et al. \(2013\)](#)

Top heavy



Bottom heavy







## Diversificación y divergencia morfológica (disparidad).

La **radiación adaptativa** consiste en una diversificación acelerada acompañada de una muy fuerte divergencia en un plazo muy breve de tiempo.

En principio, se decía que un antepasado adquiriría una **innovación morfológica** capaz de darle ventajas en términos adaptativos que le permitirían explorar numerosos nichos ecológicos. **Hoy sabemos que la adquisición no origina simultáneamente la radiación en muchos casos.**

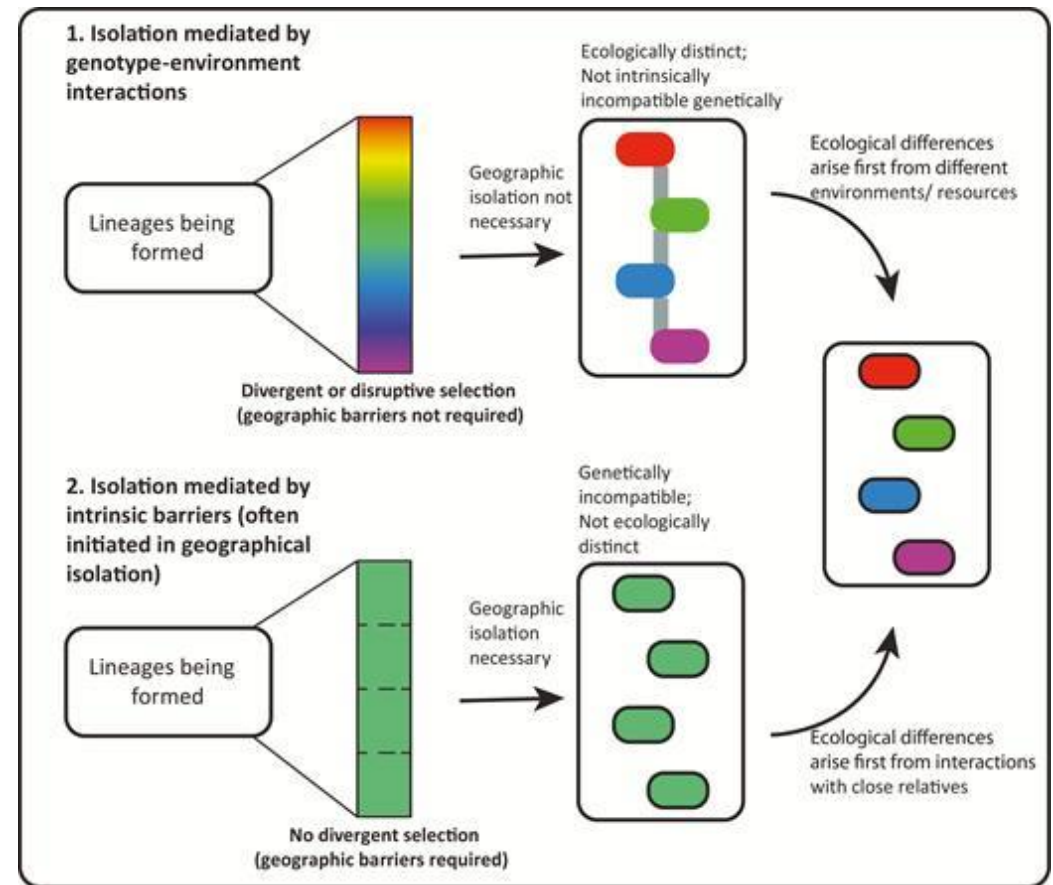
Ver [Gillespie et al. \(2020\)](#).



## Diversificación y divergencia morfológica (disparidad).

La **oportunidad ecológica** de alguna forma se identifica como un requisito previo para la radiación adaptativa de muchos grupos.

Dentro de las radiaciones, los procesos que conducen a la especiación dependen de (1) si los **impulsores** principales de los cambios ecológicos son (a) **externos** (selección ecológica divergente o perturbadora) o (b) debido a la **competencia** entre los miembros que experimentan la radiación posterior al aislamiento reproductivo **en ambientes similares**, y (2) la **extensión y el momento de la mezcla**. Estas diferencias se traducen en **diferentes patrones de acumulación de especies** y subsiguientes patrones de diversidad a través de una radiación adaptativa.





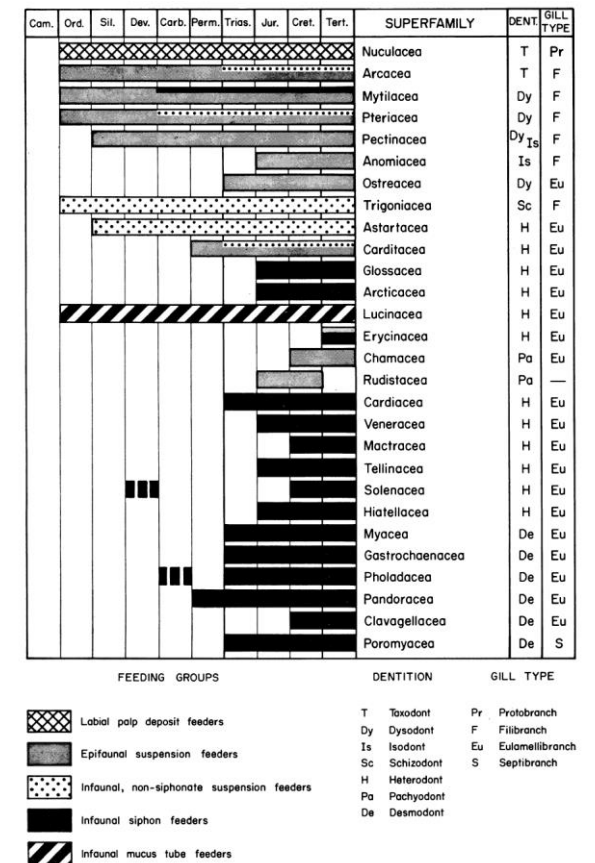


## Diversificación y divergencia morfológica (disparidad).

Ejemplos clásicos de radiación:

- Radiación de moluscos bivalvos sifonados inmediatamente después del Paleozoico ( $\approx 50$  ma). Innovación: fusión de las hojas del manto en la parte posterior, con la consiguiente formación de sifones y adaptación a la vida endobentónica.

[Stanley \(1968\)](#)



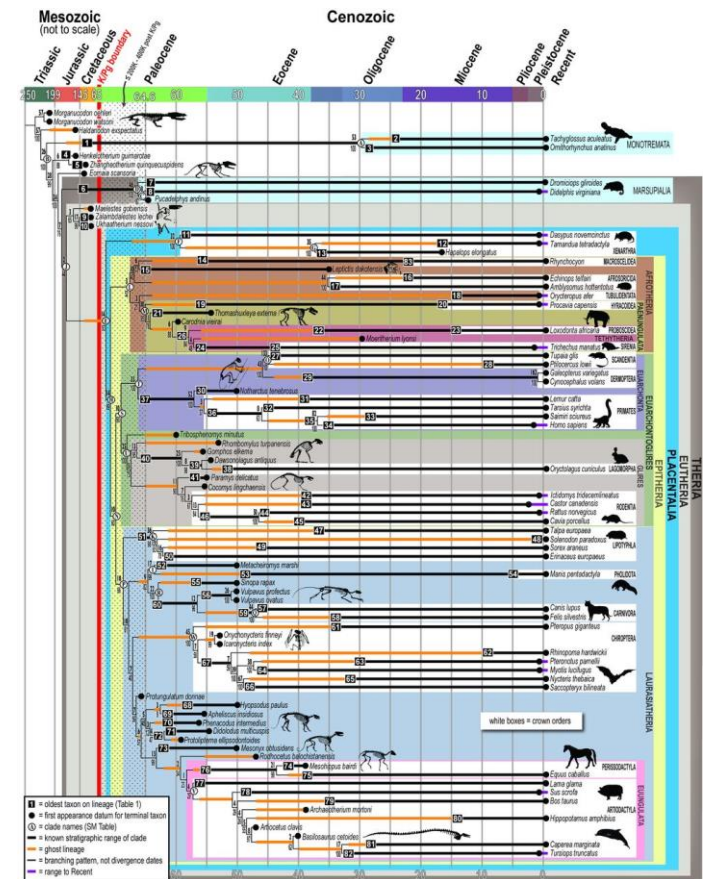


## Diversificación y divergencia morfológica (disparidad).

### Ejemplos clásicos de radiación:

- Radiación de los mamíferos placentarios durante el Paleoceno, inmediatamente después del final del Cretácico ( $\approx 9$  o  $10$  ma). Innovación: la adquisición de una placenta que permite proteger mucho más al organismo en desarrollo.

[O'Leary et al. \(2013\)](#)





## Reemplazamiento ecológico.

Antes se hablaba de desplazamiento ecológico y reemplazamiento ecológico.

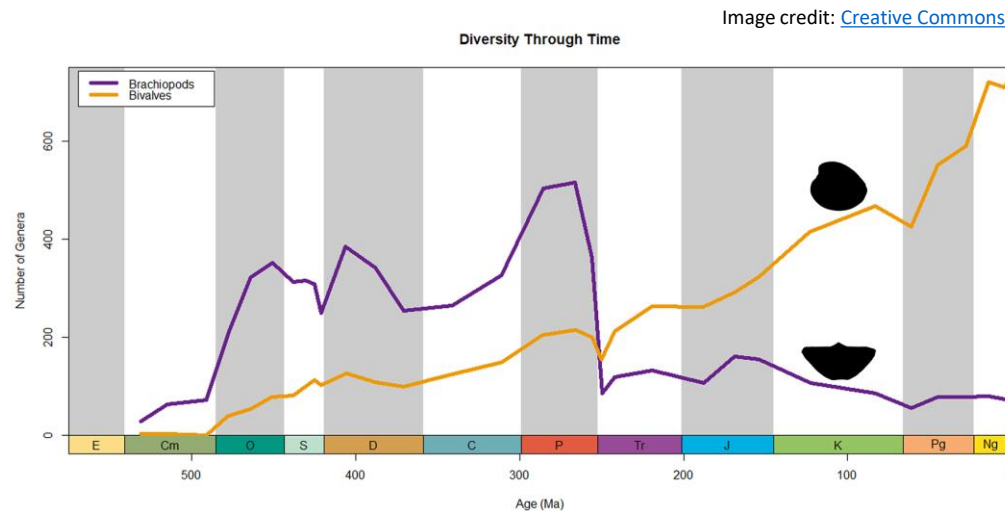




## Reemplazamiento ecológico.

Antes se hablaba de desplazamiento ecológico y reemplazamiento ecológico.

El **desplazamiento ecológico** quería decir que un clado que presentaba un diseño funcional y adaptativo más avanzado iba ocupando progresivamente los nichos de otro menos avanzado (implicaba la idea de competición, igual que se da entre dos especies). Ejemplo: los bivalvos desplazaron ecológicamente a los braquiópodos en los ambientes cercanos a la costa.





## Reemplazamiento ecológico.

Antes se hablaba de desplazamiento ecológico y reemplazamiento ecológico.

El **reemplazamiento ecológico** implicaba que una vez producida la extinción (o la migración) de un clado, otro ocupaba los nichos vacíos. Se suponía que la competición entre uno y otro era imposible mientras existiera el primero, a pesar del potencial adaptativo que pudiera tener el segundo, ya que el primero imponía una superioridad sobre las formas más primitivas del segundo (taxones incumbentes). Ejemplo: los mamíferos placentarios reemplazaron a los dinosaurios, tras su extinción en el Cretácico.

Image credit: [Davide Bonadonna](#)





## Reemplazamiento ecológico.

Antes se hablaba de desplazamiento ecológico y reemplazamiento ecológico.

Hoy, muchos autores llaman a ambas pautas “reemplazamiento ecológico”, porque en ambos casos es lo que tiene lugar finalmente.



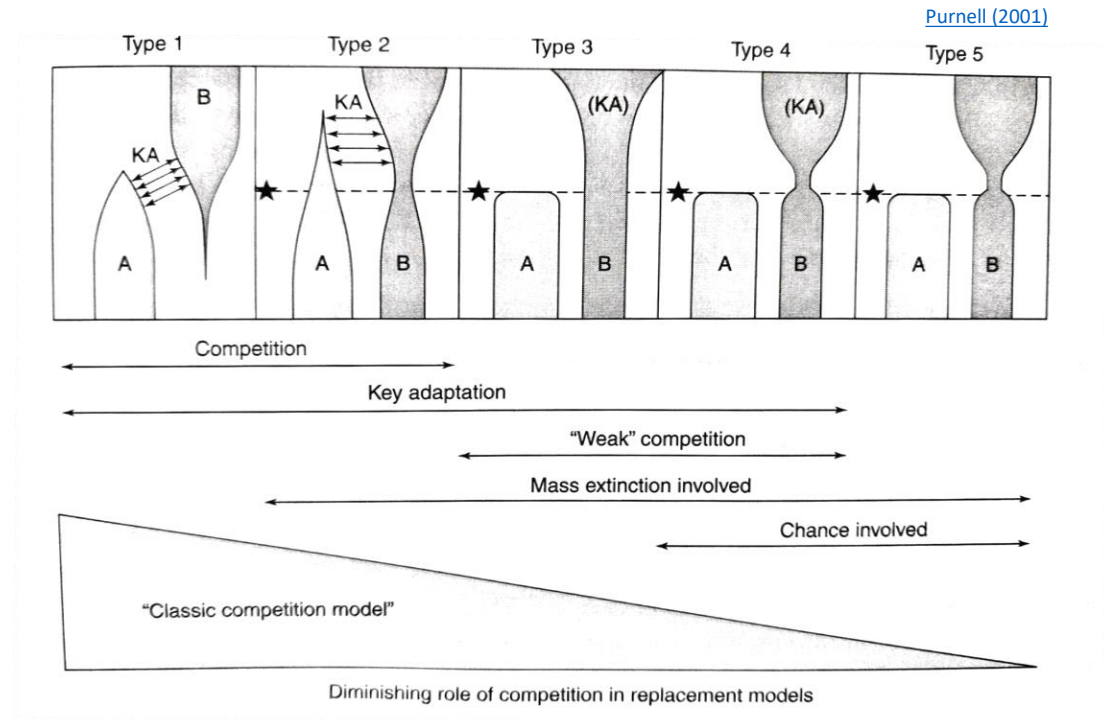
## Reemplazamiento ecológico.

1. Típico desplazamiento competitivo.
2. Desplazamiento competitivo tras una extinción.
3. Resistencia a la extinción.
4. Reemplazamiento no competitivo.
5. Reemplazamiento no competitivo.

KA= adaptación clave.

2 o 4, bivalvos vs braquiópodos.

5, mamíferos vs dinosaurios.





## Reemplazamiento ecológico.

Desplazamiento

1. Típico desplazamiento competitivo.
2. Desplazamiento competitivo tras una extinción.

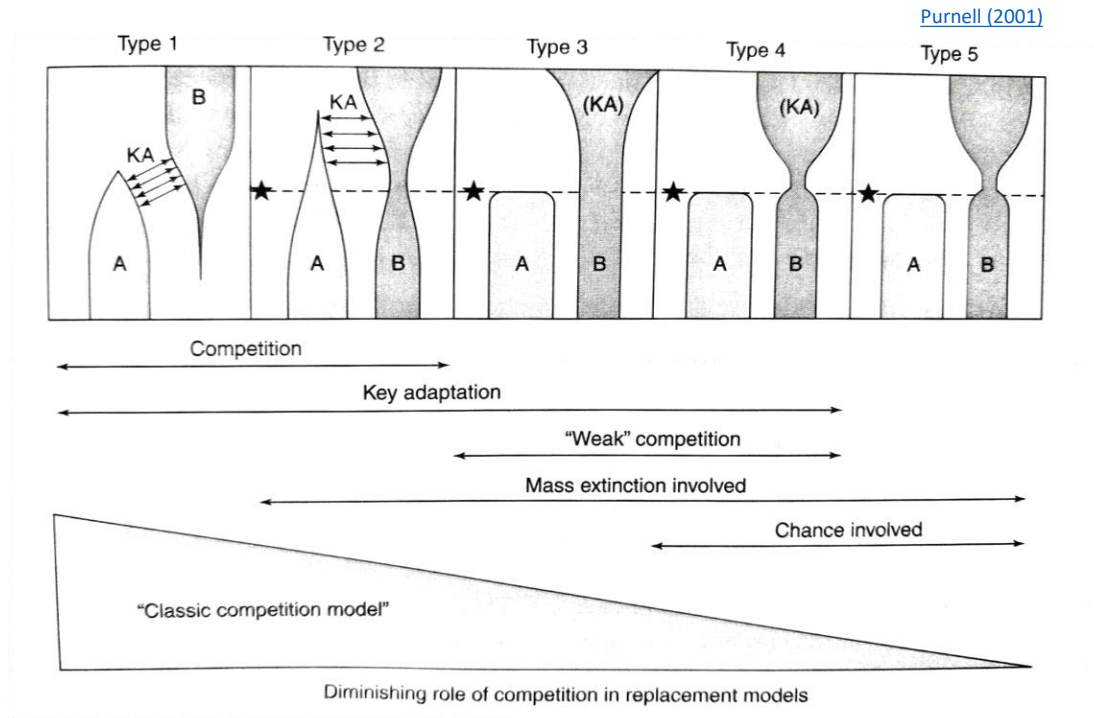
Reemplazamiento

3. Resistencia a la extinción.
4. Reemplazamiento no competitivo.
5. Reemplazamiento no competitivo.

KA= adaptación clave.

2 o 4, bivalvos vs braquiópodos.

5, mamíferos vs dinosaurios.





## Reemplazamiento ecológico.

Desplazamiento

1. Típico desplazamiento competitivo.
2. Desplazamiento competitivo tras una extinción.

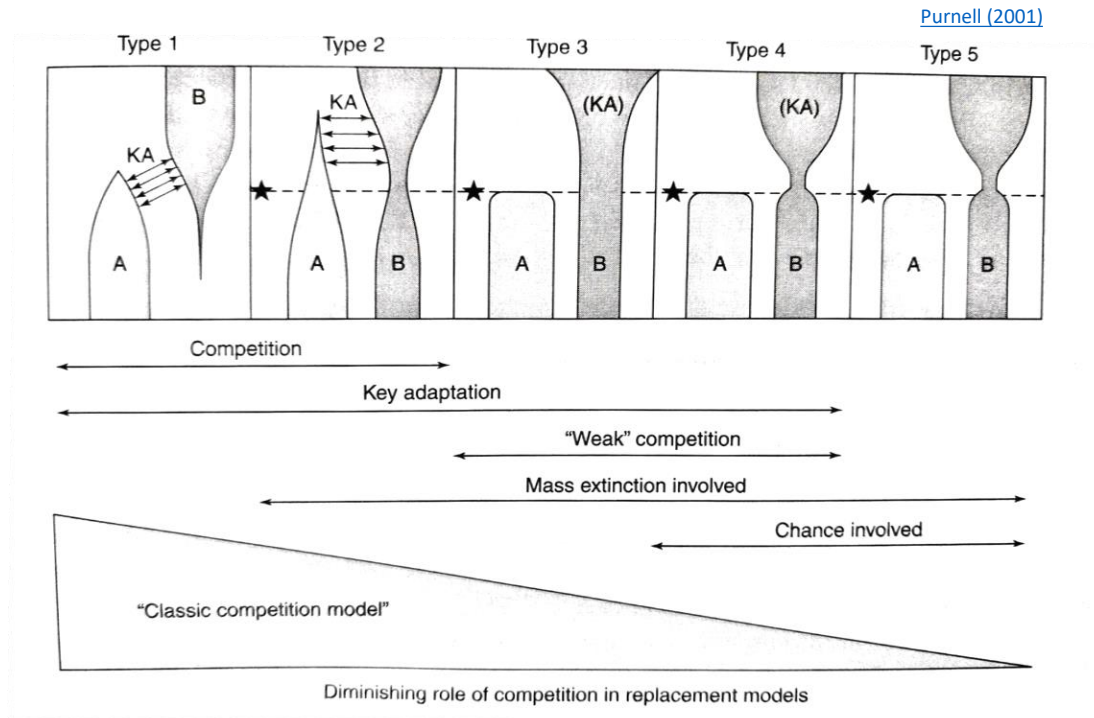
Reemplazamiento

3. Resistencia a la extinción.
4. Reemplazamiento no competitivo.
5. Reemplazamiento no competitivo.

KA= adaptación clave.

2 o 4, bivalvos vs braquiópodos.

5, mamíferos vs dinosaurios.







## Convergencia, paralelismo, reversión y evolución iterativa.

Hay tres tipos de cambios evolutivos que pueden dar resultados similares: la **convergencia**, el **paralelismo** y la **reversión**, que se agrupan bajo el nombre común de **homoplasias**.



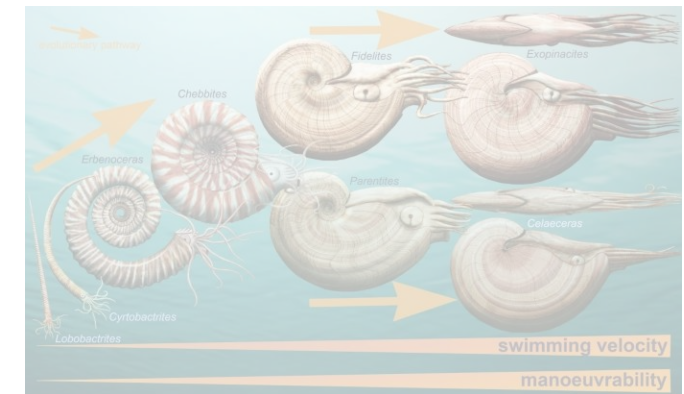
## Convergencia, paralelismo, reversión y evolución iterativa.

La **evolución convergente** se da cuando dos estructuras similares han evolucionado independientemente a partir de estructuras ancestrales distintas y por procesos de desarrollo muy diferentes.

El **paralelismo** se da cuando dos ramas separadas dentro de un clado se produce un cambio evolutivo análogo. Se considera que la evolución paralela (paralelismo) involucra patrones de desarrollo similares en líneas evolutivas diferentes pero próximas.

En la práctica la distinción entre convergencia y paralelismo es un tanto arbitraria porque no existe una regla exacta para limitar la antigüedad del antepasado común.

Crédito imagen: [@Yesilscience](#)



[Monnet et al. \(2011\)](#)



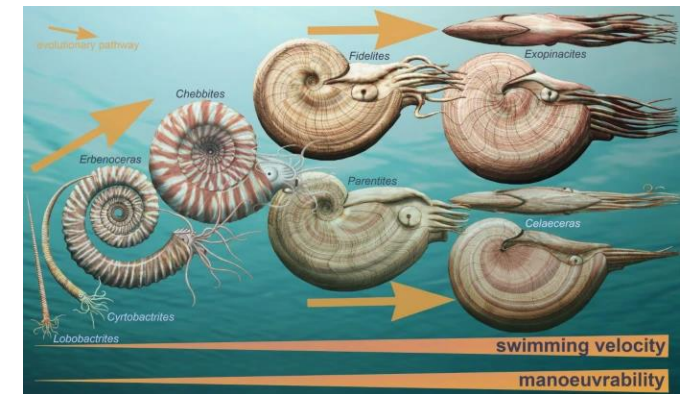
## Convergencia, paralelismo, reversión y evolución iterativa.

La **evolución convergente** se da cuando dos estructuras similares han evolucionado independientemente a partir de estructuras ancestrales distintas y por procesos de desarrollo muy diferentes.

El **paralelismo** se da cuando dos ramas separadas dentro de un clado se produce un cambio evolutivo análogo. Se considera que la evolución paralela (paralelismo) involucra patrones de desarrollo similares en líneas evolutivas diferentes pero próximas.

En la práctica la distinción entre convergencia y paralelismo es un tanto arbitraria porque no existe una regla exacta para limitar la antigüedad del antepasado común.

Crédito imagen: [@Yesilscience](#)



[Monnet et al. \(2011\)](#)



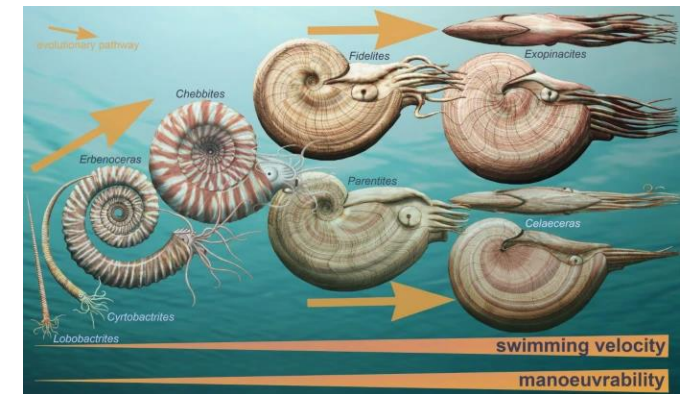
## Convergencia, paralelismo, reversión y evolución iterativa.

La **evolución convergente** se da cuando dos estructuras similares han evolucionado independientemente a partir de estructuras ancestrales distintas y por procesos de desarrollo muy diferentes.

El **paralelismo** se da cuando dos ramas separadas dentro de un clado se produce un cambio evolutivo análogo. Se considera que la evolución paralela (paralelismo) involucra patrones de desarrollo similares en líneas evolutivas diferentes pero próximas.

En la práctica la distinción entre convergencia y paralelismo es un tanto arbitraria porque no existe una regla exacta para limitar la antigüedad del antepasado común.

Crédito imagen: [@Yesilscience](#)



[Monnet et al. \(2011\)](#)



## Convergencia, paralelismo, reversión y evolución iterativa.

La **reversión** se da cuando un organismo adquiere un carácter de sus antepasados más lejanos. Esto implica que uno o más caracteres adquiridos previamente se han eliminado y se han vuelto a los más anteriores.

La **evolución iterativa** se da cuando un rasgo o plan corporal específico se da repetidamente en el mismo linaje en diferentes momentos temporales.

Crédito imagen: [@ National Geographic](#)





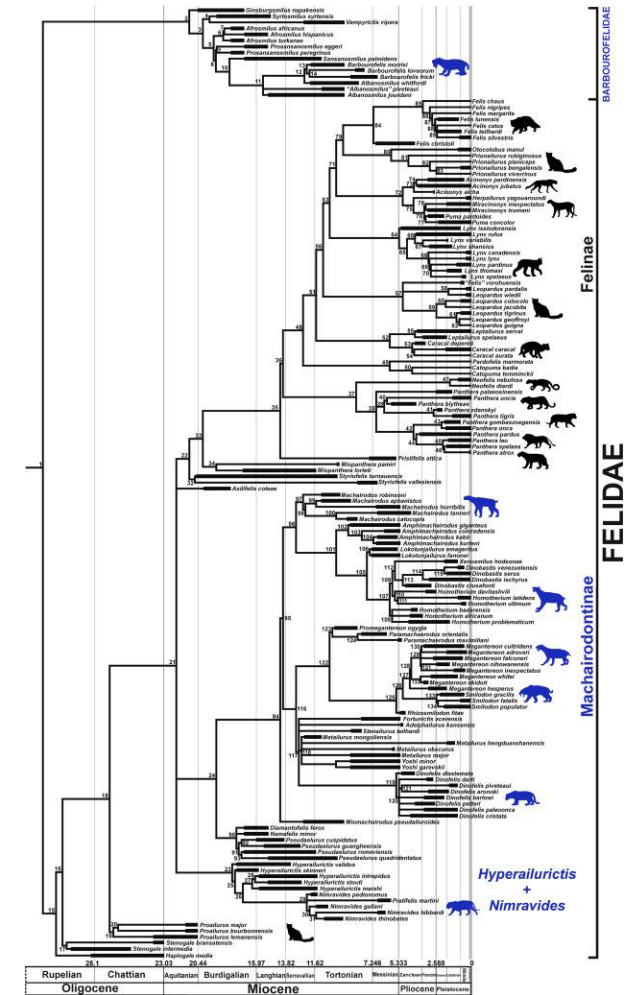


## Convergencia, paralelismo, reversión y evolución iterativa.

La **reversión** se da cuando un organismo adquiere un carácter de sus antepasados más lejanos. Esto implica que uno o más caracteres adquiridos previamente se han eliminado y se han vuelto a los más anteriores.

La **evolución iterativa** se da cuando un rasgo o plan corporal específico se da repetidamente en el mismo linaje en diferentes momentos temporales.

Piras et al. (2018)







## 3.4. Selección (multinivel), adaptación y exaptación



## Selección natural.

La selección natural es un **proceso evolutivo** que fue descrito por Charles **Darwin** en su libro “**El origen de las especies**” e inspirado en las ideas del “Ensayo sobre el principio de la población” de **Thomas Malthus** que establece la **supervivencia del más apto** o la **preponderancia de la ley del más fuerte** en un medio natural **sin intervención externa**, por lo que los **individuos menos aptos o más débiles perecen** y sus rasgos **no se transmiten** a las generaciones siguientes al no reproducirse, en contraposición al concepto **de selección artificial** donde sí existe una intervención directa, por el humano, con el propósito de mejorar los rasgos de los individuos manipulándolos a voluntad.

**Estrictamente hablando, se define como la supervivencia y reproducción diferencial de los fenotipos de una población biológica.**

Esta explicación parte de **tres premisas**: (1) **variación fenotípica**, (2) **fitness diferencial**, y (3) **heredabilidad**.



## Selección en sentido abstracto.

Sin embargo, la selección natural **no tiene por qué restringirse a organismos individuales**. Cualquier **ente** que **varíe**, se **reproduzca diferencialmente** como consecuencia y presente **similitud** entre padres e hijos, puede ser sujeto de **selección natural**.

Un **individuo** será todo **ente ubicado en un nivel de la jerarquía biológica** (desde moléculas hasta ecosistemas), **que cumpla los principios para que ocurra evolución por selección natural (variación fenotípica, fitness diferencial y heredabilidad)**.

**Definición abstracta de selección natural** aplicable a cualquier nivel de la jerarquía biológica: “Una **población de entes** evoluciona por selección natural cuando **diferencias heredables entre los entes** llevan a **diferencias en su desempeño reproductivo**; la reproducción es entendida como **dejar entes descendientes en el mismo nivel jerárquico que los padres**. Los entes que cumplen estas condiciones son las **unidades de selección**; el nivel en la jerarquía que es ocupado por los entes, es el **nivel de selección**”.



## Selección multinivel.

Un proceso de **selección multinivel** ocurre cuando la **selección natural actúa simultáneamente en dos o más niveles de la jerarquía biológica**.

La **fuerza y dirección** con los que actúe la selección en cada nivel pueden ser las **mismas (sinergismos)** o pueden ser **diferentes (conflictos)**.

### Preguntas:

¿Existen grupos en la naturaleza?

¿Es suficientemente fuerte la selección a niveles supraorganísmicos?

¿Cuales son los modelos matemáticos adecuados para estudiar la selección multinivel?

¿Existe suficiente evidencia empírica apoyando la selección multinivel?

¿Cual es el papel de la selección multinivel en la evolución de la cooperación y conductas altruistas?

¿Es la selección multinivel el único mecanismo que puede explicar la evolución de la cooperación y conductas altruistas?

Leer [Marín \(2015\)](#) para encontrar las respuestas.



## Adaptación y exaptación

**Una adaptación biológica es un rasgo fenotípico (proceso fisiológico, rasgo morfológico o modo de comportamiento) de un organismo que ha evolucionado en el tiempo mediante la selección natural (Adaptación como proceso).**

No debe confundirse con el termino adaptación (aclimatación o aclimatización) utilizado por algunos fisiólogos para referirse a cambios compensatorios que ocurren a corto plazo en respuesta a disturbios ambientales. Estos cambios son el resultado de la plasticidad fenotípica.

Algunos autores usan el termino adaptación como un patrón, para referirse a cualquier carácter, morfológico, fisiológico, de conducta, o de desarrollo, que incrementa la supervivencia o el éxito reproductivo de un organismo.

Por lo tanto, el termino adaptación requiere un análisis profundo.



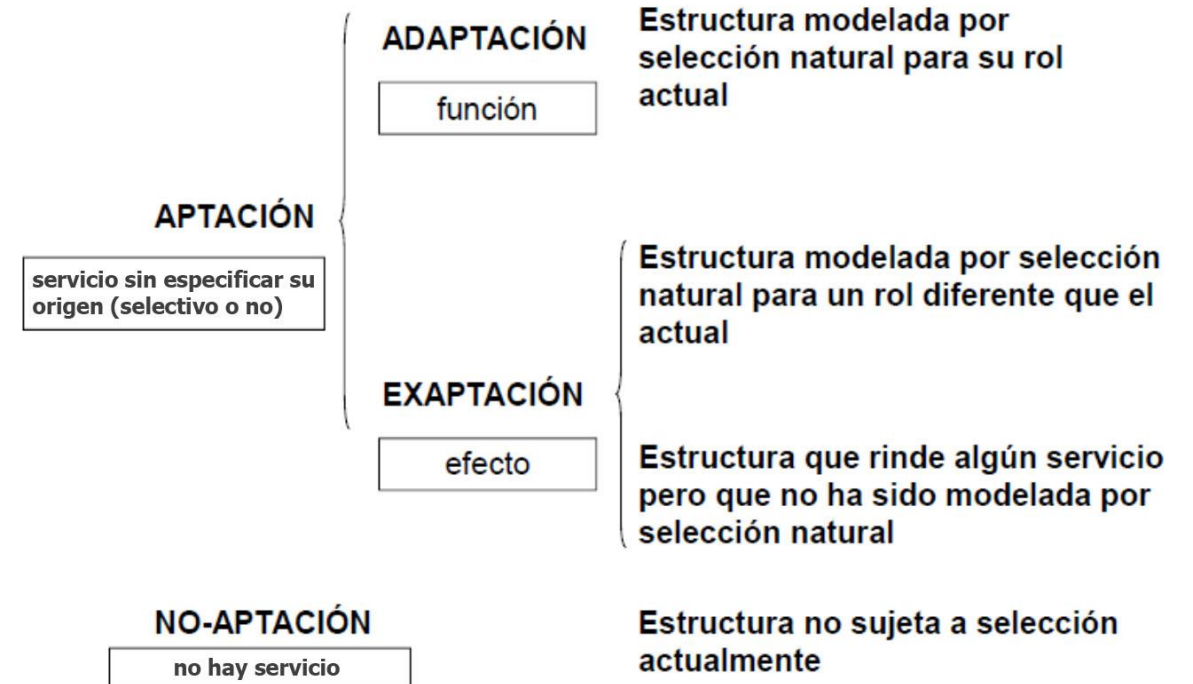
## Adaptación y exaptación

**Gould y Vrba**, en [1982](#), vieron este viejo problema, ya suscitado por el propio Darwin en el caso de los organismos.

Para solventarlo, propusieron un nuevo concepto: **exaptación**.

Una **exaptación** consiste en una **relación entre la estructura y su medio que cumple un servicio para el organismo, pero que no ha sido modelada por selección natural para ese rol** (la selección puede haberla modelado para otros roles o no).

Credito imagen: © Miquel de Renzi







## Adaptación y exaptación

Gould y Vrba propusieron que cuando surge una **exaptación**, es posible que sea **subóptima** para su nuevo rol y, por lo tanto, la **selección natural puede actuar** sobre ella mejorándolas para su nuevo uso y desarrollando así una **nueva adaptación**. Este proceso puede repetirse sucesivamente y podría tener implicaciones para entender varios procesos evolutivos:

- Evolución de rasgos complejos.
- Diseño “jury-rigged”.
- Evolución tecnológica.

1ª adaptación



1ª exaptación



Sel. Nat.

2ª adaptación



2ª exaptación



Sel. Nat.

3ª adaptación



....



## Adaptación y exaptación

Gould y Vrba propusieron que cuando surge una **exaptación**, es posible que sea **subóptima** para su nuevo rol y, por lo tanto, la **selección natural puede actuar** sobre ella mejorándolas para su nuevo uso y desarrollando así una **nueva adaptación**. Este proceso puede repetirse sucesivamente y podría tener implicaciones para entender varios procesos evolutivos:

- Evolución de rasgos complejos.
- Diseño “jury-rigged”.
- Evolución tecnológica.

1ª adaptación



1ª exaptación



Sel. Nat.

2ª adaptación



2ª exaptación



Sel. Nat.

3ª adaptación



....



## Adaptación y exaptación

Gould y Vrba propusieron que cuando surge una **exaptación**, es posible que sea **subóptima** para su nuevo rol y, por lo tanto, la **selección natural puede actuar** sobre ella mejorándolas para su nuevo uso y desarrollando así una **nueva adaptación**. Este proceso puede repetirse sucesivamente y podría tener implicaciones para entender varios procesos evolutivos:

- Evolución de rasgos complejos.
- Diseño “jury-rigged”.
- Evolución tecnológica.

1ª adaptación



1ª exaptación



Sel. Nat.

2ª adaptación



2ª exaptación



Sel. Nat.

3ª adaptación



....



## Adaptación y exaptación

Gould y Vrba propusieron que cuando surge una **exaptación**, es posible que sea **subóptima** para su nuevo rol y, por lo tanto, la **selección natural puede actuar** sobre ella mejorándolas para su nuevo uso y desarrollando así una **nueva adaptación**. Este proceso puede repetirse sucesivamente y podría tener implicaciones para entender varios procesos evolutivos:

- Evolución de rasgos complejos.
- Diseño “jury-rigged”.
- Evolución tecnológica.

1ª adaptación



1ª exaptación



Sel. Nat.

2ª adaptación



2ª exaptación



Sel. Nat.

3ª adaptación



....



## Adaptación y exaptación

Gould y Vrba propusieron que cuando surge una **exaptación**, es posible que sea **subóptima** para su nuevo rol y, por lo tanto, la **selección natural puede actuar** sobre ella mejorándolas para su nuevo uso y desarrollando así una **nueva adaptación**. Este proceso puede repetirse sucesivamente y podría tener implicaciones para entender varios procesos evolutivos:

- Evolución de rasgos complejos.
- Diseño “jury-rigged”.
- Evolución tecnológica.

1ª adaptación



1ª exaptación



Sel. Nat.

2ª adaptación



2ª exaptación



Sel. Nat.

3ª adaptación



....



## Adaptación y exaptación

Gould y Vrba propusieron que cuando surge una **exaptación**, es posible que sea **subóptima** para su nuevo rol y, por lo tanto, la **selección natural puede actuar** sobre ella mejorándolas para su nuevo uso y desarrollando así una **nueva adaptación**. Este proceso puede repetirse sucesivamente y podría tener implicaciones para entender varios procesos evolutivos:

- Evolución de rasgos complejos.
- Diseño “jury-rigged”.
- Evolución tecnológica.

1ª adaptación



1ª exaptación



Sel. Nat.

2ª adaptación



2ª exaptación



Sel. Nat.

3ª adaptación



....





Esta obra está bajo una [Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

© Humberto G. Ferrón Jiménez

© Humberto G. Ferrón Jiménez. Universitat de València.  
Obra publicada para uso exclusivo de los y las estudiantes matriculados  
en la Asignatura Paleobiología y sistemática paleontológica del Máster en  
Paleontología Aplicada, Curso 2022-2023  
Cualquier otro uso requerirá la autorización por escrito del autor.