

Estudiando los determinantes de la composición de comunidades y sus dinámicas en el pasado incorporando información filogenética y funcional al registro fósil

D. Nieto-Lugilde¹, J.A. López-Sáez², F. Alba-Sánchez³

(1) Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Facultad de Ciencias (Campus Universitario Rabanales), Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba, España.

(2) Grupo de Investigación Arqueobiología, Instituto de Historia (CSIC). Albasanz 26-28, 28037, Madrid, España.

(3) Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias (Campus Fuentenueva), Universidad de Granada, 18071 Granada, España.

* Autor de correspondencia: D. Nieto-Lugilde [dnietolugilde@gmail.com]

> Recibido el 15 de mayo de 2017 - Aceptado el 29 de agosto de 2017

Nieto-Lugilde, D., López-Sáez, J.A., Alba-Sánchez, F. 2018. Estudiando los determinantes de la composición de comunidades y sus dinámicas en el pasado incorporando información filogenética y funcional al registro fósil. *Ecosistemas* 27(1): 52-61. Doi.: 10.7818/ECOS.1438

Estudiando los determinantes de la composición de comunidades y sus dinámicas en el pasado incorporando información filogenética y funcional al registro fósil. El registro fósil contiene información sobre la composición relativa de especies en un momento concreto, aportando información de la dinámica de comunidades a lo largo de intervalos temporales extensos, siendo el Pleistoceno y el Holoceno los periodos mejor representados. Sin embargo, estos datos son rara vez considerados en las hipótesis y modelos que se han desarrollado recientemente para explicar la composición de comunidades. El papel de las variables abióticas (i.e., climáticas) en el ensamblaje de comunidades está bien documentado tanto en el registro fósil como por datos ecológicos actuales. Sin embargo, el papel de las interacciones bióticas es más controvertido, aunque el uso de información filogenética y de rasgos funcionales está ayudando a comprender su papel relativo en las comunidades actuales. La creciente popularidad de herramientas ecoinformáticas de modelización junto con un mayor volumen de datos paleoecológicos disponibles online facilita su integración con la teoría y los modelos de ecología de comunidades. Sin embargo, su uso en el estudio de las interacciones bióticas es todavía escaso y su integración con datos funcionales y filogenéticos es prácticamente inexistente. Con el objetivo de fomentar nuevos estudios, revisamos los avances en la integración de paleoecología con la teoría y modelos de la ecología de comunidades, analizamos las principales incertidumbres asociadas a los datos fósiles, para asegurar un análisis serio y riguroso y finalmente sugerimos futuras líneas de trabajo.

Palabras clave: ecología contemporánea; filtrado ambiental; interacciones bióticas; modelos de comunidades; modelos de distribución conjunta de especies; paleoecología

Nieto-Lugilde, D., López-Sáez, J.A., Alba-Sánchez, F. 2018. Studying community assembly drivers and its past dynamics incorporating phylogenetic and functional data to the fossil record. *Ecosistemas* 27(1): 52-61. Doi.: 10.7818/ECOS.1438

Studying community assembly drivers and its past dynamics incorporating phylogenetic and functional data to the fossil record. The fossil record provides information on species relative abundances at specific times, which in turns can inform about community dynamics over long time periods, being the Pleistocene and the Holocene the best represented. However, palaeoecological data are rarely incorporated in hypothesis and models recently developed to explain community composition. The role of abiotic variables (i.e., climate) to drive community assembly is well documented both in contemporary ecology and the fossil record. Although the role of biotic interactions in community assembly remains controversial, phylogenetic and functional traits information are contributing to clarify its importance on contemporary communities. The growing popularity of ecoinformatic modelling tools along with an increasing availability of palaeoecological data in online databases facilitates the integration of palaeoecological data to inform theory and models of community ecology. However, such integration remains largely unexplored. Aiming to boost such sort of studies, we review here advances in palaeoecological studies to inform community ecology, we also provide a guide on common uncertainties associated with fossil records to ensure a rigorous use of them, and propose further working lines in such integration.

Key words: contemporary ecology; biotic interactions; community-level models; environmental filtering; joint species distribution models; palaeoecology

Introducción

La necesidad de interrelacionar los estudios de ecología contemporánea con estudios paleoecológicos se reconoce y se ha puesto de manifiesto en reiteradas ocasiones desde principios del siglo XX (Clements 1924; Foster et al. 1990; Schoonmaker y Foster 1991; Rull 2010; Jackson y Blois 2015; y referencias allí citadas). Algunos autores han sugerido que ambas disciplinas deberían ser

unificadas bajo el paraguas de la ecología, manteniendo la distinción nomenclatural (e.g., paleoecología y ecología contemporánea) como herramienta sintáctica para identificar el periodo temporal estudiado, así como las idiosincrasias de sus datos y las herramientas metodológicas propias de cada una (Rull 2010). [En este trabajo adoptamos dicha convención para referirnos a cada una de las disciplinas en su enfoque tradicional o a la ecología como concepto integrador que abarca a ambas.] Esta propuesta se fundamenta en

la idea del uniformismo y considera los elementos y procesos ecológicos en pasado, presente y futuro como factores necesariamente conectados dentro del *continuum* tiempo. Por tanto, integrar las evidencias que los dos cuerpos de conocimiento proporcionan y desarrollar hipótesis y modelos que satisfagan sus singularidades supone un paso importante e imprescindible para poder entender y anticiparnos a los potenciales cambios ecológicos que se producirán en el futuro (Rull 2010; Blois et al. 2013a; Williams et al. 2013; Jackson y Blois 2015; Maguire et al. 2015). Aunque algunos avances de esta integración se identificaron en la década de los 90 (Davis 1994), estas dos disciplinas se han mantenido prácticamente independientes una de la otra con algunas interacciones puntuales (e.g., Foster et al. 1990; Rull 2010; Jackson y Blois 2015; y sus referencias). Cada vez son más los estudios que integran datos, hipótesis y/o métodos de ambas materias, aunque dichos esfuerzos son todavía insuficientes (Rull 2010; Jackson y Blois 2015). Sin embargo, esta tendencia parece no haber calado todavía en la comunidad científica española. Buen ejemplo de ello, o al menos de estar en un estado incipiente, es la aparición de este volumen especial y la celebración por primera vez de una sesión de paleoecología en el último congreso de la Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET), que tuvo lugar a principios de 2017 en Sevilla (España).

La falta de integración entre ambas disciplinas se puede explicar por una mezcla de factores tanto de índole científica como no científica (Rull 2010). La paleoecología se ha centrado tradicionalmente en la reconstrucción de ecosistemas y condiciones ambientales, mientras que la ecología busca patrones (distribución/abundancia de especies, composición de comunidades, etc.) así como entender los procesos que generan dichos patrones (Rull et al. 2013). Aproximarse a la paleoecología es difícil ya que recolectar muestras paleoecológicas resulta un procedimiento caro y complejo (e.g., Faegri y Iversen 1975), el análisis de las mismas y las metodologías empleadas requieren un alto grado de especialización, e incluso disponiendo de los datos, su interpretación y análisis no resulta trivial sin la adecuada formación (Huntley 1996). Por otro lado, la disociación psicológica entre pasado y presente alcanza la ecología, acrecentada por el papel homogeneizador del prefijo "paleo" cuando se aplica a disciplinas con diferentes objetos de estudio pero que comparten el hecho de estudiar fenómenos del pasado (e.g., paleozoología, paleobotánica, paleogeografía, paleoecología o paleoclimatología; Rull 2010), y que se mantienen separadas de las disciplinas que estudian los mismos fenómenos en el presente.

Con este trabajo pretendemos contribuir a la unificación de ambas disciplinas y fomentar nuevos trabajos en los que se integren los datos de una con las hipótesis y modelos de la otra. Para ello, en lugar de realizar una revisión sobre los solapamientos y complementariedades de ambas disciplinas, previamente tratado por otros autores (e.g., Foster et al. 1990; Schoonmaker y Foster 1991; Davis 1994; Huntley 1996; Jackson y Overpeck 2000; Williams y Jackson 2007; Rull 2010; Ostling 2012; Jackson y Blois 2015), trataremos de ilustrar esta integración revisando y discutiendo algunos esfuerzos realizados hasta el momento en el campo de la ecología de comunidades. Abordar la problemática mencionada desde esta perspectiva será interesante por varias razones: a) se trata de un campo actual con un gran dinamismo por parte de ambas disciplinas (paleoecología y ecología contemporánea), con aportaciones recientes en cuanto a volumen de datos (Blois et al. 2011; Giesecke et al. 2013; <http://www.neotomadb.org>), hipótesis (Kissling et al. 2008; Kraft et al. 2008; Blois et al. 2013a; Kraft et al. 2015; Gerhold et al. 2015) y modelos (Pollock et al. 2014; Carrara et al. 2015; Ovaskainen et al. 2016; Inoue et al. 2017), b) determinados datos paleoecológicos pueden representar la composición de comunidades en el pasado (o al menos patrones de coocurrencia de especies), bien por indicar la presencia/ausencia de múltiples taxones simultáneamente (e.g., registros paleopolínicos) o a través de un procesamiento de los datos originales (e.g., compilación de registros de taxones aislados) y c) la paleoecología y la ecología de comunidades presentan intereses comunes (las dos se interesan por la estructura de las comuni-

des, tanto de sus patrones espaciales como de sus dinámicas) y se complementan en cuanto a escalas espacial y temporal (Jackson y Blois 2015).

Con este trabajo, además, proporcionamos una guía práctica para el uso de datos paleoecológicos (e.g., climáticos y bióticos), revisando algunos recursos en los que estos pueden consultarse libremente, analizando sus principales limitaciones y cómo tenerlas en cuenta para integrarlas de forma correcta con datos de otro tipo o con las nuevas herramientas ecoinformáticas (e.g., modelos de comunidades). Repasamos también los avances teóricos y técnicos (e.g., modelos) recientes en ecología de comunidades, y proponemos potenciales líneas de investigación para una visión integradora de la ecología de comunidades, en la que las nuevas hipótesis y los nuevos modelos propuestos den respuesta satisfactoria tanto a las evidencias experimentales y observacionales actuales/recientes, como a las procedentes de escalas temporales mayores.

Datos paleoecológicos y composición de comunidades

Bajo la denominación de paleoecología se engloban un abanico amplio de disciplinas que estudian distintos tipos de restos fósiles (e.g., huesos, conchas, tejidos vegetales, polen, esporas o estructuras resistentes de organismos unicelulares), tanto macro- como microscópicos, y/o indicadores paleoambientales (e.g., isótopos estables o datos geoquímicos) procedentes de una localidad particular (Maguire et al. 2015). Aunque estos suelen localizarse en cuencas sedimentarias con condiciones favorables para los procesos de fosilización y conservación del registro fósil (e.g., fondos de lagunas, turberas, o afloramientos de brea), también podemos hallar información paleoecológica en yacimientos arqueológicos, en las acumulaciones de restos realizadas por roedores, coprolitos, etc. Aunque las evidencias macroscópicas, tanto de restos vegetales (Mitchell et al. 2015) como de micro- y macrofauna (Montuire et al. 1997; Ricankova et al. 2014), suelen considerarse más directas, las evidencias microscópicas suelen ser más frecuentes y abundantes. Tanto unas como otras proporcionan información sobre la presencia y/o abundancia relativa de un abanico amplio de organismos: diatomeas (Roberts et al. 2015), dinoflagelados (Kenfack et al. 2012), plantas terrestres y acuáticas (Pisaric et al. 2003), hongos (a través de esporas o cuerpos fructíferos; Jackson 1994), cladóceros (Novakova et al. 2013), foraminíferos (Uthicke et al. 2012), ostrácodos (von Barga et al. 2016), quironómidos (Brooks 2006), cianobacterias (Golubic y Seong-Joo 1999) o moluscos (D'Amico et al. 2014). Entre los indicadores ambientales más habituales, podemos encontrar los isótopos estables (como indicadores de condiciones climáticas o indicador de la dieta de ciertos animales; Crowley y Samonds 2013) y los restos de carbones (como indicador de frecuencia/severidad de incendios o de acción antrópica; Valsecchi et al. 2013; López-Sáez et al. 2016).

Los datos fósiles son, de forma inherente, datos temporales (Fig. 1); en algunos casos de forma más o menos continua (e.g., microfósiles procedentes de cuencas sedimentarias como lagos y *cores* marinos) y en otros de carácter puntual más o menos irregularmente distribuidos en el tiempo (e.g., restos microfósiles de plantas y vertebrados en depósitos discretos de depósitos fluviales). Los microfósiles (e.g., diatomeas, dinoflagelados, polen, estomas, esporas de pteridófitos y de hongos, e invertebrados), así como los datos de acumulaciones de residuos de roedores, depósitos en cuevas, afloramientos de brea, y depósitos marinos someros (con invertebrados marinos) reflejan por su naturaleza la composición relativa o la coocurrencia de especies en una región determinada, por lo que se han usado para estudiar las dinámicas de comunidades a lo largo de periodos más o menos largos (Faegri y Iversen 1975; Odgaard 1999; Nieto-Lugilde et al. 2015a). En este sentido, destaca la palinología, ya que proporciona información relativamente abundante desde el último máximo glacial (LGM por sus siglas en inglés; *last glacial maximum* – 21 ka BP; kilo años *Before Present*) y sus aportaciones han sido usadas frecuentemente para el estudio de las comunidades vegetales en el pasado. El carácter puntual (tanto temporal como espacial) de los registros ma-

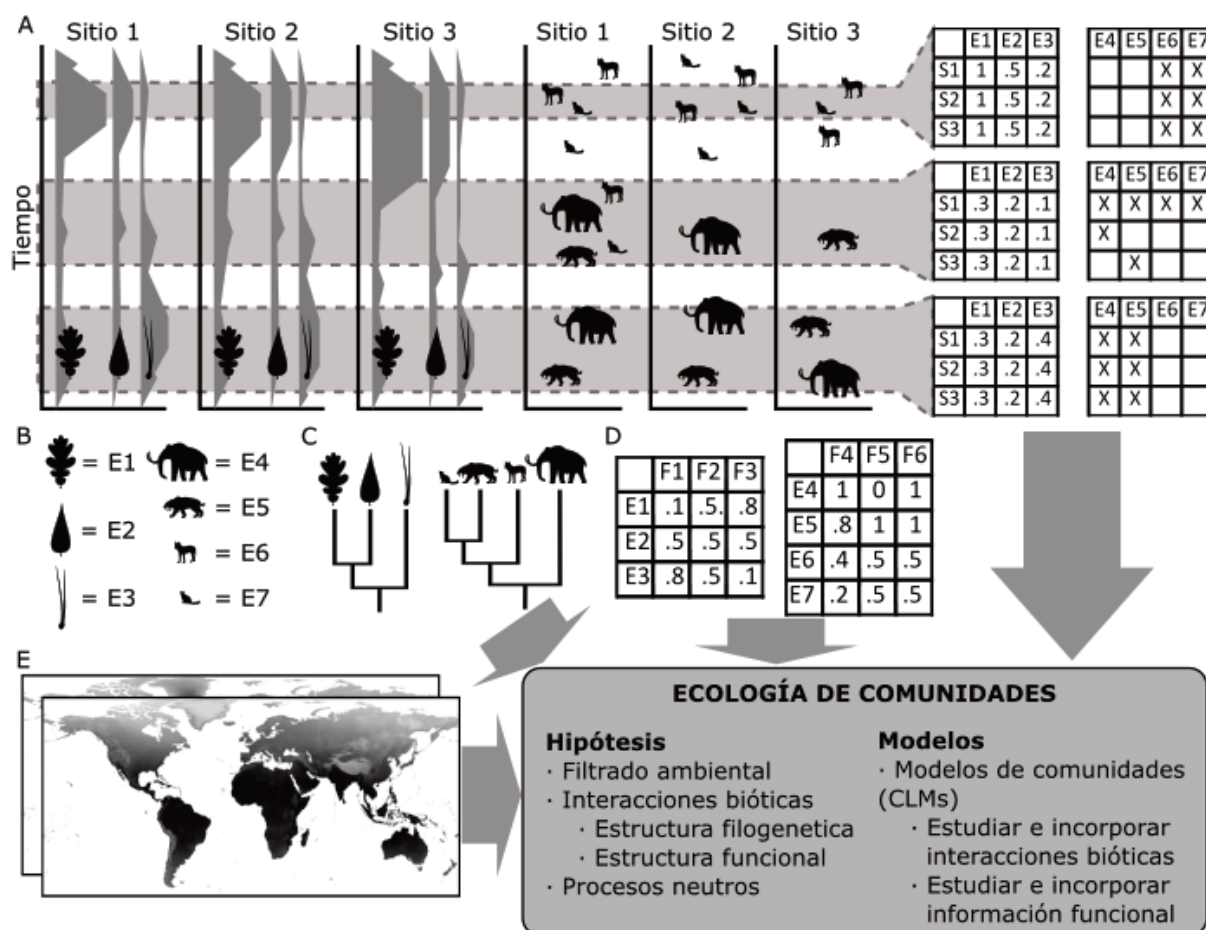


Figura 1. Esquema de la integración de distintos datos actuales y paleontológicos para verificar hipótesis y modelos de la ecología de comunidades. (A) Representación ficticia de datos fósiles continuos (e.g., polen) y discretos (e.g., restos óseos) y como unos y otros pueden usarse para representar la composición de especies (E_n) en forma de matrices de comunidades (especies \times sitios – S_n) durante periodos más o menos amplios (ver diferencias en la duración de los distintos periodos). Mientras los registros polínicos se han convertido en matrices de abundancia relativa, los restos animales se han usado como indicadores de ocurrencia. (B) Equivalencia entre los símbolos usados para cada especie y los códigos en las matrices de comunidades (A) y de rasgos funcionales (D). (C) Árboles filogenéticos ficticios para las especies representadas en las matrices de comunidades en A. (D) Matrices de rasgos funcionales (F_n ; rasgos \times especies) de cada especie (e.g., superficie foliar específica, densidad de la madera o altura máxima de la especie en plantas y tamaño corporal, hábitos alimenticios o densidad y distribución de pelaje en animales). Se representan una matriz para cada grupo taxonómico, aunque idealmente se deberían considerar una para cada periodo. Sin embargo, estos datos pueden presentar dificultades para su observación en el registro fósil (e.g., los registros de plantas proceden mayoritariamente de restos polínicos, pero no es posible determinar la superficie foliar específica de una población de plantas en el pasado observando su registro polínico). (E) Datos climáticos y reconstrucciones paleoclimáticas que deben alinearse y ajustarse temporalmente a los datos de comunidades considerados (periodos en A) y las incertidumbres en sus dataciones. Panel A modificado de (Maguire et al. 2015). Siluetas de animales son de dominio público, excepto *Mammuthus primigenius* de Zimices bajo licencia creative commons (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>), todas descargadas de Phylopic (<http://phylopic.org>).

Figure 1. Diagram representing the integration of contemporary and palaeontological records to test hypothesis and models in community ecology. (A) Fictional representation of continuous (e.g., pollen) and discrete fossil records (e.g., bone remains) and how to combine them to reflect species composition (E_n) in the form of community matrices (species \times sites – S_n) during length-varied periods (see duration differences between periods). Here, pollen records have been used to calculate relative abundances of plant taxa, whereas animal remains have been used to represent occurrence of each species. (B) Equivalency between silhouettes for each taxon and the text codes used in community matrices (A) and functional traits matrices (D). (C) Fictional phylogenetic trees for species in community matrices in A. (D) Matrices capturing functional traits (F_n) for each species (traits \times species; e.g., specific leaf area, wood density, or maximum height for plants and body size, dietary habits, or fur density and distribution). Although we represented one matrix for each taxonomic group, it would be ideal to consider one matrix for each taxonomic group at each time period. However, this data can be difficult to observe from the fossil record (e.g., paleorecords of plants are mostly from pollen observations but it is not feasible to know the specific leaf area of populations of plants in the past by looking at their pollen remains). (E) Climatic and paleoclimatic data that should align and temporally match community data inferred from the fossil record (periods in A) and the uncertainties in their datations. Panel A modified from (Maguire et al. 2015). Animal silhouettes are from public domain, but *Mammuthus primigenius* from Zimices under creative commons license (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>), all downloaded from Phylopic (<http://phylopic.org>).

croscópicos hace que el estudio de comunidades animales haya sido más limitado. No obstante, la posibilidad de inferir datos poblacionales animales a través de indicadores indirectos del registro palinológico (que sí es continuo; Gill et al. 2012), la creciente abundancia de fósiles animales (Magri y Palombo 2013) y su accesibilidad en grandes bases de datos (Saarinen y Lister 2016), han posibilitado combinar datos de distintos yacimientos para el mismo periodo (Fig. 1) para analizar comunidades animales y/o incluirlas en los estudios de comunidades vegetales.

Paleoecología y ecología de comunidades

Jackson y Blois (2015) han revisado recientemente las aportaciones más significativas que la paleoecología ha proporcionado en el campo de la ecología de comunidades, y analizan las principales teorías que se han propuesto para explicar la composición de las comunidades biológicas: filtrado ambiental, ensamblaje por interacciones bióticas y procesos neutros. En resumidas palabras, el filtrado ambiental sugiere que la composición de comunidades

está determinada principalmente por la respuesta individual de cada una de las especies a las condiciones ambientales, mientras que el ensamblaje por interacciones bióticas propone un papel preponderante de las interacciones entre especies a la hora de configurar los patrones de coocurrencia. Finalmente, el ensamblaje por procesos neutros (propuesto originalmente para explicar las comunidades tropicales) sostiene el papel principal de los procesos poblacionales estocásticos (i.e., migraciones, reclutamiento, mortalidad, etc.). [Jackson y Blois \(2015\)](#) argumentan que la paleoecología se ha centrado principalmente en el filtrado ambiental, ya que el registro fósil aporta abundante información a su favor (e.g., como migraciones acopladas a cambios climáticos o la presencia de paleocomunidades sin análogos modernos), mientras que la ecología contemporánea se ha centrado, normalmente, en las interacciones bióticas y los procesos neutros, siendo ambas igualmente soportadas por estudios experimentales y observacionales a escalas temporales cortas. Partiendo de esta base y para evitar solapamientos, nosotros optamos por ilustrar algunos de los trabajos que han ido encaminados a la síntesis de estas disciplinas combinando datos, hipótesis y modelos.

Los datos de polen fósil, a pesar de sus limitaciones (ver más abajo), son un buen reflejo de la composición de las comunidades vegetales pasadas ([López-Sáez et al. 2010, 2013](#)), y documentan la existencia de comunidades similares a las actuales durante el Holoceno ([Robles-López et al. 2018](#)). Sin embargo, no son raros los registros palinológicos que reflejan una respuesta diferente e individual de las especies vegetales frente a cambios climáticos acentuados (como los que tuvieron lugar en la transición entre el Pleistoceno y el Holoceno; [Jackson y Overpeck 2000](#); [Williams et al. 2002](#); [Shuman et al. 2009](#)); se han identificado diferencias en las rutas migratorias postglaciales entre especies con distribuciones similares durante el LGM así como la presencia de comunidades no análogas a las actuales ([Williams et al. 2013](#)). Además, las comunidades vegetales no análogas aparecen normalmente acompañadas de combinaciones climáticas sin equivalentes en la actualidad ([Williams y Jackson 2007](#); [Williams et al. 2013](#); [Maguire et al. 2015, 2016](#)). Desde un punto de vista funcional, la composición y estructura de las comunidades de mamíferos en la región Altai-Sayan (Asia Central), que presenta actualmente condiciones ambientales (e.g., climáticas) similares a las que se registraron durante el LGM, es equivalente a las comunidades dominantes en Eurasia durante el LGM pero completamente diferente del resto de comunidades euroasiáticas actuales de mamíferos (i.e., comunidades euroasiáticas fuera de la región Altai-Sayan; [Ricankova et al. 2014](#)). De forma conjunta, todo lo anterior sugiere un control ambiental por parte de los factores abióticos (e.g., climáticos) en el ensamblaje de las comunidades, tanto animales como vegetales. Desentrañar la relación entre las variables abióticas y las comunidades bióticas permitiría, por tanto, elaborar predicciones sobre la distribución de especies y la composición de comunidades ante los escenarios de cambio climático.

En este sentido, la mayoría de los modelos para predecir las consecuencias del cambio climático son modelos correlativos ajustados con datos espaciales contemporáneos de ocurrencia/abundancia de especies y/o composición de comunidades y con datos ambientales (e.g., climáticos; [Maguire et al. 2015](#)). Es importante, por tanto, validar la asunción de que espacio y tiempo son efectivamente intercambiables. Para realizar esta comprobación, [Blois et al. \(2013b\)](#) ajustaron dos grupos de modelos generalizados de disimilitud (o GDM por sus siglas en inglés; *generalized dissimilarity models*) usando datos de polen fósil y sus correspondientes reconstrucciones paleoclimáticas; uno con datos distribuidos espacialmente desde el LGM hasta la actualidad y otro con los mismos datos distribuidos temporalmente (a intervalos de 1000 años) para cada uno de los sitios estudiados. Posteriormente, compararon las estimaciones producidas por un grupo de modelos (e.g., modelos ajustados temporalmente) cuando se proyectaban a las condiciones ambientales con las que el otro grupo de modelos (e.g., modelos ajustados espacialmente) fueron ajustados. Los resultados muestran una gran congruencia cuando espacio y tiempo son in-

tercambiados, con la excepción del Holoceno, durante el cual la variabilidad climática temporal es baja comparada con la variabilidad espacial y los modelos se ven forzados a extrapolar. No obstante, el uso de GDMs sobre los datos paleopalínológicos desde el LGM a intervalos de 1000 años ha permitido determinar que la relación entre variables climáticas y composición de la vegetación no se ha mantenido estable a lo largo del tiempo ([Blois et al. 2013c](#)). Estos modelos predicen razonablemente bien los patrones espaciales de distribución cuando son proyectados a otros periodos temporales. Sin embargo, el hecho de que la relación entre clima y vegetación no se mantenga estable hace que los modelos se comporten peor cuando se proyectan a periodos temporales más distantes o cuando ha acontecido un cambio climático significativo o abrupto entre el periodo en el que se ajustan los modelos y en el que se intentan proyectar.

Utilizando el mismo conjunto de datos que [Blois et al. \(2013b\)](#), [Maguire et al. \(2016\)](#) compararon la capacidad predictiva cuando se proyectan modelos de distribución de especies (SDMs por sus siglas en inglés; *species distribution models*) con respecto a modelos de comunidades (CLMs por sus siglas en inglés; *community level models*). Mientras que los SDMs asumen una respuesta totalmente independiente de cada una de las especies, los CLMs permiten una respuesta independiente de cada especie a la vez que condicionan las respuestas de éstas al patrón de coocurrencia del resto de especies (nótese que estos modelos no consideran interacciones bióticas implícitamente, pero tampoco asumen las comunidades como entidades cerradas; consultar [Ferrier y Guisan 2006](#) para una revisión detallada de las distintas estrategias de modelizado de comunidades). Al igual que en trabajos anteriores ([Veloz et al. 2012](#); [Blois et al. 2013c](#)), ambos grupos de modelos tienen una capacidad reducida de predicción. Sin embargo, los CLMs presentan una ligera ventaja sobre los SDMs cuando se proyectan a periodos distantes temporalmente o en los que se ha producido un acusado cambio climático ([Maguire et al. 2016](#)), lo que sugiere que unas especies proporcionan información relevante para predecir la presencia/ausencia de otras y por tanto también para predecir la composición de las comunidades. Sin embargo, diferenciar si el patrón de coocurrencia entre especies se debe a una (di-)similitud en sus requerimientos ambientales (i.e., climáticos en este caso), a la presencia de interacciones bióticas o al efecto de otras variables no consideradas en los modelos no es una cuestión trivial, ni que pueda resolverse con este tipo de modelos ([Clark et al. 2014](#)).

A pesar de que los datos paleoecológicos sugieren un filtrado ambiental en el ensamblaje de las comunidades biológicas ([Williams y Jackson 2007](#); [Williams et al. 2013](#)), las dificultades de los modelos para estimar la composición de las comunidades en el pasado junto con recientes estudios de ecología contemporánea indican que, aunque con un papel secundario con respecto a las condiciones abióticas, las interacciones bióticas tienen un papel importante en la distribución de especies y en la composición de las comunidades ([Gotelli et al. 2010](#); [Wisz et al. 2013](#); [Kissling y Schleuning 2014](#); [Nieto-Lugilde et al. 2015b](#)). Con el objetivo de superar las limitaciones de los datos observacionales actuales para identificar signos de interacciones bióticas, [Blois et al. \(2014\)](#) proponen analizar los patrones de coocurrencia de taxones en el registro paleoecológico y posteriormente combinar y analizar los requerimientos climáticos y de distancia geográfica de cada pareja de especies para determinar el papel relativo de cada uno de estos factores en la composición de las comunidades. Aunque los autores sugieren que la variación de la coocurrencia de taxones que queda sin explicar por las variables climáticas y la distancia geográfica potencialmente se debe a interacciones bióticas, encontraron pocos indicios de éstas entre los taxones vegetales estudiados desde el LGM. Esto podría deberse a los grupos biológicos estudiados; aunque las interacciones bióticas entre especies vegetales pueden tener lugar, éstas suelen ser indirectas ([Nieto-Lugilde et al. 2015b](#)) y, por tanto, con un efecto más limitado a las escalas temporales y espaciales estudiadas por [Blois et al. \(2014\)](#). Un enfoque alternativo podría ir encaminado a identificar grupos funcionales de plantas y buscar indicios de interacciones entre dichos grupos, que pueden

presentar un efecto más importante entre grupos funcionales que entre especies por separado (Nieto-Lugilde et al. 2015b). Otra vía de trabajo, cada vez más viable gracias al volumen de datos disponible en bases de datos, es combinar indicadores directos y/o indirectos de la presencia/abundancia de otros grupos taxonómicos (e.g., animales) para identificar señales de interacciones bióticas (a nivel de especie o de grupos funcionales). Además, dichos datos se pueden combinar con los registros de polen fósil para identificar potenciales interacciones animal-planta, las cuales pueden ser importantes en la estructuración de comunidades a través de niveles tróficos. Por ejemplo, la extinción durante el Cuaternario de los grandes herbívoros en Norte América (cuantificada a partir de la presencia de esporas de *Sporormiella* – hongo coprófilo que requiere de la digestión por herbívoros para completar su ciclo de vida) parece estar relacionada con la aparición de comunidades vegetales no análogas a las preexistentes y con un aumento de la frecuencia de incendios (Gill et al. 2009, 2012).

Avances en la teoría y modelos en ecología de comunidades

En el campo de la ecología de comunidades contemporáneas se han producido numerosos avances en los últimos años, tanto en el desarrollo de hipótesis y teorías como en el desarrollo de modelos para analizar datos y comprobar dichas hipótesis. En este sentido, la mayor disponibilidad de datos filogenéticos (e.g., Hinchliff et al. 2015) está permitiendo un aumento del número de estudios en los cuales se analiza la relación filogenética de las especies que componen cada comunidad (Eiserhardt et al. 2015a, b; Feng et al. 2015; Ma et al. 2016; Miller et al. 2017). Al comparar los resultados observados con la distribución resultante de un modelo nulo se obtiene que las comunidades estudiadas pueden ser más agrupadas (especies de la comunidad más relacionadas) o dispersas (especies de la comunidad menos relacionadas) filogenéticamente que lo esperado por el azar (Webb 2000; Webb et al. 2002; Miller et al. 2017). El uso de este tipo de enfoque ha servido para identificar los efectos de interacciones bióticas o del filtrado ambiental en el ensamblaje de comunidades: las comunidades dispersas filogenéticamente serían el resultado de competición entre taxones estrechamente emparentados (Swenson et al. 2007), mientras que las comunidades agrupadas filogenéticamente serían la consecuencia de procesos de filtrado ambiental (Webb et al. 2002). Esta interpretación se basa en la conservación o similitud morfológica y funcional de las especies emparentadas (Losos 2008; Comte et al. 2014). Sin embargo, recientemente se ha demostrado que esta relación no se mantiene de forma general y por tanto la interpretación de la estructura filogenética de las comunidades no es tan directa (Cadotte et al. 2017; Cavender-Bares et al. 2009; Mayfield y Levine 2010; Gerhold et al. 2015), al menos no sin incorporar en el análisis datos sobre características o rasgos funcionales.

En este sentido, los rasgos funcionales (entendidos como aquellas características morfológicas relacionadas con el funcionamiento ecofisiológico de los organismos y su respuesta a las variables ambientales; e.g., superficie foliar específica o densidad de madera en plantas y tamaño corporal o densidad y tipología de pelo en animales) son importantes a la hora de entender y predecir la distribución de especies (D'Amen et al. 2015; Wittmann et al. 2016) y la composición de las comunidades (Stubbs y Bastow Wilson 2004; Cornwell et al. 2006; Kraft et al. 2008; Cornwell y Ackerly 2009; D'Amen et al. 2015). De forma similar a la estructura filogenética, la estructura funcional de una comunidad puede interpretarse como resultado del filtrado ambiental o de la competencia interespecífica (si la comunidad presenta una diversidad menor o mayor, respectivamente, de lo que se espera debido al azar; Kraft et al. 2007). Por ejemplo, este tipo de análisis ha permitido determinar el papel que juega la competencia interespecífica en la composición de las comunidades vegetales en bosques tropicales (Kraft et al. 2008) o en comunidades de dunas (Stubbs y Bastow Wilson 2004). Sin embargo, Cornwell et al. (2006) encontraron un mayor soporte en pro del filtrado ambiental para la vegetación leñosa en

California (USA). Otros autores han identificado signos de filtrado ambiental y de competencia en la vegetación costera de California al analizar múltiples rasgos funcionales (Cornwell y Ackerly 2009). El efecto del filtrado ambiental en la diversidad funcional se ha observado incluso a escala continental. Por ejemplo, en un reciente trabajo (Šimová et al. 2015) se ha observado una baja correlación entre las variables climáticas y la diversidad funcional de las comunidades vegetales de Norteamérica, aunque se identificaron señales de filtrado ambiental para determinadas combinaciones de variables climáticas.

Aunque los modelos estadísticos para predecir la composición y estructura de comunidades (i.e., CLMs) no son novedosos (Tan y Smeins 1996), su uso está mucho menos extendido que el de los populares SDMs (Maguire et al. 2015, 2016). En los últimos años, se han desarrollado un grupo de CLMs (llamados *joint distribution models*) con el objeto de estudiar el papel de las interacciones bióticas (Ovaskainen et al. 2010), datos filogenéticos y/o de rasgos funcionales (Pollock et al. 2012; Ovaskainen et al. 2017) con respecto al papel de las variables ambientales. Además de desentrañar los papeles relativos que filtrado ambiental y las interacciones bióticas juegan en el ensamblaje de comunidades, estos modelos permiten tener en cuenta dicha información a la hora de realizar predicciones frente a los cambios ambientales futuros (Harris 2015). La mayoría de estos algoritmos son modelos bayesianos jerarquizados lo que tiene un gran potencial en el caso de los datos paleoecológicos, ya que se podrían modificar para incorporar las incertidumbres propias (ver más abajo) de los datos paleoecológicos (Gavin et al. 2014; Rodríguez-Sánchez et al., comunicación personal).

En todo caso, la verificación de las hipótesis planteadas y de los modelos desarrollados pasa porque sean capaces de dar una explicación satisfactoria los patrones de composición de comunidades observados a múltiples escalas, tanto espaciales (Šimová et al. 2015) como temporales. Por ejemplo, el hecho de que el clima no tenga un papel estable en el ensamblaje de comunidades vegetales desde el LGM (Blois et al. 2013c) sugiere nuevas preguntas que requieren atención: ¿Pueden estos cambios explicarse por el efecto de las interacciones bióticas? ¿Es el papel de las interacciones bióticas estable a lo largo del tiempo? En este sentido, hay un gran potencial, para contrastar dichas hipótesis y modelos con datos paleoecológicos, combinando datos actuales y paleoecológicos con información filogenética y funcional (Fig. 1). Este campo también permite proponer nuevas e importantes preguntas que pueden responderse con el registro fósil: ¿Mejoran las predicciones para el pasado de los modelos de comunidades cuando se incorpora información filogenética y/o funcional? Esta interacción parece factible en el caso de los datos filogenéticos, ya que para la mayoría de los taxones es razonable asumir que sus relaciones filogenéticas no han cambiado significativamente en los últimos 21 ka (desde el LGM). Sin embargo, el uso de rasgos funcionales con datos paleoecológicos requiere de más precaución. Si bien ciertas características morfológicas se conservan bien a esta escala temporal (lo que constituye la base de la identificación de restos fósiles, como la morfología de los granos de polen de plantas), ciertos rasgos funcionales puede presentar una importante plasticidad intraespecífica (e.g., área foliar específica; Mitchell y Bakker 2014). Esta plasticidad sugiere que organismos de una misma especie modifican ciertas características (dentro de un rango) en función de las condiciones ambientales. Por tanto, el uso de datos funcionales está limitado a aquellos que se pueden observar directamente en los restos macroscópicos, y aquellos que se pudieran inferir de los restos microscópicos (e.g., forma de los estomas; Lacourse et al. 2016).

Bases de datos paleoecológicos

En la actualidad, muchas colecciones biológicas y paleontológicas están digitalizadas en forma de bases de datos y son más o menos accesibles a través de alguna interfaz web. Normalmente, estas colecciones abarcan un ámbito espacial y temporal concreto.

Sin embargo, el aumento en la capacidad de cómputo, junto con un mayor interés en los estudios integrativos, hace necesario una gran cantidad de datos que cubran escalas temporales y espaciales de mayor magnitud. En este sentido, son diversas las iniciativas que integran estas colecciones en ámbitos geográficos y taxonómicos mayores en la forma de metabases de datos (e.g., GBIF) o unificando datos de estas colecciones en una misma base de datos (e.g., Neotoma). En la **Tabla 1** se recogen algunas de las iniciativas más relevantes por su extensión geográfica y temporal, o bien por su integración de grupos taxonómicos. En ellas se puede encontrar información sobre la composición de comunidades vegetales (e.g., Neotoma o EPD), o la ocurrencia de especies animales (e.g., Neotoma, PBDB, o Neomap) en un lugar y momento determinado. Además, la mayoría de ellas dispone de interfaz específicas para interactuar con la base de datos desde el software de análisis R (R Core Team 2017). Otros indicadores paleoambientales, como la frecuencia e intensidad de incendios a través de los restos de carbones, pueden obtenerse directamente de las bases de datos paleoecológicas (e.g., EPD o Neotoma) o bien a través de bases de datos especializadas (www.paleofire.org).

Para integrar datos fósiles con teorías y modelos de ecología contemporánea es posible tener en cuenta el papel de otras variables ambientales (e.g., climáticas), por lo que se requieren estimaciones de estas variables para el periodo en el que se registró cada dato fósil. Para evitar circularidad en el análisis, la mayoría de los estudios actuales utilizan proyecciones de modelos climáticos generales de circulación (GCM por sus siglas en inglés; *General Circulation Models*) en lugar de estimaciones derivadas de los propios datos paleoecológicos. Aunque hay numerosos GCMs disponibles y la mayoría proporciona información mensual y anual desde el LGM, todos presentan el principal inconveniente de mostrar una resolución espacial muy baja (>2.5°). El reciente proyecto PaleoView proporciona datos climáticos de un GCM a alta resolución temporal desde el LGM (Fordham et al. 2017) a una resolución espacial regional (2.5°). Los proyectos Ecoclimate (Lima-Ribeiro et al. 2015) y WorldClim (Hijmans et al. 2005) utilizan un algoritmo de reescalado sobre dichas proyecciones para proporcionar estimaciones globales de variables paleoclimáticas a mayor resolución (30' y 30" respectivamente). Sin

embargo, estos dos proyectos sólo proporcionan datos para el Holoceno medio (~6 ka BP) y para el LGM (~21 ka BP) procedentes de los proyectos *Paleoclimate Modelling Intercomparison Project* (PMIP3) y *Coupled Model Intercomparison Project* (CMIP5). Además, al estar basados en una interpolación espacial, los datos a mayor resolución presentan potencialmente dos problemas. Por un lado, la mayor incertidumbre asociada a dicha interpolación, y por otro, un menor nivel de precisión, ya que los valores estimados pueden diferir notablemente de los valores reales observados (Fick y Hijmans 2017). Es importante comentar, que en Ecoclimate, al no perseguir una escala tan detallada como en WorldClim (lo cual es en la mayoría de los casos innecesario), estos problemas serían menores. Además, para generar los datos, en Ecoclimate no se han combinado los datos procedentes de los GCMs con datos observacionales actuales (como sí se hace en WorldClim), práctica que también ha sido criticada para su uso en SDMs (Varela et al. 2015).

Varias bases de datos proporcionan información sobre ciertas características funcionales de ciertos grupos biológicos, incluyendo algunos datos procedentes de registros fósiles (e.g., Morphobank, <http://morphobank.org>; TRY, <https://www.try-db.org>). Aunque como ya comentamos su uso combinado con información de (co)ocurrencia de especies requiere cautela y un tratamiento cuidadoso de los datos y asunciones. Por otro lado, el uso de datos filogenéticos es cada vez más sencillo gracias al ensamblado de superárboles filogenéticos para reconstruir el árbol de la vida al completo (e.g., Open Tree of Life; Hinchliff et al. 2015) y las bases de datos de dataciones fósiles para calibrar la longitud de las ramas de dichos superárboles (<http://fossilcalibrations.org>).

La posibilidad de acceder a una gran cantidad de información de las bases de datos, no debe ser un pretexto para dejar de recolectar muestras y generar nueva información, sino todo lo contrario. El hecho de que las bases de datos permitan realizar estudios integradores a escalas previamente inabarcables, debe servir para remarcar la importancia de seguir aumentando el tamaño y mejorando la calidad de las bases de datos existentes. Para ello es necesario seguir generando nueva información que complemente y/o que ayude a reducir las incertidumbres y limitaciones de los datos ya existentes.

Tabla 1. Tabla resumen con algunas de las bases de datos paleoecológicas más relevantes en la actualidad, bien por su ámbito espacial, temporal o taxonómico. Además, estas bases de datos están disponibles para su descarga o para su consulta a través de interfaz webs. Se incluye además el nombre de los paquetes específicos para interactuar con ellas desde el software de análisis R. * El paquete EPDr está todavía en desarrollo y está disponible a través de un repositorio en GitHub (<https://github.com/dinilu/EPDr>).

Table 1. Summary table with some of the most relevant palaeoecological databases currently, because of their spatial, temporal or taxonomical extent. These databases are available for download or query online through web interfaces. Name for the packages available to interact with the databases in the analytical software R. * EPDr package is still under development and available in a GitHub repository (<https://github.com/dinilu/EPDr>).

Nombre	Enlace	Ámbito espacial	Ámbito temporal	Grupos taxonómicos	Interfaz para R
European Pollen Database (EPD) – en transición a Neotoma	http://www.europeanpollendatabase.net	Eurasia	Pleistoceno y Holoceno	Varios (restos palinológicos)	EPDr*
Neotoma	https://www.neotomadb.org/	Global	Cuaternario	Varios (Plantas, animales, etc.)	neotoma
Paleobiology Database (PBDB)	https://paleobiodb.org	Global	Fanerozoico	Varios (Principalmente animales)	paleobioDB
Neomap – en transición a Neotoma	http://www.ucmp.berkeley.edu/miomap/	Norteamérica	Mioceno	Mamíferos	
New and Old Worlds (NOW)	http://www.helsinki.fi/science/now/	Global	Cenozoico	Mamíferos terrestres	
EDNA Fossil Insects Database	http://edna.palass-hosting.org/	Global	Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico	Insectos	
Global Biodiversity Information Facility (GBIF)	http://www.gbif.org/	Global	Cualquiera	Cualquiera	rgbif

Incertidumbres de los datos fósiles

A pesar de la diversidad de datos fósiles de los que hoy disponemos, todos ellos sufren varios tipos de incertidumbres: temporal, espacial y taxonómica.

Incertidumbre temporal: Toda evidencia fósil debe tener asignada una datación específica, lo que es especialmente importante en los estudios de paleocomunidades para que dicha evidencia se pueda relacionar con otras de diferentes localizaciones y/o periodos (Maguire et al. 2015). Para ello se utilizan distintos métodos (e.g., datación radiocarbónica, por aminoácidos, o por luminiscencia), cada uno de los cuales tiene sus propias asunciones y potenciales sesgos, lo que conlleva cierto grado de incertidumbre. Aunque con algunas excepciones (e.g., huesos datados con radiocarbono) la mayoría de los fósiles no están directamente asociados con puntos de edad control (i.e., datados con las técnicas mencionadas anteriormente), sino que se basan normalmente en modelos de edad-profundidad. Estos modelos relacionan matemáticamente la edad de cada punto de control con su profundidad en la columna de sedimentación, lo que está determinado por la velocidad de sedimentación de cada cuenca o punto de muestreo y sus cambios a lo largo del tiempo (ver ejemplo en Fig. 2), permitiendo datar otras muestras a lo largo de la columna de sedimentación que no han sido datadas directamente. Los modelos de edad-profundidad tienen sus propias incertidumbres asociadas (Blaauw 2010; Blaauw y Christen 2011; Blois et al. 2011). Es importante, por tanto, entender que toda evidencia fósil tiene asociada una incertidumbre temporal, que puede variar dependiendo de las características geológicas del registro, de las edades estimadas para los puntos de control y los modelos de edad/profundidad. La mejora de los métodos analíticos hace que estas incertidumbres sean cada vez menores, lo que ha propiciado que numerosos modelos de edad-profundidad de datos anteriores se hayan revisado y actualizado (Blois et al. 2011; Giesecke et al. 2013).

Incertidumbre espacial: Es reconocido que la presencia de fósiles indica la ocurrencia de determinadas especies en un lugar y momento concreto pero que su ausencia no implica necesariamente la ausencia de dichas especies. Sin embargo, la incertidumbre espacial de dichas evidencias es normalmente menos reconocido. Por ejemplo, algunos granos de polen (e.g., *Pinus*) puede dispersarse por el aire a grandes distancias, por lo que su presencia en determinados puntos no implica necesariamente la presencia local de dicho taxón (Goring et al. 2013). El tamaño de la cuenca de captación de la que pueden proceder los granos de polen se relaciona directamente con el tamaño del depósito sedimentario; registros palinológicos en lagos de mayor tamaño representan la vegetación de áreas más grandes que en lagos, turberas o depósitos de pequeño tamaño (Sugita 2007a, b). Además, todos los restos fósiles pueden haber sido sometidos a desplazamientos *post mortem* o tras su depósito debido a procesos erosivos, cambios en la topografía, los bordes continentales o la tectónica de placas (Varela et al. 2011).

Incertidumbre taxonómica: En numerosas ocasiones la identificación de restos fósiles se basa en especímenes fragmentados o deteriorados que carecen de toda la información necesaria para una identificación a nivel de especie, por lo que se asignan a niveles taxonómicos superiores (e.g., a nivel de género o familia). En otras ocasiones la limitación taxonómica viene impuesta por la similitud morfológica de los restos fósiles. Por ejemplo, el polen que presentan las especies de un mismo género puede ser muy difícil de identificar. Además, no todas las especies se preservan igual en los sedimentos, lo que impone un sesgo en el registro fósil hacia aquellas especies que fosilizan y se preservan mejor (Behrensmeyer et al. 2000).

En conjunto, estas incertidumbres hacen que el análisis de comunidades a través del registro fósil requiera de un tratamiento cuidadoso tanto de los datos como de su interpretación. Por ejemplo, aunque los datos polínicos reflejan por naturaleza abundancias relativas en las inmediaciones del punto de muestreo, si éste presenta una gran cuenca de captación su resolución espacial puede

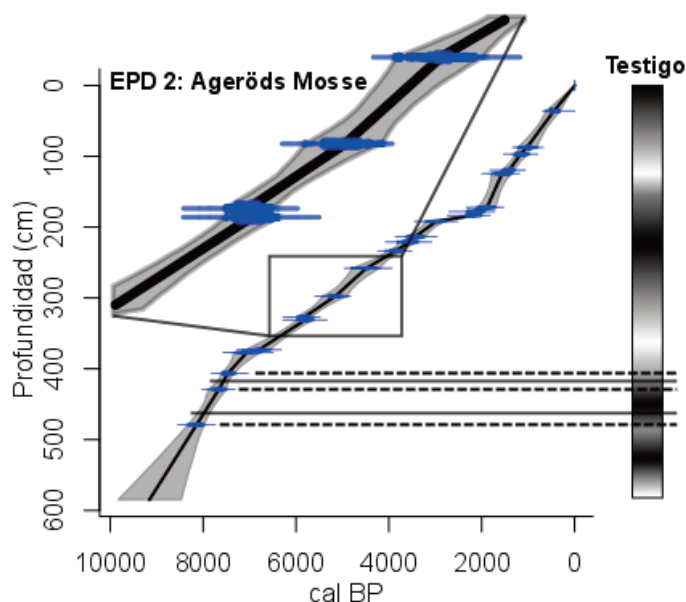


Figura 2. Ejemplo de modelo de edad-profundidad del testigo palinológico en Ageröds Mosse (Suecia; $e_- = 2$) de la European Pollen Database (EPD), calibrado con los datos reales de datación radiocarbónica y de profundidad para cada muestra de los puntos de edad control. Los puntos de edad control aparecen como pequeños histogramas a lo largo del modelo de edad profundidad (ver segmento ampliado), estos histogramas representan la distribución de probabilidad de las edades para esos puntos basándose en los datos de ^{14}C y el calibrado a edades de calendario. Basándose en dichos histogramas se ajusta una curva que relaciona la profundidad de cada punto a lo largo del testigo, con su edad más probable (línea negra) y su intervalo de confianza (área gris alrededor de la línea). Esta curva se usa para estimar la edad más probable de cada una de las muestras fósiles que no han sido datadas directamente (representadas como líneas horizontales grises y continuas que relacionan el modelo de edad-profundidad y el diagrama del testigo). Las líneas horizontales discontinuas relacionan los puntos de edad control con el diagrama del testigo.

Figure 2. Example of age-depth model for the palynological core in Ageröds Mosse (Sweden; $e_- = 2$) from the European Pollen Database (EPD), calibrated with actual radiocarbon and depth data for each of the age control samples. Age control points are represented as small histograms in the age-depth model (see augmented inlet) that show the probability distribution of age for each point based on actual ^{14}C data and calibrated calendar years. Based on those histograms, a curve is fit to relate Depth of each sample with the most likely age (black line) and its confidence intervals (grey area around the black line). The curve is used to estimate most likely age of each fossil sample that has not been directly dated (shown as horizontal solid lines that connect the age-depth model with the core diagram). Horizontal dashed lines connect the age control points with the core diagram.

ser muy baja (e.g., representando la coocurrencia de especies en decenas de kilómetros; Sugita 2007a, b). Del mismo modo, la incertidumbre temporal, especialmente cuando combinamos datos discretos o cuando las velocidades de sedimentación son muy bajas en los registros continuos, éstos pueden reflejar patrones de coocurrencia a baja resolución temporal (e.g., coocurrencia de especies que pueden no haber cohabitado, pero si sucederse en periodos rápidos de tiempo). Por lo que es importante reconocer la resolución espacio-temporal de los datos paleoecológicos con respecto a los datos experimentales y/u observacionales con los que trabaja la ecología contemporánea, que suelen tener una resolución temporal y espacial más detallada (e.g., datos anuales o estacionales en parcelas relativamente pequeñas) que los primeros. Además, la facilidad de acceso a los datos de grandes bases de datos requiere una revisión cuidadosa de los registros para su correcto uso, desde la eliminación de posibles duplicidades entre bases de datos (e.g., algunos datos se encuentran en varias bases de datos como Neotoma y la EPD) o para familiarizarse con la idiosincrasia de los datos *per se* (e.g., revisar los tamaños de las cuencas de captación de los registros polínicos y estimar su resolución espacial y temporal).

Conclusión y posibles líneas de futuro

La interacción entre paleoecología y ecología contemporánea en el campo de la ecología de comunidades no es algo nuevo. Sin embargo, todavía hay un gran potencial para desarrollar esta integración, tanto en la verificación de hipótesis propuestas como de los modelos desarrollados. Más concretamente observamos un gran potencial en la integración de una perspectiva filogenética y funcional en los análisis de paleocomunidades, lo que servirá para desentrañar el papel relativo que el filtrado ambiental y las interacciones bióticas tienen en el ensamblaje de comunidades. Además, la visión histórica y dinámica que aporta la paleoecología podrá servir para determinar si esos papeles han sido estables a través del tiempo y/o si presentan alguna relación con los factores abióticos. Finalmente, los modelos bayesianos ya existentes para incorporar estos datos en la composición de las comunidades podrían ser modificados y ampliados para incorporar de forma natural las incertidumbres propias de los datos paleoecológicos.

Referencias

- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., Gastaldo, R.A. 2000. Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology* 26: 103-147.
- Blaauw, M. 2010. Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quaternary Geochronology* 5: 512-518.
- Blaauw, M., Christen, J.A. 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Analysis* 6: 457-474.
- Blois, J.L., Williams, J.W., Grimm, E.C., Jackson, S.T., Graham, R.W. 2011. A methodological framework for assessing and reducing temporal uncertainty in paleovegetation mapping from late-Quaternary pollen records. *Quaternary Science Reviews* 30: 1926-1939.
- Blois, J.L., Williams, J.W., Fitzpatrick, M.C., Ferrier, S., Veloz, S.D., He, F., Liu, Z., et al. 2013c. Modeling the climatic drivers of spatial patterns in vegetation composition since the Last Glacial Maximum. *Ecography* 36: 460-473.
- Blois, J.L., Williams, J.W., Fitzpatrick, M.C., Jackson, S.T., Ferrier, S. 2013b. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 9374-9379.
- Blois, J.L., Zarnetske, P.L., Fitzpatrick, M.C., Finnegan, S. 2013a. Climate Change and the Past, Present, and Future of Biotic Interactions. *Science* 341: 499-504.
- Blois, J.L., Gotelli, N.J., Behrensmeyer, A.K., Faith, J.T., Lyons, S.K., Williams, J.W., Amatangelo, K.L., et al. 2014. A framework for evaluating the influence of climate, dispersal limitation, and biotic interactions using fossil pollen associations across the late Quaternary. *Ecography* 37: 1095-1108.
- Brooks, S.J. 2006. Fossil midges (Diptera: Chironomidae) as palaeoclimatic indicators for the Eurasian region. *Quaternary Science Reviews* 25: 1894-1910.
- Cadotte, M.W., Jonathan Davies, T., Peres-Neto, P.R. 2017. Why phylogenies do not always predict ecological differences. *Ecological Monographs* 87(4): 535-551.
- Carrara, F., Giometto, A., Seymour, M., Rinaldo, A., Altermatt, F. 2015. Inferring species interactions in ecological communities: a comparison of methods at different levels of complexity. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 895-906.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A., Kembel, S.W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693-715.
- Clark, J.S., Gelfand, A.E., Woodall, C.W., Zhu, K. 2014. More than the sum of the parts: forest climate response from joint species distribution models. *Ecological Applications* 24: 990-999.
- Clements, F.E. 1924. *Methods and principles of paleo-ecology*. Carnegie Institution of Washington, Washington D.C., Estados Unidos.
- Comte, L., Murienne, J., Grenouillet, G. 2014. Species traits and phylogenetic conservatism of climate-induced range shifts in stream fishes. *Nature Communications* 5: 5023.
- Cornwell, W.K., Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109-126.
- Cornwell, W.K., Schwilk, D.W., Ackerly, D.D. 2006. A Trait-Based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume. *Ecology* 87: 1465-1471.
- Crowley, B.E., Samonds, K.E. 2013. Stable carbon isotope values confirm a recent increase in grasslands in northwestern Madagascar. *Holocene* 23: 1066-1073.
- D'Amen, M., Dubuis, A., Fernandes, R.F., Pottier, J., Pellissier, L., Guisan, A. 2015. Using species richness and functional traits predictions to constrain assemblage predictions from stacked species distribution models. *Journal of Biogeography* 42: 1255-1266.
- D'Amico, C., Esu, D., Magnatti, M. 2014. Land mollusc palaeocommunity dynamics related to palaeoclimatic changes in the Upper Pleistocene alluvial deposits of Marche Apennines (central Italy). *Italian Journal of Geosciences* 133: 235-248.
- Davis, M.B. 1994. Ecology and paleoecology begin to merge. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 357-358.
- Eiserhardt, W.L., Borchsenius, F., Plum, C.M., Ordonez, A., Svenning, J.-C. 2015a. Climate-driven extinctions shape the phylogenetic structure of temperate tree floras. *Ecology Letters* 18: 263-272.
- Eiserhardt, W.L., Borchsenius, F., Sandel, B., Kissling, W.D., Svenning, J.-C. 2015b. Late Cenozoic climate and the phylogenetic structure of regional conifer floras world-wide. *Global Ecology and Biogeography* 24: 1136-1148.
- Fægri, K., Iversen, J. 1975. *Textbook of pollen analysis*. 3rd revised. Hafner Pub. Co., Munksgaard, Copenhagen, Dinamarca.
- Feng, G., Mi, X., Eiserhardt, W.L., Jin, G., Sang, W., Lu, Z., Wang, X., et al. 2015. Assembly of forest communities across East Asia - insights from phylogenetic community structure and species pool scaling. *Scientific Reports* 5: 9337.
- Ferrier, S., Guisan, A. 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* 43: 393-404.
- Fick, S.E., Hijmans, R.J. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302-4315.
- Fordham, D.A., Saltré, F., Haythorne, S., Wigley, T.M.L., Otto-Bliesner, B.L., Chan, K.C., Brook, B.W. 2017. PaleoView: A tool for generating continuous climate projections spanning the last 21 000 years at regional and global scales. *Ecography* 40(11): 1348-1358.
- Foster, D., Schoonmaker, P., Pickett, S. 1990. Insights from Paleoecology to Community Ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 119-122.
- Gavin, D.G., Fitzpatrick, M.C., Gugger, P.F., Heath, K.D., Rodríguez-Sánchez, F., Dobrowski, S.Z., Hampe, A., et al. 2014. Climate refugia: joint inference from fossil records, species distribution models and phytogeography. *New Phytologist* 204: 37-54.
- Gerhold, P., Cahill, J.F., Winter, M., Bartish, I.V., Prinzing, A. 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology* 29: 600-614.
- Giesecke, T., Davis, B., Brewer, S., Finsinger, W., Wolters, S., Blaauw, M., de Beaulieu, J.-L., et al. 2013. Towards mapping the late Quaternary vegetation change of Europe. *Vegetation History and Archaeobotany* 23: 75-86.
- Gill, J.L., Williams, J.W., Jackson, S.T., Lininger, K.B., Robinson, G.S. 2009. Pleistocene Megafaunal Collapse, Novel Plant Communities, and Enhanced Fire Regimes in North America. *Science* 326: 1100-1103.
- Gill, J.L., Williams, J.W., Jackson, S.T., Donnelly, J.P., Schellinger, G.C. 2012. Climatic and megaherbivory controls on late-glacial vegetation dynamics: a new, high-resolution, multi-proxy record from Silver Lake, Ohio. *Quaternary Science Reviews* 34: 66-80.
- Golubic, S., Seong-Joo, L. 1999. Early cyanobacterial fossil record: preservation, palaeoenvironments and identification. *European Journal of Phycology* 34: 339-348.
- Goring, S., Lacourse, T., Pellatt, M.G., Mathewes, R.W. 2013. Pollen assemblage richness does not reflect regional plant species richness: a cautionary tale. *Journal of Ecology* 101: 1137-1145.
- Gotelli, N.J., Graves, G.R., Rahbek, C. 2010. Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 5030-5035.

- Harris, D.J. 2015. Generating realistic assemblages with a joint species distribution model. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 465-476.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hinchliff, C.E., Smith, S.A., Allman, J.F., Burleigh, J.G., Chaudhary, R., Coghill, L.M., Crandall, K.A. et al. 2015. Synthesis of phylogeny and taxonomy into a comprehensive tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 12764-12769.
- Huntley, B. 1996. Quaternary palaeoecology and ecology. *Quaternary Science Reviews* 15: 591-606.
- Inoue, K., Stoeckl, K., Geist, J. 2017. Joint species models reveal the effects of environment on community assemblage of freshwater mussels and fishes in European rivers. *Diversity and Distributions* 23: 284-296.
- Jackson, S.T. 1994. Pollen and spores in Quaternary lake sediments as sensors of vegetation composition: theoretical models and empirical evidence. En: Traverse, A. (ed.). *Sedimentation of organic particles*, pp. 253-286. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Jackson, S.T., Overpeck, J.T. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* 26: 194-220.
- Jackson, S.T., Blois, J.L. 2015. Community ecology in a changing environment: Perspectives from the Quaternary. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 4915-4921.
- Kenfack, P.L., Ngaha, P.R.N., Ekodeck, G.E., Nguetchoua, G., Kenfack, P.L., Ngaha, P.R.N., Ekodeck, G.E., Nguetchoua, G. 2012. Fossils Dinoflagellates from the Northern Border of the Douala Sedimentary Sub-Basin (South-West Cameroon): Age Assessment and Paleocological Interpretations. *Geosciences* 2: 117-124.
- Kissling, W.D., Schleuning, M. 2014. Multispecies interactions across trophic levels at macroscales: retrospective and future directions. *Ecography* 38: 346-357.
- Kissling, W.D., Field, R., Böhning-Gaese, K. 2008. Spatial patterns of woody plant and bird diversity: functional relationships or environmental effects? *Global Ecology and Biogeography* 17: 327-339.
- Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O., Ackerly, D.D. 2007. Trait Evolution, Community Assembly, and the Phylogenetic Structure of Ecological Communities. *The American Naturalist* 170: 271-283.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R., Ackerly, D.D. 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science* 322: 580-582.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29: 592-599.
- Lacourse, T., Beer, K.W., Hoffman, E.H. 2016. Identification of conifer stomata in pollen samples from western North America. *Review of Palaeobotany and Palynology* 232: 140-150.
- Lima-Ribeiro, M.S., Varela, S., González-Hernández, J., Oliveira, G. de, Diniz-Filho, J.A.F., Terribile, L.C. 2015. EcoClimate: a database of climate data from multiple models for past, present, and future for macroecologists and biogeographers. *Biodiversity Informatics* 10: 1-21.
- López-Sáez, J.A., Alba-Sánchez, F., López-Merino, L., Pérez-Díaz, S. 2010. Modern pollen analysis: a reliable tool for discriminating *Quercus rotundifolia* communities in Central Spain. *Phytocoenologia* 40: 57-72.
- López-Sáez, J.A., Sánchez-Mata, D., Alba-Sánchez, F., Abel-Schaad, D., Gavilán, R.G., Pérez-Díaz, S. 2013. Discrimination of Scots pine forests in the Iberian Central System (*Pinus sylvestris* var. *iberica*, Pinaceae) by means of pollen analysis. Phytosociological considerations. *Lazaroa* 34: 191-208.
- López-Sáez, J.A., Abel-Schaad, D., Robles-López, S., Pérez-Díaz, S., Alba-Sánchez, F., Niето-Lugilde, D. 2016. Landscape dynamics and human impact on high-mountain woodlands in the western Spanish Central System during the last three millennia. *Journal of Archaeological Science: Reports* 9: 203-218.
- Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11: 995-1003.
- Ma, Z., Sandel, B., Svenning, J.-C. 2016. Phylogenetic assemblage structure of North American trees is more strongly shaped by glacial-interglacial climate variability in gymnosperms than in angiosperms. *Ecology and Evolution* 6: 3092-3106.
- Magri, D., Palombo, M.R. 2013. Early to Middle Pleistocene dynamics of plant and mammal communities in South West Europe. *Quaternary International* 288: 63-72.
- Maguire, K.C., Niето-Lugilde, D., Blois, J.L., Fitzpatrick, M.C., Williams, J.W., Ferrier, S., Lorenz, D.J. 2016. Controlled comparison of species- and community-level models across novel climates and communities. *Proceedings of the Royal Society of London B* 283: 20152817.
- Maguire, K.C., Niето-Lugilde, D., Fitzpatrick, M.C., Williams, J.W., Blois, J.L. 2015. Modeling Species and Community Responses to Past, Present, and Future Episodes of Climatic and Ecological Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46: 343-68.
- Mayfield, M.M., Levine, J.M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085-1093.
- Miller, E.T., Farine, D.R., Trisos, C.H. 2017. Phylogenetic community structure metrics and null models: a review with new methods and software. *Ecography* 40: 461-477.
- Mitchell, R.M., Bakker, J.D. 2014. Quantifying and comparing intraspecific functional trait variability: a case study with *Hypochaeris radicata*. *Functional Ecology* 28: 258-269.
- Mitchell, M.W., Locatelli, S., Sesink Cleo, P.R., Thomassen, H.A., Gonder, M.K. 2015. Environmental variation and rivers govern the structure of chimpanzee genetic diversity in a biodiversity hotspot. *BMC Evolutionary Biology* 15: 1.
- Montuire, S., Michaux, J., Legendre, S., Aguilar, J.P. 1997. Rodents and climate. 1. A model for estimating past temperatures using arvicolid (Mammalia: Rodentia). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 128: 187-206.
- Niето-Lugilde, D., Lenoir, J., Abdulkhak, S., Aeschmann, D., Dullinger, S., Gégout, J.-C., Guisan, A., et al. 2015b. Tree cover at fine and coarse spatial grains interacts with shade tolerance to shape plant species distributions across the Alps. *Ecography* 38: 578-589.
- Niето-Lugilde, D., Maguire, K.C., Blois, J.L., Williams, J.W., Fitzpatrick, M.C. 2015a. Close agreement between pollen-based and forest inventory-based models of vegetation turnover. *Global Ecology and Biogeography* 24: 905-916.
- Novakova, K., van Hardenbroek, M., van der Knaap, W.O. 2013. Response of subfossil Cladocera in Gerzensee (Swiss Plateau) to early Late Glacial environmental change. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 391: 84-89.
- Odgaard, B.V. 1999. Fossil pollen as a record of past biodiversity. *Journal of Biogeography* 26: 7-17.
- Ostling, A.M. 2012. Large-scale spatial synchrony and the stability of forest biodiversity revisited. *Journal of Plant Ecology* 5: 52-63.
- Ovaskainen, O., Hottola, J., Siitonen, J. 2010. Modeling species co-occurrence by multivariate logistic regression generates new hypotheses on fungal interactions. *Ecology* 91: 2514-2521.
- Ovaskainen, O., Abrego, N., Halme, P., Dunson, D. 2016. Using latent variable models to identify large networks of species-to-species associations at different spatial scales. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 549-555.
- Ovaskainen, O., Tikhonov, G., Norberg, A., Guillaume Blanchet, F., Duan, L., Dunson, D., Roslin, T., Abrego, N. 2017. How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology Letters* 20: 561-576.
- Pisaric, M.F.J., Holt, C., Szeicz, J.M., Karst, T., Smol, J.P. 2003. Holocene treeline dynamics in the mountains of northeastern British Columbia, Canada, inferred from fossil pollen and stomata. *Holocene* 13: 161-173.
- Pollock, L.J., Morris, W.K., Veski, P.A. 2012. The role of functional traits in species distributions revealed through a hierarchical model. *Ecography* 35: 716-725.
- Pollock, L.J., Tingley, R., Morris, W.K., Golding, N., O'Hara, R.B., Parris, K.M., Veski, P.A., McCarthy, M.A. 2014. Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM). *Methods in Ecology and Evolution* 5: 397-406.
- R Core Team 2017. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ricankova, V.P., Robovskiy, J., Riegert, J. 2014. Ecological Structure of Recent and Last Glacial Mammalian Faunas in Northern Eurasia: The Case of Altai-Sayan Refugium. *Plos One* 9: e85056.

- Roberts, S., Jones, V.J., Allen, J.R.M., Huntley, B. 2015. Diatom response to mid-Holocene climate in three small Arctic lakes in northernmost Finnmark. *Holocene* 25: 911-920.
- Robles-López, S., Fernández Martín-Consuegra, A., Pérez-Díaz, S., Alba-Sánchez, F., Broothaerts, N., Abel-Schaad, D., López-Sáez, J.A. 2018. The dialectic between deciduous and coniferous forests in central Iberia: A palaeoenvironmental perspective during the late Holocene in the Gredos range. *Quaternary International* 470(A): 148-165.
- Rull, V. 2010. Ecology and Palaeoecology: Two Approaches, One Objective. *The Open Ecology Journal* 3: 1-5.
- Rull, V., Montoya, E., Nogue, S., Vegas-Vilarrubia, T., Safont, E. 2013. Ecological palaeoecology in the neotropical Gran Sabana region: Long-term records of vegetation dynamics as a basis for ecological hypothesis testing. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 15: 338-359.
- Saarinen, J., Lister, A.M. 2016. Dental mesowear reflects local vegetation and niche separation in Pleistocene proboscideans from Britain. *Journal of Quaternary Science* 31: 799-808.
- Schoonmaker, P., Foster, D. 1991. Some Implications of Paleoecology for Contemporary Ecology. *Botanical Review* 57: 204-245.
- Shuman, B.N., Newby, P., Donnelly, J.P. 2009. Abrupt climate change as an important agent of ecological change in the Northeast U.S. throughout the past 15,000 years. *Quaternary Science Reviews* 28: 1693-1709.
- Šimová, I., Violle, C., Kraft, N.J.B., Storch, D., Svenning, J.-C., Boyle, B., Donoghue, J.C., et al. 2015. Shifts in trait means and variances in North American tree assemblages: species richness patterns are loosely related to the functional space. *Ecography* 38: 649-658.
- Stubbs, W.J., Bastow Wilson, J. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology* 92: 557-567.
- Sugita, S. 2007a. Theory of quantitative reconstruction of vegetation I: pollen from large sites REVEALS regional vegetation composition. *The Holocene* 17: 229-241.
- Sugita, S. 2007b. Theory of quantitative reconstruction of vegetation II: all you need is LOVE. *The Holocene* 17: 243-257.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Thompson, J., Zimmerman, J.K. 2007. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology* 88: 1770-1780.
- Tan, S.S., Smeins, F.E. 1996. Predicting grassland community changes with an artificial neural network model. *Ecological Modelling* 84: 91-97.
- Uthicke, S., Patel, F., Ditchburn, R. 2012. Elevated land runoff after European settlement perturbs persistent foraminiferal assemblages on the Great Barrier Reef. *Ecology* 93: 111-121.
- Valsecchi, V., Chase, B.M., Slingsby, J.A., Carr, A.S., Quick, L.J., Meadows, M.E., Cheddadi, R., Reimer, P.J. 2013. A high resolution 15,600-year pollen and microcharcoal record from the Cederberg Mountains, South Africa. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 387: 6-16.
- Varela, S., Lobo, J.M., Hortal, J. 2011. Using species distribution models in paleobiogeography: A matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 310: 451-463.
- Varela, S., Terribile, L.C., Oliveira, G. de, Diniz-Filho, J.A.F., González-Hernández, J., Lima-Ribeiro, M.S. 2015. ecoClimate vs. Worldclim: variables climáticas SIG para trabajar en biogeografía. *Ecosistemas* 24(3): 88-92. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.11
- Veloz, S.D., Williams, J.W., Blois, J.L., He, F., Otto-Bliesner, B., Liu, Z. 2012. No-analog climates and shifting realized niches during the late quaternary: implications for 21st-century predictions by species distribution models. *Global Change Biology* 18: 1698-1713.
- von Barga, D., Lehmann, J., Unverferth, J. 2016. Ostracod response to habitat change in an early Aptian shelf sea. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 459: 518-536.
- Webb, C.O. 2000. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. *The American Naturalist* 156: 145-155.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A., Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Williams, J.W., Jackson, S.T. 2007. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 475-482.
- Williams, J.W., Post, D.M., Cwynar, L.C., Lotter, A.F., Levesque, A.J. 2002. Rapid and widespread vegetation responses to past climate change in the North Atlantic region. *Geology* 30: 971-974.
- Williams, J.W., Blois, J.L., Gill, J.L., Gonzales, L.M., Grimm, E.C., Ordonez, A., Shuman, B., Veloz, S.D. 2013. Model systems for a no-analog future: species associations and climates during the last deglaciation Angert, A. L., LaDeau, S. L., Ostfeld, R. S. (eds.). *Climate Change and Species Interactions: Ways Forward* 1297: 29-43.
- Wisn, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C., Dormann, C.F., et al. 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88: 15-30.
- Wittmann, M.E., Barnes, M.A., Jerde, C.L., Jones, L.A., Lodge, D.M. 2016. Confronting species distribution model predictions with species functional traits. *Ecology and Evolution* 6: 873-879.