



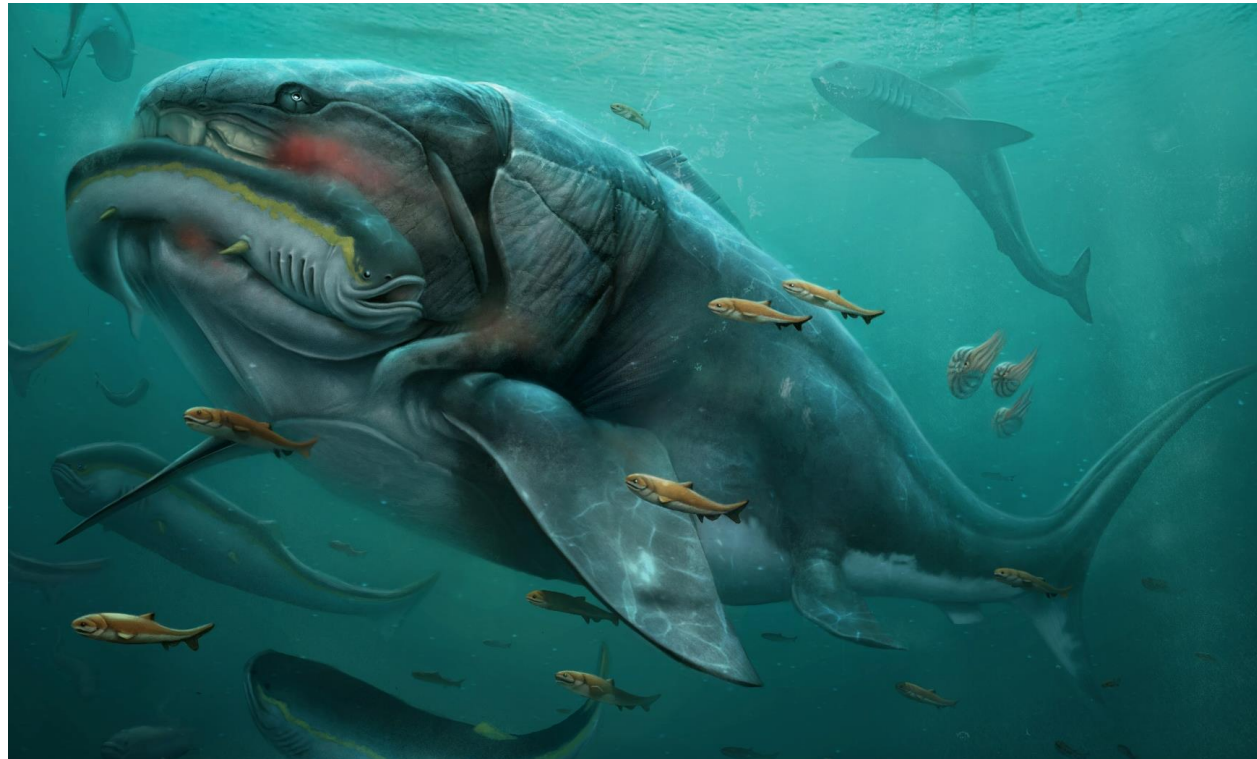
1. PALEOECOLOGÍA: INTRODUCCIÓN



1.1. Conceptos básicos



La **(paleo)ecología** es el estudio de las interacciones entre organismos y/o interacciones entre organismos y sus entornos a lo largo de escalas de tiempo geológicas. Como disciplina, la paleoecología interactúa, depende e informa una variedad de campos que incluyen paleontología, ecología, climatología y biología.





La **(paleo)ecología** es el estudio de las interacciones entre organismos y/o interacciones entre organismos y sus entornos a lo largo de escalas de tiempo geológicas. Como disciplina, la paleoecología interactúa, depende e informa una variedad de campos que incluyen paleontología, ecología, climatología y biología.

Los *glossopetrae* y otras curiosidades históricas de Megalodón

Diversas evidencias arqueológicas sugieren que los restos fósiles de tiburones (incluidos los de Megalodón) despertaban ya el interés de los humanos hace más de 10.000 años. Un número importante de civilizaciones usaron dientes y vértebras fosilizadas de estos animales como armas, adornos e incluso ofrendas en rituales funerarios o religiosos (Betts *et al.*, 2012; Mayor, 2011). Durante la Edad Antigua y la Edad Media, los dientes fósiles de Megalodón eran conocidos como *glossopetrae*, siendo considerados lenguas petrificadas de dragones y serpientes con multitud de propiedades mágicas. Estos elementos eran utilizados en ocasiones como antidotos contra venenos, con la capacidad además de cambiar de color al ser sumergidos en bebidas emvenenadas. Como amuletos, supuestamente protegían ante la mordedura de serpientes, facilitaban el parto y aliviaban el dolor de muelas, boca y lengua, así como las molestias derivadas de la erupción de los dientes en los niños (Moody *et al.*, 2011). Curiosamente, Plinio el Viejo, un naturalista romano del siglo I, creía que estos elementos caían del cielo de forma natural durante las noches con eclipse lunar. Fue sin embargo Nicolaus Steno, un naturalista danés del Renacimiento, quien en 1667 interpretó los *glossopetrae* por primera vez como dientes de tiburones del pasado. Llegó a esta conclusión tras diseccionar una cabeza y los dientes de un gran tiburón blanco procedente de Livorno y percatarse de su similitud morfológica con unos *glossopetrae* de la isla de Malta, así como de la presencia de signos de descomposición en estos últimos. Estas ideas fueron publicadas

el mismo año presentándose la primera ilustración conocida de fósiles de Megalodón. Además, dicho trabajo es considerado un hito en la historia de la paleontología ya que constituye la primera interpretación documentada sobre el origen orgánico (a partir de seres vivos) de los fósiles (Sequeiros y Pelayo, 2005).



Ilustración original del trabajo de Nicolaus Steno "Elementorum Myologiar Specimen, seu Musculi descriptio geometrica Cui accedunt Cetera Carchariae caput dissectum, et Dissectus Piscis ex Canum genere", mostrando la cabeza del gran tiburón blanco de Livorno y dos *glossopetrae*.

12

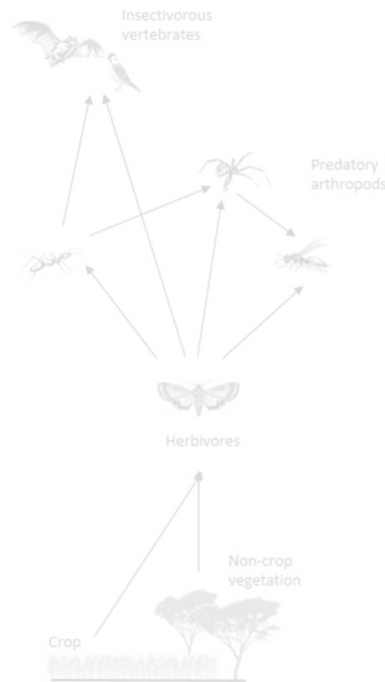
Ferron (2019)

Origen difuso.

Tal vez, desde las primeras interpretaciones de origen orgánico de los fósiles y las primeras interpretaciones paleoambientales.



La **(paleo)ecología** es el estudio de las interacciones entre organismos y/o interacciones entre organismos y sus entornos a lo largo de escalas de tiempo geológicas. Como disciplina, la paleoecología interactúa, depende e informa una variedad de campos que incluyen paleontología, ecología, climatología y biología.

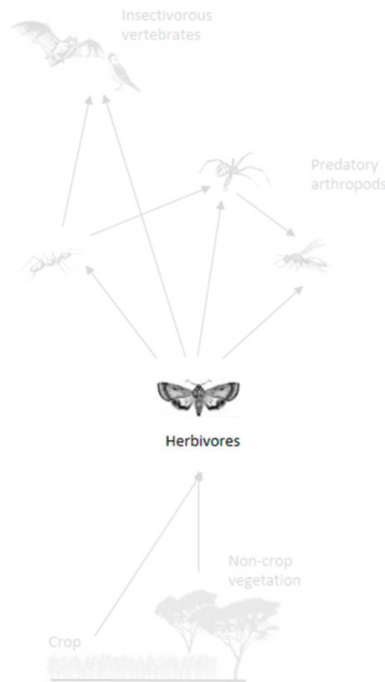


La **(paleo)autoecología** es el estudio de estas interacciones a nivel de individuos, poblaciones o la una especie en su conjunto a lo largo de escalas de tiempo geológicas.

La **(paleo)sinecología** es el estudio de estas interacciones a niveles superiores a lo largo de escalas de tiempo geológicas.



La **(paleo)ecología** es el estudio de las interacciones entre organismos y/o interacciones entre organismos y sus entornos a lo largo de escalas de tiempo geológicas. Como disciplina, la paleoecología interactúa, depende e informa una variedad de campos que incluyen paleontología, ecología, climatología y biología.

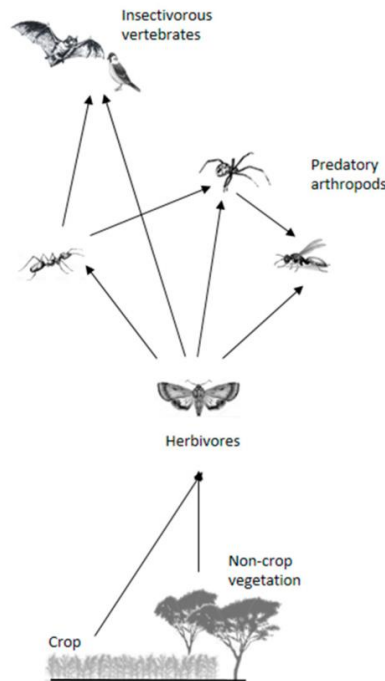


La **(paleo)autoecología** es el estudio de estas interacciones a nivel de individuos, poblaciones o la una especie en su conjunto a lo largo de escalas de tiempo geológicas.

La **(paleo)sinecología** es el estudio de estas interacciones a niveles superiores a lo largo de escalas de tiempo geológicas.

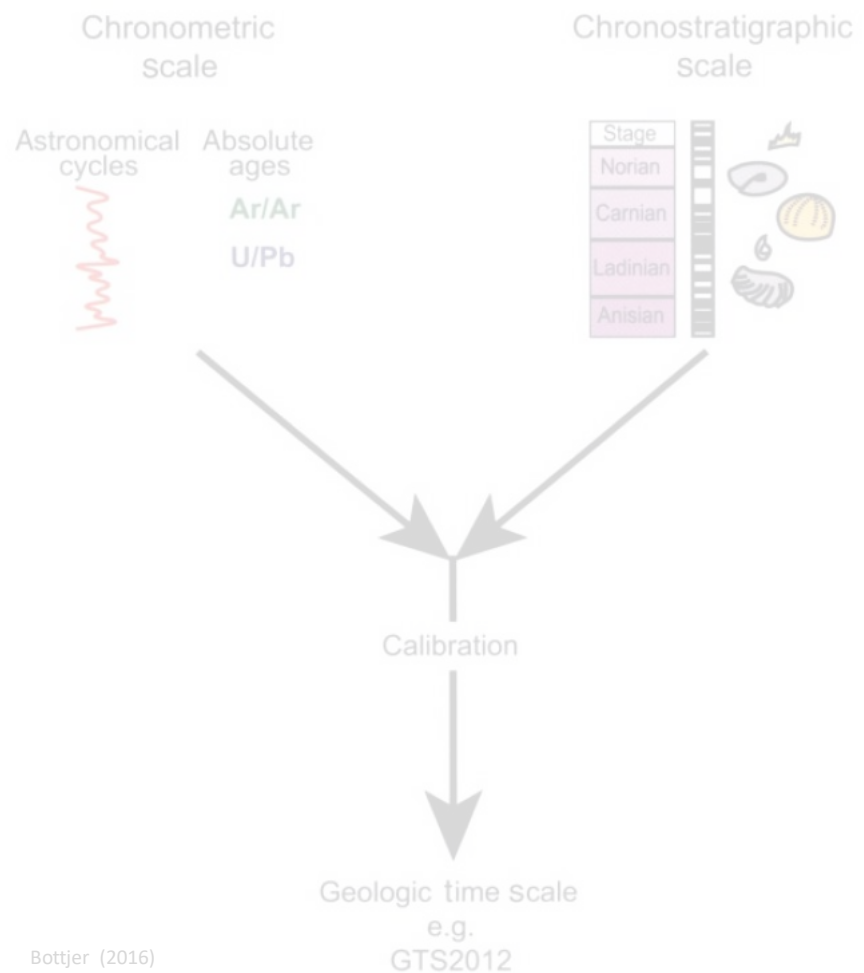


La **(paleo)ecología** es el estudio de las interacciones entre organismos y/o interacciones entre organismos y sus entornos a lo largo de escalas de tiempo geológicas. Como disciplina, la paleoecología interactúa, depende e informa una variedad de campos que incluyen paleontología, ecología, climatología y biología.

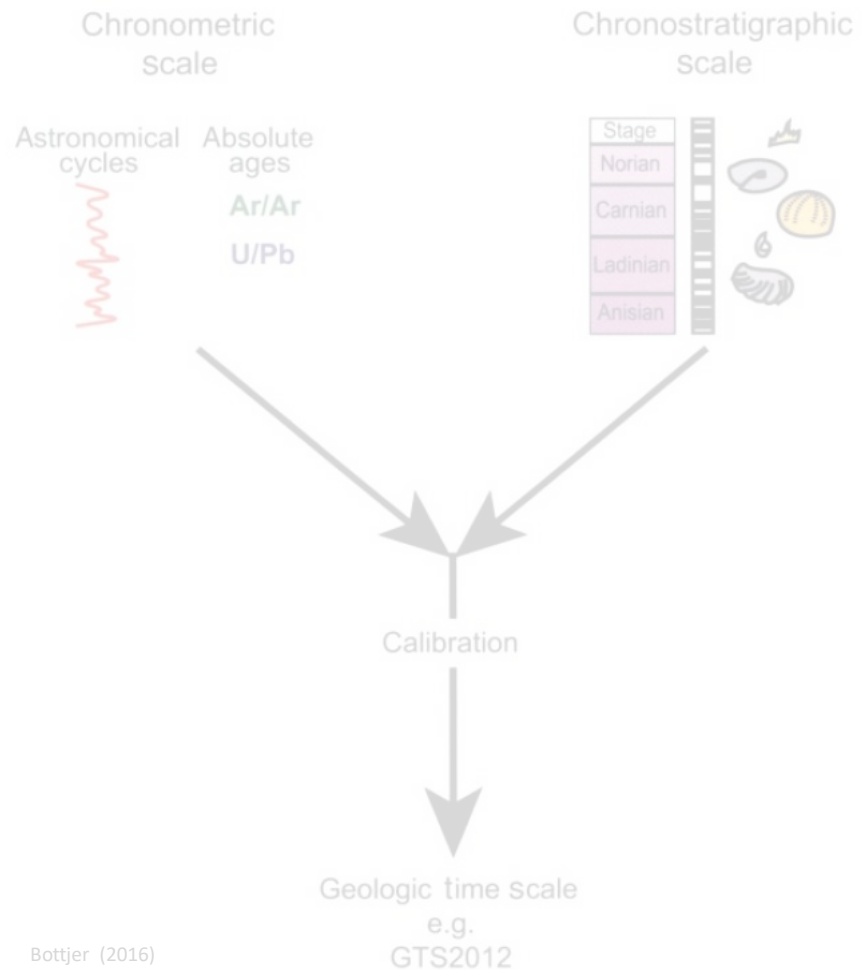


La **(paleo)autoecología** es el estudio de estas interacciones a nivel de individuos, poblaciones o la una especie en su conjunto a lo largo de escalas de tiempo geológicas.

La **(paleo)sinecología** es el estudio de estas interacciones a niveles superiores a lo largo de escalas de tiempo geológicas.

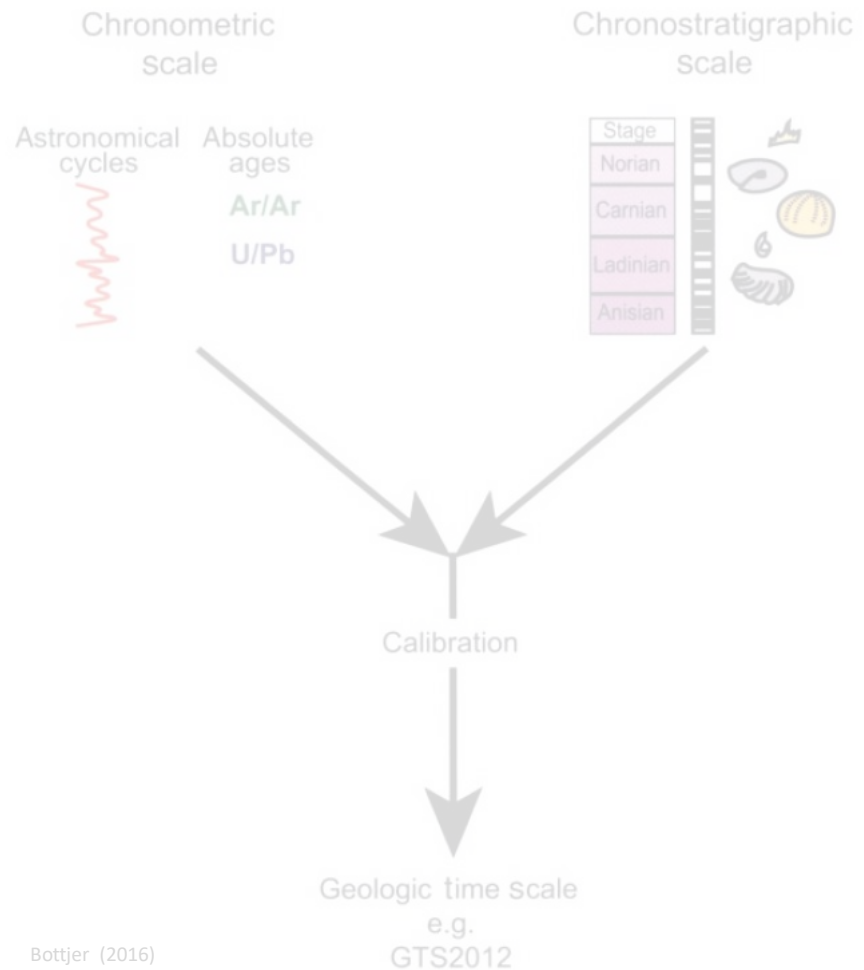


Deep time y **actualismo** son conceptos clave en paleontología y especialmente en paleoecología.



Deep time y **actualismo** son conceptos clave en paleontología y especialmente en paleoecología.

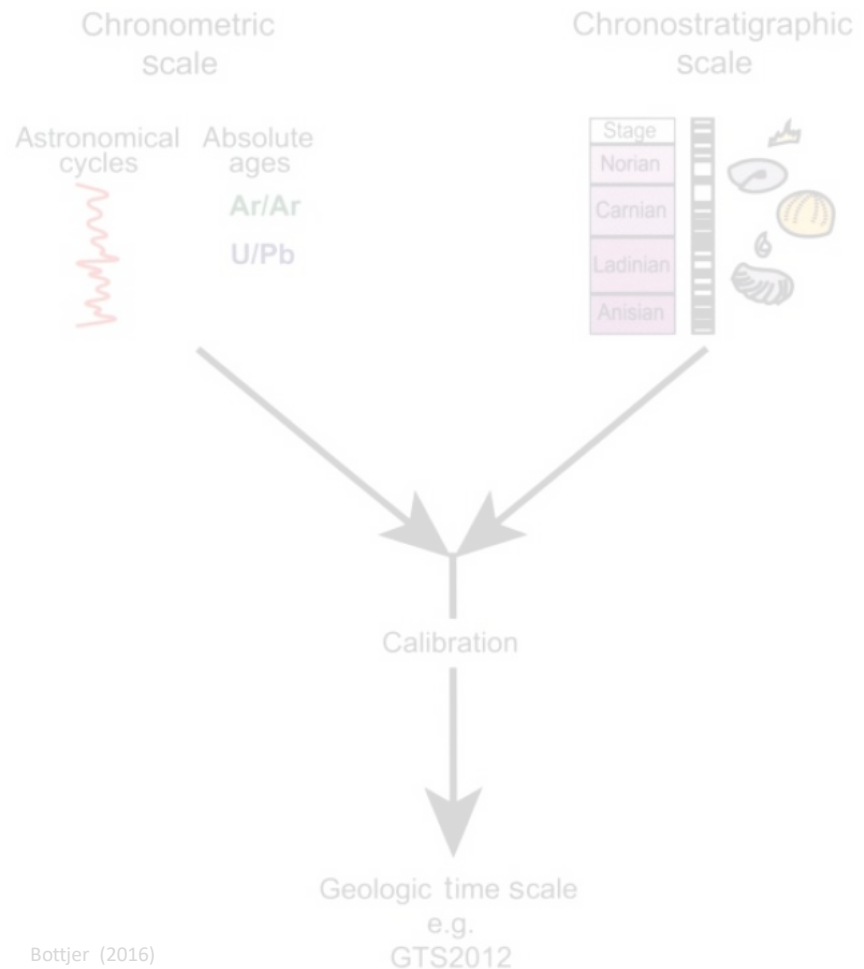
¿Por qué es importante el registro fósil en el marco evolutivo y macroecológico?



Deep time y **actualismo** son conceptos clave en paleontología y especialmente en paleoecología.

¿Por qué es importante el registro fósil en el marco evolutivo y macroecológico?

Perspectiva temporal.

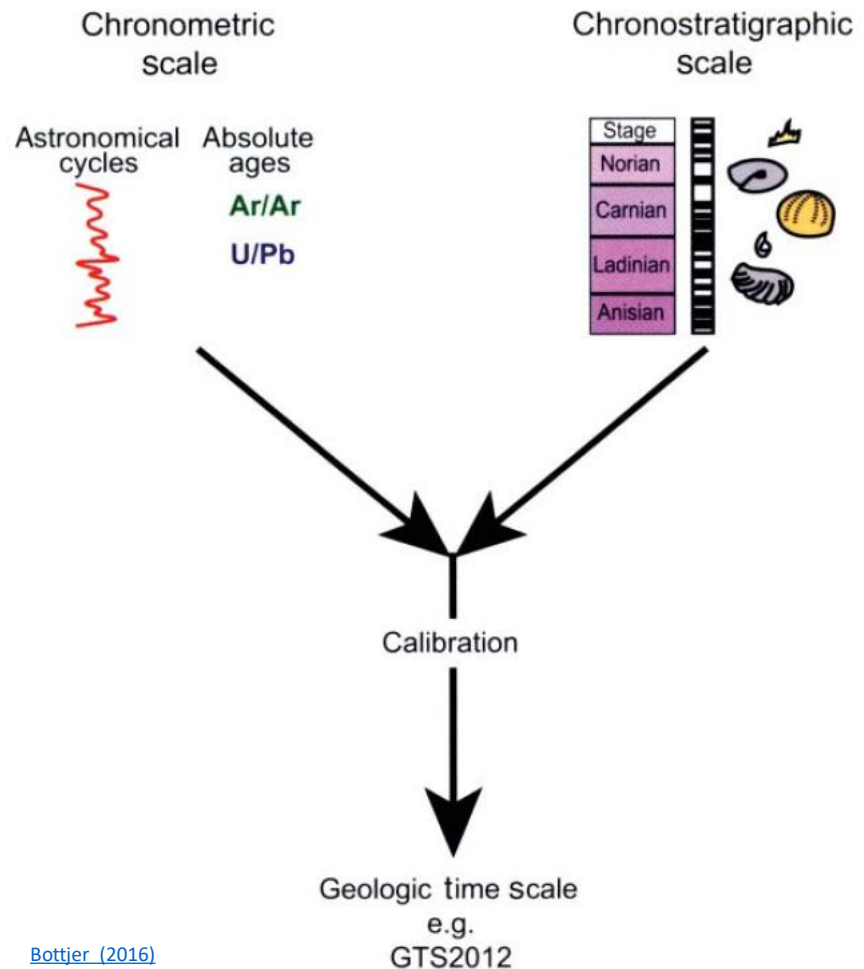


Deep time y **actualismo** son conceptos clave en paleontología y especialmente en paleoecología.

¿Por qué es importante el registro fósil en el marco evolutivo y macroecológico?

Perspectiva temporal.

Pero ¿Cómo se alcanza esta perspectiva?



Deep time y **actualismo** son conceptos clave en paleontología y especialmente en paleoecología.

¿Por qué es importante el registro fósil en el marco evolutivo y macroecológico?

Perspectiva temporal.

Pero ¿Cómo se alcanza esta perspectiva?

Tiempo relativo y tiempo absoluto.



TABLA CRONOESTRATIGRÁFICA INTERNACIONAL

www.stratigraphy.org

Comisión Internacional de Estratigrafía

v 2022/02



Eonotema / Eón Eratema / Era Sistema / Período	Serie / Época	Piso / Edad	GSSP	Edad (Ma)
				actualizado
Fanerozoico	Cuaternario	Holoceno	Megalayense Norgroldense Göppanense	0.000 0.0117 0.129
		Pleistoceno	Superior	0.774
			Chibaniense	1.80
			Calabriense	2.58
			Gelasiense	3.600
	Plioceno	Zancliense	5.333	
		Piacenziense	7.246	
		Neógeno	Mioceno	11.83
			Tortonense	13.82
			Serravallense	15.97
	Oligoceno	Burdigaliense	20.44	
		Langhiense	23.03	
		Aquitaniense	27.82	
		Chattense	33.9	
		Rupeliense	37.71	
	Paleógeno	Eoceno	41.2	
		Luteciense	47.8	
		Ypresiense	56.0	
		Thanetiense	59.2	
		Selandense	61.8	
Paleoceno	Daniense	66.0		
	Maastrichtiense	72.1 ±0.2		
	Superior	Campaniense	83.6 ±0.2	
		Santoniense	86.3 ±0.5	
		Coniaciense	89.8 ±0.3	
		Turonense	93.9	
		Cenomaniense	100.5	
	Inferior	Albiense	~ 113.0	
		Aptiense	~ 121.4	
		Barremiense	~ 129.4	
Hauteriviense		~ 132.6		
Valanginiense		~ 139.8		
Berriasiense	~ 145.0			

Eonotema / Eón Eratema / Era Sistema / Período	Serie / Época	Piso / Edad	GSSP	Edad (Ma)
				~ 145.0
Mesozoico	Jurásico	Superior	Titoniense	152.1 ±0.9
		Kimmeridgiense	157.3 ±1.0	
		Medio	Oxfordiense	163.5 ±1.0
			Calloviense	166.1 ±1.2
			Bathonense	168.3 ±1.3
	Bajociense		170.3 ±1.4	
	Aalenense	174.1 ±1.0		
	Inferior	Toarciense	182.7 ±0.7	
		Pliensbachiense	190.6 ±1.0	
		Sinemuriense	199.3 ±0.3	
		Hettangiense	201.3 ±0.2	
		Rhaetiense	~ 208.5	
	Triásico	Superior	Noriense	~ 227
		Medio	Carniense	~ 237
			Ladiniense	~ 242
Anisiense			247.2	
Inferior		Olenekiense	251.2	
Pérmico	Indusiense	251.02 ±0.024		
	Changhsingiense	254.14 ±0.07		
	Lopingiense	259.51 ±0.21		
	Wuchiapingiense	264.28 ±0.16		
	Capitaniense	266.9 ±0.4		
	Guadalupiense	273.01 ±0.14		
	Wordiense	283.5 ±0.6		
	Roadiense	290.1 ±0.26		
	Kunguriense	293.52 ±0.17		
	Artinskiense	298.9 ±0.15		
Cisuraliense	Sakmariense	303.7 ±0.1		
	Asseliense	307.0 ±0.1		
	Superior	Kasimoviense	315.2 ±0.2	
		Moscoviense	323.2 ±0.4	
	Carbonífero	Bashkiriense	323.2 ±0.4	
Superior		Serpukhoviense	330.9 ±0.2	
		Viseense	346.7 ±0.4	
Medio		Tournaisiense	358.9 ±0.4	
		Inferior	Fortuniense	538.8 ±0.2

Eonotema / Eón Eratema / Era Sistema / Período	Serie / Época	Piso / Edad	GSSP	Edad (Ma)
				358.9 ±0.4
Fanerozoico	Devónico	Superior	Fameniense	372.2 ±1.6
		Frasniense	382.7 ±1.6	
		Medio	Givetense	387.7 ±0.8
			Eifeliense	393.3 ±1.2
		Inferior	Emsiense	407.6 ±2.6
	Pragiense		410.8 ±2.8	
	Lochkoviense		419.2 ±3.2	
	Silúrico	Pridoli	423.0 ±2.3	
		Ludlow	426.6 ±0.9	
		Wenlock	427.4 ±0.5	
		Homeriense	430.5 ±0.7	
		Sheinwoodiense	433.4 ±0.8	
	Ordovícico	Llandovery	Telychiense	438.5 ±1.1
		Aeroniense	440.8 ±1.2	
		Rhuddaniense	443.8 ±1.5	
Himantense		445.2 ±1.4		
Superior		Katiense	453.0 ±0.7	
Paleozoico	Sandbiense	458.4 ±0.9		
	Medio	Damwiliense	467.3 ±1.1	
	Dapingiense	470.0 ±1.4		
	Floieniense	477.7 ±1.4		
	Inferior	Tremadociense	485.4 ±1.9	
Cámbrico	Furongiense	Piso 10	~ 489.5	
	Jiangshaniense	~ 494		
	Paibiense	~ 497		
	Guzhangsiense	~ 500.5		
	Drumiense	~ 504.5		
Arcaico	Wuliense	~ 509		
	Piso 4	~ 514		
	Piso 3	~ 521		
	Piso 2	~ 529		
	Terreneuviense	Fortuniense	538.8 ±0.2	

Eonotema / Eón Eratema / Era Sistema / Período	Serie / Época	Piso / Edad	GSSP	Edad (Ma)
				538.8 ±0.2
Precámbrico	Proterozoico	Ediacárico	~ 635	
		Neoproterozoico	Criogénico	~ 720
		Tónico	1000	
		Mesoproterozoico	Esténico	1200
			Ectásico	1400
	Paleoproterozoico	Calímico	1600	
		Estatérico	1800	
		Orosírico	2050	
	Arcaico	Riádico	2300	
		Sidérico	2500	
		Neoarcaico	2800	
		Mesoarcaico	3200	
		Paleoarcaico	3600	
	Hádico	Eoarcaico	4000	
		~ 4800		

Todas las unidades de esta Tabla, cualquiera que sea su rango, se definen por el Estratipo Global de Límite (GSSP - Global Boundary Stratotype Section and Point) referido siempre a su límite inferior. Este proceso se halla todavía inacabado e incluye las unidades del Arcaico y Proterozoico, cuyas divisiones se convirtieron inicialmente mediante edades absolutas (GSAS - Global Standard Stratigraphic Ages). La posición de los GSSP oficiales se indica en la tabla mediante el símbolo del "Clavo Dorado" (Golden Spike), que los materializa en el terreno. El original de la tabla en distintos idiomas y formatos, junto con los detalles de los estratipos globales de límite (criterio de definición de cada uno, localización geográfica y geológica, corrección, etc.), están disponibles en la web www.stratigraphy.org.

Las edades absolutas, expresadas en millones de años (Ma), son sólo orientativas, pues tanto el Ediacárico como las unidades del Fanerozoico se definen formalmente por sus correspondientes GSSP en vez de por edades numéricas. No obstante, para aquellas divisiones que no cuentan aún con un estratipo global o con edades bien establecidas, se indican las dataciones aproximadas (~ Ma) de sus límites. Las edades numéricas han sido tomadas de Gradstein et al. (*J. Geol. Time Scale 2012*), con excepción de las correspondientes al Cuaternario, Paleógeno superior, Cretácico, Triásico, Pérmico, Cámbrico y Precámbrico, que fueron aportadas por las subcomisiones respectivas de la ICS-IUGS.

Tabla diseñada por K.M. Cohen, D.A.T. Harper, P.L. Gibbard y N. Car
© International Commission on Stratigraphy (IUGS), Febrero 2022

Citar como: Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. (2013), actualizada.
The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36: 199-204.
<http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2022-02spanish.pdf>

La norma de colores se rige por la de la Comisión del Mapa Geológico del Mundo (CGM-IUGS) - www.cgm.org



Traducción al castellano de J.C. Gutiérrez-Marco en colaboración con:
Sociedad Geológica de España, Instituto Geológico y Minero de España (IGME),
Instituto de Geociencias (CSIC-UCM) y Real Academia de Ciencias.





Crédito imagen: [Creative Commons](#)

Deep time y **actualismo** son conceptos clave en paleontología y especialmente en paleoecología.

El **actualismo** (o **uniformismo**) postula que las mismas leyes y procesos naturales que operan en la actualidad siempre han operado en el universo en el pasado y se aplican en todo el universo.

Invariancia en los principios metafísicos que sustentan la ciencia:

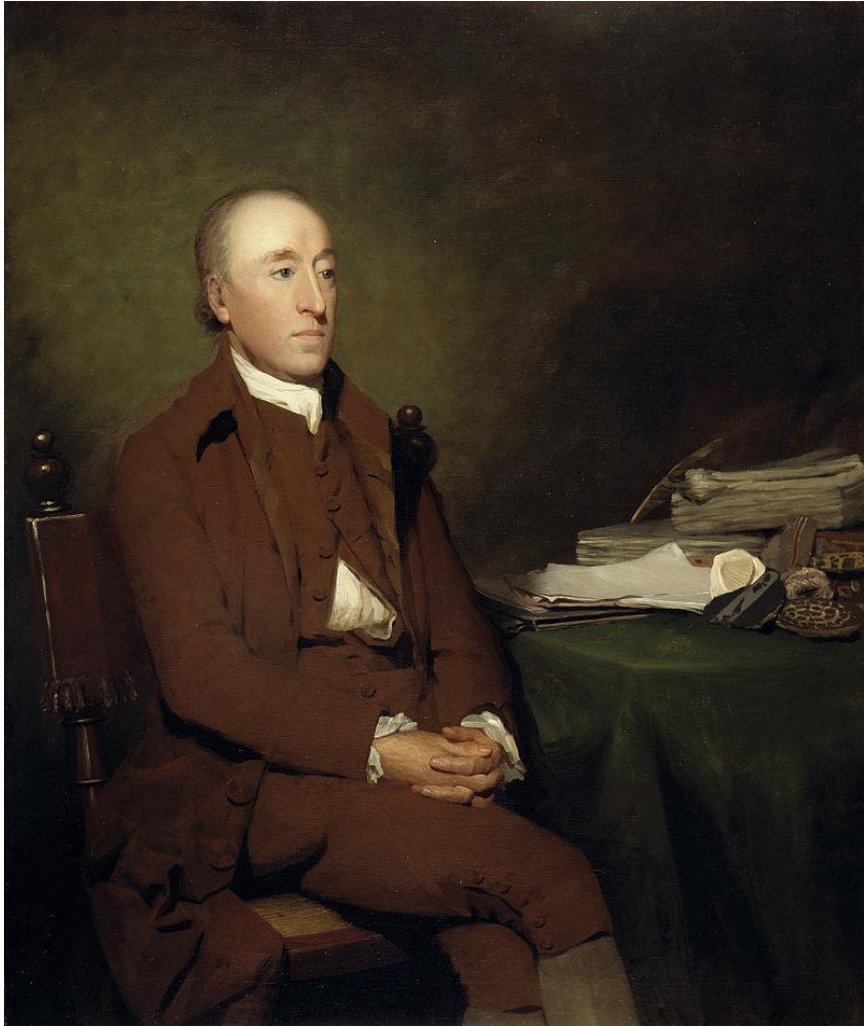
- Constancia de causa y efecto a lo largo del espacio-tiempo.
- Invariancia espaciotemporal de las leyes físicas.

***Postulado no comprobable



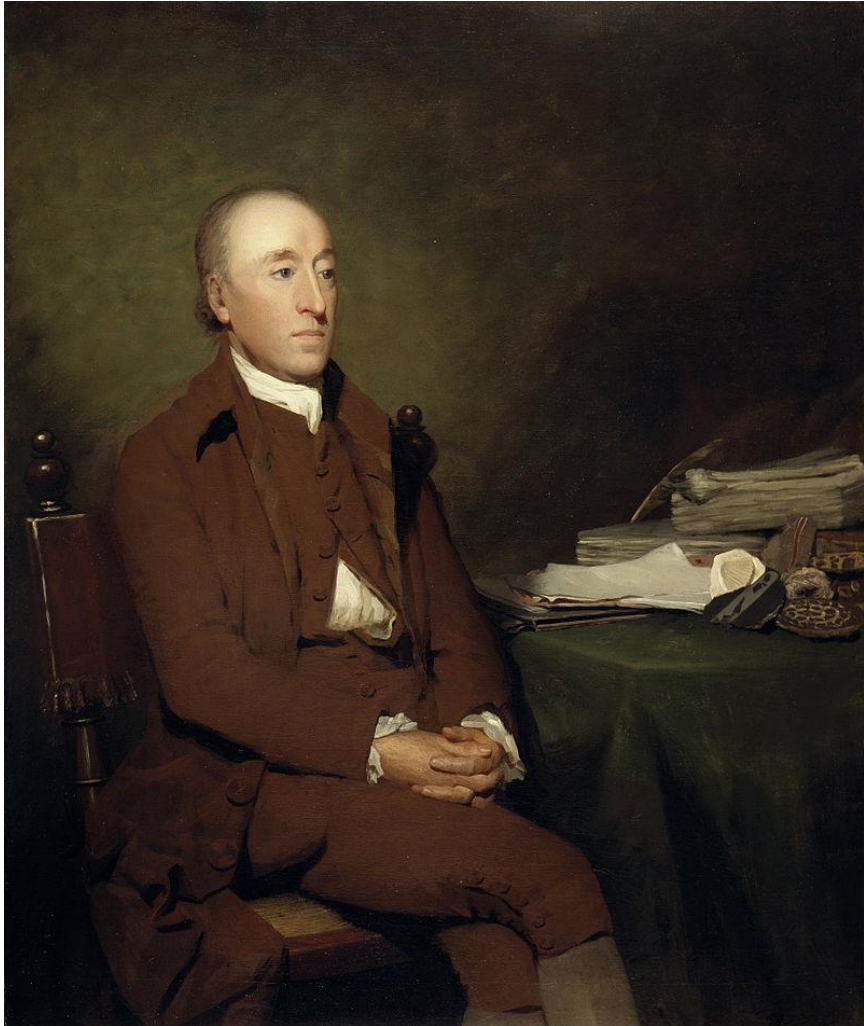
El **neptunismo**, propuesto por Abraham Werner a finales del siglo XVIII, atribuía el origen de las rocas a la cristalización de minerales en los océanos, en un período temprano tras la creación.

El **plutonismo**, atribuía el origen del material geológico a la acción de los volcanes y reemplazaría al neptunismo como línea teórica dominante; sobre todo cuando, a principios del siglo XIX, el concepto del **gradualismo/uniformismo** parecía responder mejor a los descubrimientos alcanzados en el área de la geología.



El **gradualismo** sostiene que los cambios profundos en el mundo natural son resultado del producto acumulado de procesos lentos pero continuos. En geología, fue propuesta por James Hutton en su Teoría de la Tierra (1785) y desarrollada por la teoría uniformista de Charles Lyell, en sus Principios de geología (1830-1833).

El **catastrofismo** sostenía que la Tierra se había formado en gran medida por eventos violentos repentinos, de corta duración, posiblemente en todo el mundo. El concepto fue popularizado por primera vez por el científico francés de principios del siglo XIX Georges Cuvier.



James Hutton. Crédito imagen: [Creative Commons](#)

‘The solid parts of the present land appear in general, to have been composed of the productions of the sea, and of other materials similar to those now found upon the shores. Hence we find a reason to conclude:

1st, That the land on which we rest is not simple and original, but that it is a composition, and had been formed by the operation of second causes.

2nd, That before the present land was made, there had subsisted a world composed of sea and land, in which were tides and currents, with such operations at the bottom of the sea as now take place. And,

Lastly, That while the present land was forming at the bottom of the ocean, the former land maintained plants and animals; at least the sea was then inhabited by animals, in a similar manner as it is at present.

Hence we are led to conclude, that the greater part of our land, if not the whole had been produced by operations natural to this globe; but that in order to make this land a permanent body, resisting the operations of the waters, two things had been required;

1st, The consolidation of masses formed by collections of loose or incoherent materials;

2ndly, The elevation of those consolidated masses from the bottom of the sea, the place where they were collected, to the stations in which they now remain above the level of the ocean.’

Por James Hutton en una reunion de la Royal Society of Edinburgh el 4 de julio de 1785.



Desde 1830 hasta 1833, se publicaron en varios volúmenes los *Principles of Geology* de **Charles Lyell**. Obtuvo sus explicaciones a partir de sus estudios de campo realizados directamente antes de comenzar a trabajar en el texto fundacional de la geología y desarrolló la idea de Hutton de que la Tierra fue enteramente formada por fuerzas de movimiento lento que todavía operaban en la actualidad, actuando durante un período muy largo de tiempo. La obra *Principios de geología* fue el trabajo geológico más influyente a mediados del siglo XIX.

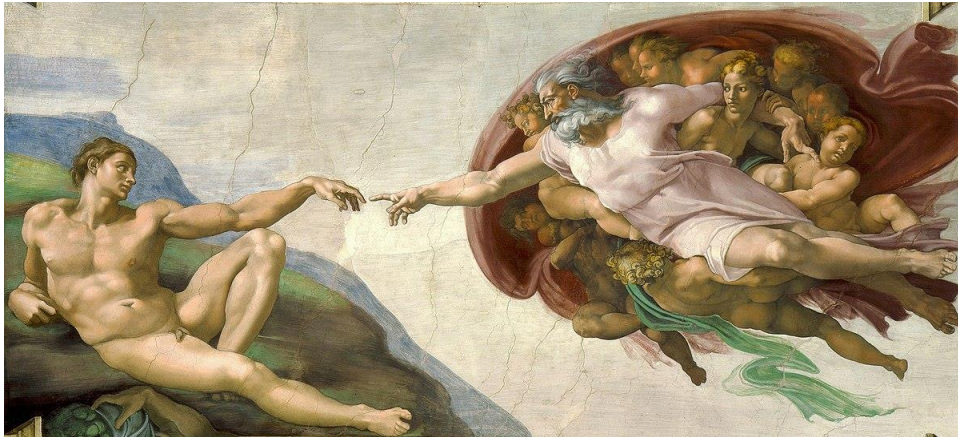
William Whewell acuñó los términos «uniformismo» para esta idea y «catastrofismo» para el punto de vista opuesto en una reseña del libro de Lyell.



*affertur abis quare
W Whewell*

Desde 1830 hasta 1833, se publicaron en varios volúmenes los *Principles of Geology* de **Charles Lyell**. Obtuvo sus explicaciones a partir de sus estudios de campo realizados directamente antes de comenzar a trabajar en el texto fundacional de la geología y desarrolló la idea de Hutton de que la Tierra fue enteramente formada por fuerzas de movimiento lento que todavía operaban en la actualidad, actuando durante un período muy largo de tiempo. La obra *Principios de geología* fue el trabajo geológico más influyente a mediados del siglo XIX.

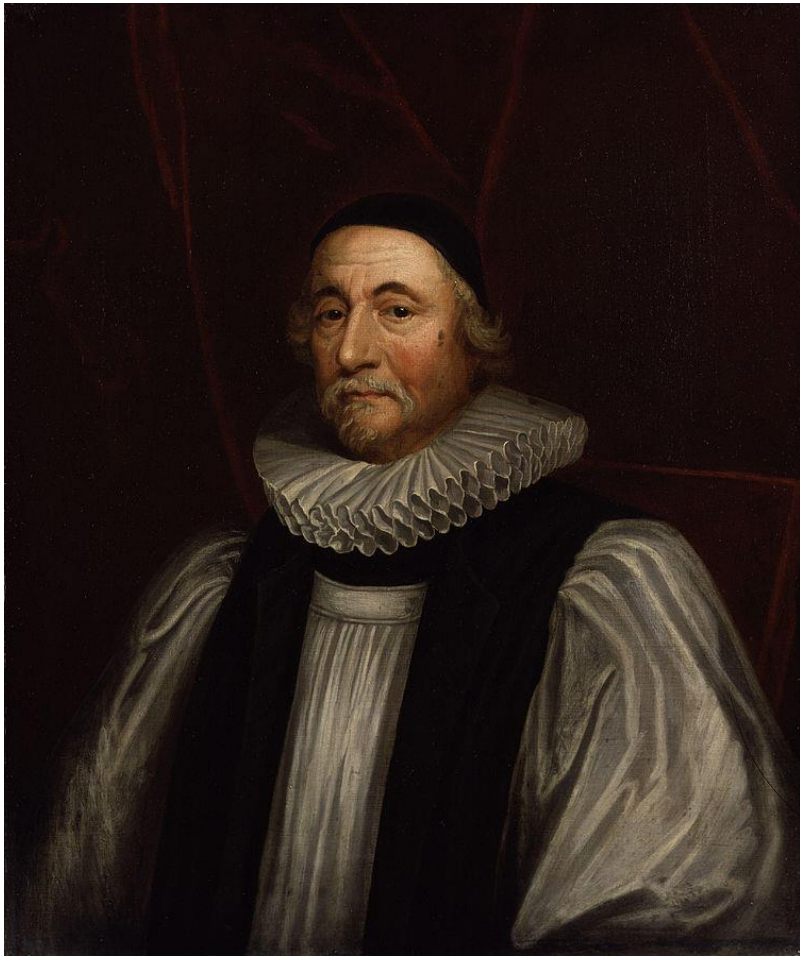
William Whewell acuñó los términos «uniformismo» para esta idea y «catastrofismo» para el punto de vista opuesto en una reseña del libro de Lyell.



Crédito imagen: [Creative Commons](#)

El **gradualismo** sostiene que los cambios profundos en el mundo natural son resultado del producto acumulado de procesos lentos pero continuos. En geología, fue propuesta por James Hutton en su Teoría de la Tierra (1785) y desarrollada por la teoría uniformista de Charles Lyell, en sus Principios de geología (1830-1833).

El **catastrofismo** sostenía que la Tierra se había formado en gran medida por eventos violentos repentinos, de corta duración, posiblemente en todo el mundo. El concepto fue popularizado por primera vez por el científico francés de principios del siglo XIX Georges Cuvier.



James Ussher, arzobispo anglicano irlandés, construyó una cronología en 1650 con la que se pudiera crear una forma de conocer la historia de la Tierra y la humanidad donde estableció que la creación fue realizada en el año 4004 a. C., se creía que la edad de la Tierra, e incluso del propio universo, era de 5654 años.



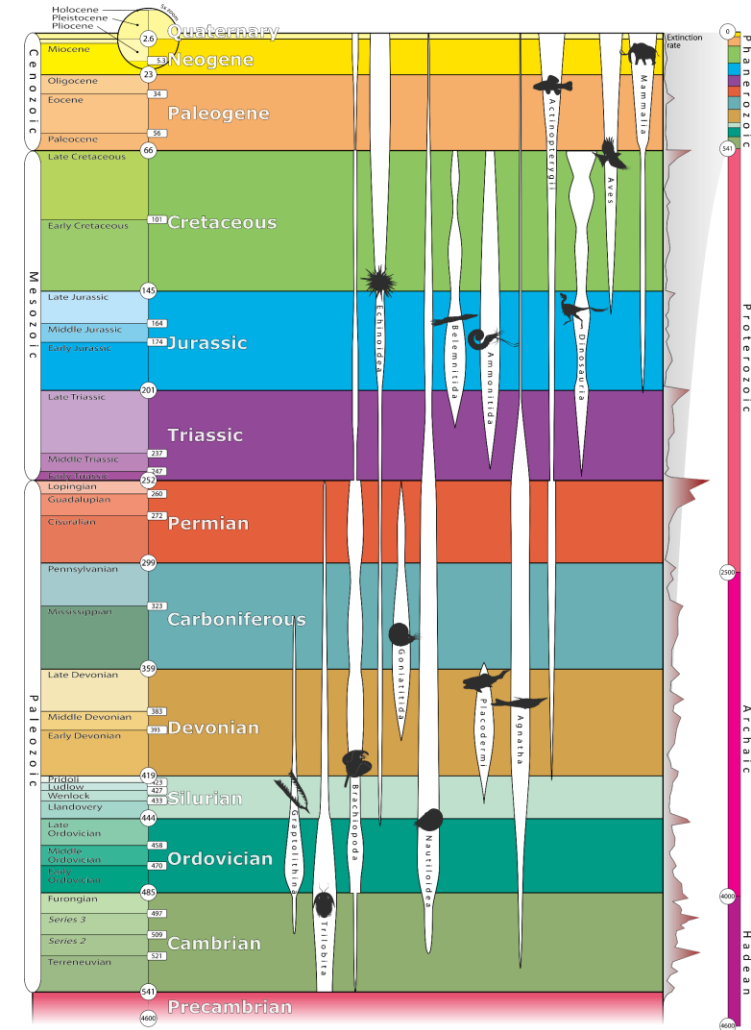
Uno de los defensores de esta teoría fue **Georges Cuvier**, que explicó que los cambios geológicos y biológicos producidos en nuestro planeta se debían no a cambios graduales, sino a cambios repentinos y violentos, las catástrofes que dan nombre a la teoría. Además Cuvier daba base científica a las teorías fijistas y creacionistas.

Cuvier propuso que los fósiles eran el resultado de la extinción de animales del pasado. A raíz de estas ideas se estableció la Teoría de las creaciones sucesivas.



Existen dos distinciones conceptuales sobre la disciplina de la paleoecología: la **paleoecología del Cuaternario**, que se ocupa de los últimos 2,8 millones de años de la historia de la Tierra dentro de un marco temporal de interés para los conservacionistas, y la **paleoecología en el tiempo profundo**, basada en fósiles precuaternarios (Bricks, 2008).

La **paleoecología evolutiva** estudia el contexto ambiental y ecológico de los cambios a largo plazo (es decir, macroevolutivos) observados en el registro fósil (Allmon & Bottjer, 2001).

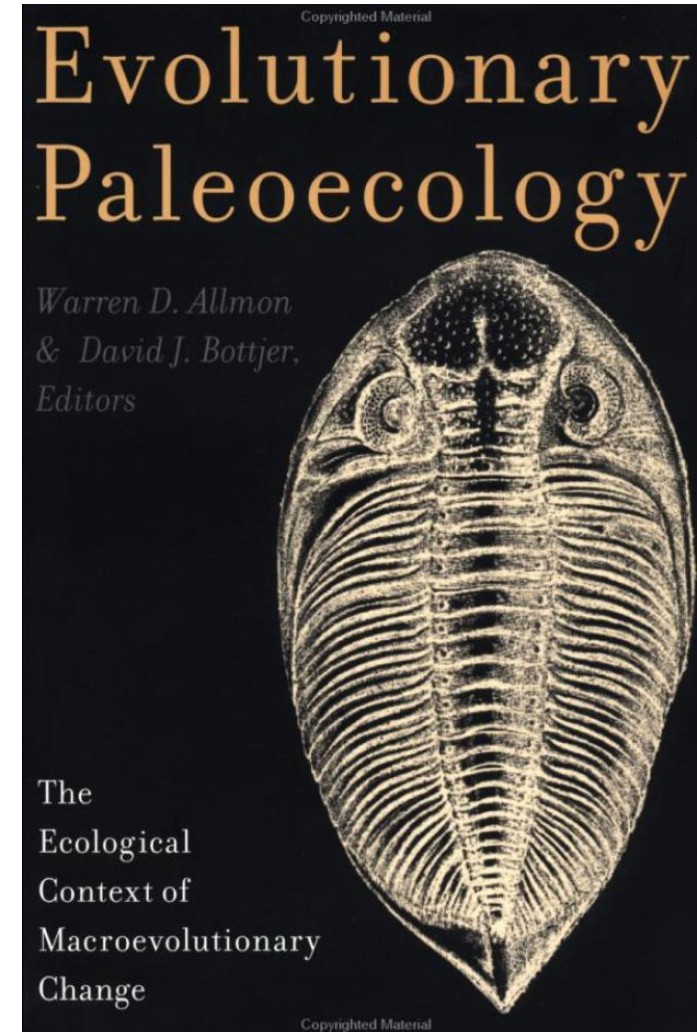


Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Existen dos distinciones conceptuales sobre la disciplina de la paleoecología: la **paleoecología del Cuaternario**, que se ocupa de los últimos 2,8 millones de años de la historia de la Tierra dentro de un marco temporal de interés para los conservacionistas, y la **paleoecología en el tiempo profundo**, basada en fósiles precuaternarios (Bricks, 2008).

La **paleoecología evolutiva** estudia el contexto ambiental y ecológico de los cambios a largo plazo observados en el registro fósil (es decir, macroevolutivos) (ver [Allmon & Bottjer, 2001](#)).

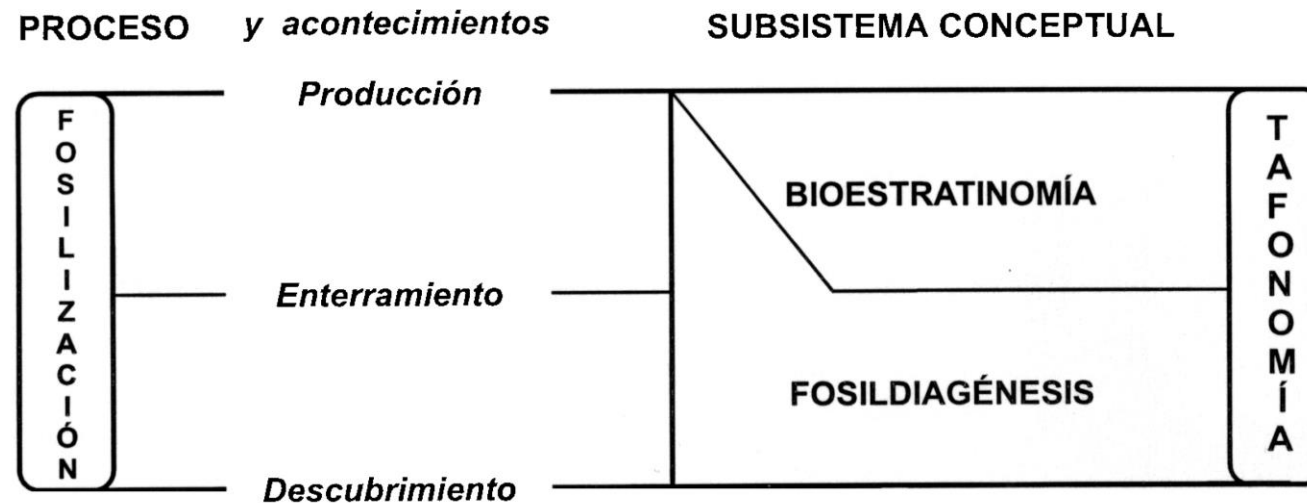


[Allmon & Bottjer \(2001\)](#)



Limitaciones del registro fósil y procesos tafonómicos. ¿Podemos extraer información paleoecológica?

La **tafononía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.



[Fernández López \(2000\)](#)

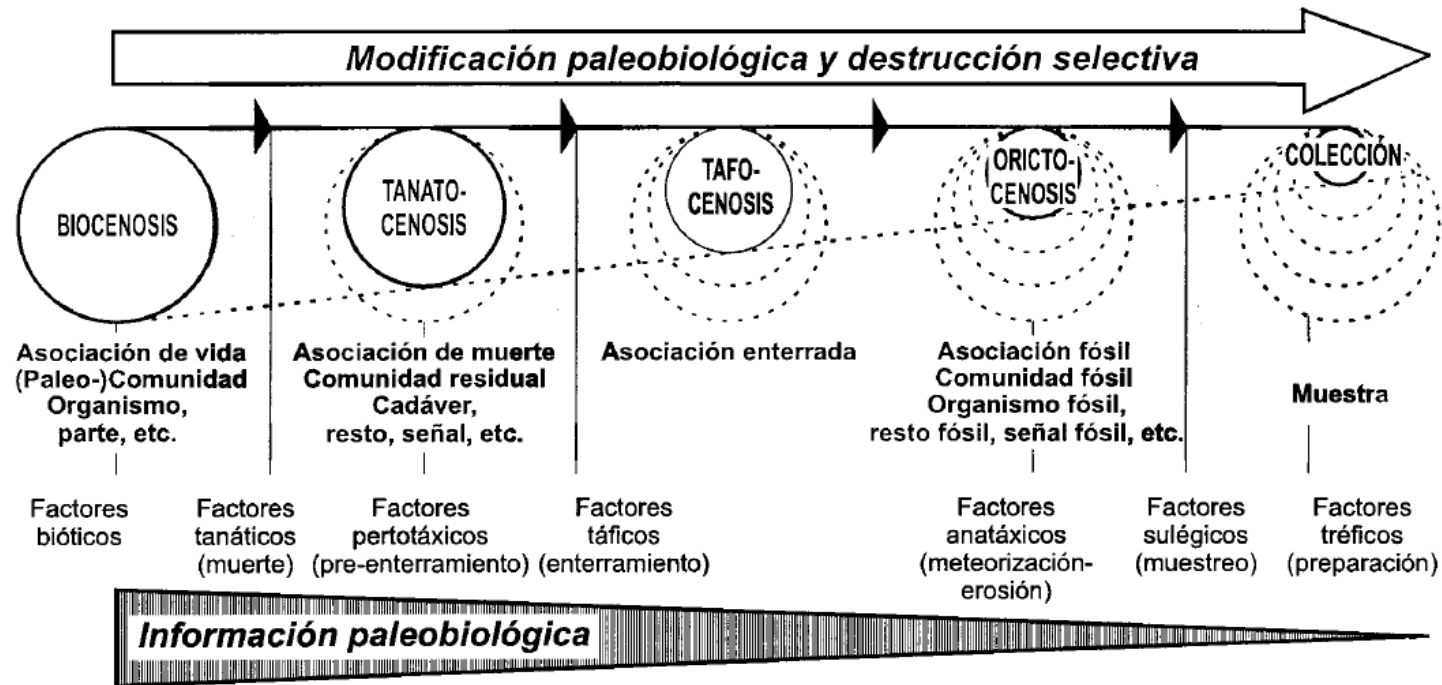


Fig. 12.- Modelo de la fosilización entendida desde un planteamiento individualista o globalista y transformista. La fosilización es un proceso paleobiológico, experimentado por entidades biológicas del pasado, que implica pérdida o disminución de la información paleobiológica debido a los diferentes factores que han actuado como filtros sucesivos. El registro fósil está constituido por los vestigios más resistentes de las entidades paleobiológicas (basado en Fernández López, 1991).

[Fernández López \(2000\)](#)

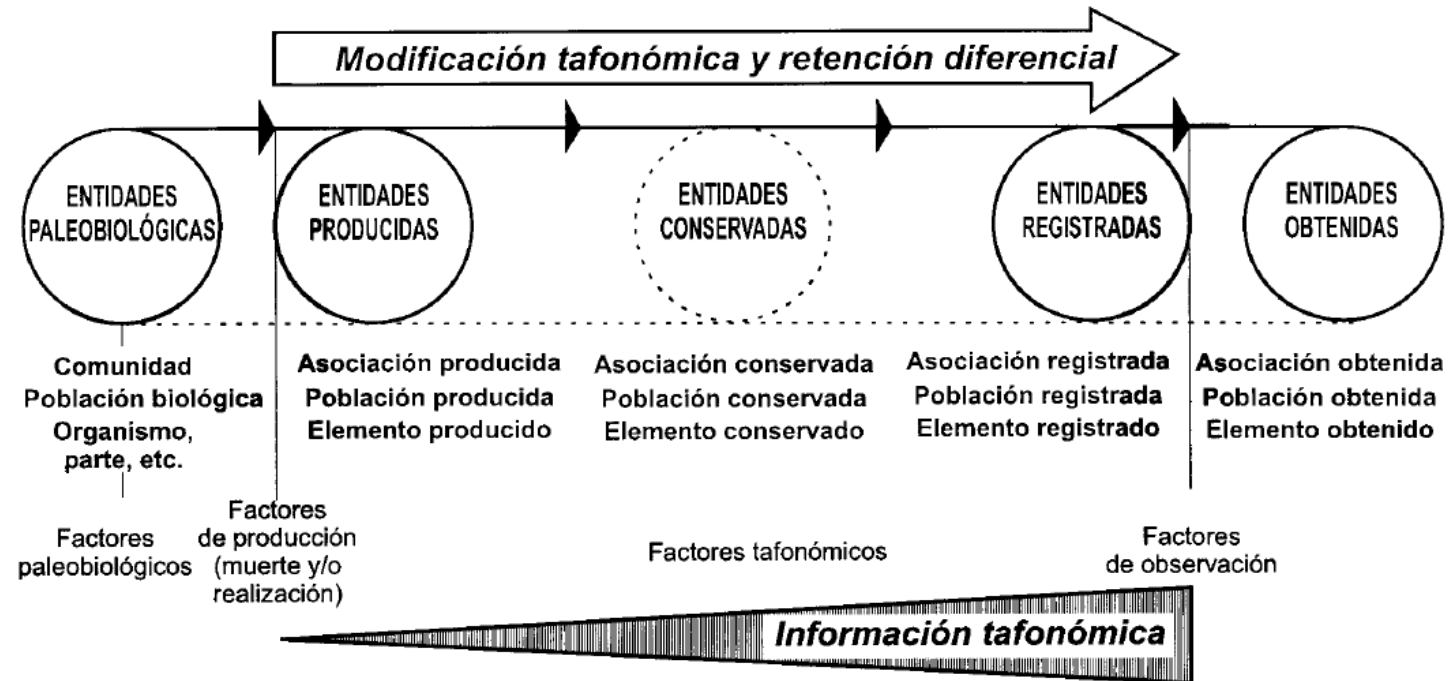


Fig. 13.- Modelo de la fosilización entendida desde un planteamiento sistemista y evolucionista. La fosilización es un proceso no-paleobiológico, experimentado por entidades tafonómicas, que no implica pérdida o disminución de la información paleobiológica. Los factores tafonómicos no son necesariamente destructivos. La fosilización es un proceso capaz de incrementar la información tafonómica. El registro fósil está constituido por las entidades conservadas que han tenido mayor eficacia durante la alteración tafonómica, y que han sido producidas por entidades paleobiológicas o por otras entidades tafonómicas preexistentes (basado en Fernández López, 1991)

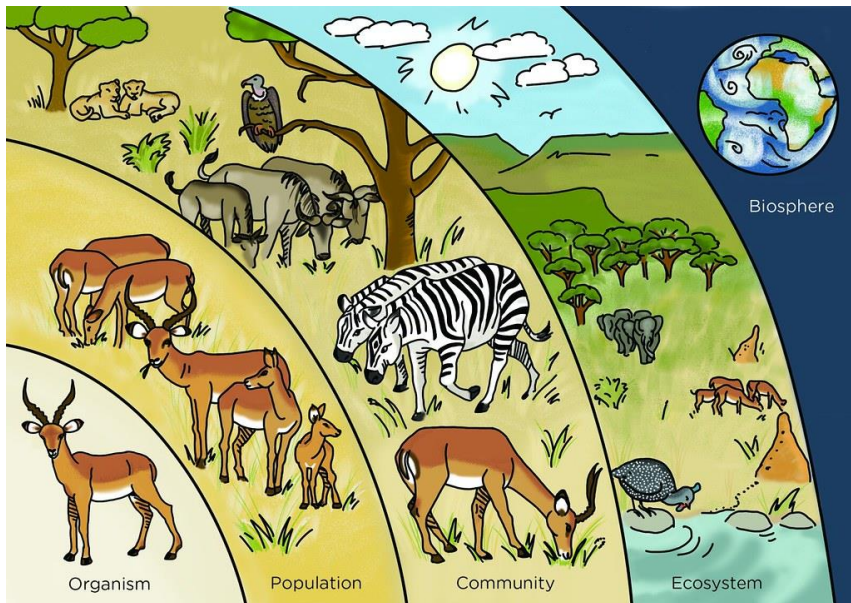
[Fernández López \(2000\)](#)



Una **población** es un conjunto de individuos de la misma especie que se encuentran en un área determinada y que pueden aparearse entre ellos.

Una **comunidad** es el conjunto de todas las poblaciones biológicas de diferentes especies que habitan e interactúan en una misma zona.

Un **ecosistema** es un sistema biológico constituido por una comunidad de organismos vivos (biocenosis) y el medio físico donde se relacionan (biotopo).



Crédito imagen: [Creative Commons](#)

Otras categorizaciones superiores: **provincias, biomas y reinos biogeográficos.**

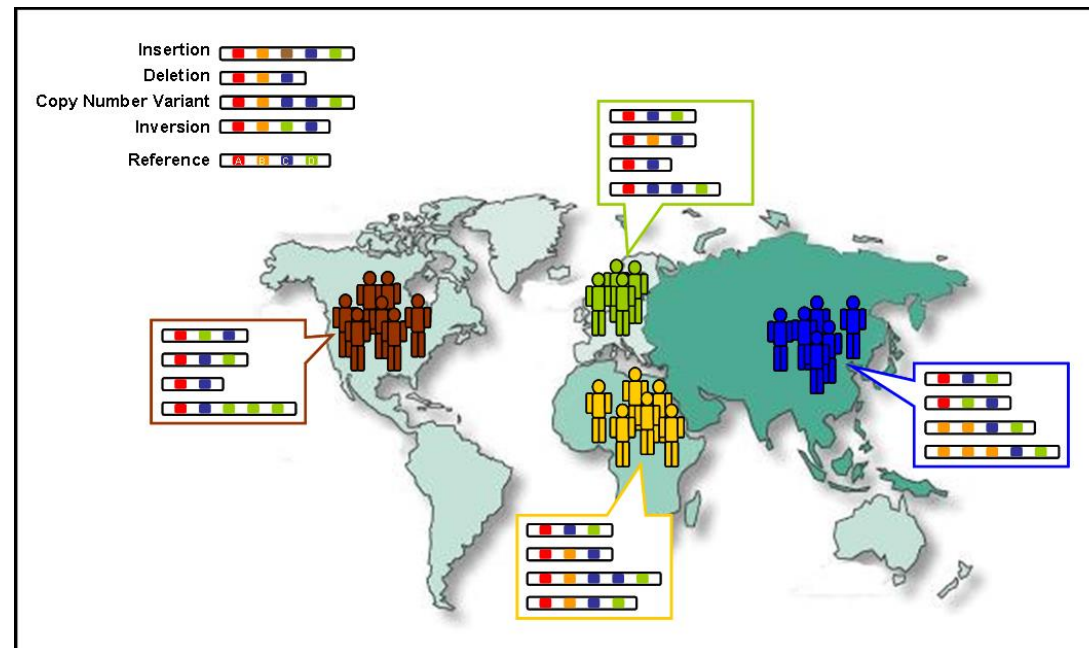


1.2. Genética de paleopoblaciones



Genética de (paleo)poblaciones

La **genética de poblaciones** es una disciplina que estudia el origen, cantidad y distribución de la variabilidad genética presente en las poblaciones naturales, así como el destino de esta variación a través del tiempo y el espacio.





Genética de (paleo)poblaciones

Uno de los **objetivos principales** de la genética de poblaciones es entender cómo evolucionan las poblaciones bajo ciertas condiciones.



Genética de (paleo)poblaciones

Uno de los **objetivos principales** de la genética de poblaciones es entender cómo evolucionan las poblaciones bajo ciertas condiciones.



Década de 1980, acumulación de datos y desarrollo de **modelos matemáticos**.



Genética de (paleo)poblaciones

Uno de los **objetivos principales** de la genética de poblaciones es entender cómo evolucionan las poblaciones bajo ciertas condiciones.



Década de 1980, acumulación de datos y desarrollo de **modelos matemáticos**.



Teoría de la coalescencia.



Genética de (paleo)poblaciones: Teoría de la coalescencia

Población con **polimorfismos en genes neutros** -> ancestro común.



Genética de (paleo)poblaciones: Teoría de la coalescencia

Población con **polimorfismos en genes neutros** -> ancestro común.



Historia de la población inferida a través **modelos que integran las distintas fuerzas evolutivas** (deriva génica, mutación, recombinación, selección natural, entre otras).



Genética de (paleo)poblaciones: Teoría de la coalescencia

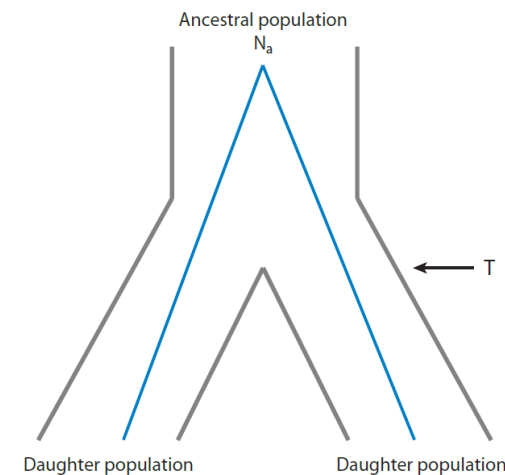
Población con **polimorfismos en genes neutros** -> ancestro común.



Historia de la población inferida a través **modelos que integran las distintas fuerzas evolutivas** (deriva génica, mutación, recombinación, selección natural, entre otras).



Tiempo de coalescencia.



[Wall & Slatkin \(2012\)](#)



Genética de (paleo)poblaciones: Teoría de la coalescencia

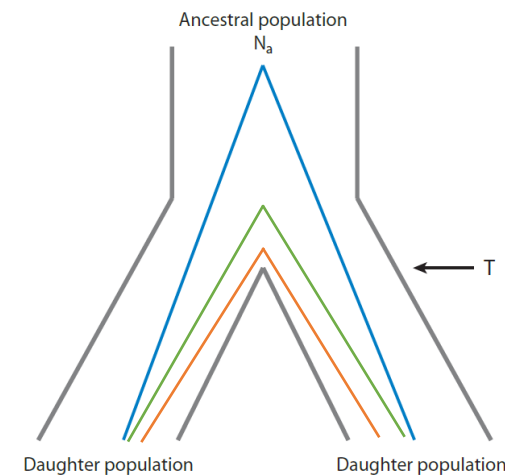
Población con **polimorfismos en genes neutros** -> ancestro común.



Historia de la población inferida a través **modelos que integran las distintas fuerzas evolutivas** (deriva génica, mutación, recombinación, selección natural, entre otras).



Tiempo de coalescencia.



[Wall & Slatkin \(2012\)](#)



Genética de (paleo)poblaciones: Teoría de la coalescencia

Población con **polimorfismos en genes neutros** -> ancestro común.



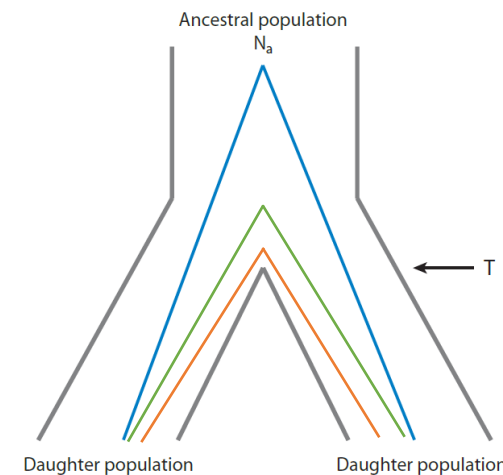
Historia de la población inferida a través **modelos que integran las distintas fuerzas evolutivas** (deriva génica, mutación, recombinación, selección natural, entre otras).



Tiempo de coalescencia.

Procesos evolutivos (como mutación, migración, recombinación).

Inferir el **tamaño de la población final** (y ancestral -> SOBREESTIMACIONES).



[Wall & Slatkin \(2012\)](#)



Genética de (paleo)poblaciones: Mestizaje arcaico

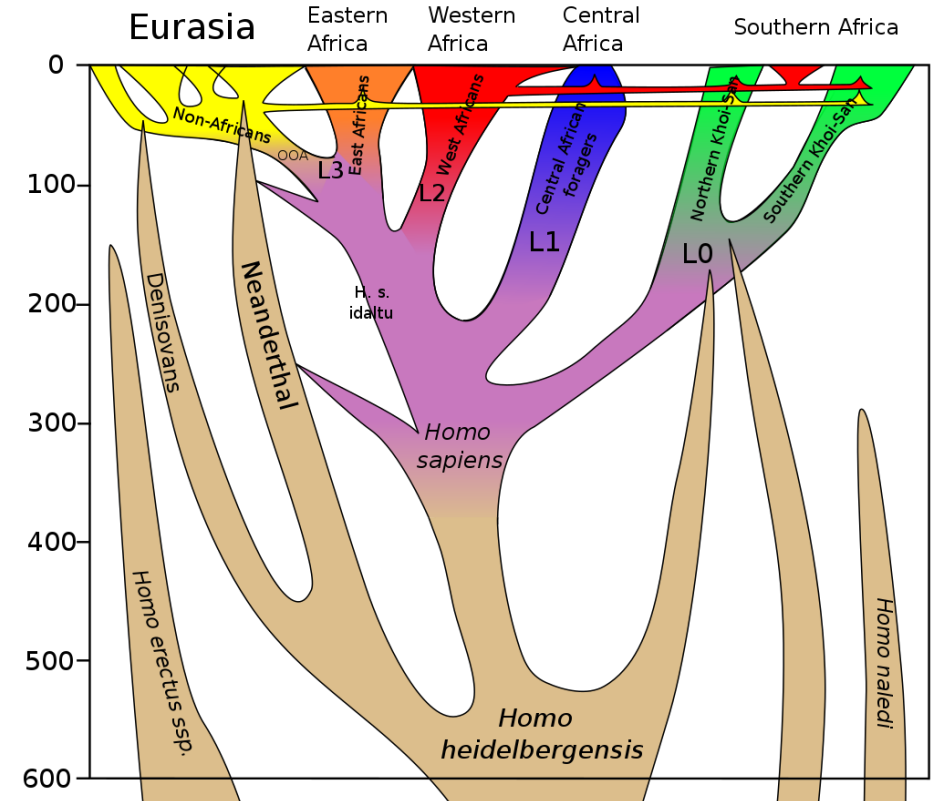
Desequilibrio de ligamiento y haplotipos
supuestamente arcaicos.



Mestizaje arcaico.



Incluso en ausencia de fósiles.



Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Genética de (paleo)poblaciones

La genética de paleopoblaciones es una disciplina nueva que se enfoca en la genética de poblaciones de grupos extintos y poblaciones ancestrales. Con los avances recientes en las tecnologías de secuenciación de ADN, ahora podemos analizar directamente la variación genética de los fósiles. Esto nos permite abordar problemas, como la **estructura de la población** en el pasado, los cambios en el **tamaño de la población** y las **relaciones evolutivas** entre los taxones, con una resolución mucho mayor que los estudios tradicionales de genética de poblaciones (ver Wall & Slatkin, 2012).

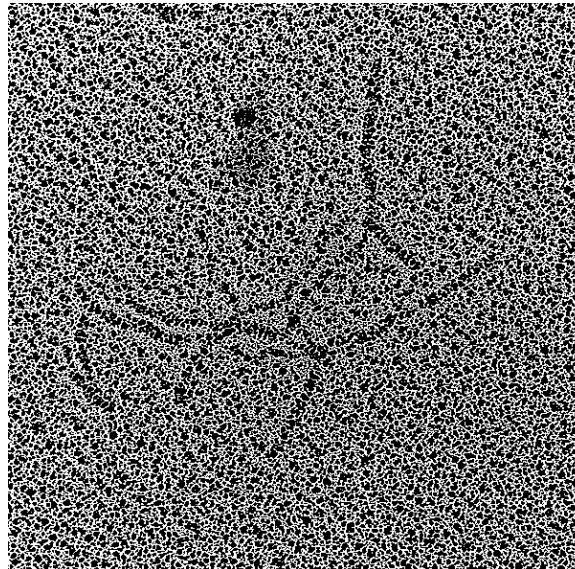


Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Genética de (paleo)poblaciones: ADN antiguo (ADNa)

El **ADNa**, definido en términos generales, es el ADN obtenido de muestras que han estado muertas durante algún tiempo y que no se recolectaron con fines de estudios genéticos o genómicos (ver [Hofreiter, 2001](#)).



Crédito imagen: [Creative Commons](#)

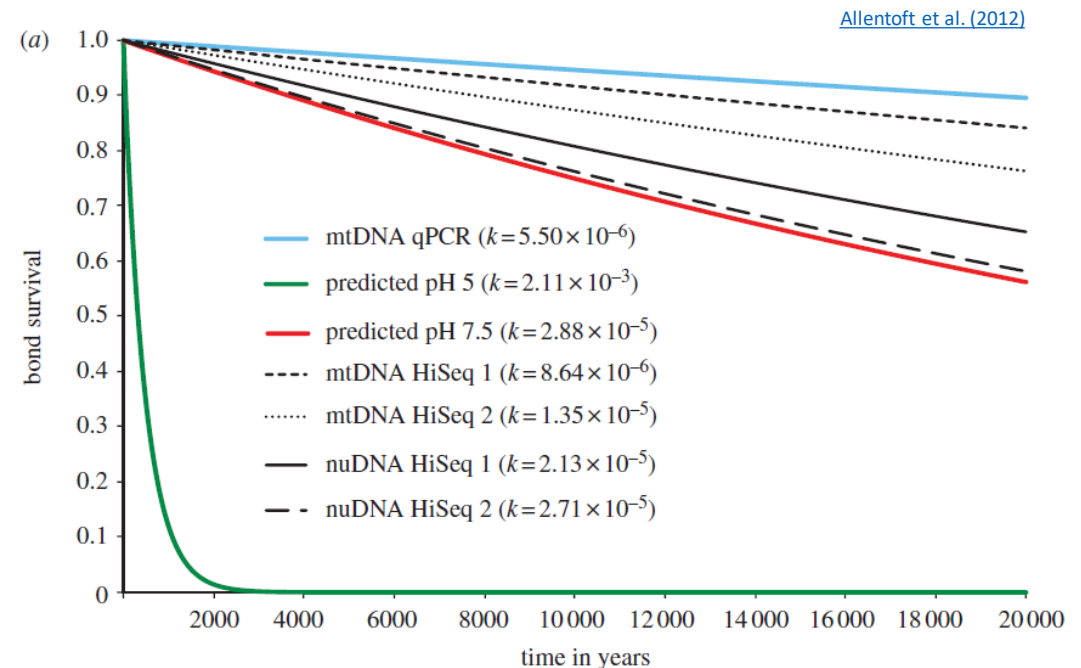


Genética de (paleo)poblaciones: ADN antiguo (ADNa)

El **ADNa**, definido en términos generales, es el ADN obtenido de muestras que han estado muertas durante algún tiempo y que no se recolectaron con fines de estudios genéticos o genómicos (ver Hofreiter, 2001).

Experimentos en huesos de Moa revelan:

- El ADN se degrada de manera exponencial.
- ADN mitocondrial (ADNmt) se degrada en promedio un par de bases cada 6 830 000 años a -5°C .
- El ADN nuclear se degrada dos veces más rápido que el ADNmt.



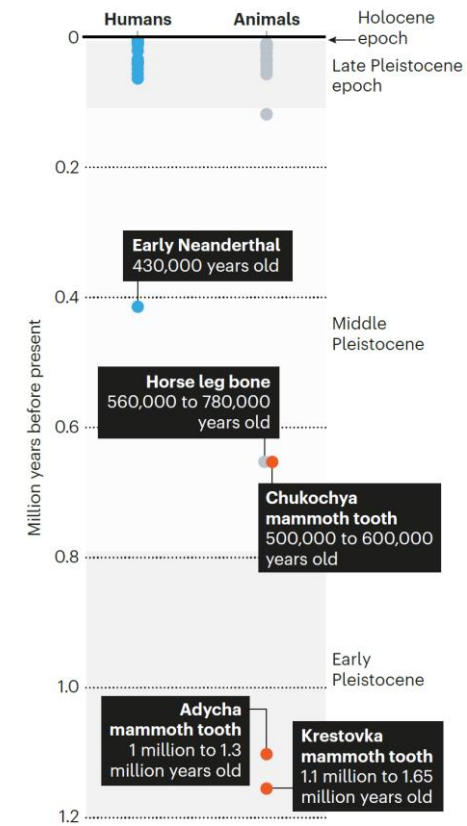


Genética de (paleo)poblaciones: ADN antiguo (ADNa)



ANCIENT GENOMES

Scientists have for the first time sequenced DNA that is more than one million years old – from mammoths. The oldest DNA sequenced previously dates from between 560,000 and 780,000 years ago.



The upper age bound for the mammoth teeth is based on a genetic dating method; the lower bound is based on the age of the sediments in which the teeth were found.

[Allentoft et al. \(2012\)](#)



Genética de (paleo)poblaciones: ADN antiguo (ADNa)

El **ADNa**, definido en términos generales, es el ADN obtenido de muestras que han estado muertas durante algún tiempo y que no se recolectaron con fines de estudios genéticos o genómicos (ver Hofreiter, 2001).



Genética de (paleo)poblaciones: patrones de variabilidad genética en poblaciones pasadas, evidencia de selección natural y eventos demográficos pasados (migración, expansión del rango y cambios en el tamaño de la población).



Genética de (paleo)poblaciones: ADN antiguo (ADNa)

El **ADNa**, definido en términos generales, es el ADN obtenido de muestras que han estado muertas durante algún tiempo y que no se recolectaron con fines de estudios genéticos o genómicos (ver Hofreiter, 2001).



Genética de (paleo)poblaciones: patrones de variabilidad genética en poblaciones pasadas, evidencia de selección natural y eventos demográficos pasados (migración, expansión del rango y cambios en el tamaño de la población).

Otros usos del ADNa: inferencia de dietas pasadas, de prácticas funerarias, de composición de especies en comunidades antiguas, de dimorfismo sexual, en arqueología y en estudios en el campo los de patógenos.



Genética de (paleo)poblaciones: ADN antiguo (ADNa)

La mayoría de trabajos en genética de paleopoblaciones con ADNa se centran vertebrados (sobre todo en mamíferos y aves).

Muchos estudios de ADNa en microorganismos se ocupan de la identificación y composición de especies y los pocos estudios de ADNa en insectos y otros invertebrados no han producido suficientes secuencias para permitir el análisis genético de poblaciones.

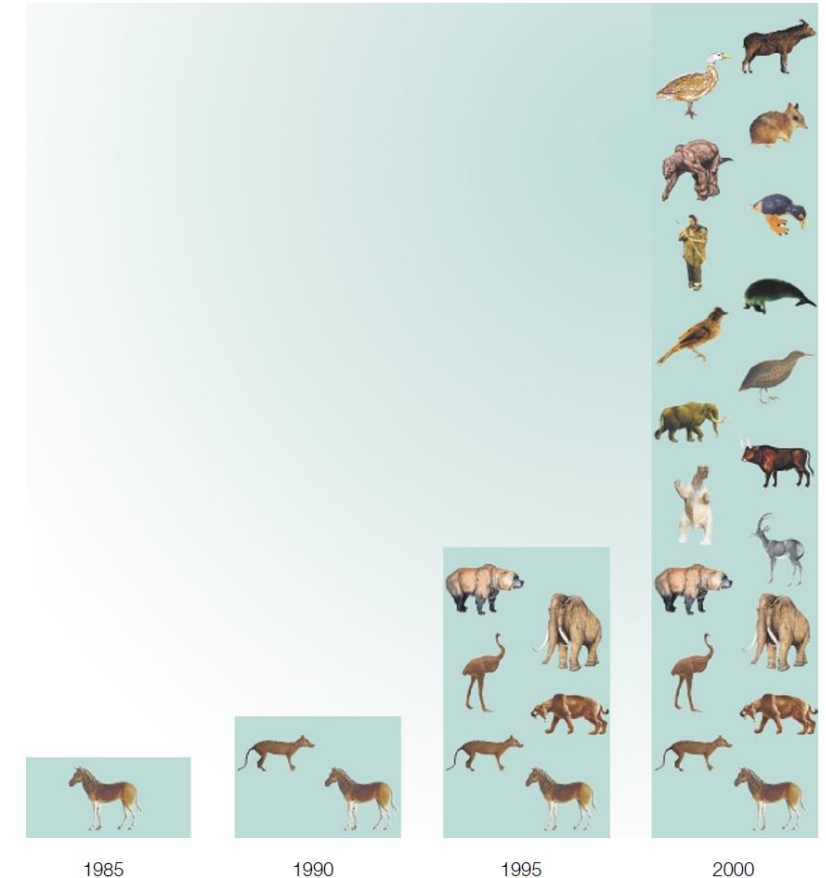
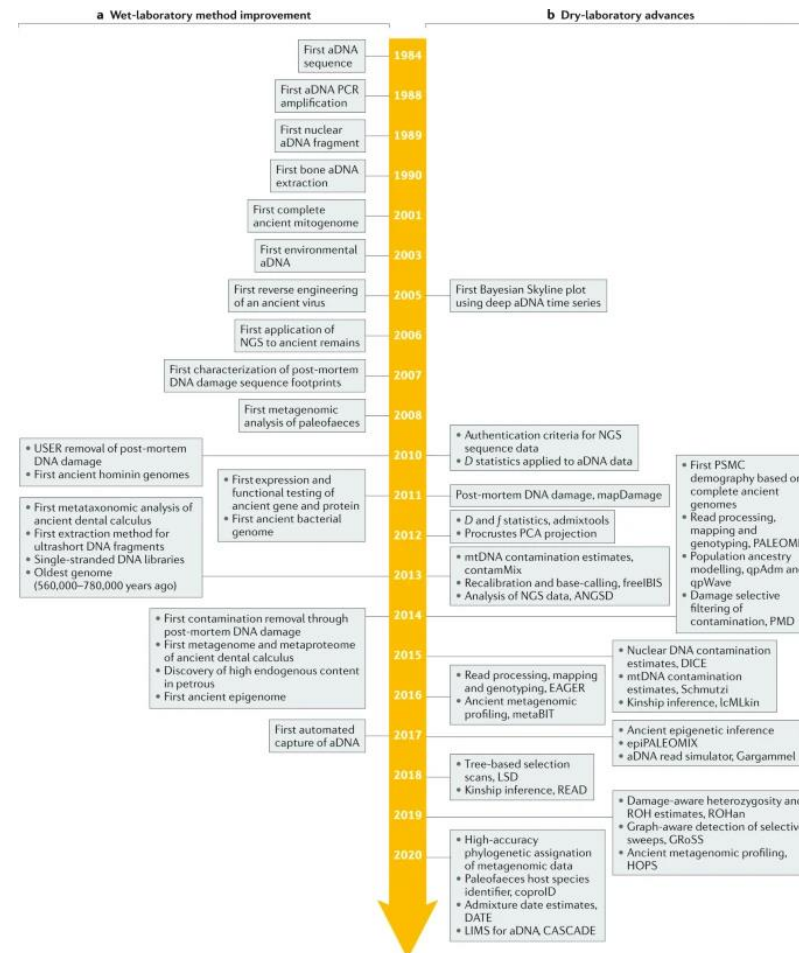


Figure 3 | **Some extinct organisms from which DNA sequences have been determined.** From bottom left to top right: quagga⁵⁶, marsupial wolf^{9,10,12}, sabre-toothed cat⁵⁷, moa²⁷, mammoth⁵⁸⁻⁶², cave bear⁶³, blue antelope⁶⁴, giant ground sloth⁶⁵, Aurochs⁶⁶, mastodon⁶⁰, New Zealand coot⁶⁷, South Island piopio¹¹, Steller's sea cow⁶¹, Neanderthal^{33,34,39,40}, *Aptornis defossor*⁶⁸, Shasta ground sloth^{46,48}, pig-footed bandicoot⁶⁹, moa-nalo⁷⁰ and *Myotragus balearicus*⁷¹.

[Hofreiter et al. \(2001\)](#)



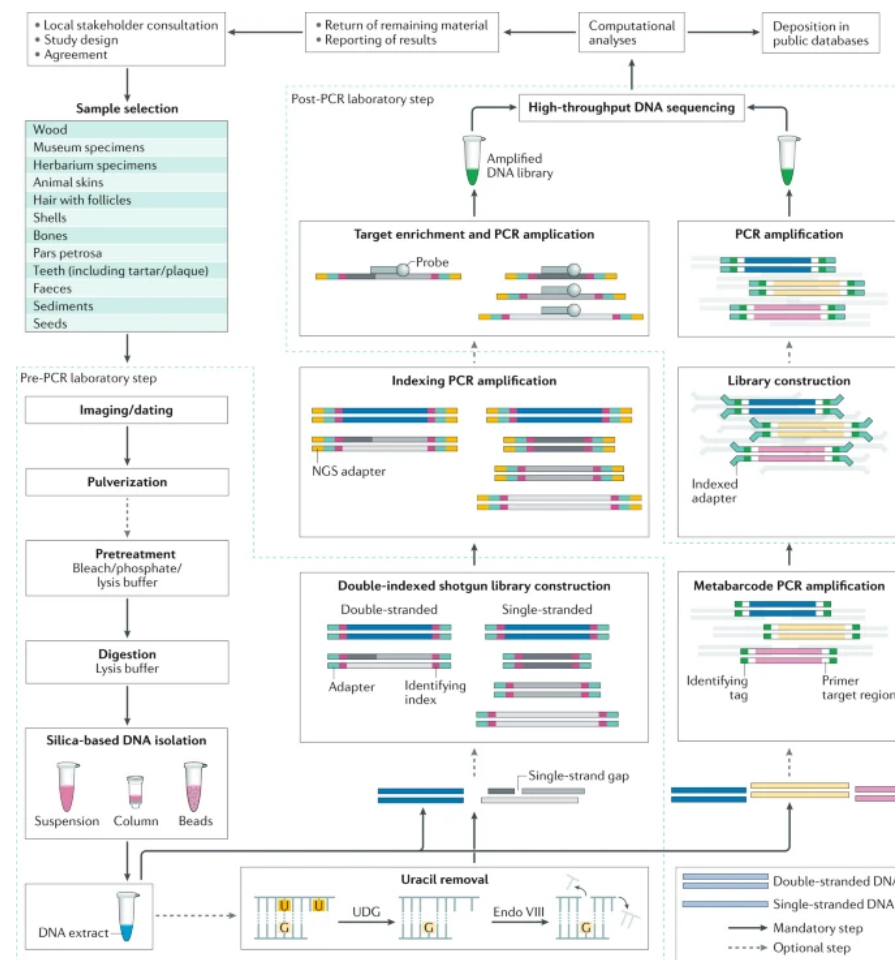
Genética de (paleo)poblaciones: ADN antiguo (ADNa)



[Orlando et al. \(2021\)](#)



Genética de (paleo)poblaciones: ADN antiguo (ADNa)



Orlando et al. (2021)



Genética de (paleo)poblaciones: Series temporales de frecuencias alélicas

Se han utilizado series temporales de frecuencias alélicas para estimar coeficientes de selección y tamaños de población efectivos en poblaciones experimentales de muchas especies.



Genética de (paleo)poblaciones: Series temporales de frecuencias alélicas

Se han utilizado series temporales de frecuencias alélicas para estimar coeficientes de selección y tamaños de población efectivos en poblaciones experimentales de muchas especies.



Tiempos entre muestras sucesivas de poblaciones naturales demasiado cortos.



Genética de (paleo)poblaciones: Series temporales de frecuencias alélicas

Se han utilizado series temporales de frecuencias alélicas para estimar coeficientes de selección y tamaños de población efectivos en poblaciones experimentales de muchas especies.



Tiempos entre muestras sucesivas de poblaciones naturales demasiado cortos.



ADNa proporciona intervalos de tiempo mucho más amplios.



Genética de (paleo)poblaciones: Series temporales de frecuencias alélicas

Ejemplo: Persistencia de la lactasa

Hipótesis cultural-histórica



Hipótesis de la causa inversa





Genética de (paleo)poblaciones: Series temporales de frecuencias alélicas

Ejemplo: Persistencia de la lactasa



Fig. 1. Locations of archaeological sites.

Sample	Culture	Archaeological or radiocarbon dating	MCM6 genotype		CRS mtDNA 16209–16303 variable positions (–16,000)
			Intron 13	Intron 9	
ELT 2	Merovingian	A.D. 400–600	Y	A	C294T
DEB 1	Neolithic Linear Pottery	5500–5000 B.C.	C	G	C223T, C248T
DEB 3	Neolithic Linear Pottery	5500–5000 B.C.	C	G	C223T, C248T
DEB 4	Neolithic Linear Pottery	5500–5000 B.C.	C	G	CRS
SZA23.1	Neolithic Körös	5840–5630 B.C. (OxA-9375) human rib, grave 1	C	G	C223T, C257A, C261T
SZA23.2	Neolithic Körös	5840–5630 B.C. (OxA-9375) human rib, grave 1	C	G	C223T
SZA23.3	Neolithic Körös	5840–5630 B.C. (OxA-9375) human rib, grave 1	C	G	CRS
KRE 1	Middle Neolithic Narva	5350 ± 130 B.C. (OxA-5935)	C	G	C270T
KRE 2	Middle Neolithic Narva	5580 ± 65 B.C. (OxA-5926)	C	G	C270T
DR 2	Mesolithic Zedmar	2267 ± 116 cal. B.C.	C	G	C256T, C270T

The samples are described in [SI Table 3](#). CRS, Cambridge reference sequence.

[Burger et al. \(2007\)](#)



Genética de (paleo)poblaciones: Análisis a nivel de paleopoblaciones

Hasta hace poco solo estudios descriptivos (pocos datos disponibles de ADN).



Genética de (paleo)poblaciones: Análisis a nivel de paleopoblaciones

Hasta hace poco solo estudios descriptivos (pocos datos disponibles de ADN_a).



Recientemente, estudios principalmente en ADN_{mt}:

- Mayor número de copias.
- Mayor diversidad de haplotipos (tasa de mutación más alta).
- No hay recombinación.



Genética de (paleo)poblaciones: Análisis a nivel de paleopoblaciones

Hasta hace poco solo estudios descriptivos (pocos datos disponibles de ADN_a).



Recientemente, estudios principalmente en ADN_{mt}:

- Mayor número de copias.
- Mayor diversidad de haplotipos (tasa de mutación más alta).
- No hay recombinación.



Limitación: los árboles de genes no son necesariamente lo mismo que los árboles de población o especies.

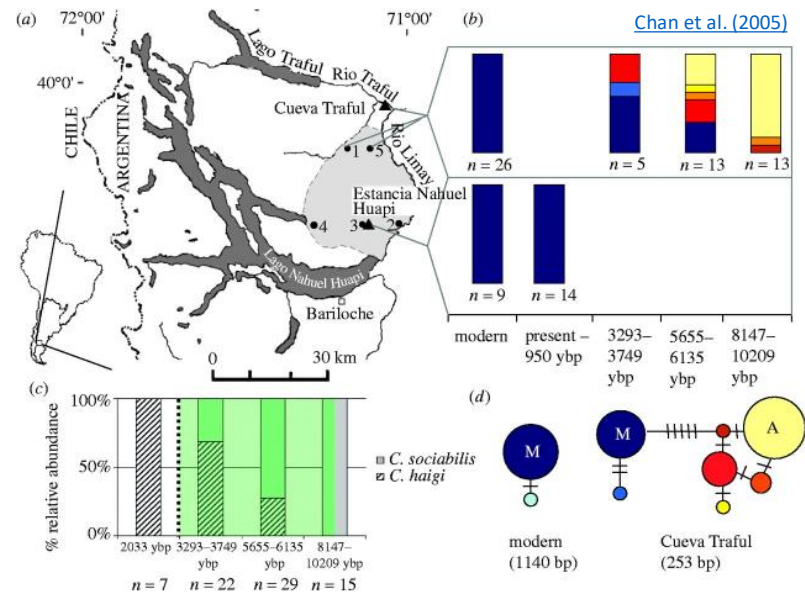


Genética de (paleo)poblaciones: Análisis a nivel de paleopoblaciones

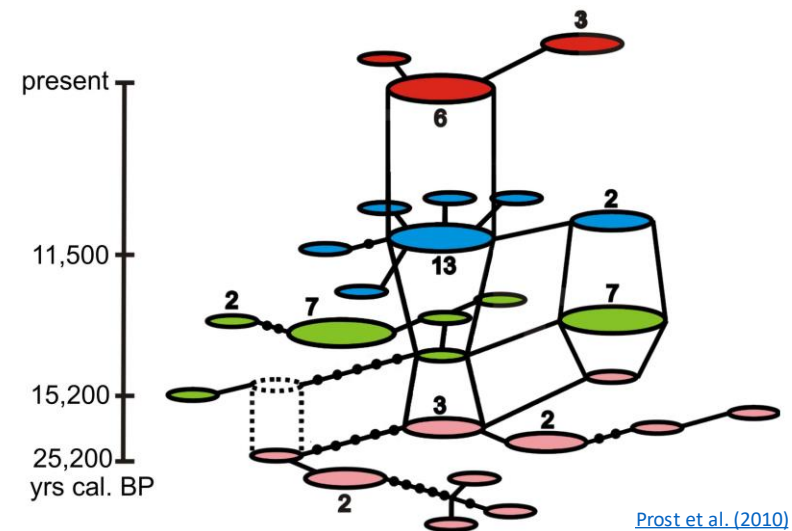
Ejemplos de análisis descriptivos

- Implicaciones para la conservación (diversidad de haplotipos en poblaciones antiguas).

e.g. Tuco-tuco (*Ctenomys sociabilis*)



e.g. Collared lemming (*Dicrostonyx torquatus*)



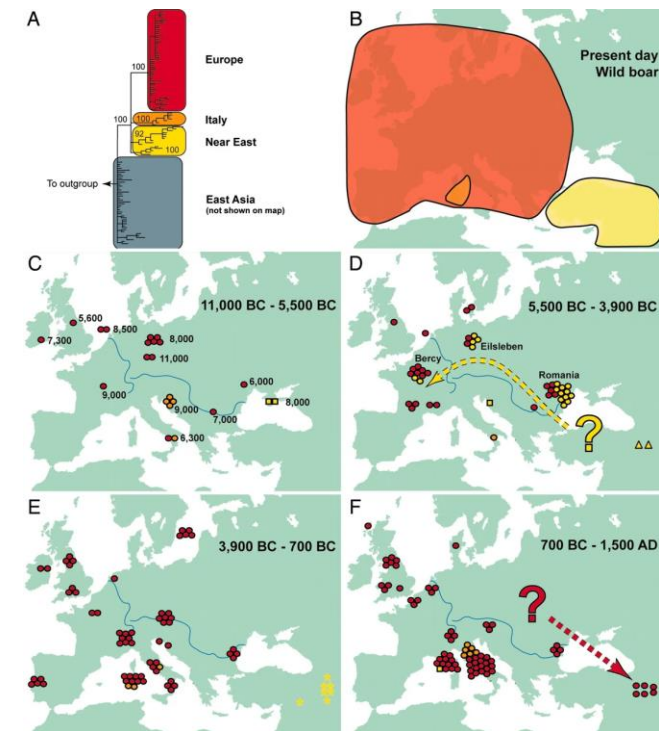


Genética de (paleo)poblaciones: Análisis a nivel de paleopoblaciones

Ejemplos de análisis descriptivos

- Otro uso frecuente del aDNA es establecer la relación entre poblaciones antiguas y contemporáneas (origen de especies domesticadas).

e.g. Llegada de cerdos domesticados a Europa desde el Oriente Medio junto con los granjeros del Neolítico.



[Larson et al. \(2007\)](#)

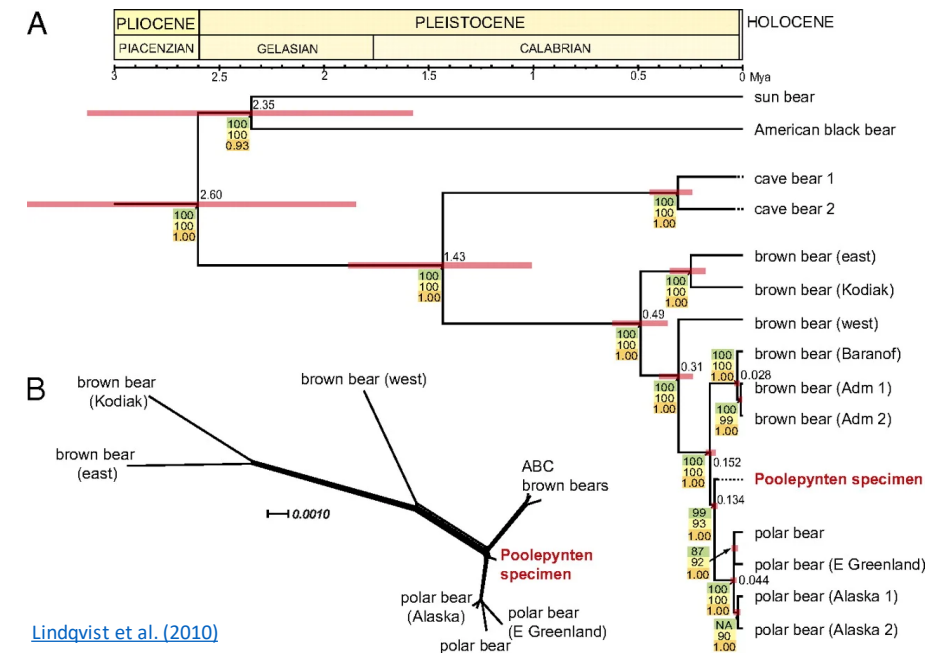


Genética de (paleo)poblaciones: Análisis a nivel de paleopoblaciones

Ejemplos de análisis descriptivos

- En casos raros, el ADN puede proporcionar información sobre la evolución de la morfología.

e.g. ADN de una mandíbula de oso lo posicionaba justo en el punto de ramificación entre los osos polares y los osos pardos, informando sobre la morfología ancestral de estos grupos.





Genética de (paleo)poblaciones: Análisis a nivel de paleopoblaciones

Ejemplos de análisis descriptivos

- Estudios de restos humanos de sitios arqueológicos y tumbas antiguas con el objetivo de determinar la relación de los cuerpos con las poblaciones modernas.
- De particular interés es el papel del aDNA en la resolución de una controversia de larga data sobre la transición del Paleolítico al Neolítico en Europa (hace 6.000-10.000).





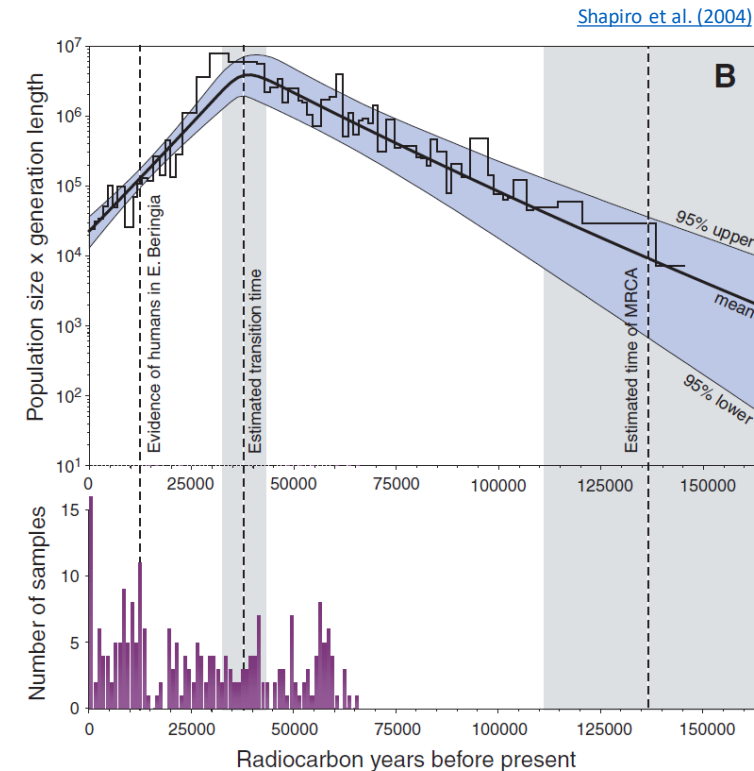
Genética de (paleo)poblaciones: Estimaciones de tamaños poblacionales en el pasado

- ADNa pueden facilitar estimaciones de tamaño poblacional en poblaciones del pasado.

e.g. Evolución del tamaño poblacional del bisonte estepario (*Bison priscus*).



Crédito imagen: [Creative Commons](#)

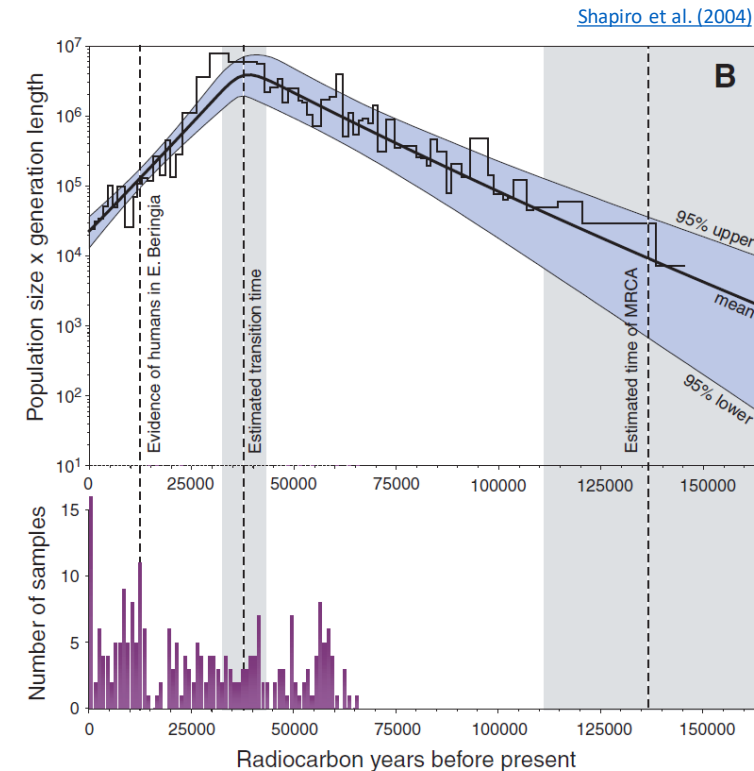
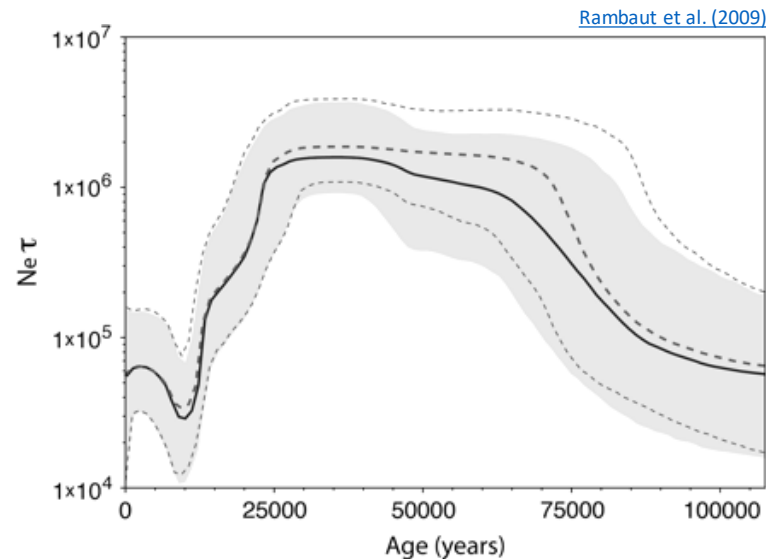




Genética de (paleo)poblaciones: Estimaciones de tamaños poblacionales en el pasado

- ADNa pueden facilitar estimaciones de tamaño poblacional en poblaciones del pasado.

e.g. Evolución del tamaño poblacional del bisonte estepario (*Bison priscus*).





Genética de (paleo)poblaciones: Análisis genómicos

El análisis genómico del ADN ha sido posible solo recientemente.

Dos estudios pioneros ([Noonan et al. 2005](#), [Poinar et al. 2006](#)):

Genomic Sequencing of Pleistocene Cave Bears

James P. Noonan,^{1,2} Michael Hofreiter,³ Doug Smith,¹
James R. Priest,² Nadin Rohland,³ Gernot Rabeder,⁴
Johannes Krause,³ J. Chris Detter,^{1,5} Svante Pääbo,³
Edward M. Rubin^{1,2*}

26 Kb of nuclear sequence

Enfoque metagenómico:

Secuenciación de todo el ADN → Alineación con un genoma estrechamente relacionado

Metagenomics to Paleogenomics: Large-Scale Sequencing of Mammoth DNA

Hendrik N. Poinar,^{1,2,3*} Carsten Schwarz,^{1,2} Ji Qi,⁴ Beth Shapiro,⁵ Ross D. E. MacPhee,⁶
Bernard Buigues,⁷ Alexei Tikhonov,⁸ Daniel H. Huson,⁹ Lynn P. Tomsho,⁴ Alexander Auch,⁹
Markus Ramm,¹⁰ Webb Miller,⁴ Stephan C. Schuster^{4*}

12.8 Mb of nuclear sequence

Noonan, J. P., Hofreiter, M., Smith, D., Priest, J. R., Rohland, N., Rabeder, G., ... & Rubin, E. M. (2005). Genomic sequencing of Pleistocene cave bears. *Science*, 309(5734), 597-599.

Poinar, H. N., Schwarz, C., Qi, J., Shapiro, B., MacPhee, R. D., Buigues, B., ... & Schuster, S. C. (2006). Metagenomics to paleogenomics: large-scale sequencing of mammoth DNA. *Science*, 311(5759), 392-394.



1.3. Dinámica de paleopoblaciones



Dinámica de (paleo)poblaciones

Estudia el tamaño y la composición por edades de las poblaciones como sistemas dinámicos, y los procesos biológicos y ambientales que los impulsan (como las tasas de natalidad y muerte, la inmigración y emigración).

Muchos aspectos pueden ser inferidos por genética de paleopoblaciones pero:

- Limitación metodológica.
- Limitación tafonómica inherente a la tasa de degradación del ADN.





Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Natalidad: aparición de nuevos individuos en una población por nacimiento, eclosión, germinación o división.

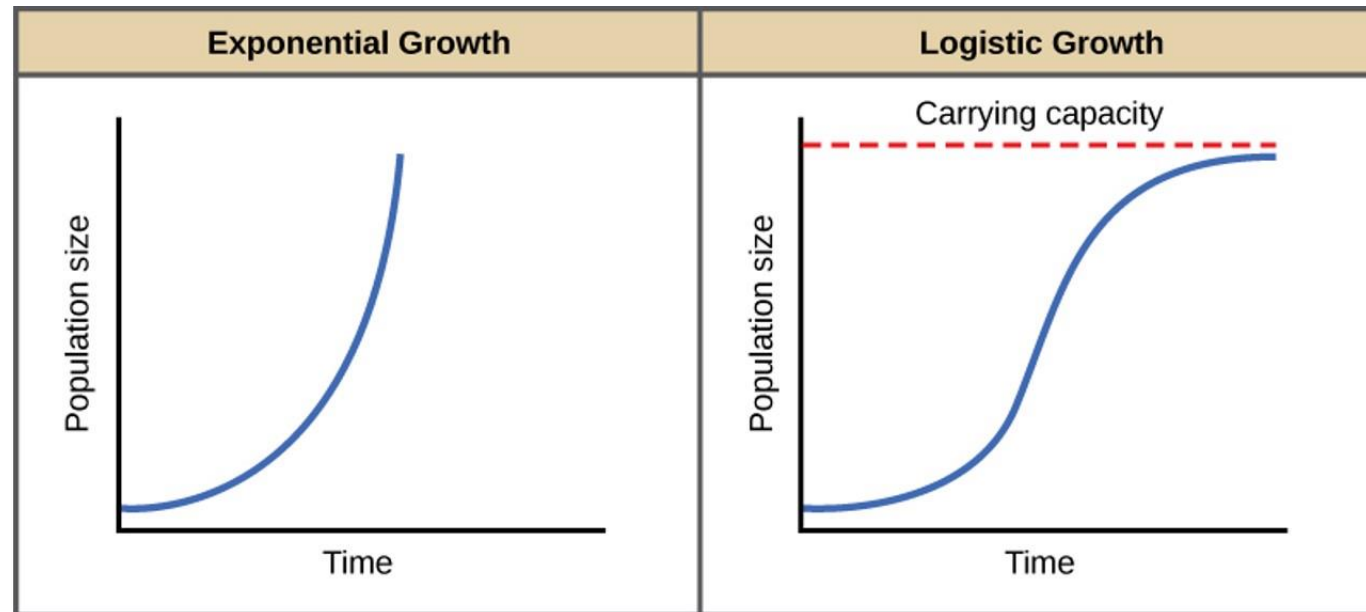
Mortalidad: desaparición por muerte de individuos de una población.

Tasas de emigración e inmigración: número de individuos que abandonan o ingresan en una población en un periodo de tiempo determinado.

Capacidad de carga: tamaño máximo de población que el ambiente puede soportar indefinidamente en un periodo de tiempo determinado dados los recursos disponibles.



Dinámica de (paleo)poblaciones

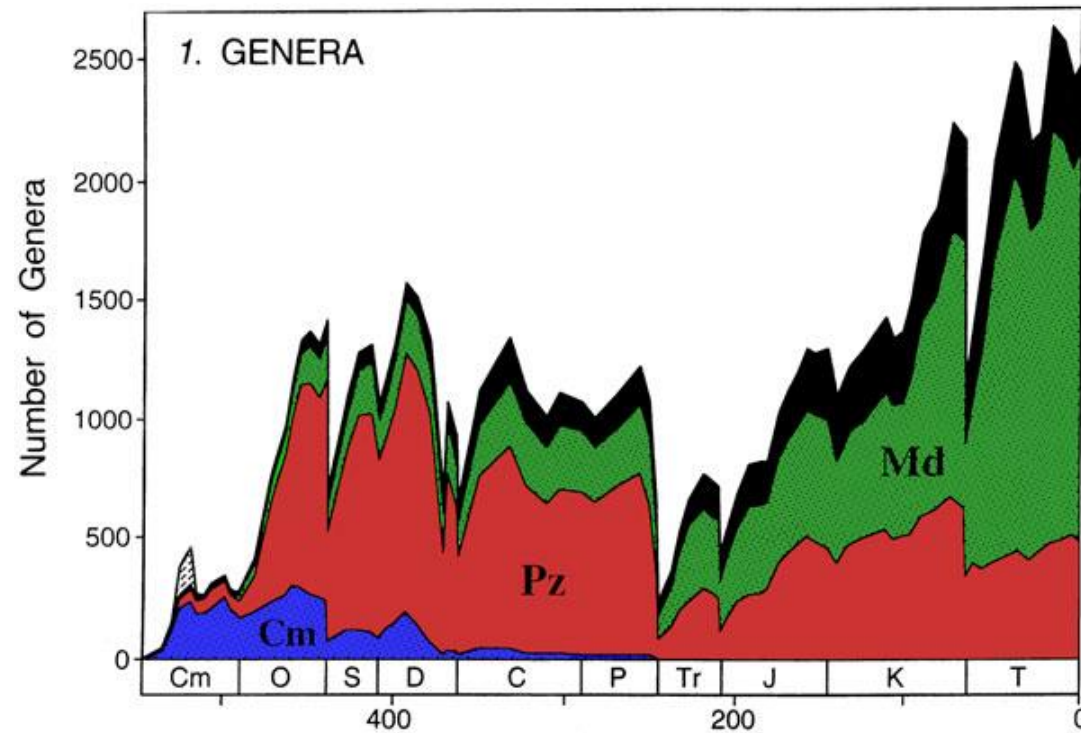


Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Dinámica de (paleo)poblaciones

¿Existe un límite en la diversidad global que la Tierra puede albergar?

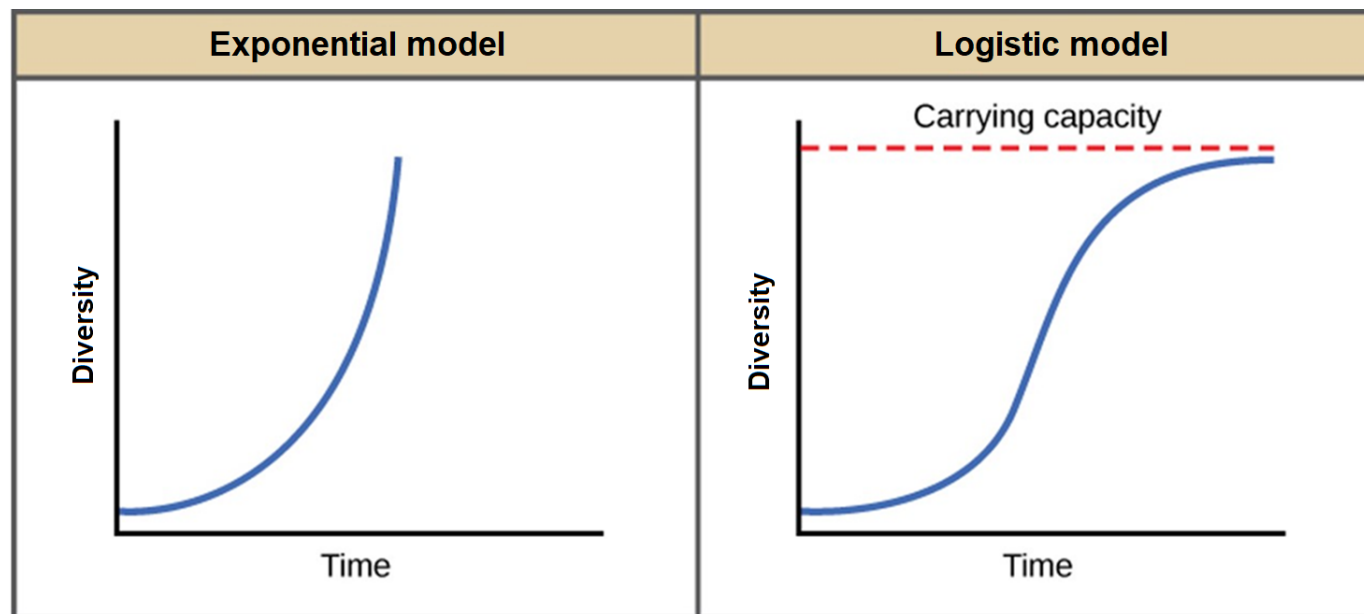


[Sepkoski \(2002\)](#)



Dinámica de (paleo)poblaciones

¿Existe un límite en la diversidad global que la Tierra puede albergar?



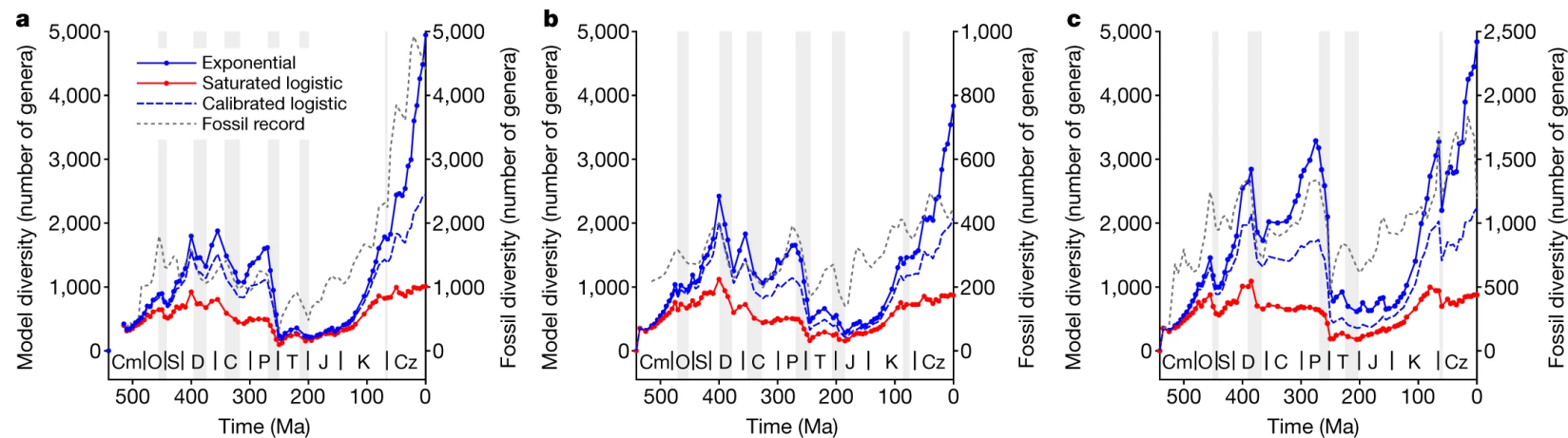
Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Dinámica de (paleo)poblaciones

Simulaciones de patrones de diversidad regional teniendo en cuenta:

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

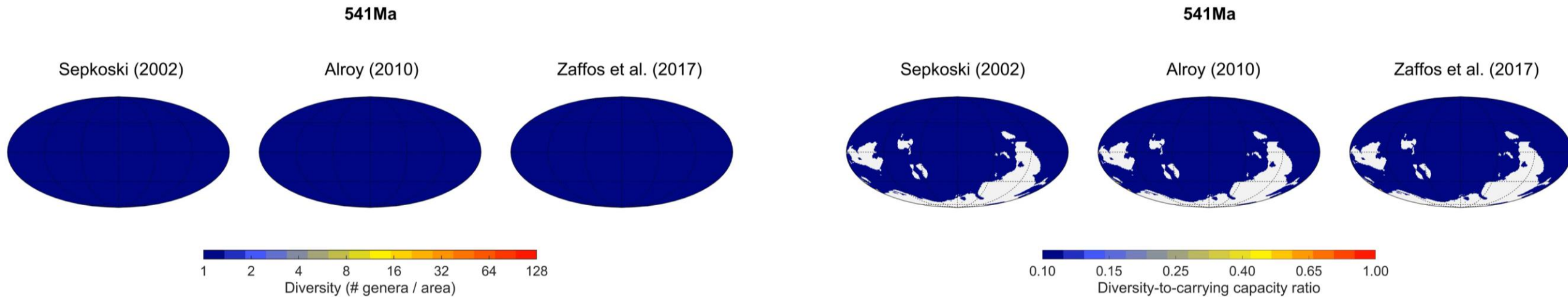


[Cermeño et al. \(2022\)](#)

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



Dinámica de (paleo)poblaciones



[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.



Dinámica de (paleo)poblaciones

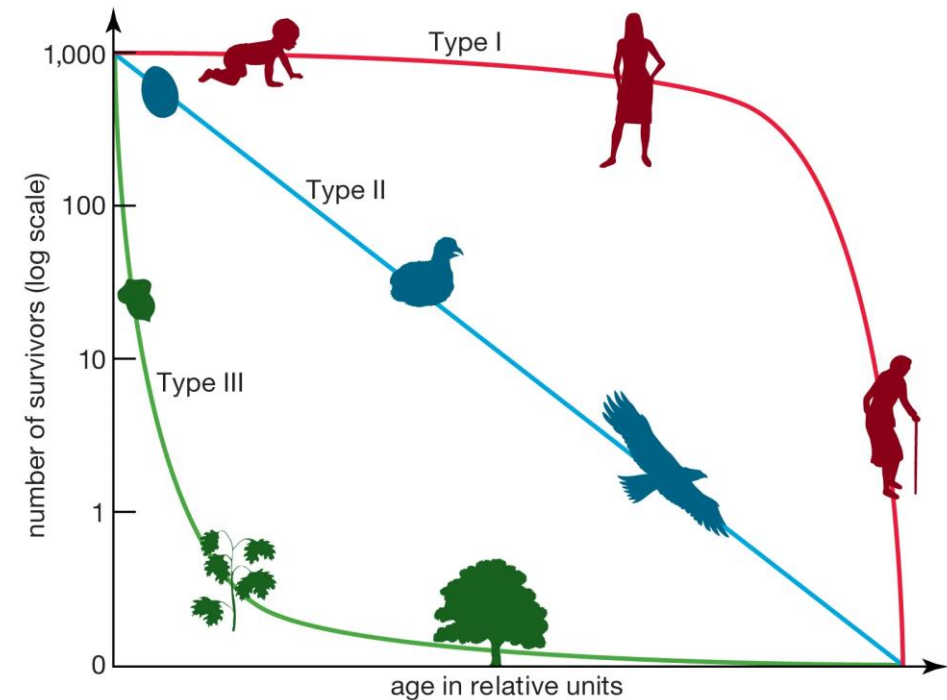
Algunos conceptos básicos:

Curvas de supervivencia: representación del número de supervivientes para una densidad poblacional específica por intervalos de edad (a partir de datos de natalidad y mortalidad). Diferentes estrategias de vida:

- **Tipo I o convexa (estrategas K).**
- Tipo II o recta.
- Tipo III o cóncava (estrategas R).

Ver trabajo pionero de Kurtén (1954)

Crédito imagen: © [Encyclopedia Britannica](#)



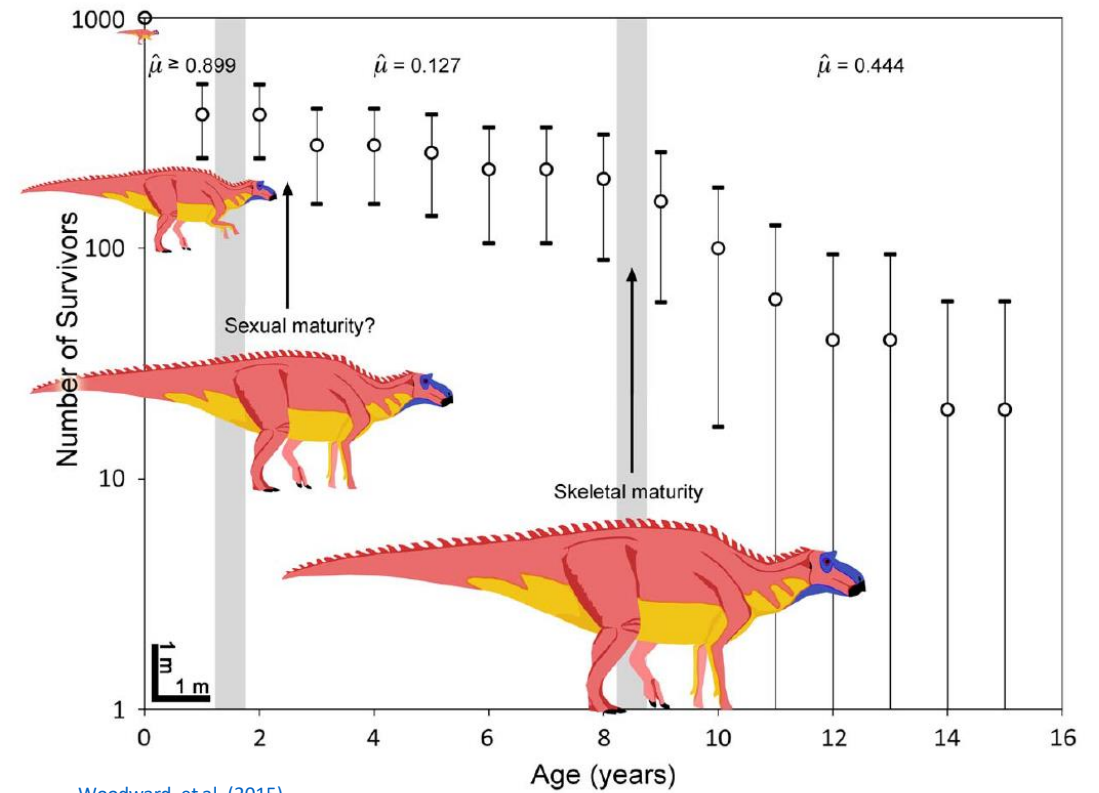


Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Curvas de supervivencia: representación del número de supervivientes para una densidad poblacional específica por intervalos de edad (a partir de datos de natalidad y mortalidad). Diferentes estrategias de vida:

- **Tipo I o convexa (estrategas K).**
- Tipo II o recta.
- Tipo III o cóncava (estrategas R).



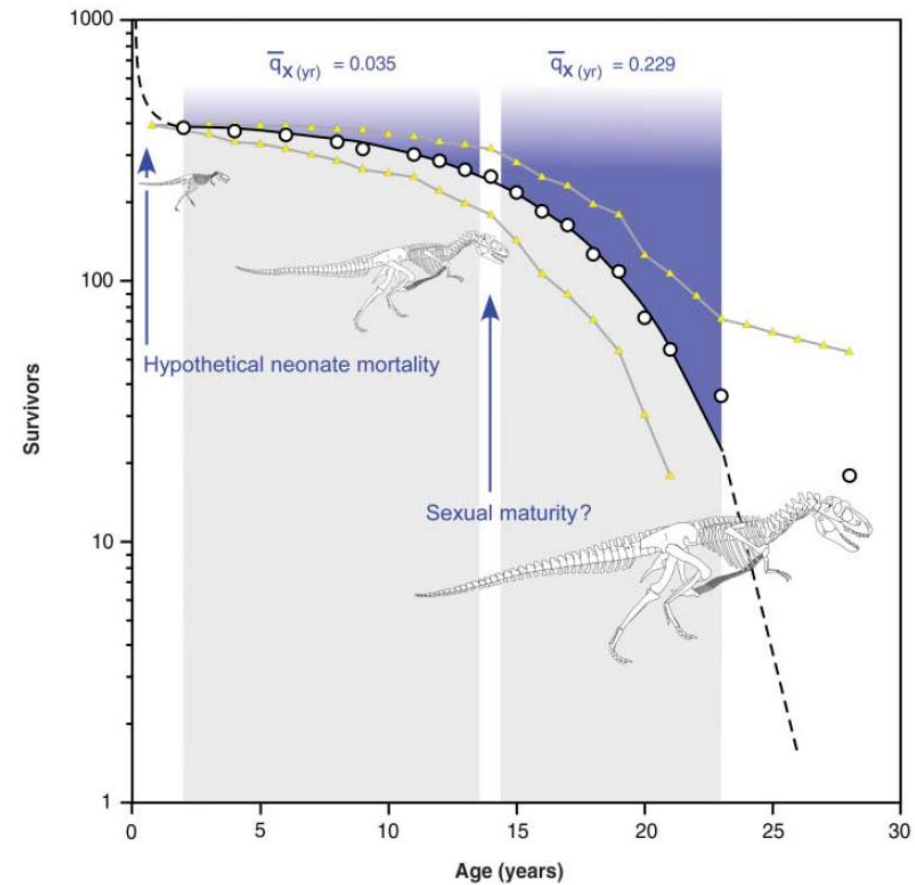


Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Curvas de supervivencia: representación del número de supervivientes para una densidad poblacional específica por intervalos de edad (a partir de datos de natalidad y mortalidad). Diferentes estrategias de vida:

- **Tipo I o convexa (estrategas K).**
- Tipo II o recta.
- Tipo III o cóncava (estrategas R).



[Erickson et al. \(2006\)](#)

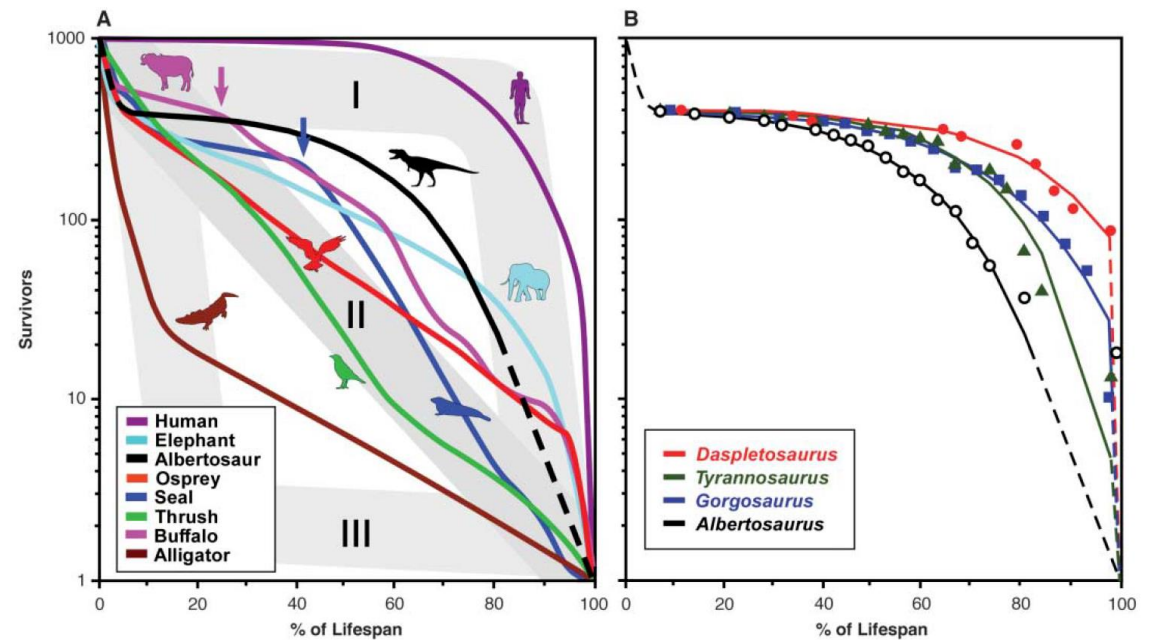


Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Curvas de supervivencia: representación del número de supervivientes para una densidad poblacional específica por intervalos de edad (a partir de datos de natalidad y mortalidad). Diferentes estrategias de vida:

- **Tipo I o convexa (estrategas K).**
- Tipo II o recta.
- Tipo III o cóncava (estrategas R).



[Erickson et al. \(2006\)](#)

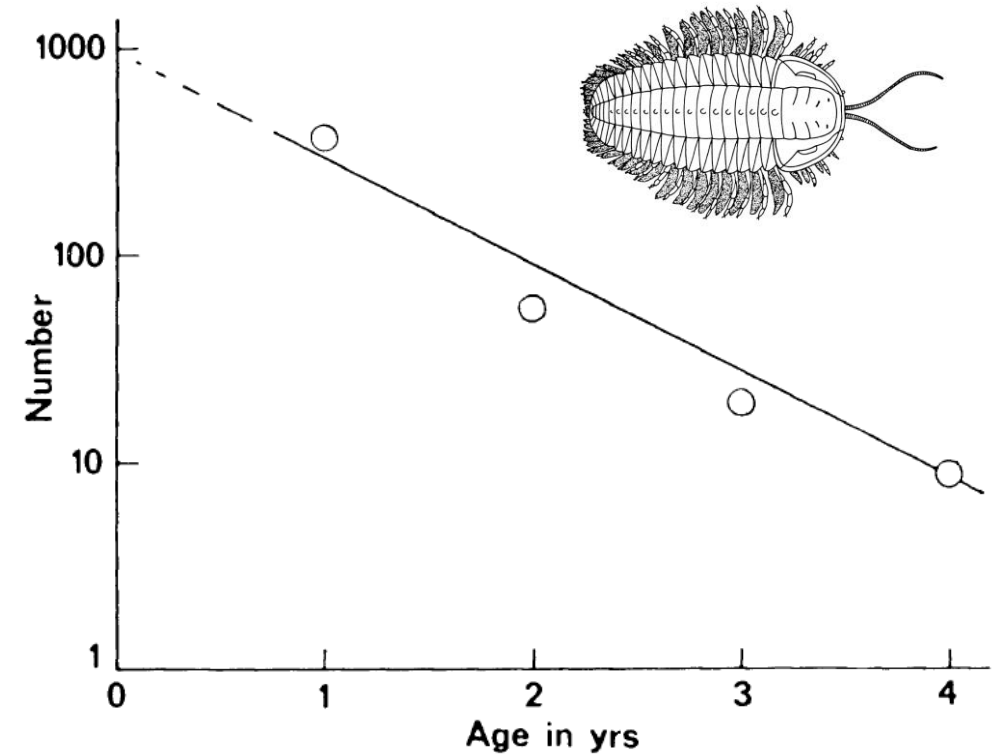


Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Curvas de supervivencia: representación del número de supervivientes para una densidad poblacional específica por intervalos de edad (a partir de datos de natalidad y mortalidad). Diferentes estrategias de vida:

- Tipo I o convexa (estrategas K).
- **Tipo II o recta.**
- Tipo III o cóncava (estrategas R).



[Cisne \(1973\)](#)

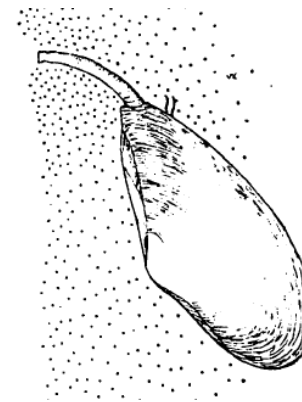
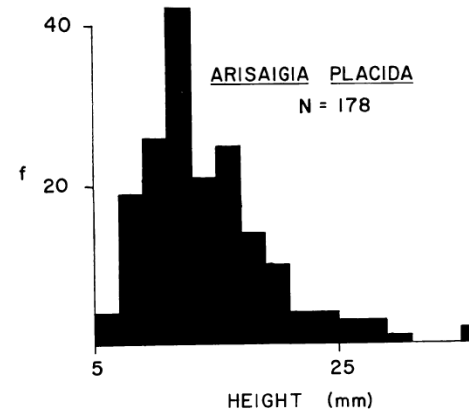


Dinámica de (paleo)poblaciones

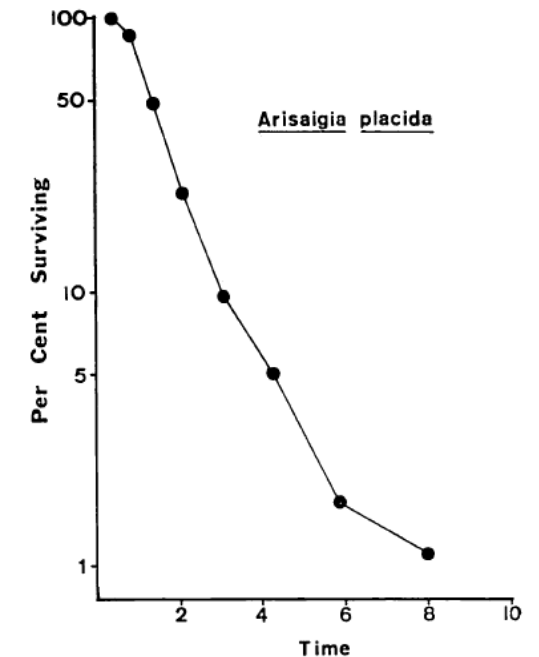
Algunos conceptos básicos:

Curvas de supervivencia: representación del número de supervivientes para una densidad poblacional específica por intervalos de edad (a partir de datos de natalidad y mortalidad). Diferentes estrategias de vida:

- Tipo I o convexa (estrategas K).
- Tipo II o recta.
- **Tipo III o cóncava (estrategas R).**



[Levinton & Bambach \(1970\)](#)





Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Tamaño poblacional: número máximo de individuos de una población.



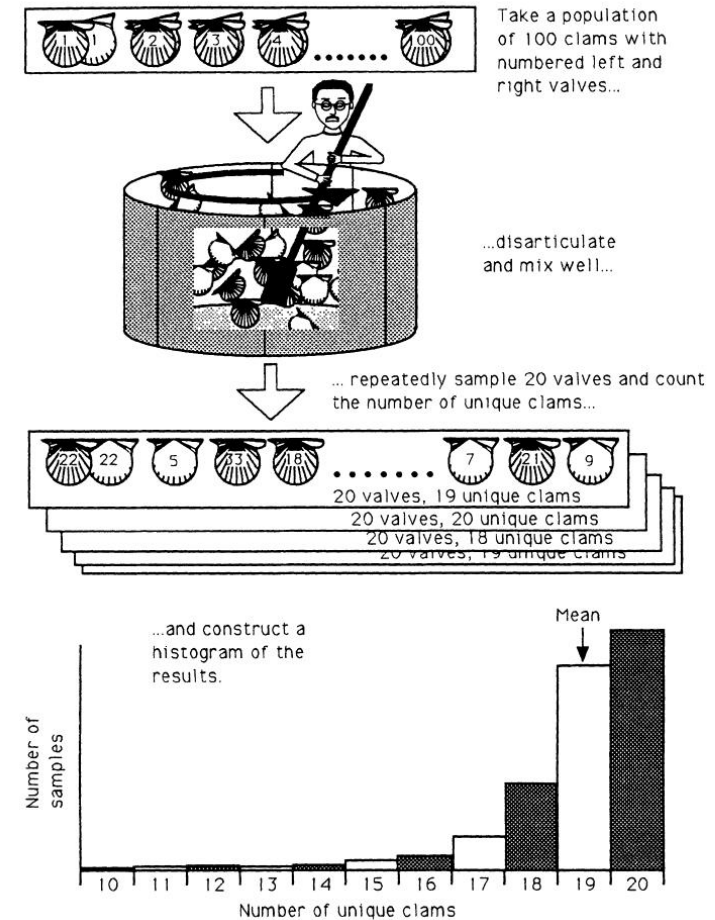
Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Tamaño poblacional: número máximo de individuos de una población.

Modelo basado en ([Gilinsky, 1994](#)):

- Número de partes del cuerpo recuperadas.
- Número de partes del cuerpo que poseían los organismos.
- Número de individuos de esa especie que sirvieron como fuente de las partes encontradas.



[Gilinsky \(1994\)](#)



Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

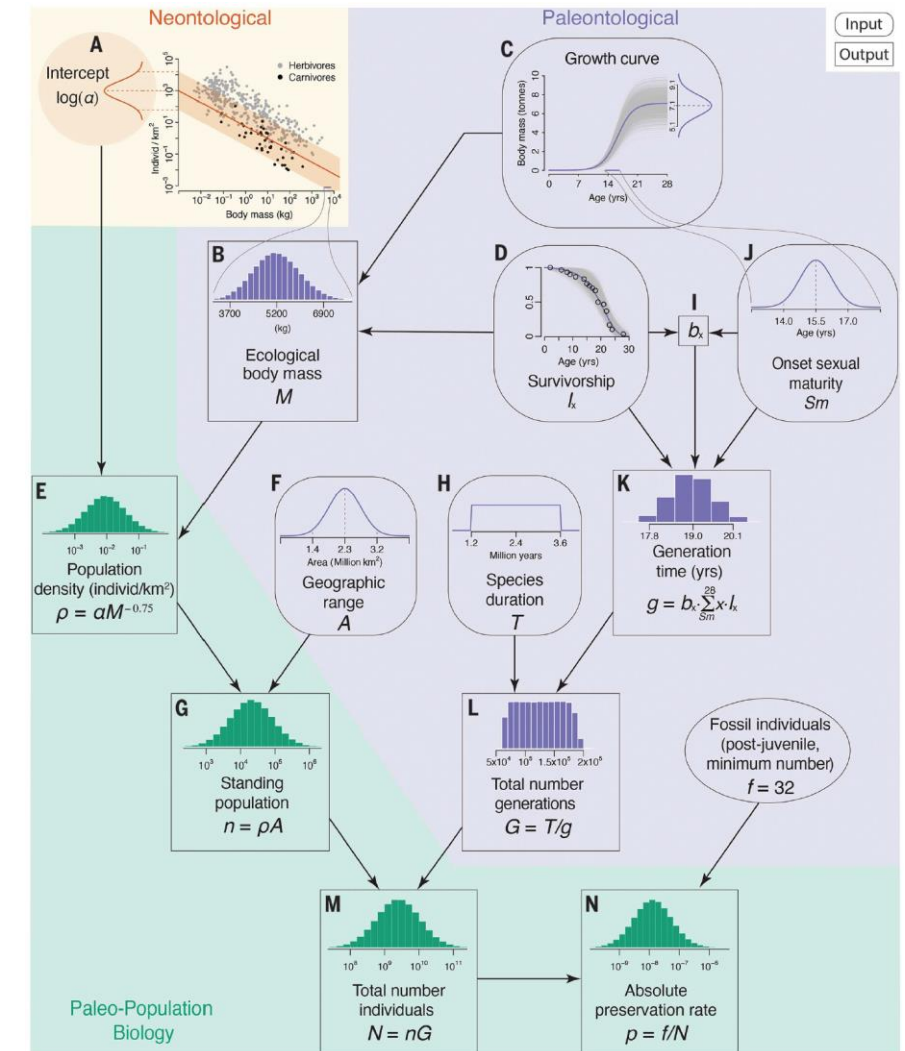
Tamaño poblacional: número máximo de individuos de una población.

Modelo basado en ([Marshall et al., 2021](#)):

- Relationship between population density and body mass among living species.
- *Tyrannosaurus* fossil record data (preservation rates).
- Población de ~20,000 individuos.
- ~127,000 generaciones.
- ~2.5 billones de individuos



Marshall et al. (2021)





Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Sucesión ecológica: sustitución natural de los taxones que integran un ecosistema por otros, como producto de su propia dinámica interna.



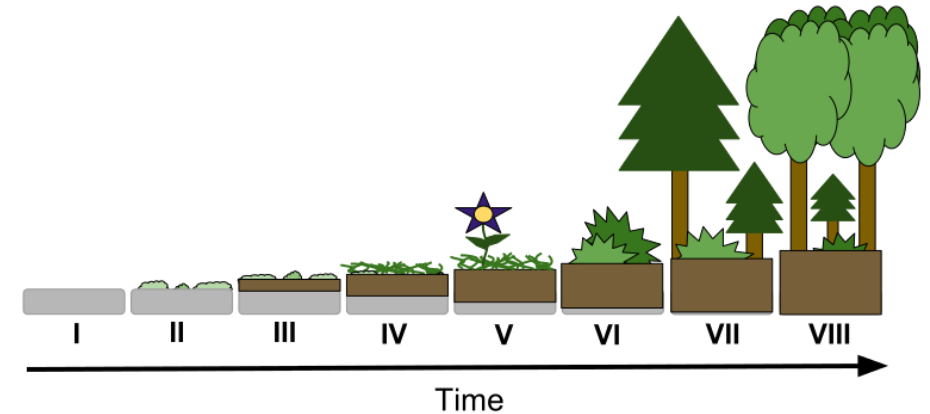
Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Sucesión ecológica: sustitución natural de los taxones que integran un ecosistema por otros, como producto de su propia dinámica interna.

Una **sucesión primaria** arranca en un terreno desnudo.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





Dinámica de (paleo)poblaciones

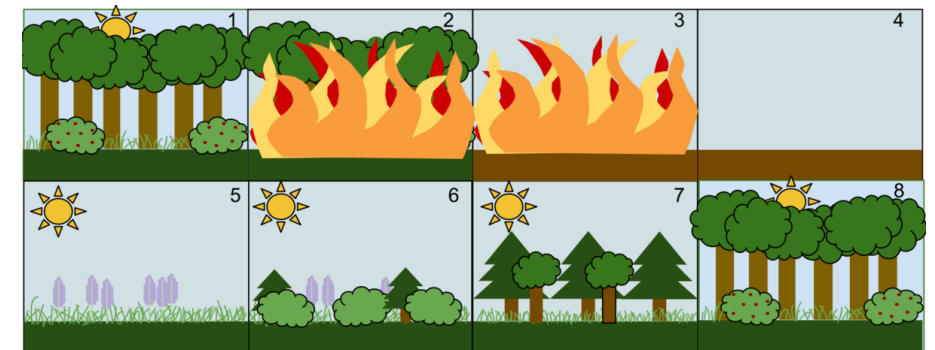
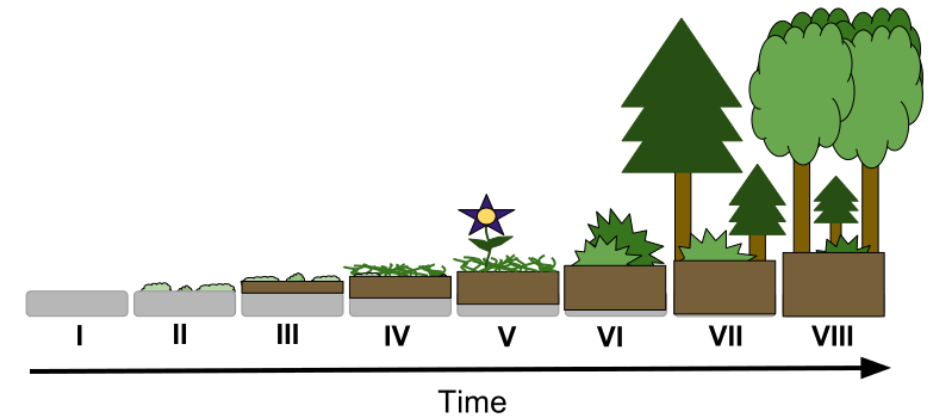
Algunos conceptos básicos:

Sucesión ecológica: sustitución natural de los taxones que integran un ecosistema por otros, como producto de su propia dinámica interna.

Una **sucesión primaria** arranca en un terreno desnudo.

Una **sucesión secundaria** se produce después de una perturbación importante.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Sucesión ecológica: sustitución natural de los taxones que integran un ecosistema por otros, como producto de su propia dinámica interna.

Una **sucesión autogénica** es aquella mediada por factores bióticos.

Una **sucesión alogénica** es aquella mediada por factores abióticos.



Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

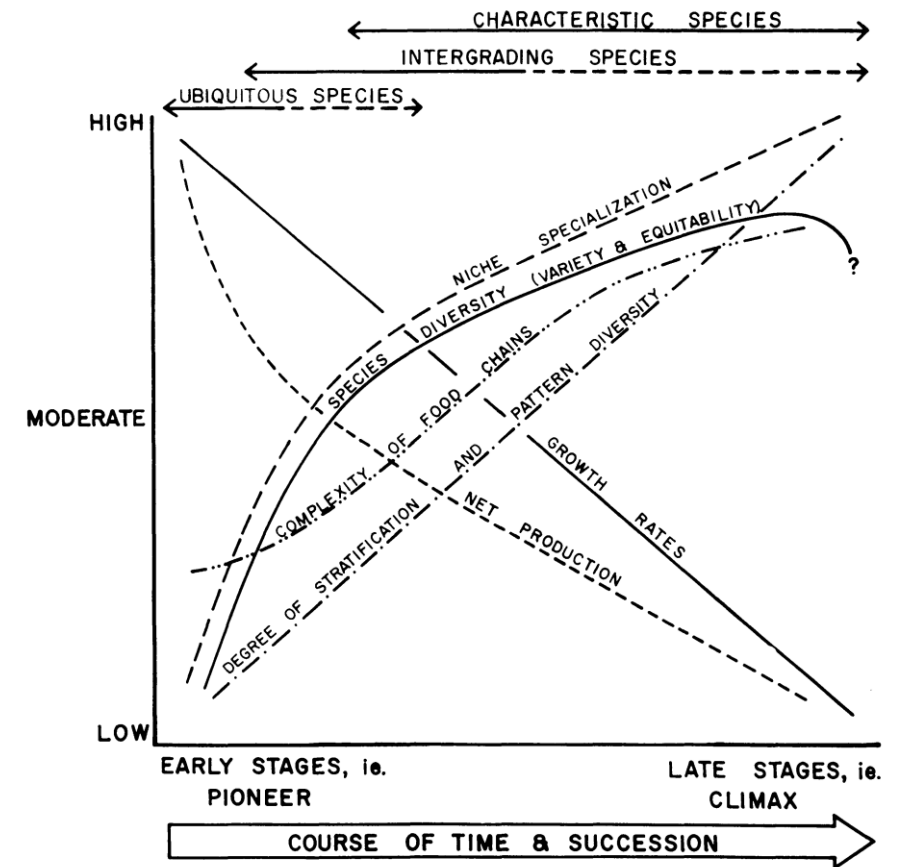
Sucesión ecológica: sustitución natural de los taxones que integran un ecosistema por otros, como producto de su propia dinámica interna.

Algunos cambios en la estructura de la comunidad son predecibles durante la sucesión ecológica.

Especies ubicuas: ocurren en varias comunidades pero no son características de ninguna.

Especies intergradadas: son características de otra comunidad normalmente adyacente.

Especies características: ocurren con mayor frecuencia y abundancia en la comunidad que en cualquier otra.



[Walker & Alberstadt \(1975\)](#)



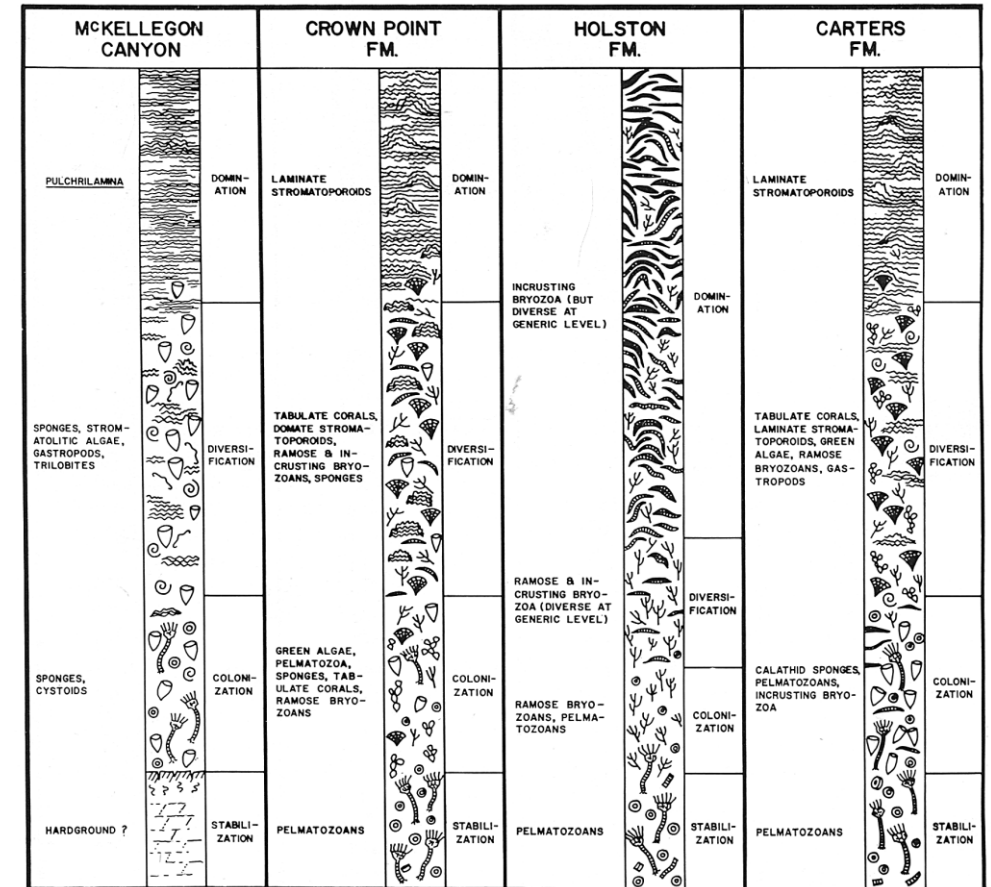
Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Sucesión ecológica: sustitución natural de los taxones que integran un ecosistema por otros, como producto de su propia dinámica interna.

Ejemplos en el registro fósil: **Arrecifes fósiles.**

1. Zona de estabilización basal (autogénica, etapa pionera).
2. Zona de colonización suprayacente (autogénica, etapa pionera).
3. Zona de diversificación, la mayor parte en la mayoría de los arrecifes (diversificación que culmina en el clímax).
4. Zona de dominación superior (alogénica).



Walker & Alberstadt (1975)



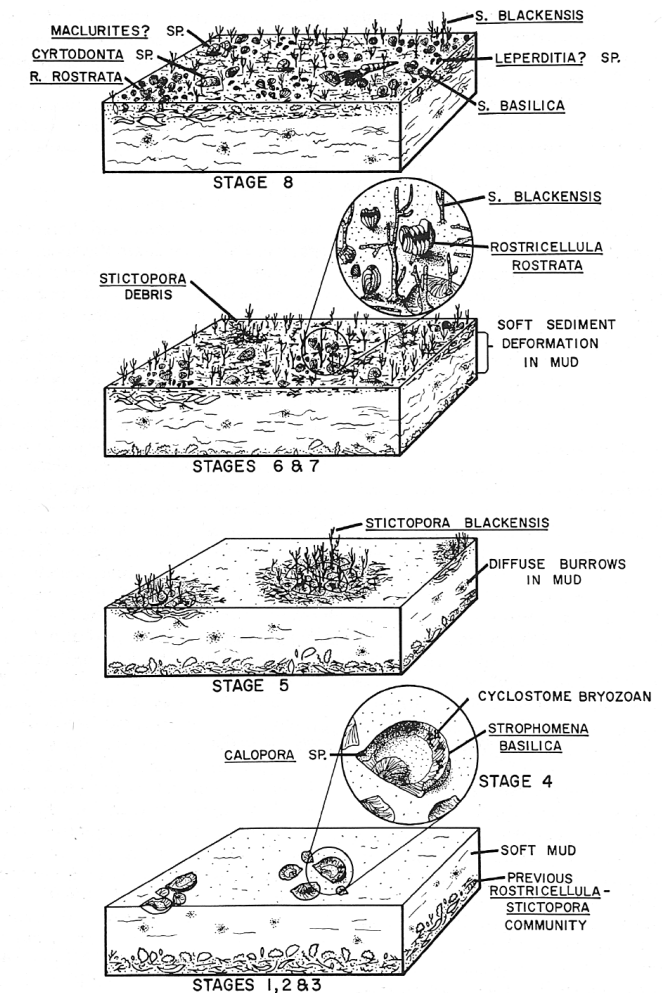
Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Sucesión ecológica: sustitución natural de los taxones que integran un ecosistema por otros, como producto de su propia dinámica interna.

Ejemplos en el registro fósil: **Suces. a corto plazo.**

1. Generalmente cuando hay catástrofes alogénicas periódicas acaban con la comunidad, que se reconstruye autógenicamente (sucesión secundaria).
2. Las especies pioneras oportunistas son importantes:
 - Braquiópodos en el Paleozoico.
 - Bivalvos en el Mesozoico
3. Comienza con los oportunistas y progresa hacia equilibristas.
4. Periodicidad catástrofe-sucesión produce un registro estratigráfico cíclico.



Walker & Alberstadt (1975)



Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Sucesión ecológica: sustitución natural de los taxones que integran un ecosistema por otros, como producto de su propia dinámica interna.

Ejemplos en el registro fósil: **Suces. a largo plazo.**

1. Secuencias estratigráficas más gruesas.
2. Dos tipos:
 - Sucesión autogénica en ambientes físicos estables.
 - Sucesión alogénica en ambientes físicos cambiantes.



Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Sucesión ecológica: sustitución natural de los taxones que integran un ecosistema por otros, como producto de su propia dinámica interna.

Ejemplos en el registro fósil: **Suces. a largo plazo.**

1. Secuencias estratigráficas más gruesas.
2. Dos tipos:
 - **Sucesión autogénica en ambientes físicos estables.**
(Fm. Haragan-Bois D'Arc de Oklahoma)
 - Detección de especies ubicuas, intergradadas y características.
 - Mayoría de las especies ubicuas en la comunidad pionera eran oportunistas euritópicas.

TAXA	UNITS OF SECTION MI						UNITS OF SECTION CI							
	G	H	I	J	K	L	H	I	J	K	L	M	N	O
<u>ORTHOSTROPHIA</u>	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
<u>SKENIDIUM</u>										X				
<u>LEVENEA</u>	X	X	X	X	X				X					
<u>RHIPIDOMELLOIDES</u>	X	X	X	X	X	X	X		X	X		X		
<u>ISORTHIS</u>				X			X					X	X	X
<u>ANASTROPHIA</u>													X	X
<u>GYPIDULA</u>							X							
<u>STROPHONELLA</u>							X		X	X	X	X	X	X
<u>STROPHEODONTA</u> SP. A					X	X	X		X	X	X	X	X	X
<u>STROPHEODONTA</u> SP. B					X		X		X	X	X	X		X
<u>LISSOSTROPHIA</u>												X		
<u>LEPTOSTROPHIA</u>							X		X	X	X	X	X	X
<u>LEPTAENISCA</u>						X	X		X	X	X	X	X	X
<u>LEPTAENA</u>	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
<u>SCHUCHERTELLA</u>			X				X						X	
<u>CHONETES</u>									X					
<u>PLECTODONTA</u>														
<u>SPHAERIRHYNCHIA</u> SP. A									X	X	X	X		X
<u>SPHAERIRHYNCHIA</u> SP. B	X	X		X	X				X	X	X	X	X	X
<u>OBTURAMENTELLA</u>												X	X	X
<u>TRIGONIRYNCHIA</u>									X					
<u>CAMAROTOECHIA?</u> SP. A		X	X		X	X			X	X	X	X	X	X
<u>CAMAROTOECHIA?</u> SP. B									X	X	X			
<u>COELOSPIRA</u>		X		X	X		X		X	X	X		X	X
<u>ATRYPINA</u>	X	X		X	X	X	X					X	X	
<u>ATRYPA</u>					X	X	X		X	X	X	X	X	X
<u>KOZŁOWSKIELLA</u>		X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
<u>HOWELLELLA</u>													X	
<u>NUCLEOSPIRA</u>							X		X				X	
<u>MERISTELLA</u>	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	
<u>CYRTINA</u>														
<u>TREMATOSPIRA</u> SP. A									X	X	X	X	X	X
<u>TREMATOSPIRA</u> SP. B									X	X	X	X	X	X
<u>RHYNCHOSPIRINA</u>						X	X							
<u>RENSELAERINA</u>														
<u>SHELLWIENELLA</u>														
<u>EATONIA</u>														
<u>DICOELOSLIA</u>			X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
NUMBER OF SPECIES IN UNIT	7	10	9	11	15	14	17	18	18	17	23	18	15	
THICKNESS OF UNIT (feet)	10	14	5	7	16	38	8	18	18	21	9	14	30	14

Walker & Alberstadt (1975)



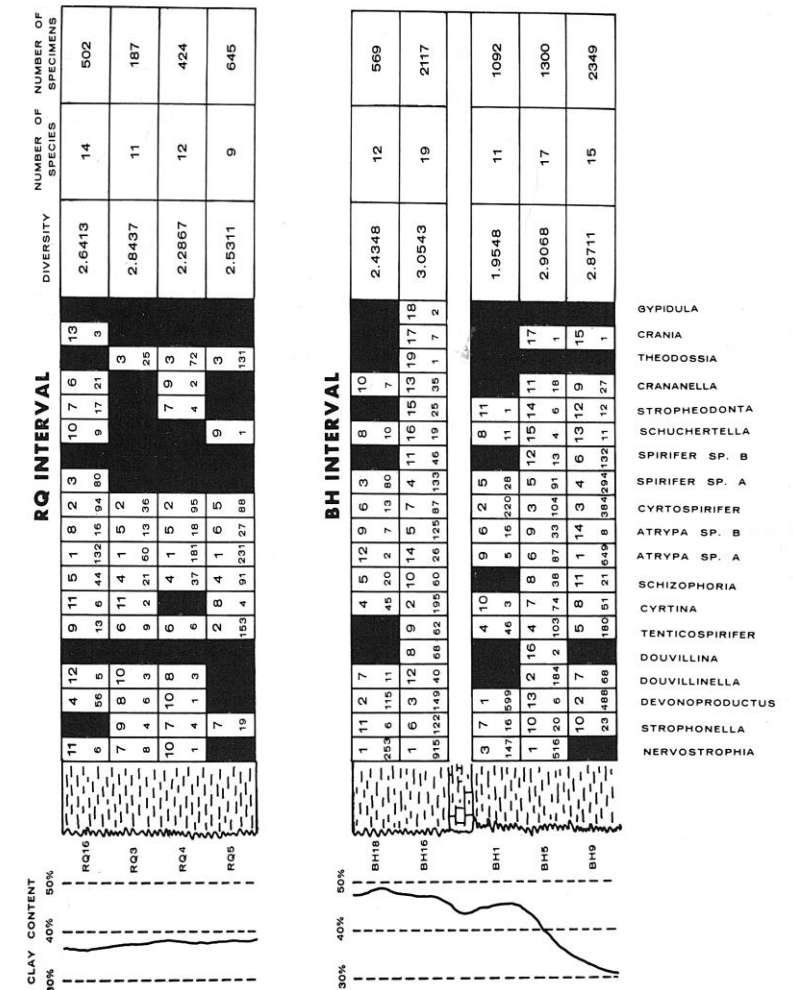
Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Sucesión ecológica: sustitución natural de los taxones que integran un ecosistema por otros, como producto de su propia dinámica interna.

Ejemplos en el registro fósil: **Suces. a largo plazo.**

1. Secuencias estratigráficas más gruesas.
2. Dos tipos:
 - **Sucesión alogénica en ambientes físicos cambiantes.**
(Fm. Lime Creek de Iowa)
 - Cambios ambientales provocan una regresión a una etapa de sucesión anterior.



Walker & Alberstadt (1975)

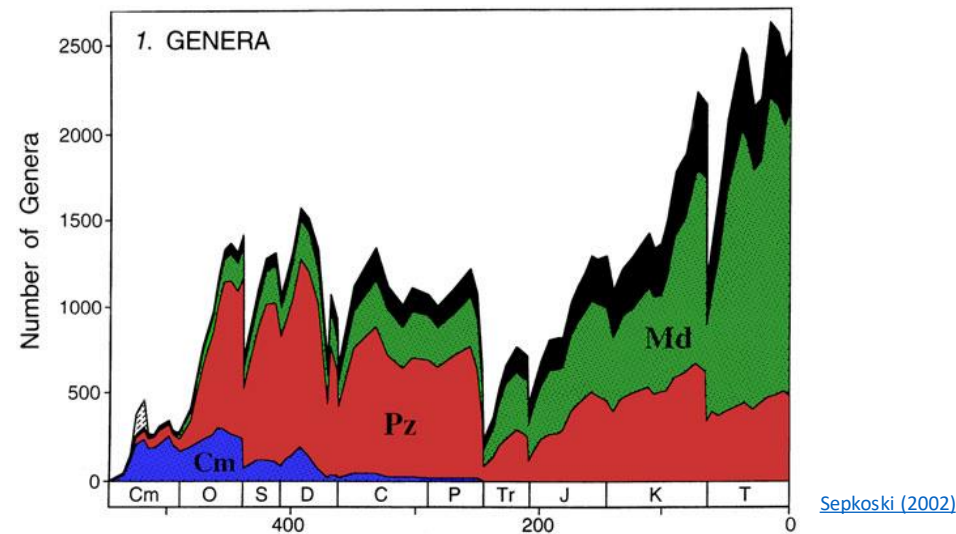


Dinámica de (paleo)poblaciones

Algunos conceptos básicos:

Sucesión ecológica ≠ Sustitución evolutiva

Autoorganización y complejidad en sistemas ecológicos: leer Moreira Arana (2004) y Levin (2005).



Levin, S. A. (2005). Self-organization and the emergence of complexity in ecological systems. *Bioscience*, 55(12), 1075-1079.

Moreira Arana, C. E., Equihua Zamora, M. E., & Negrete Martínez, J. (2004). Experimentos en autoorganización. *Acta zoológica mexicana*, 20(3), 107-125.

Sepkoski, J. J. (2002). A compendium of fossil marine animal genera. *Bulletins of American paleontology*, 363, 1-560.



1.4. Interacciones en el paleoecosistema



Tipos de interacciones

Abióticas (biotopo).

- Condiciones (no consumidos): pH, salinidad, humedad, velocidad de corriente, etc.
- Recursos (consumidos): energía lumínica, dióxido de carbono, agua, elementos químicos y minerales, etc.

Bióticas.

- Intraespecíficas.
 - Competencia.
 - Cooperación.
- Interespecíficas.



Tipos de interacciones

Abióticas (biotopo).

- Condiciones (no consumidos): pH, salinidad, humedad, velocidad de corriente, etc.
- Recursos (consumidos): energía lumínica, dióxido de carbono, agua, elementos químicos y minerales, etc.

Bióticas.

- Intraespecíficas.
 - Competencia.
 - Cooperación.
- Interespecíficas.



Tipos de interacciones

Abióticas (biotopo).

- Condiciones (no consumidos): pH, salinidad, humedad, velocidad de corriente, etc.
- Recursos (consumidos): energía lumínica, dióxido de carbono, agua, elementos químicos y minerales, etc.

Bióticas.

- Intraespecíficas.
 - Competencia.
 - Cooperación.
- Interespecíficas
(≈ **Simbiosis** en sentido amplio).
Ver [Martin & Schwab \(2013\)](#).



Tipos de interacciones

Abióticas (biotopo).

- Condiciones (no consumidos): pH, salinidad, humedad, velocidad de corriente, etc.
- Recursos (consumidos): energía lumínica, dióxido de carbono, agua, elementos químicos y minerales, etc.

Bióticas.

- Intraespecíficas.
 - Competencia.
 - Cooperación.
- Interespecíficas
(≈ **Simbiosis** en sentido amplio).
Ver [Martin & Schwab \(2013\)](#).

- **Amensalismo.** (0)/(-).
- **Comensalismo.** (+)/(0).
- **Parasitismo.** (+)/(-).
- **Mutualismo.** (+)/(+).
- **Competencia.** (-)/(-).



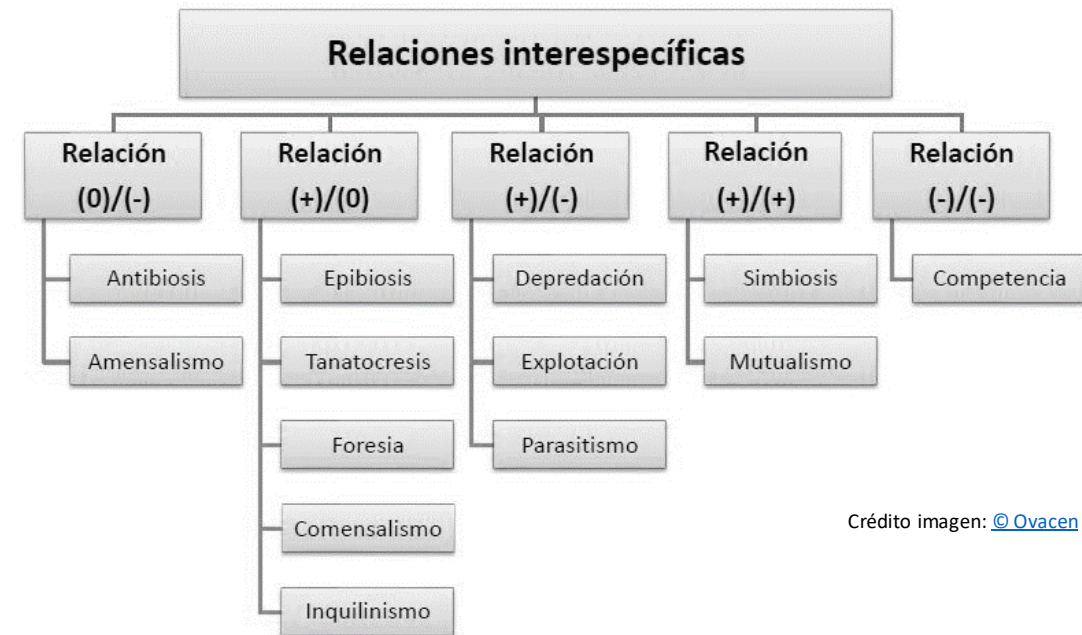
Tipos de interacciones

Abióticas (biotopo).

- Condiciones (no consumidos): pH, salinidad, humedad, velocidad de corriente, etc.
- Recursos (consumidos): energía lumínica, dióxido de carbono, agua, elementos químicos y minerales, etc.

Bióticas.

- Intraespecíficas.
 - Competencia.
 - Cooperación.
- Interespecíficas
(≈ **Simbiosis** en sentido amplio).
Ver [Martin & Schwab \(2013\)](#).



Crédito imagen: [© Ovacen](#)



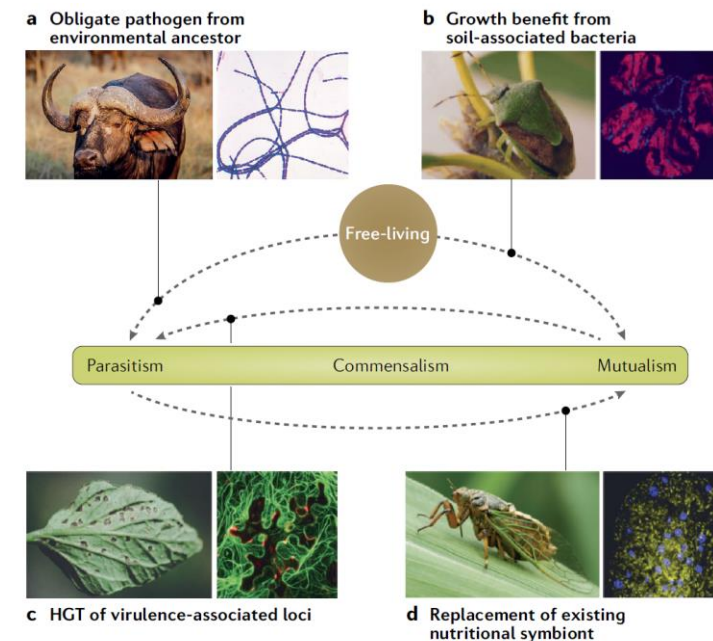
Tipos de interacciones

Abióticas (biotopo).

- Condiciones (no consumidos): pH, salinidad, humedad, velocidad de corriente, etc.
- Recursos (consumidos): energía lumínica, dióxido de carbono, agua, elementos químicos y minerales, etc.

Bióticas.

- Intraespecíficas.
 - Competencia.
 - Cooperación.
- Interespecíficas
(≈ **Simbiosis** en sentido amplio).
Ver [Martin & Schwab \(2013\)](#).



[Drew et al. \(2021\)](#)



Tipos de interacciones

Abióticas (biotopo).

- Condiciones (no consumidos): pH, salinidad, humedad, velocidad de corriente, etc.
- Recursos (consumidos): energía lumínica, dióxido de carbono, agua, elementos químicos y minerales, etc.

Bióticas.

- Intraespecíficas.
 - Competencia.
 - Cooperación.
- Interspecíficas
(≈ **Simbiosis** en sentido amplio).
Ver [Martin & Schwab \(2013\)](#).
- Simbiosis **facultativa** u **obligatoria**.
- Simbiosis **temporal** o **permanente**.
- Simbiosis de **transmisión vertical** (transferencia directa del simbiote desde los organismos anfitriones a su progenie) o simbiosis de **transmisión horizontal** (el simbiote es adquirido del medio ambiente en cada generación).



Tipos de interacciones

Abióticas (biotopo).

- Condiciones (no consumidos): pH, salinidad, humedad, velocidad de corriente, etc.
- Recursos (consumidos): energía lumínica, dióxido de carbono, agua, elementos químicos y minerales, etc.

Bióticas.

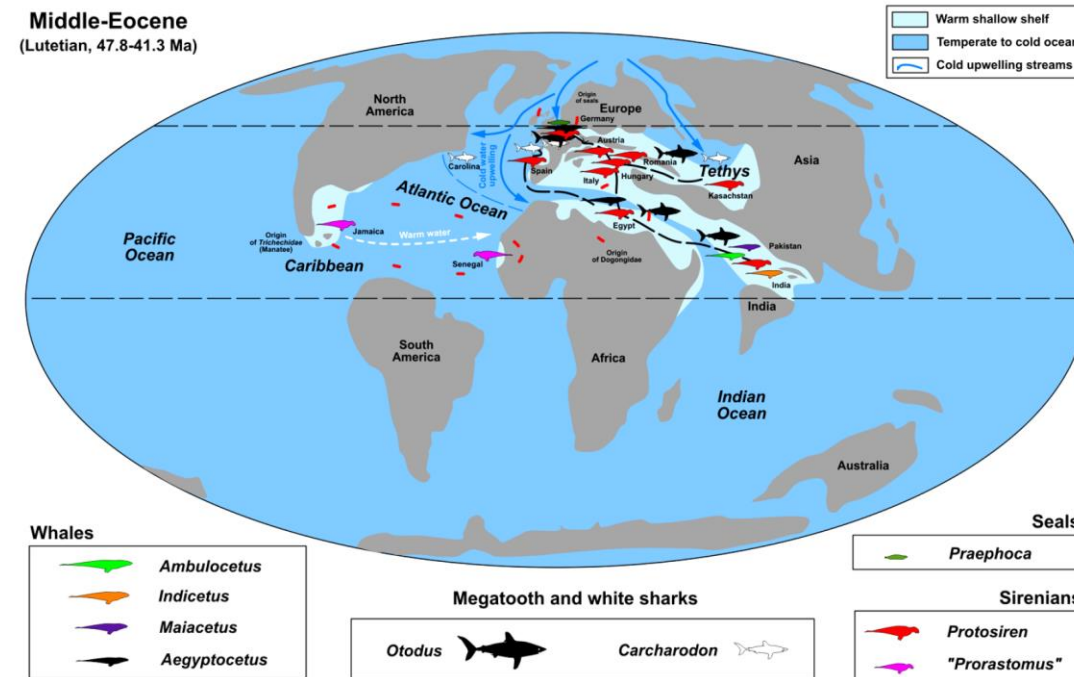
- Intraespecíficas.
 - Competencia.
 - Cooperación.
- Interespecíficas
 - (≈ **Simbiosis** en sentido amplio).
 - Ver [Martin & Schwab \(2013\)](#).
- **Ectosimbiosis.** El simbiote vive sobre el cuerpo, en el exterior del organismo anfitrión, incluido en el interior de la superficie del recorrido digestivo o el conducto de las glándulas exocrinas.
- **Endosimbiosis.** El simbiote vive o bien en el interior de las células del anfitrión, o bien en el espacio entre estas.



Tipos de interacciones

Abióticas (biotopo). Condiciones.

Temperatura: Distribución del tiburón blanco y Megalodón.



[Diedrich \(2013\)](#)

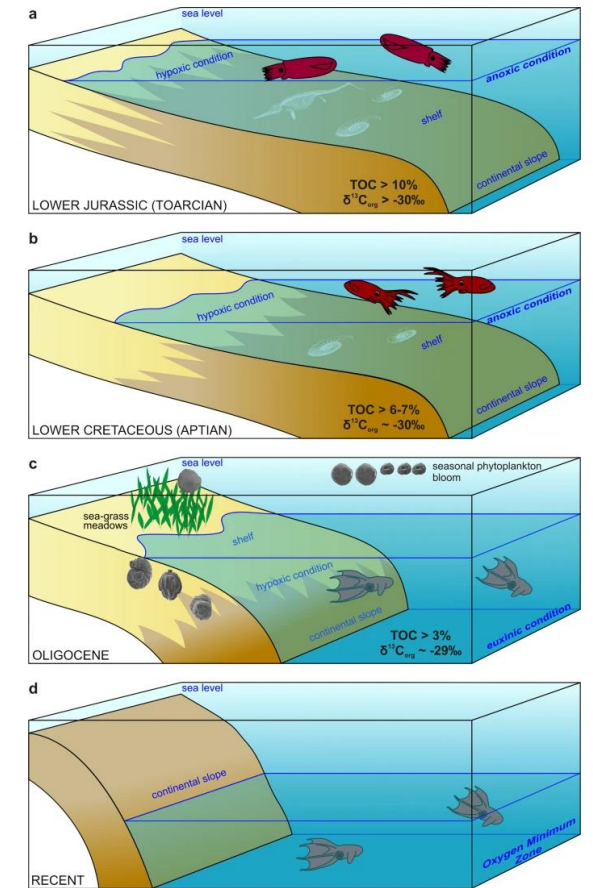
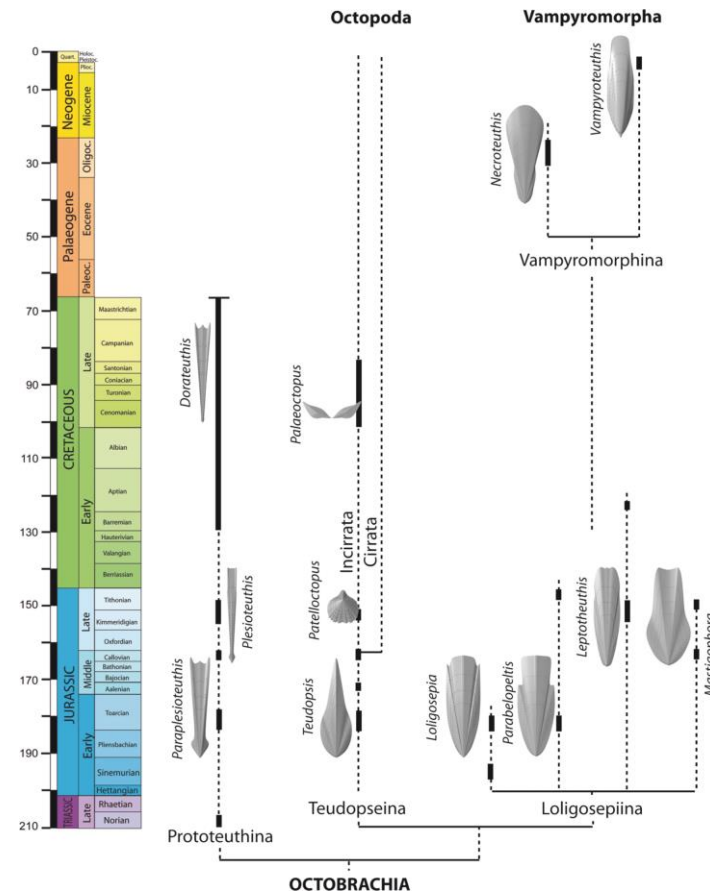
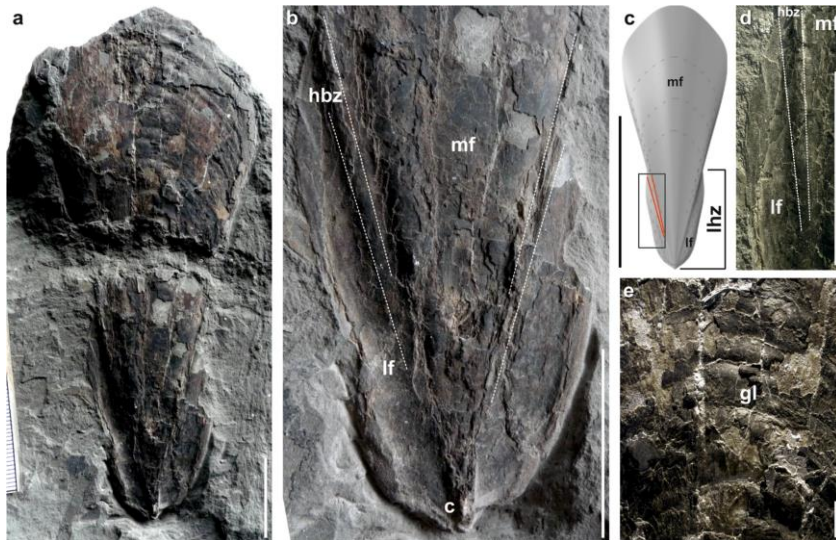


Tipos de interacciones

Abióticas (biotopo). Recursos.

Oxígeno: Calamares vampiros de aguas profundas.

[Košťák \(2021\)](#)

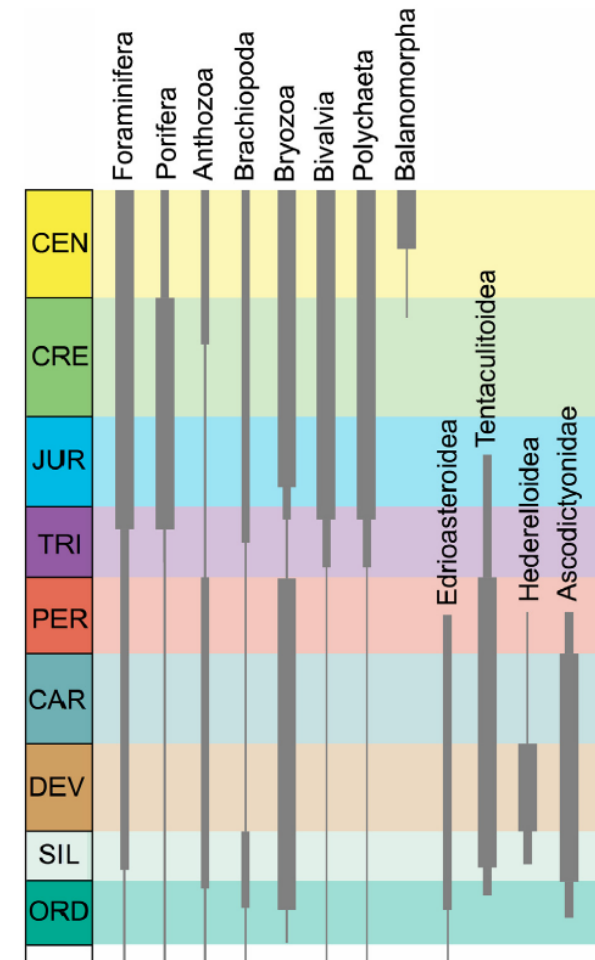




Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Competencia: Organismos incrustantes.



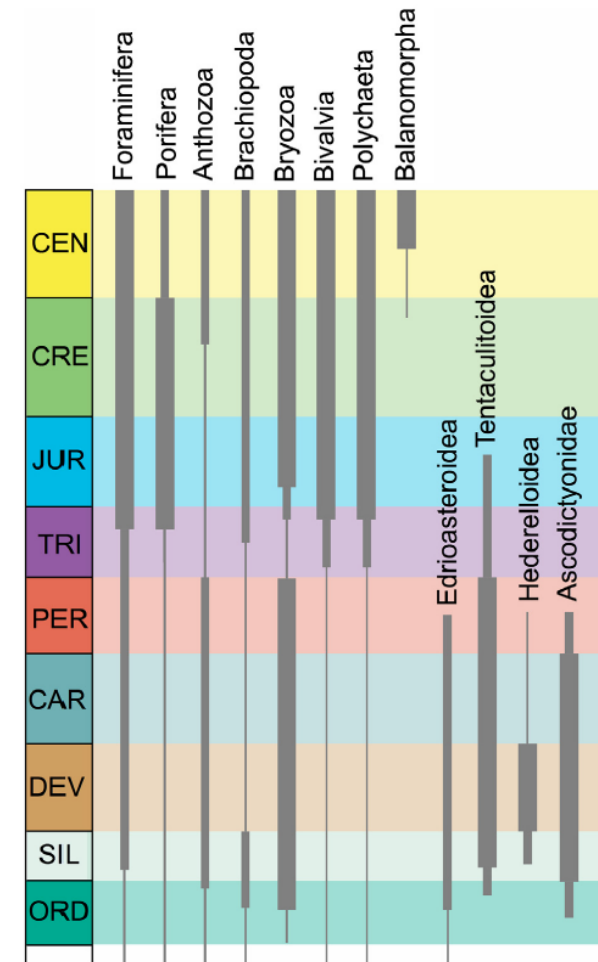
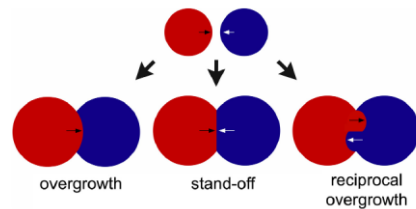
[Taylor \(2016\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Competencia: Organismos incrustantes.



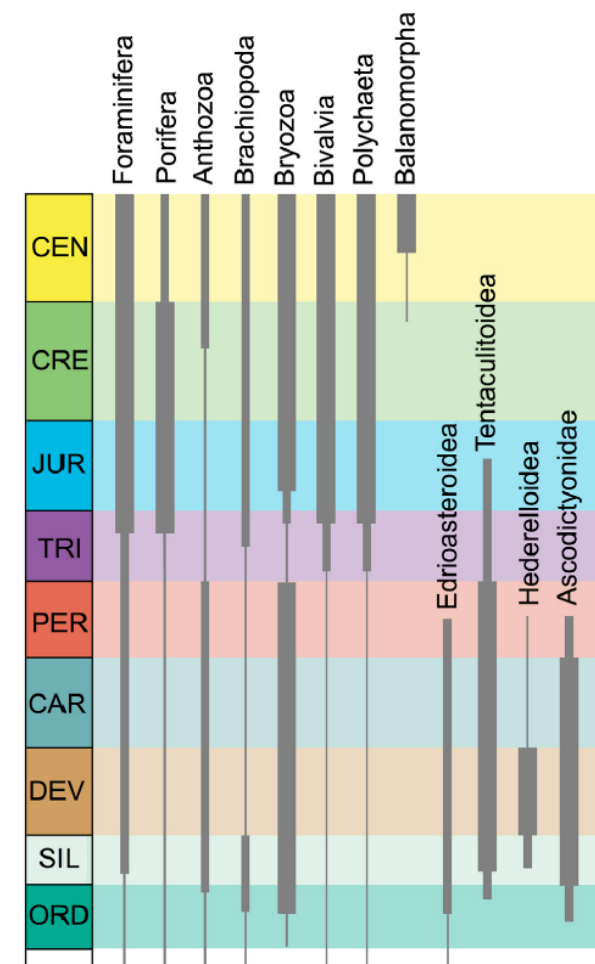
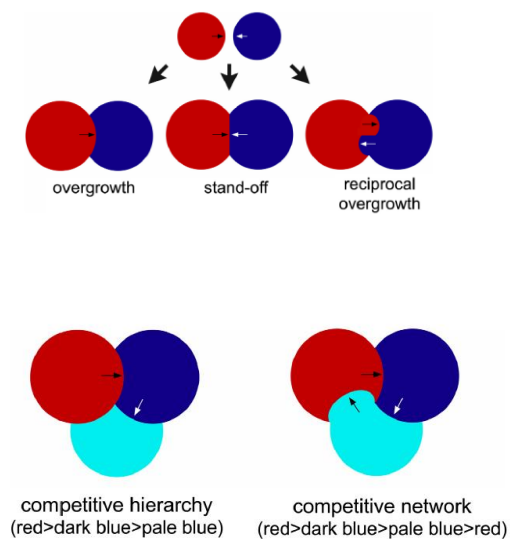
[Taylor \(2016\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Competencia: Organismos incrustantes.



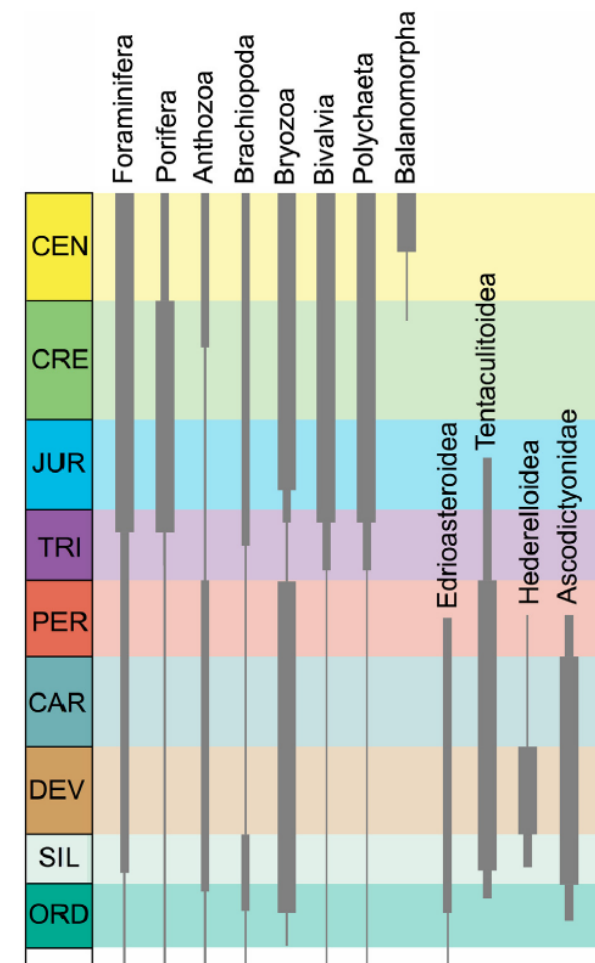
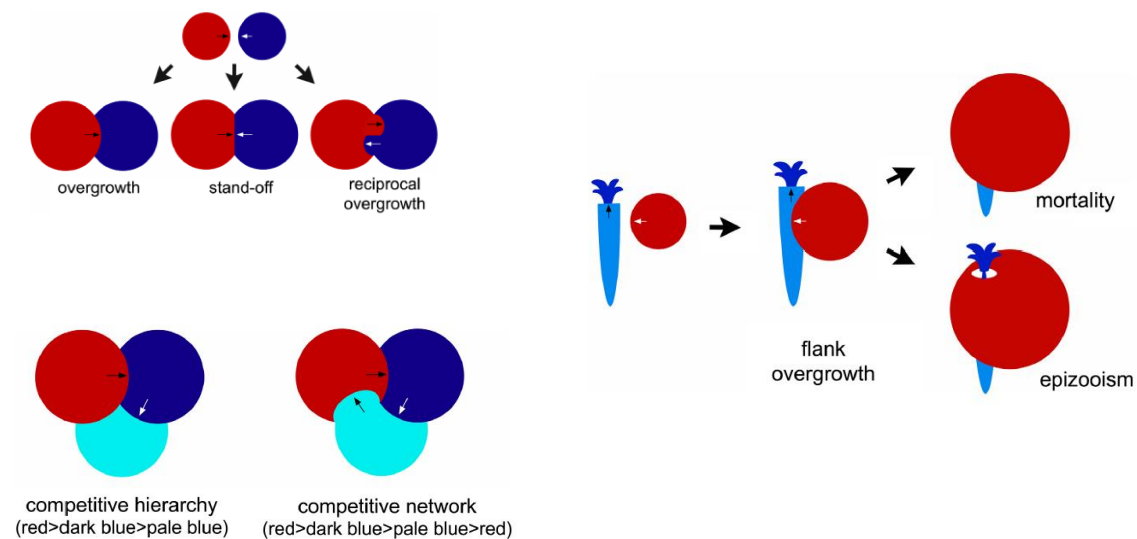
Taylor (2016)



Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Competencia: Organismos incrustantes.



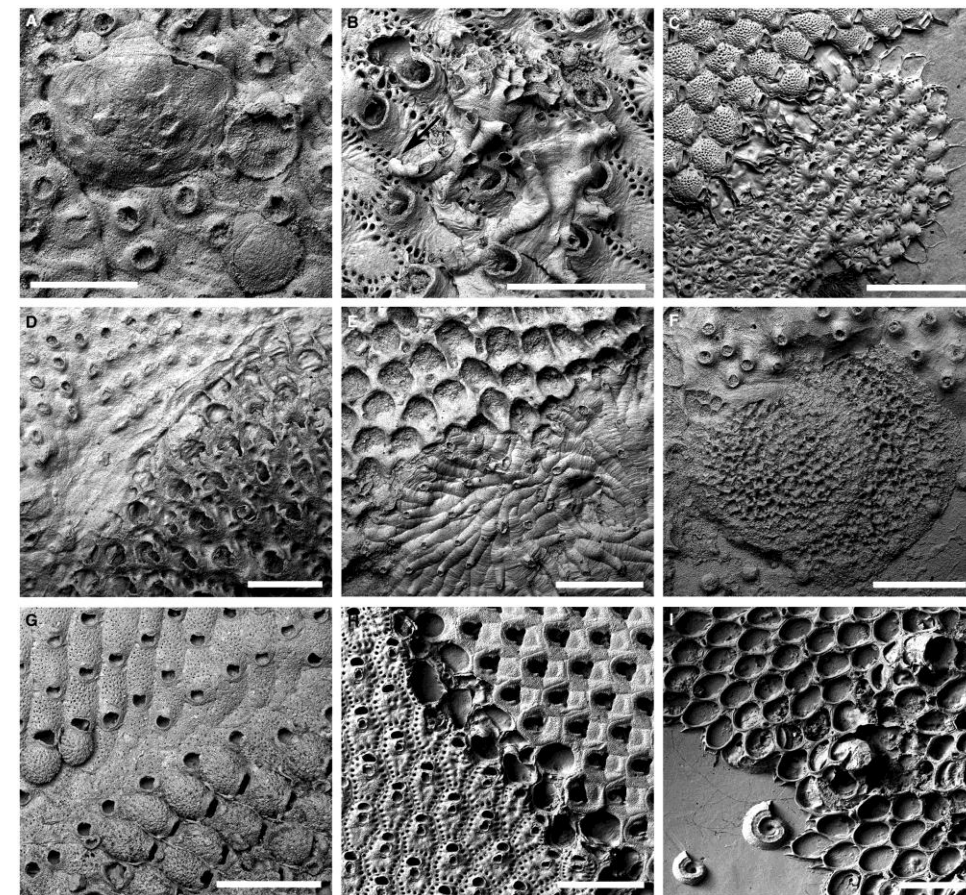
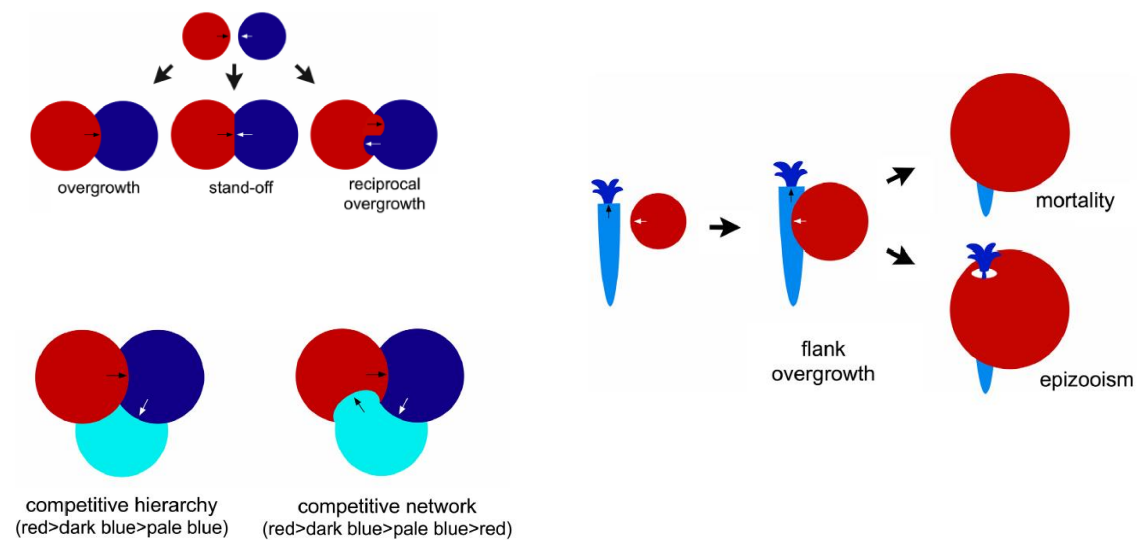
Taylor (2016)



Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Competencia: Organismos incrustantes.

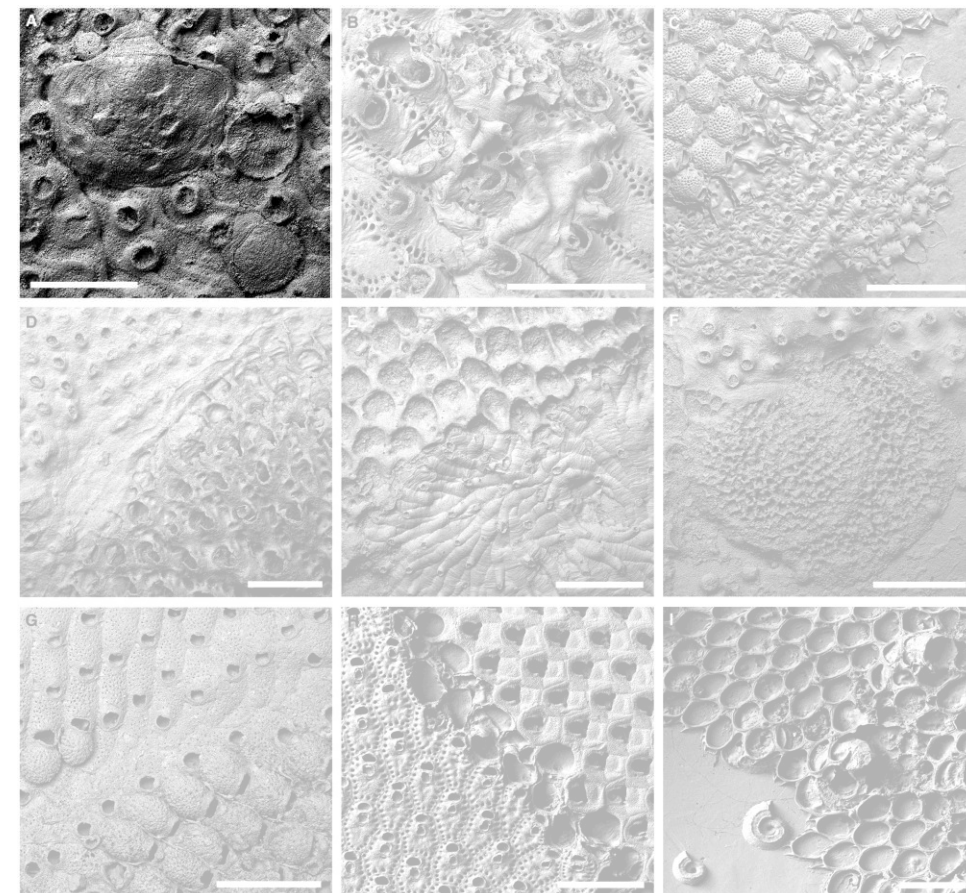
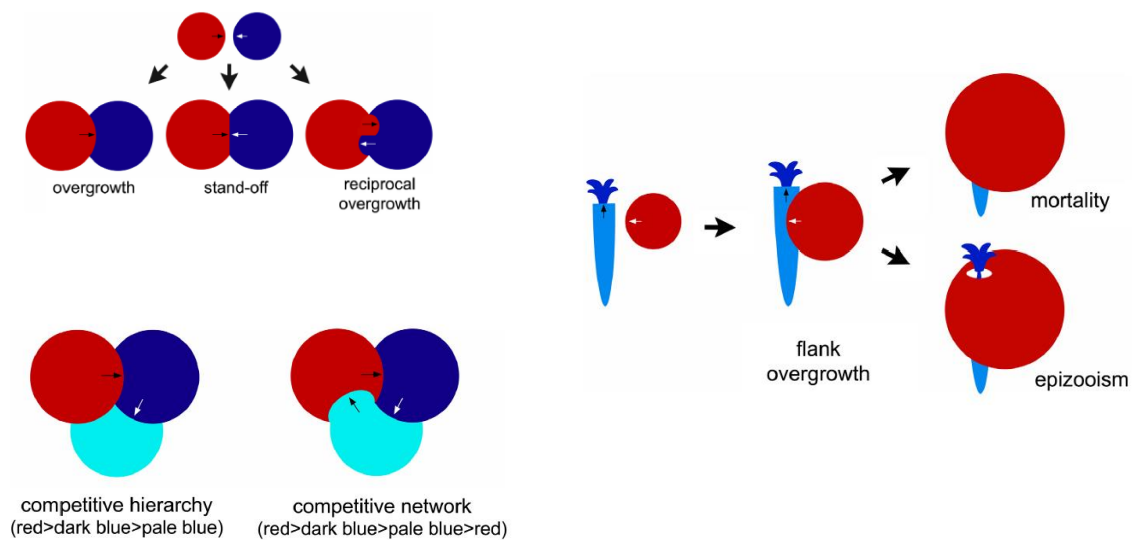




Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Competencia: Organismos incrustantes.



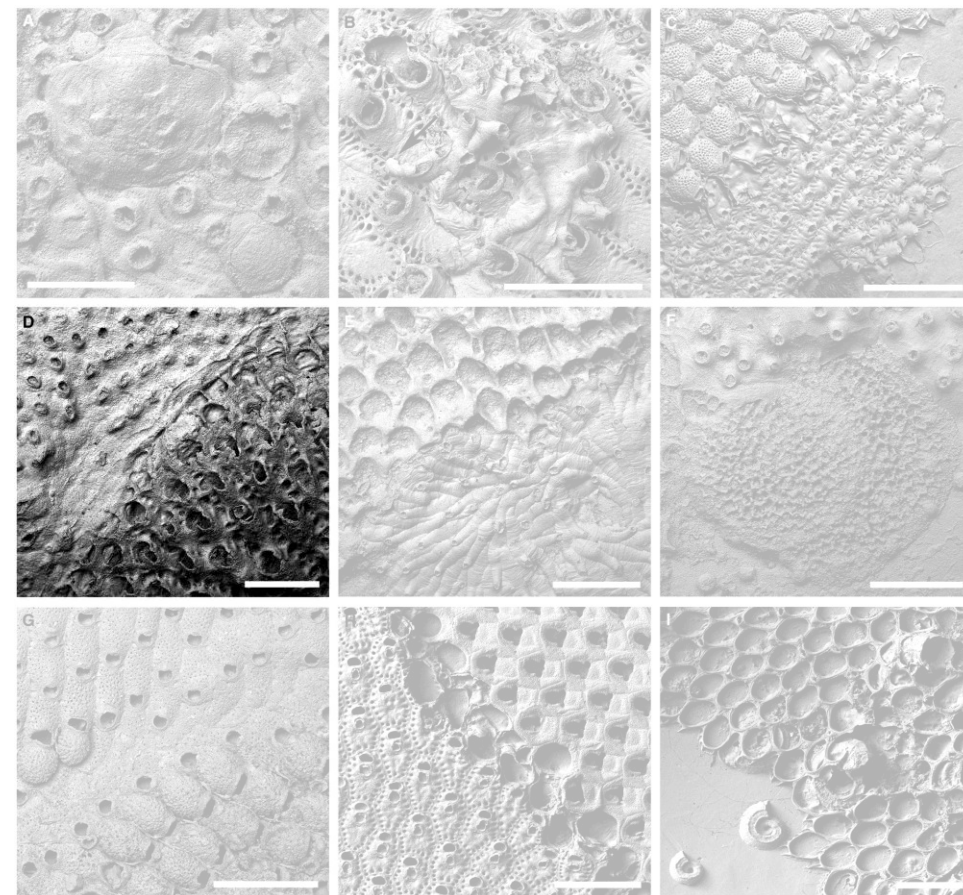
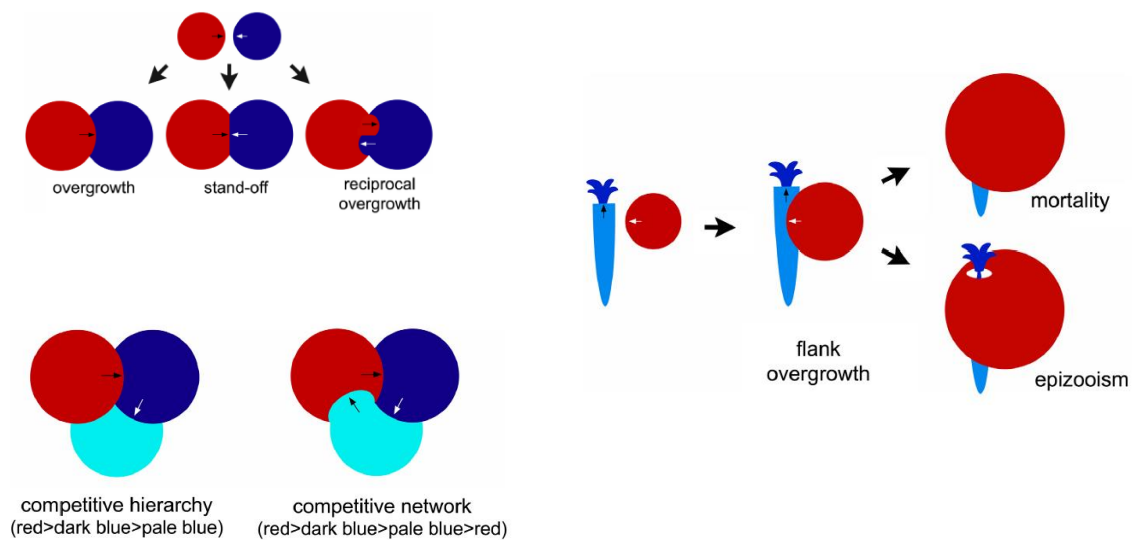
Taylor (2016)



Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Competencia: Organismos incrustantes.



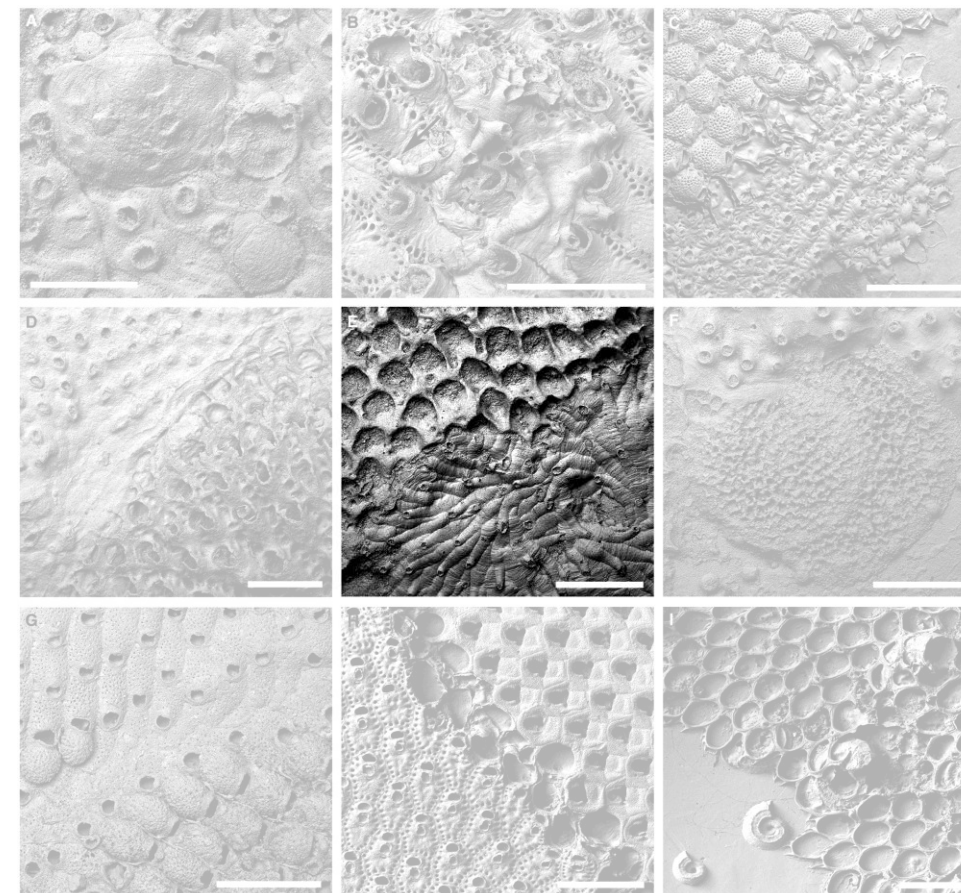
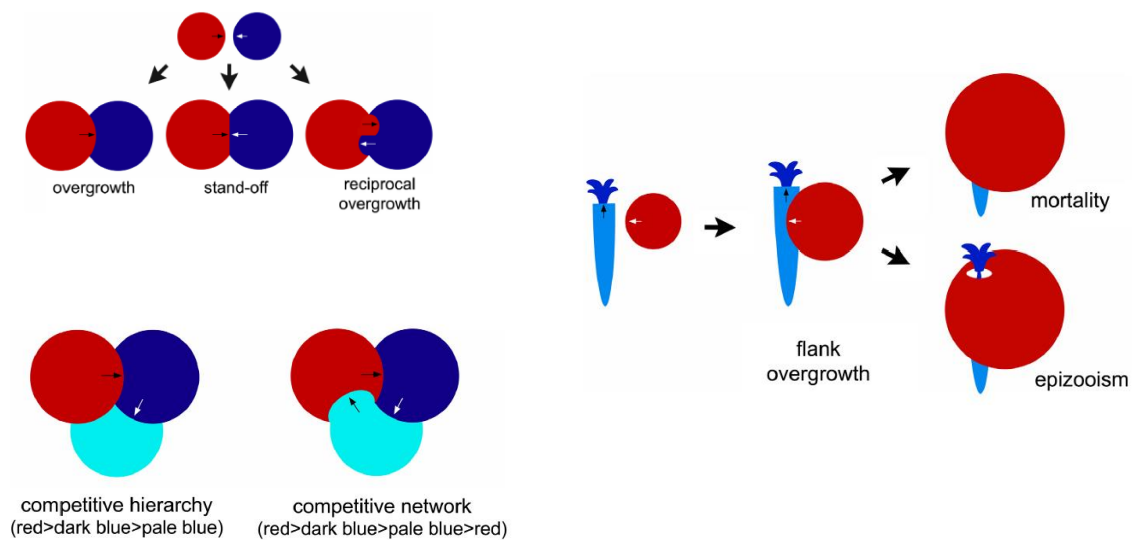
[Taylor \(2016\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Competencia: Organismos incrustantes.

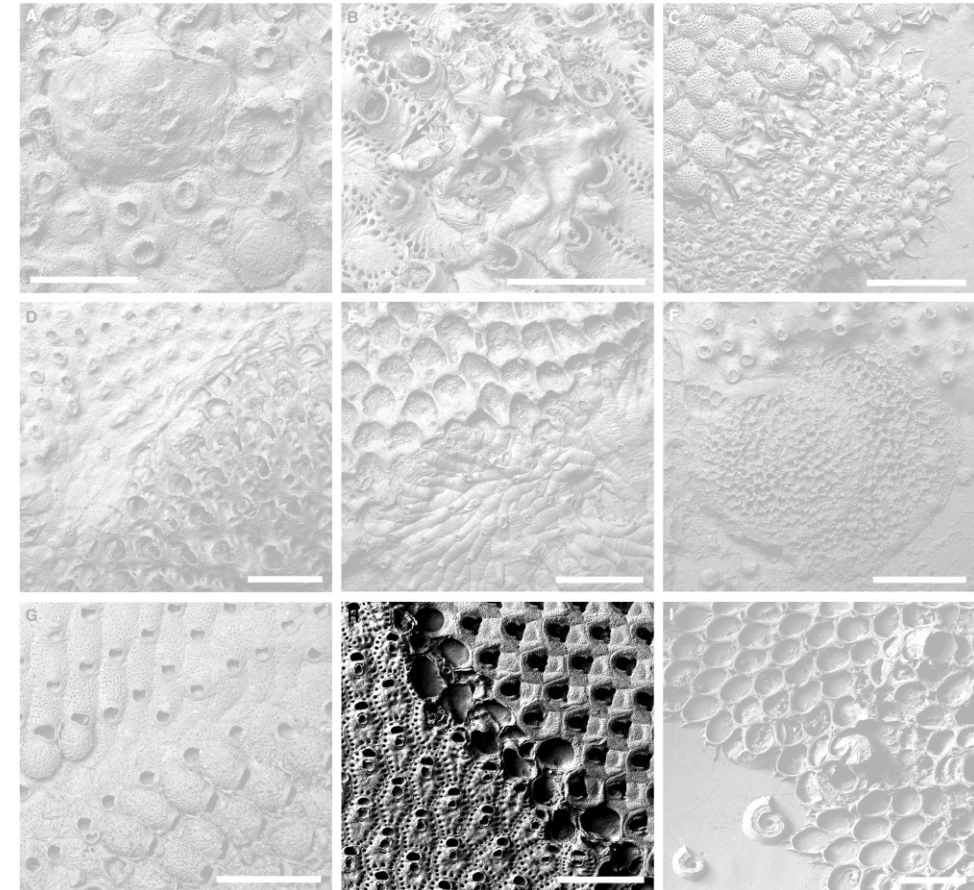
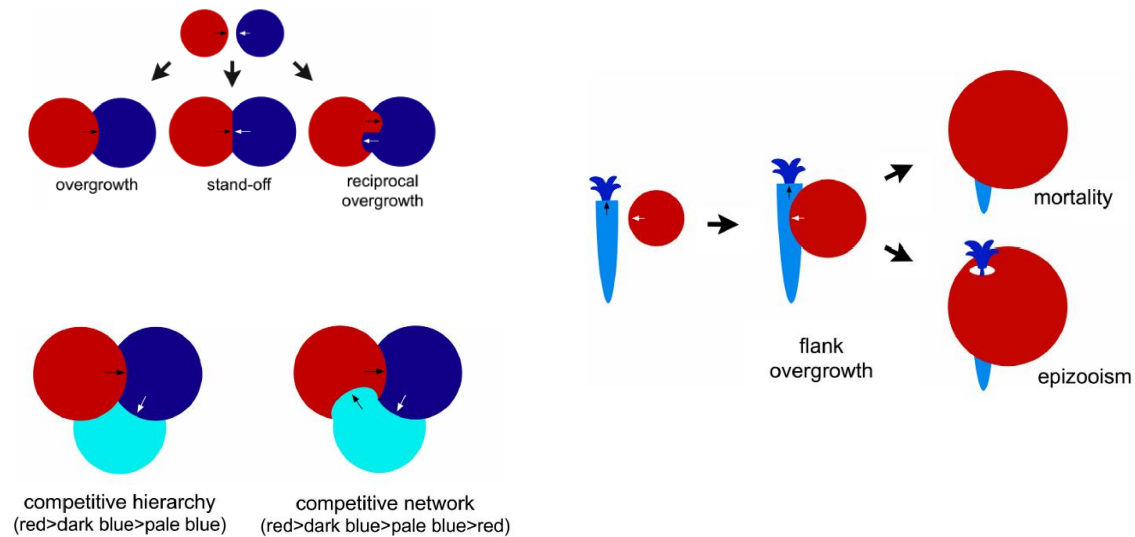




Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Competencia: Organismos incrustantes.

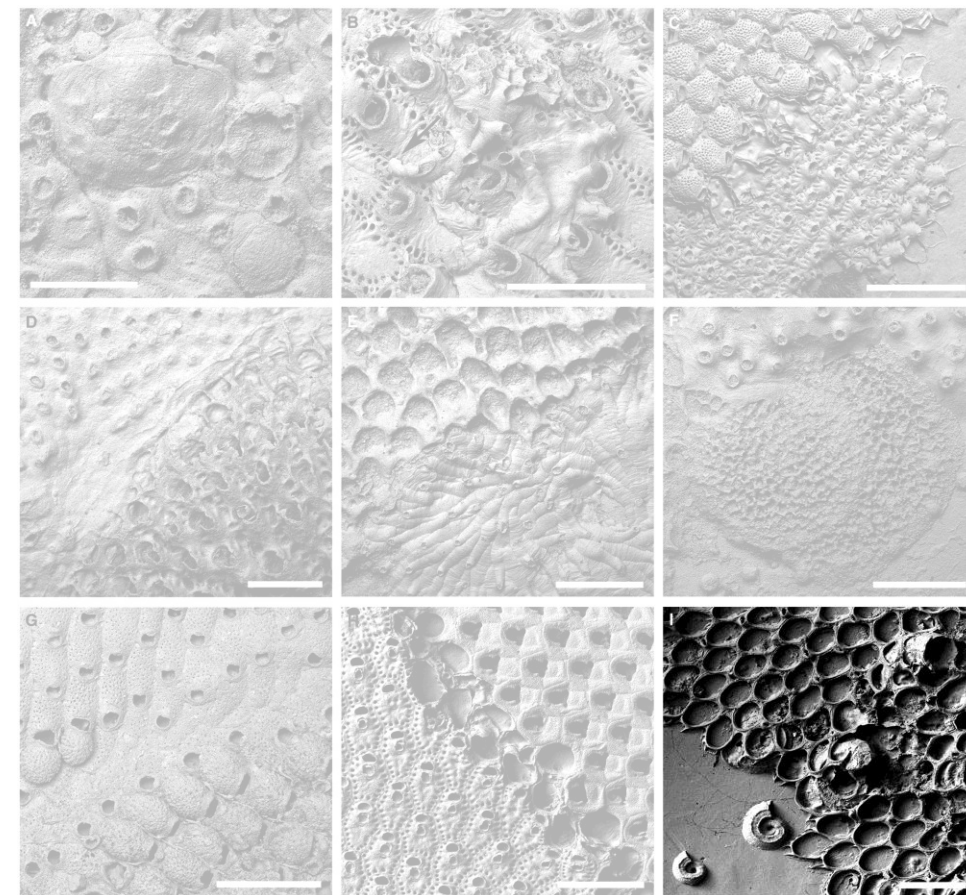
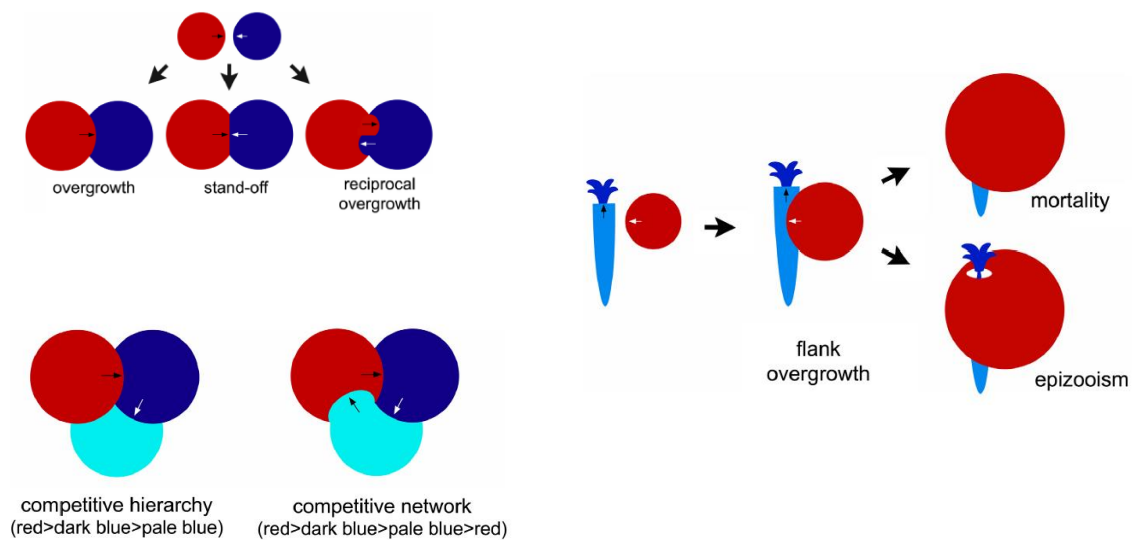




Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Competencia: Organismos incrustantes.



Taylor (2016)



Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Cooperación: Asociaciones familiares.



[Gibbons. \(2021\)](#)

Crédito imagen: Tom Björklund



Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Cooperación: Asociaciones gregarias.



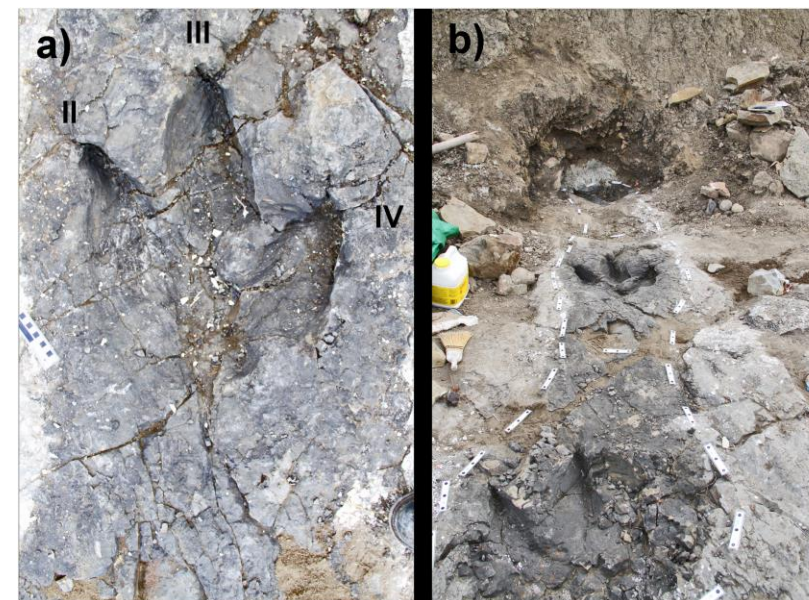
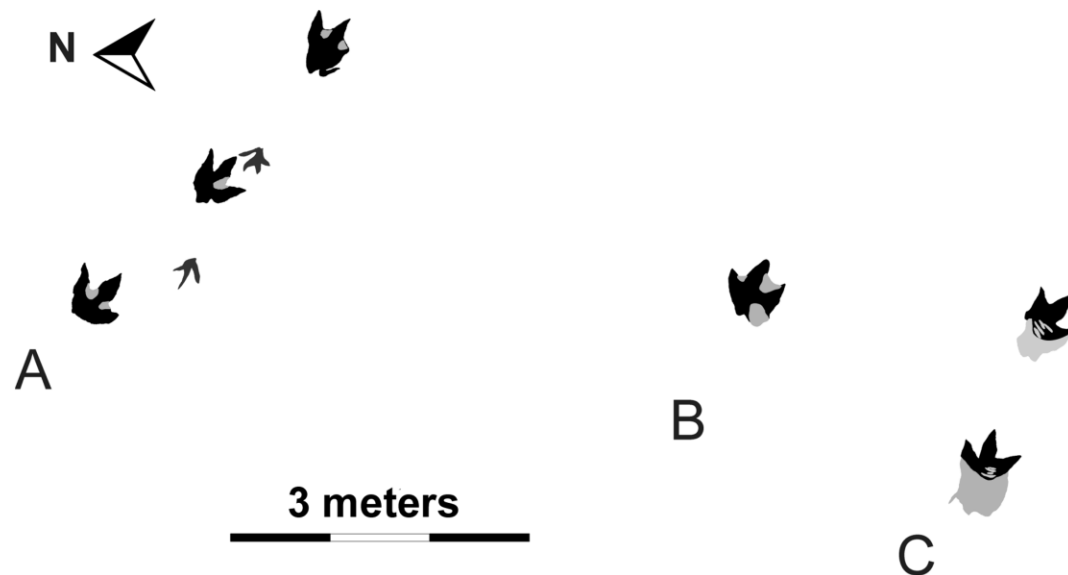
Crédito video: [© Apple TV](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Cooperación: Asociaciones gregarias.



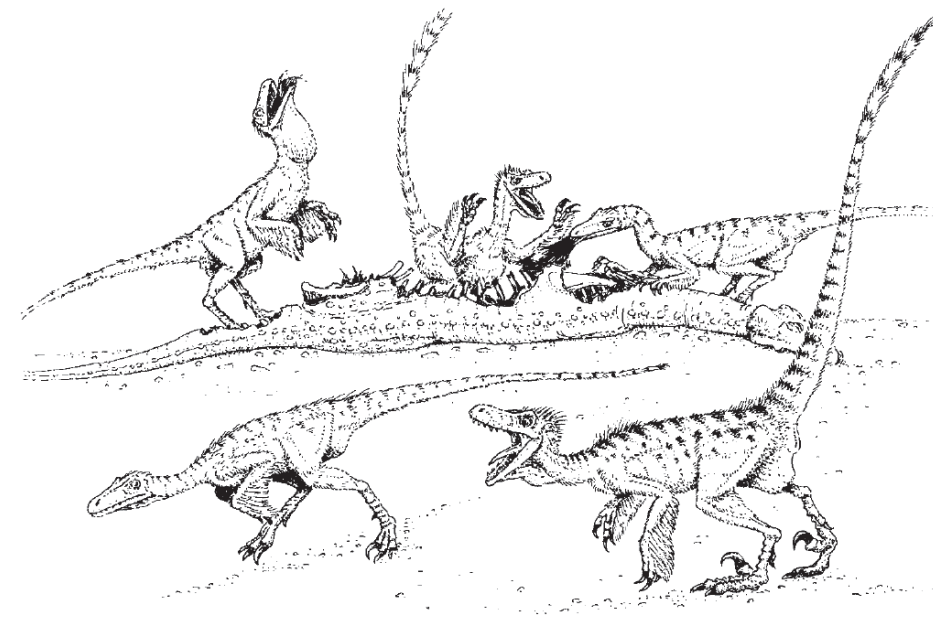
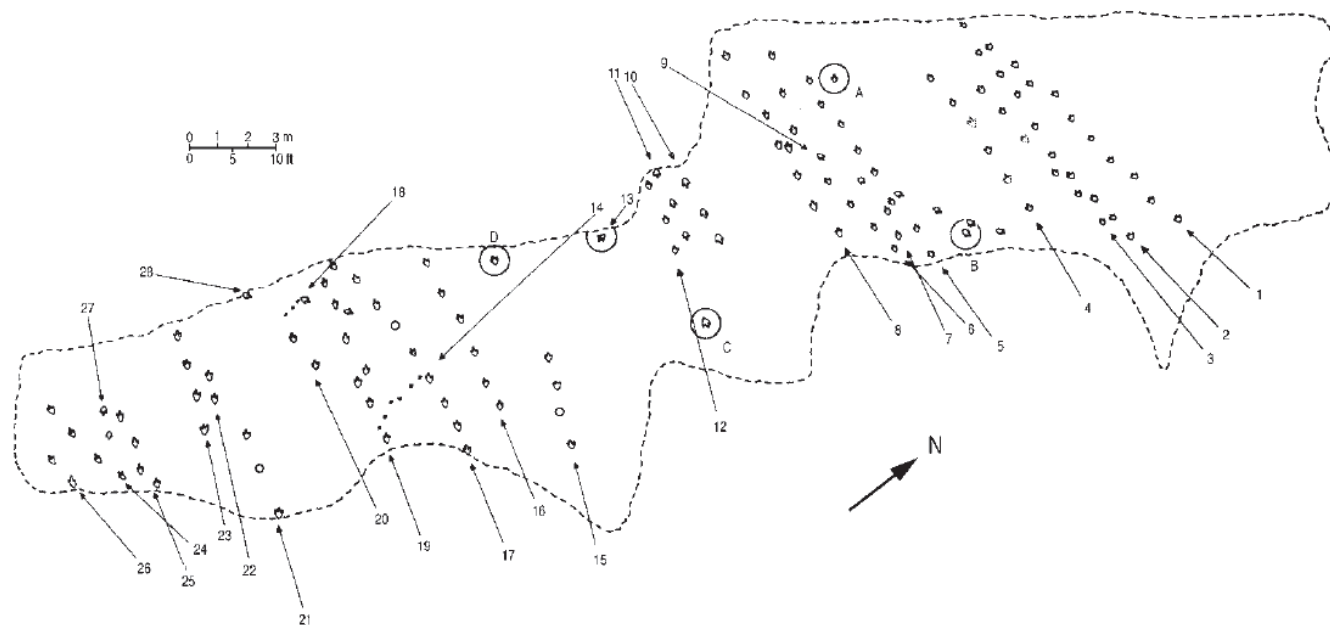
[McCrea et al. \(2014\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Cooperación: Asociaciones gregarias.



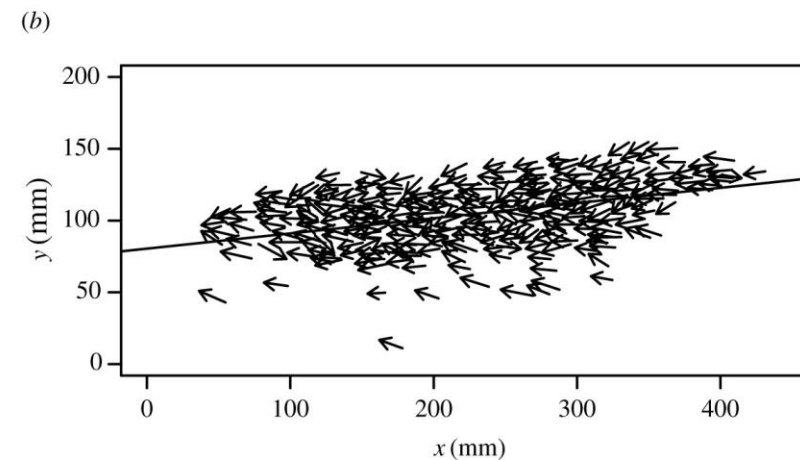
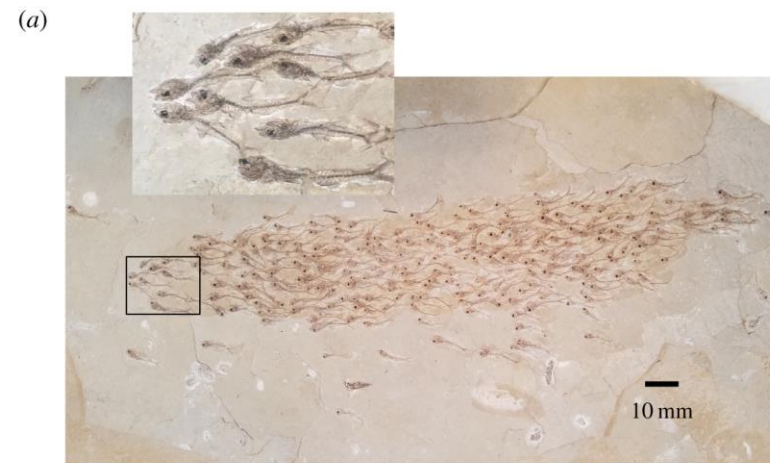
[Roach & Brinkman \(2007\)](#)



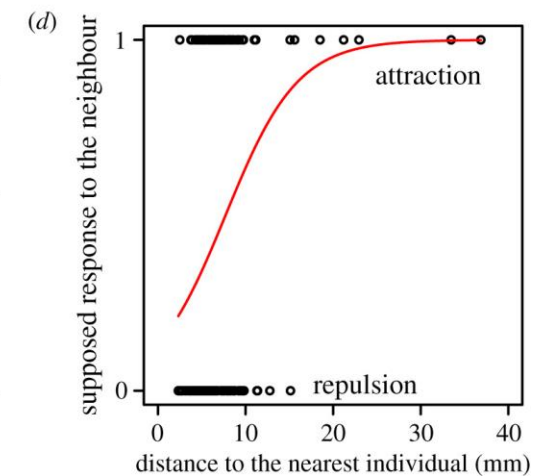
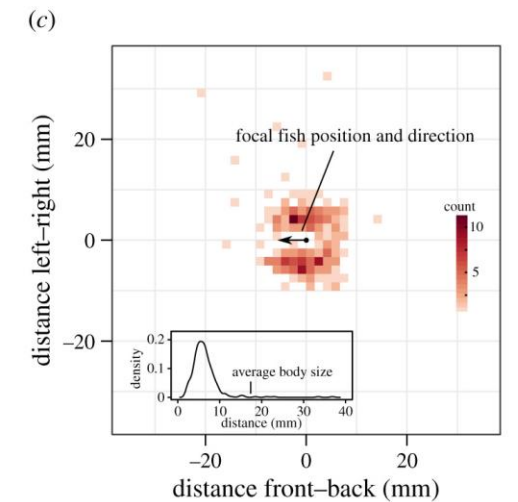
Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Cooperación: Asociaciones gregarias.



[Mizumoto et al. \(2019\)](#)

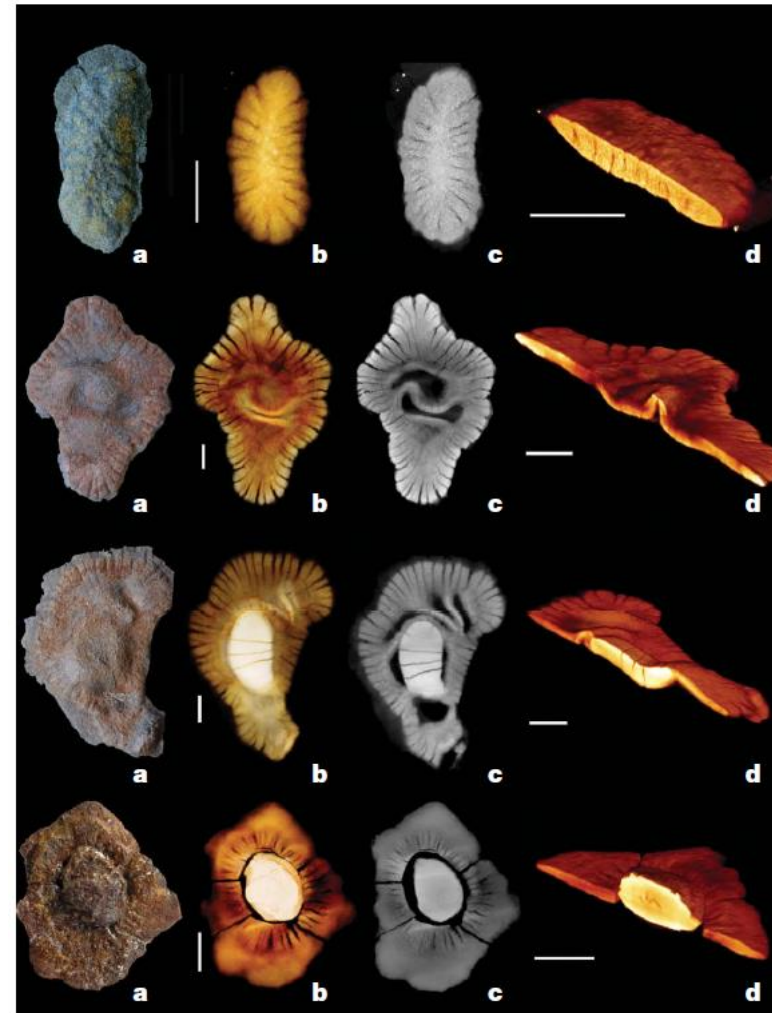
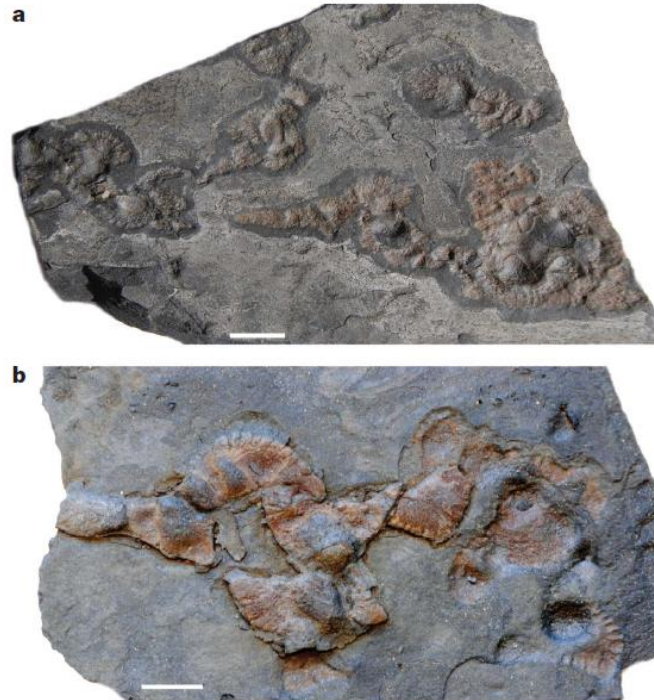




Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Cooperación: Asociaciones coloniales.



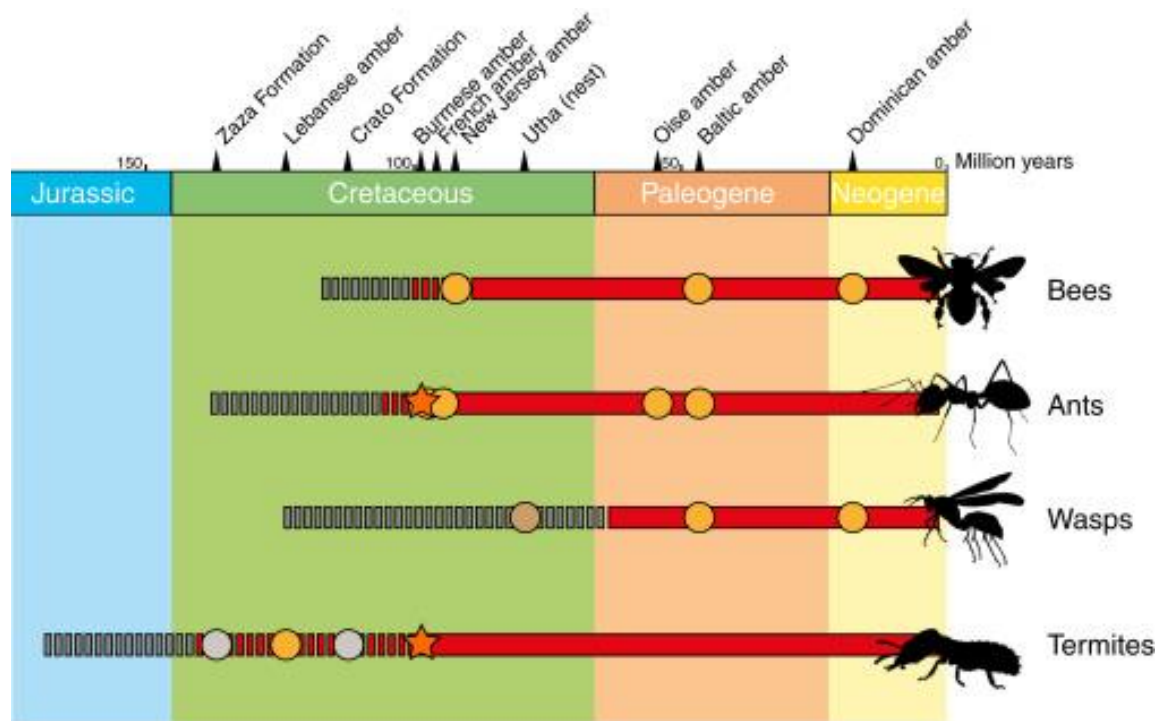
[Albani et al. \(2010\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Intraespecíficas.

Cooperación: Asociaciones estatales (leer Barden & Engel, 2021) .



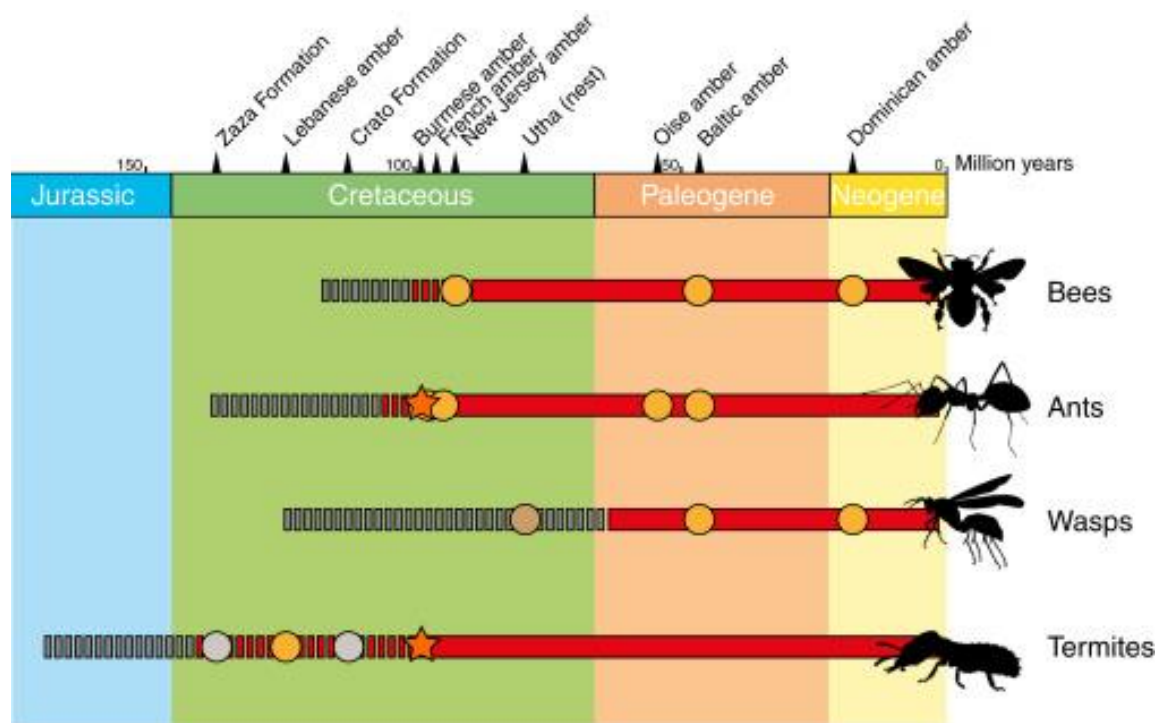
[Rust & Wappler \(2016\)](#)



Tipos de interacciones

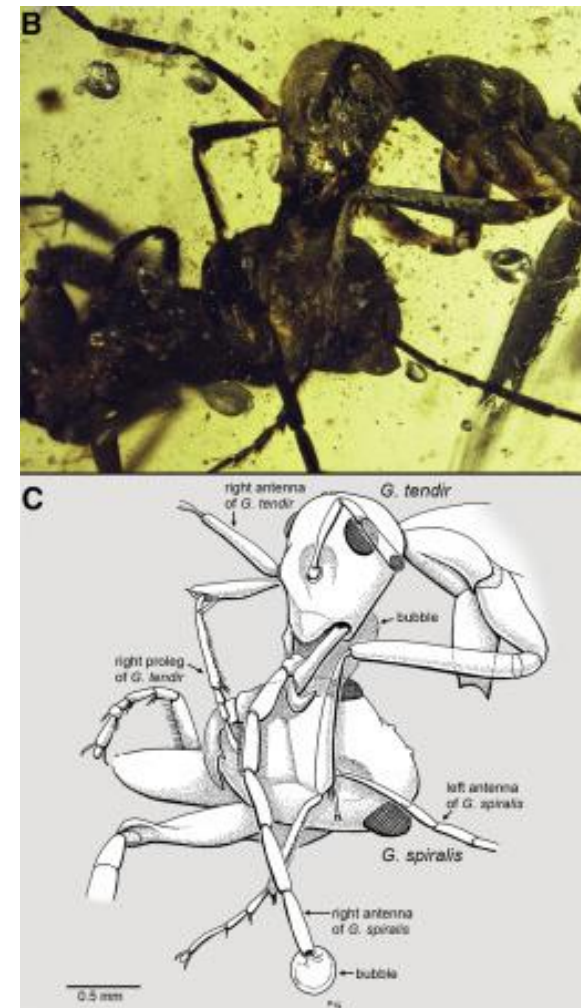
Bióticas. Intraespecíficas.

Cooperación: Asociaciones estatales.



Rust & Wappler (2016)

Barden & Grimaldi (2016)



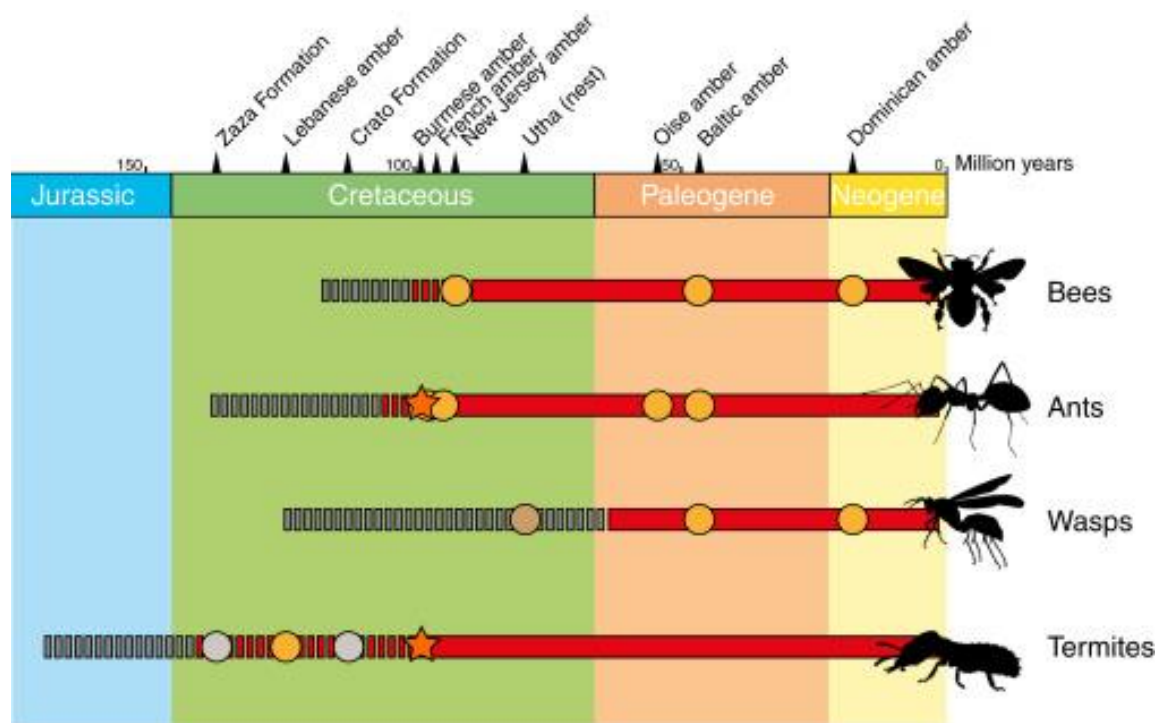
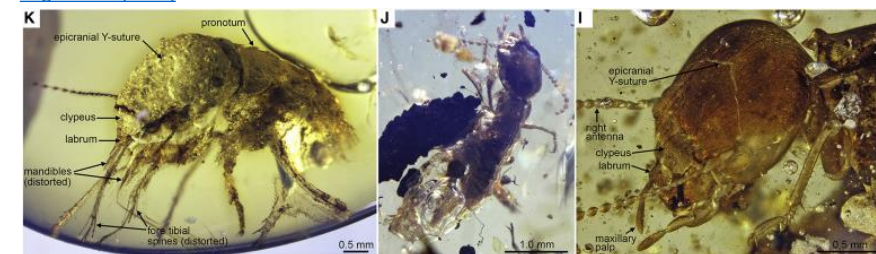


Tipos de interacciones

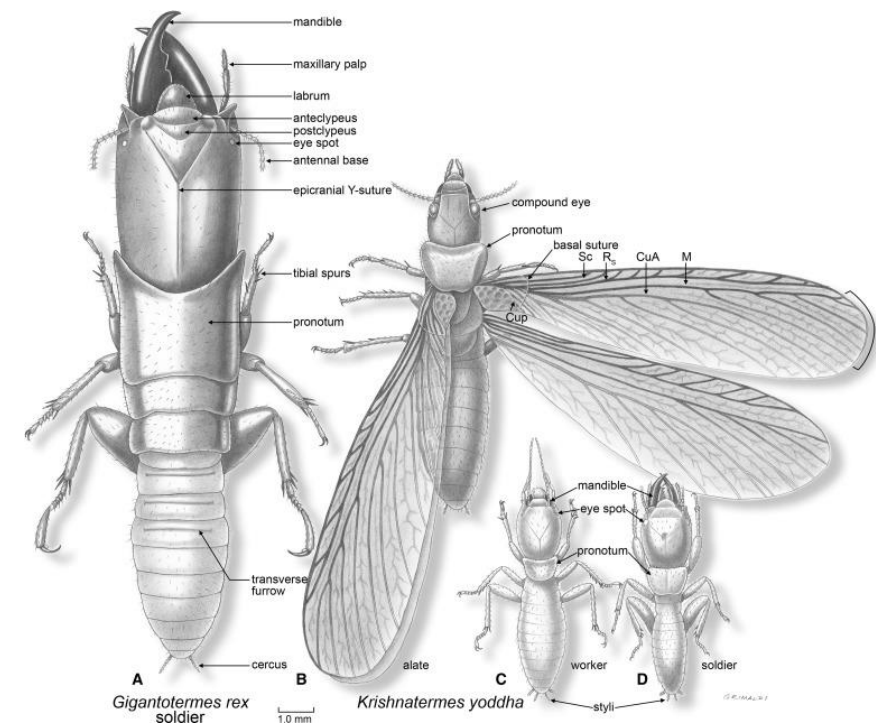
Bióticas. Intraespecíficas.

Cooperación: Asociaciones estatales.

Engel et al. (2016)



Rust & Wappler (2016)



Engel, M. S., Barden, P., Riccio, M. L., & Grimaldi, D. A. (2016). Morphologically specialized termite castes and advanced sociality in the Early Cretaceous. *Current Biology*, 26(4), 522-530.

Rust, J., & Wappler, T. (2016). Palaeontology: the point of no return in the fossil record of eusociality. *Current Biology*, 26(4), R159-R161.



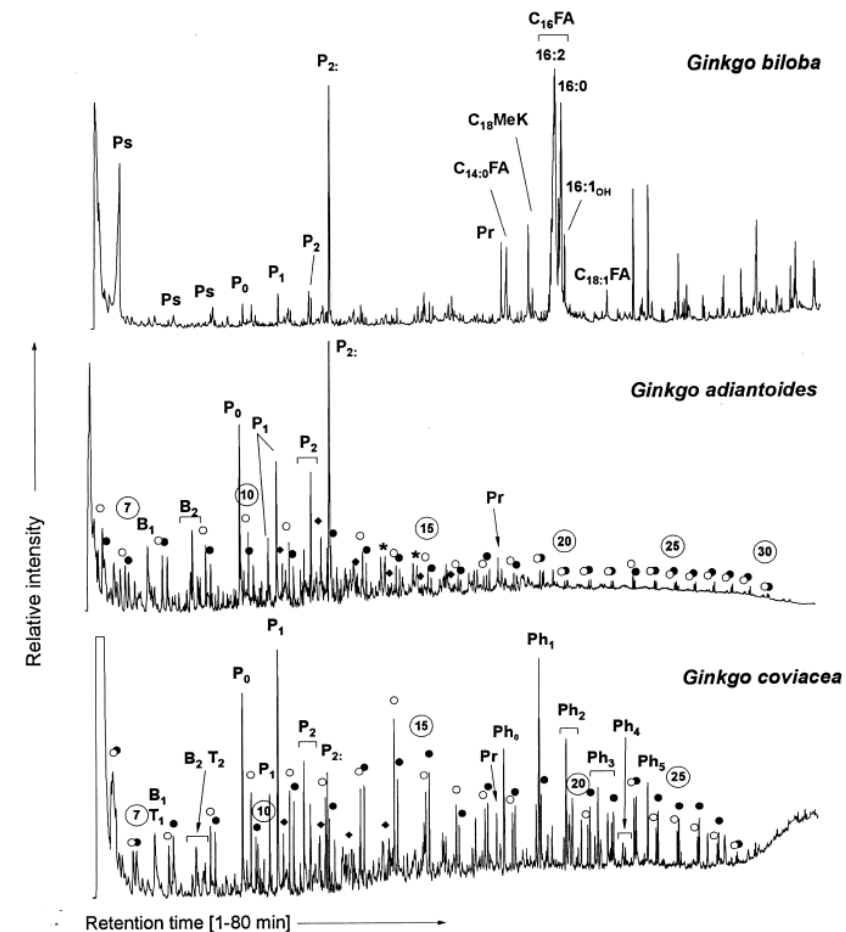
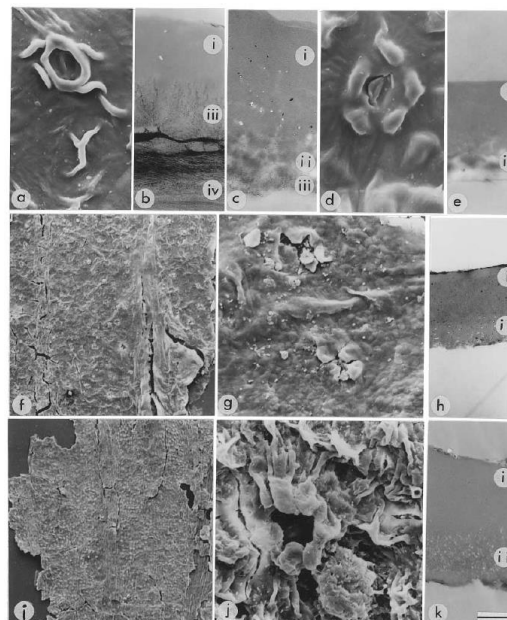
Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.

(0)/(-): Amensalismo y antibiosis.



Crédito imagen: [Creative Commons](#)



[Mösle et al. \(1998\)](#)

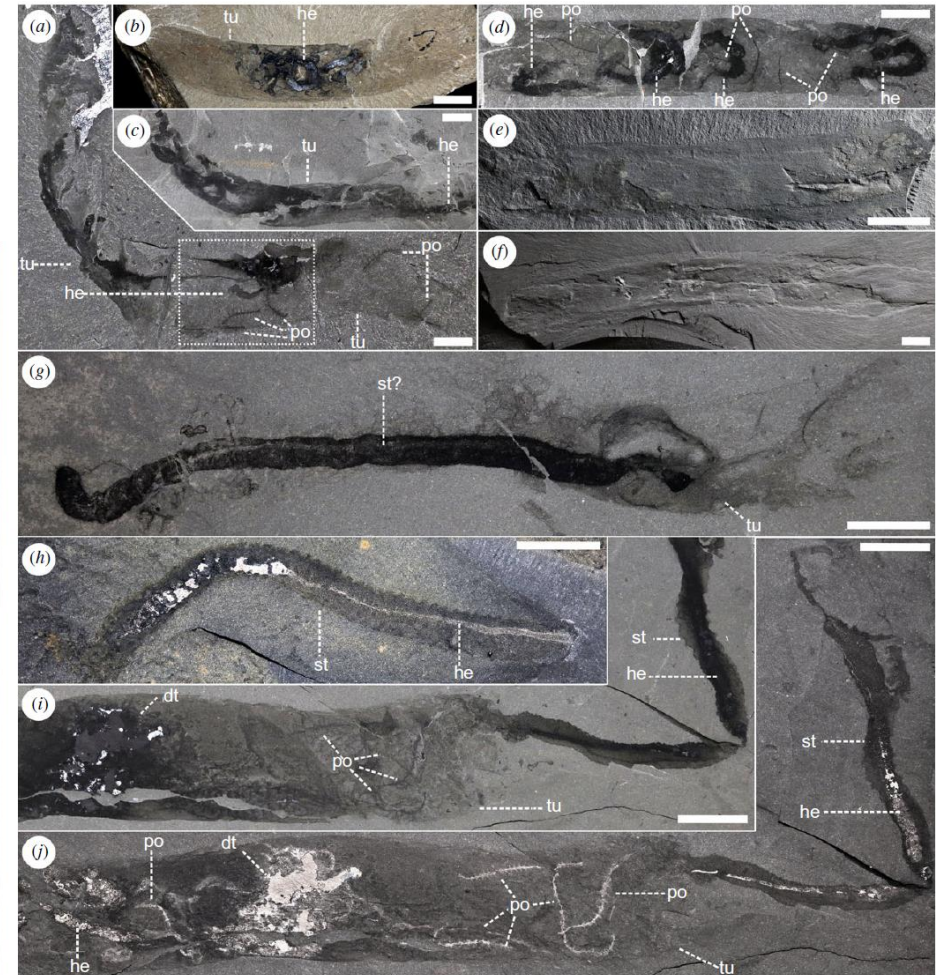


Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(0): Comensalismo.



[Nanglu & Caron \(2021\)](#)



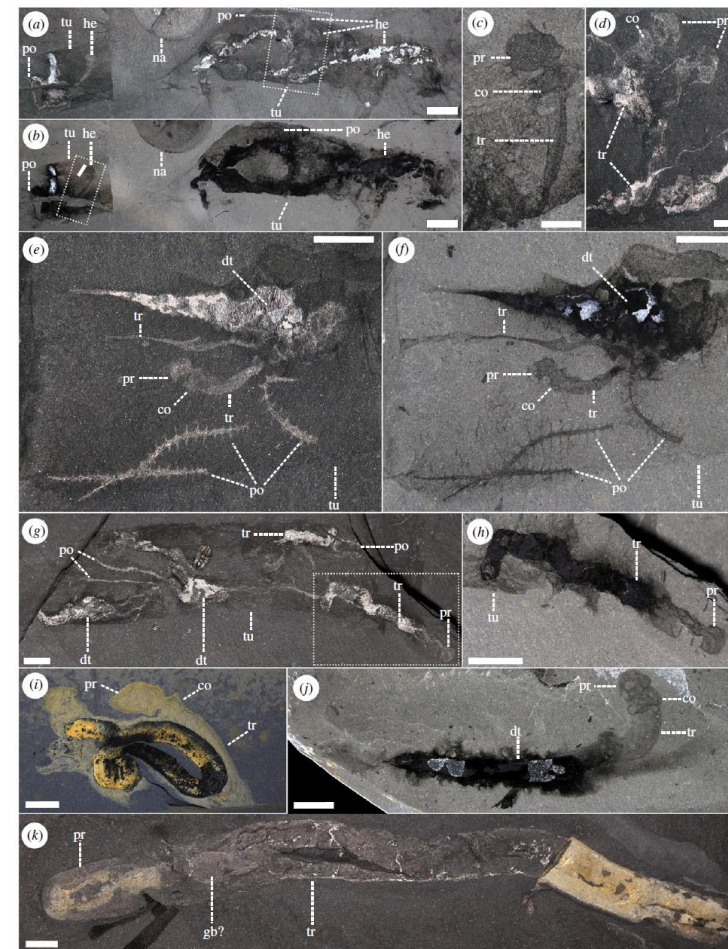


Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(0): Comensalismo.



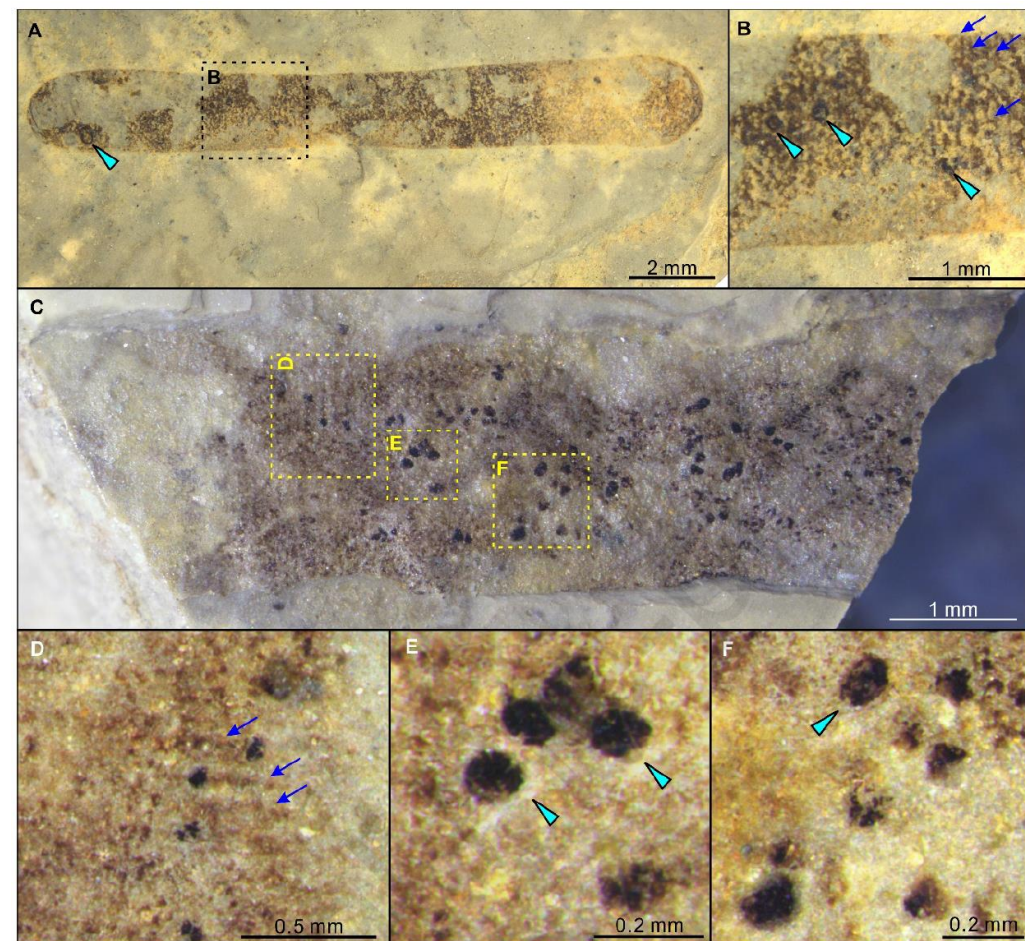
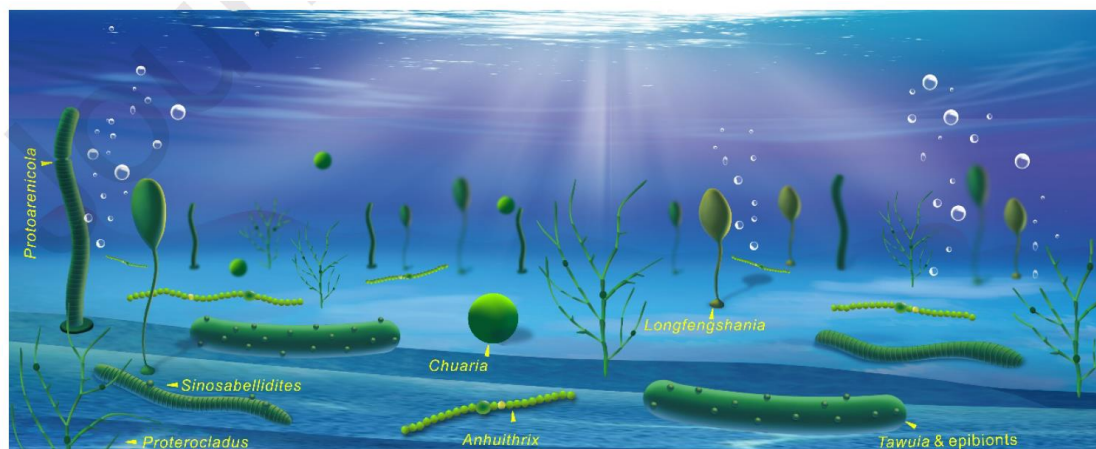
[Nanglu & Caron \(2021\)](#)





Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(0): Epibiosis.

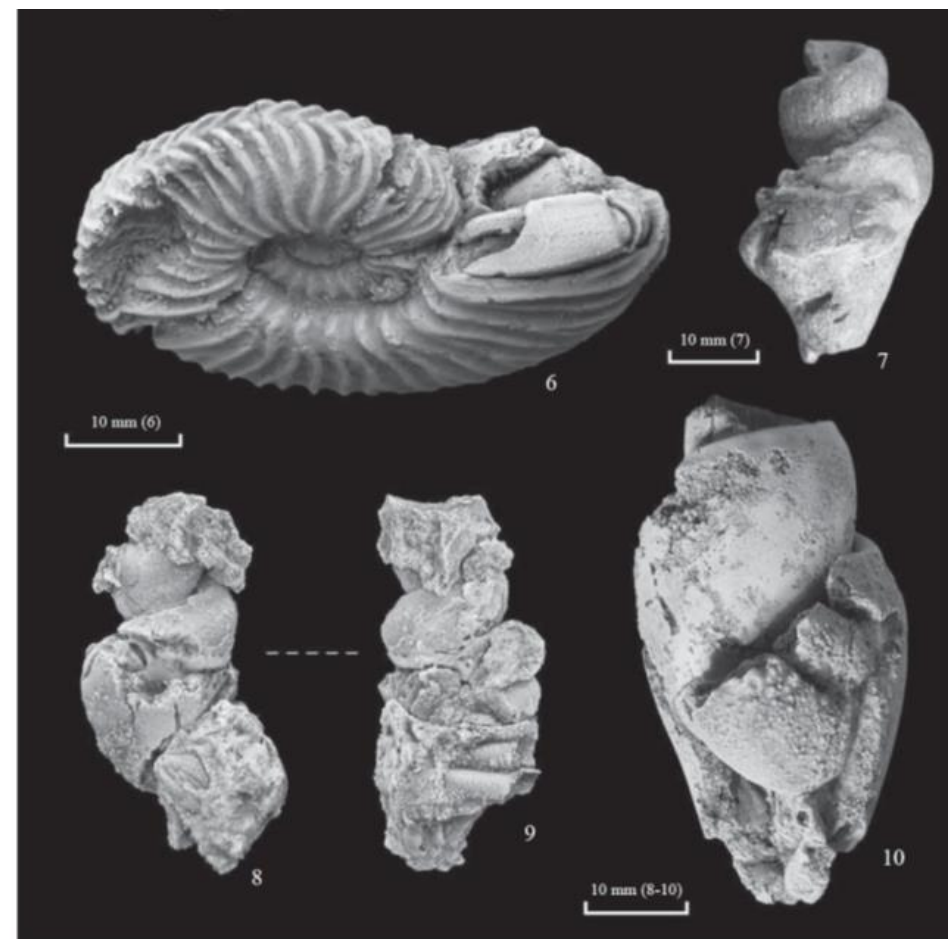
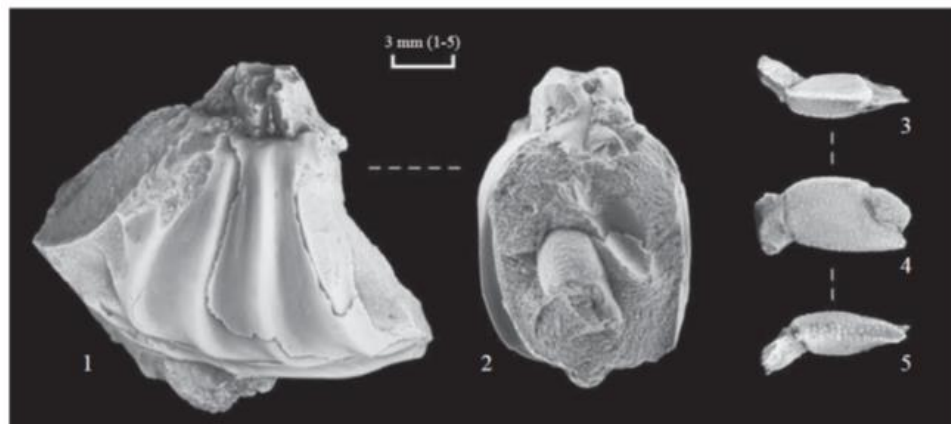


Tanget al. (2021)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(0): Tanatocresis.

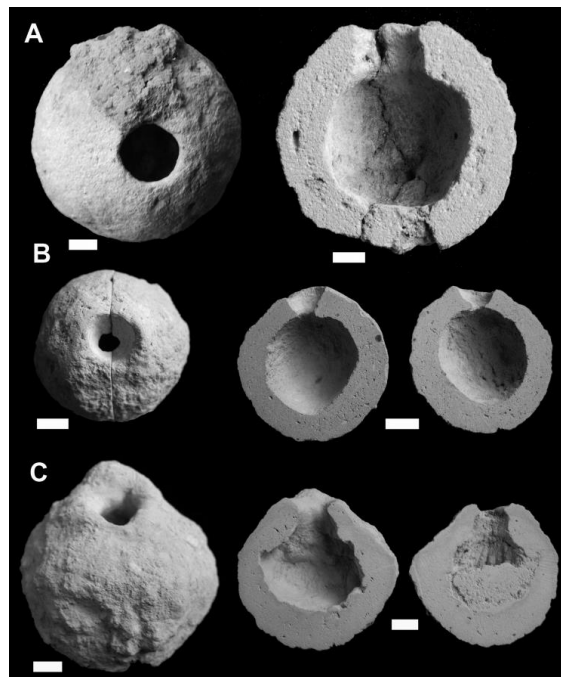


[Jagt et al. \(2006\)](#)

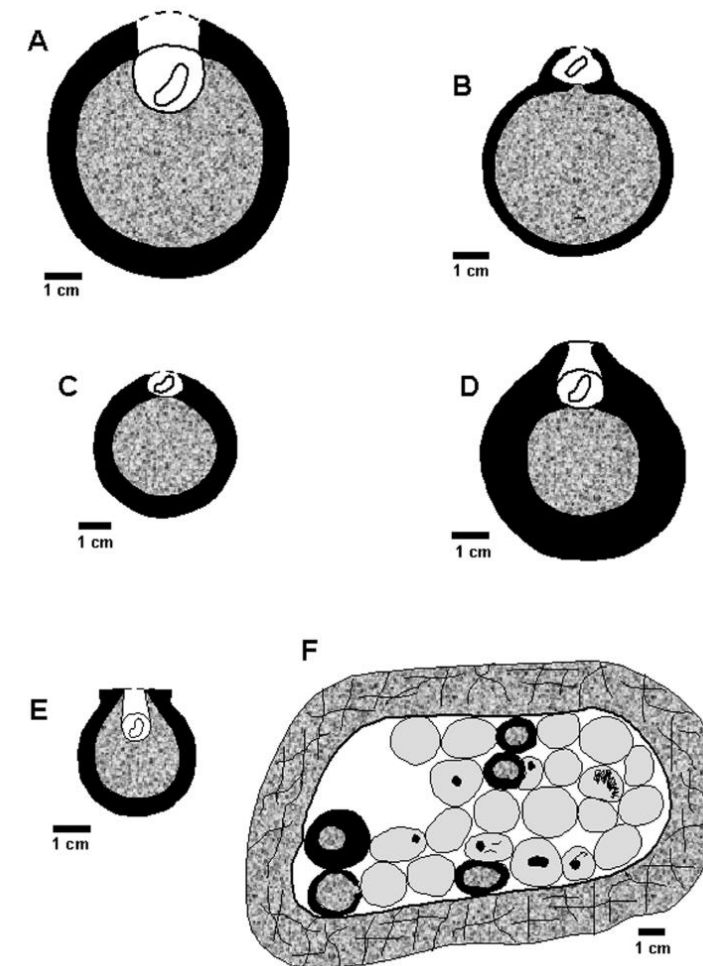
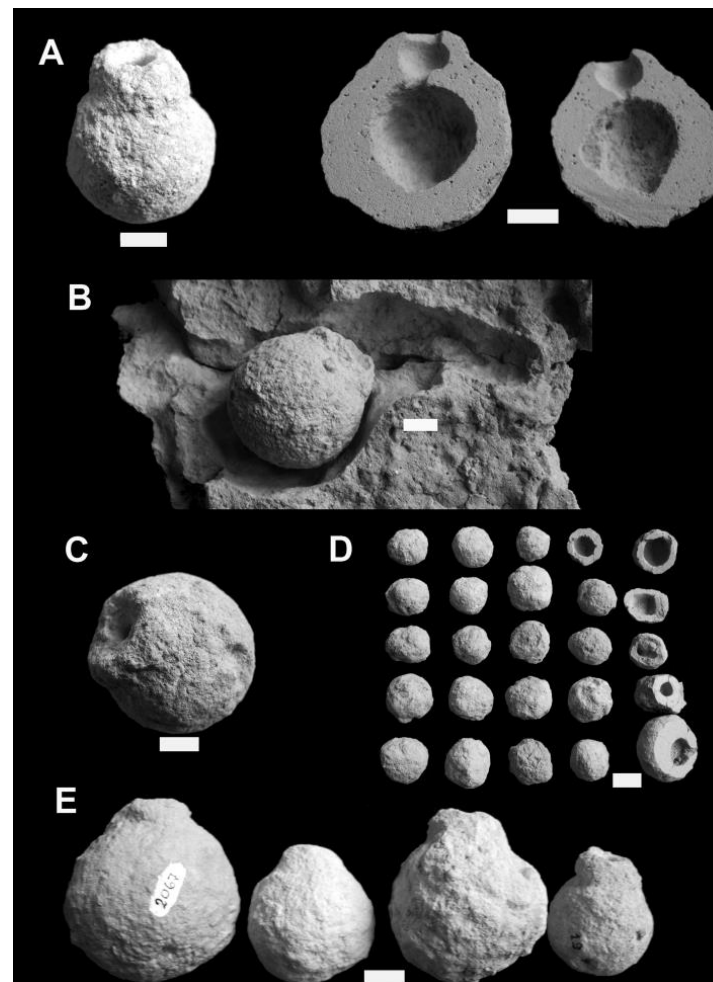


Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(0): Tanatocresis.



Laza (2006)

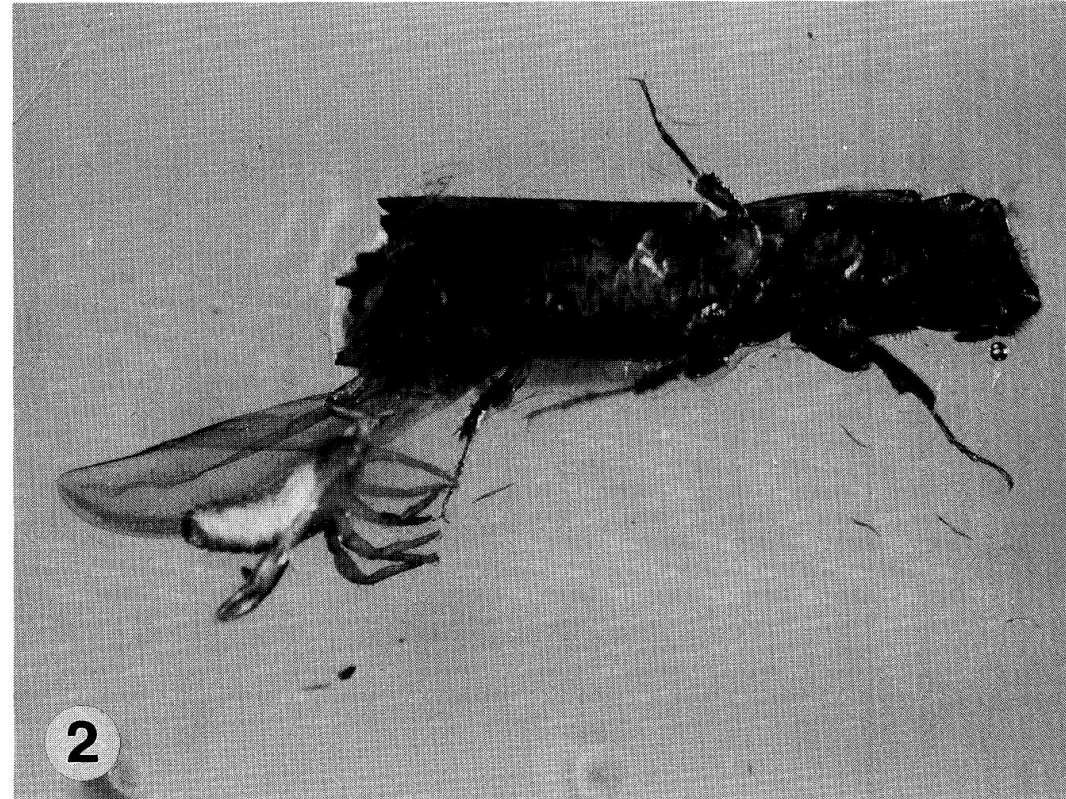




Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(0): Foresia.

[Poinar et al. \(1998\)](#)





Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(0): Foresia.

[Poinar \(2019\)](#)





Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(0): Foresia.

[Poinar \(2019\)](#)





Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(0): Foresia.

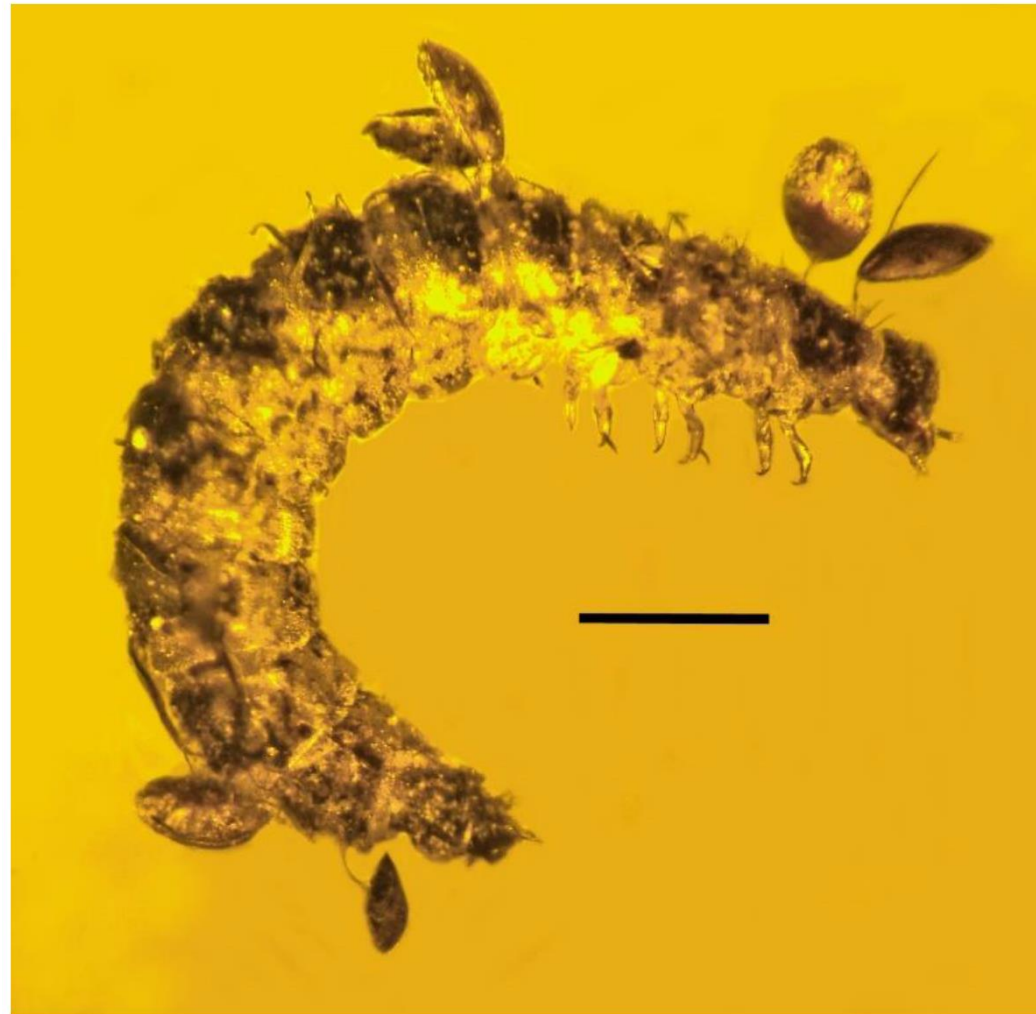
[Poinar \(2019\)](#)





Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(0): Foresia.

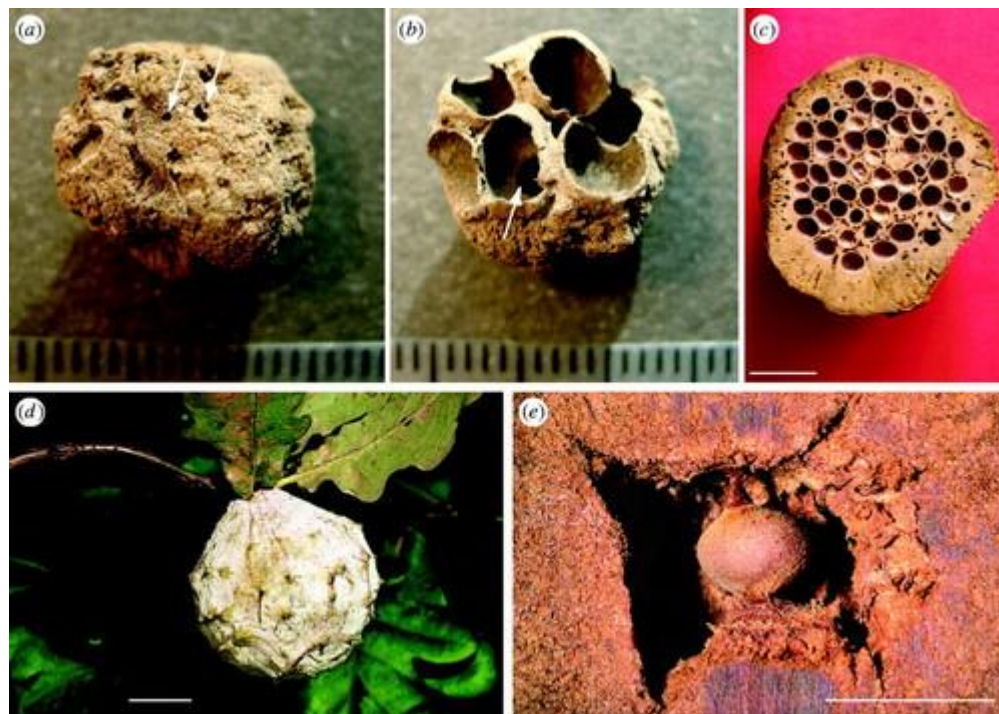


[Poinar \(2019\)](#)

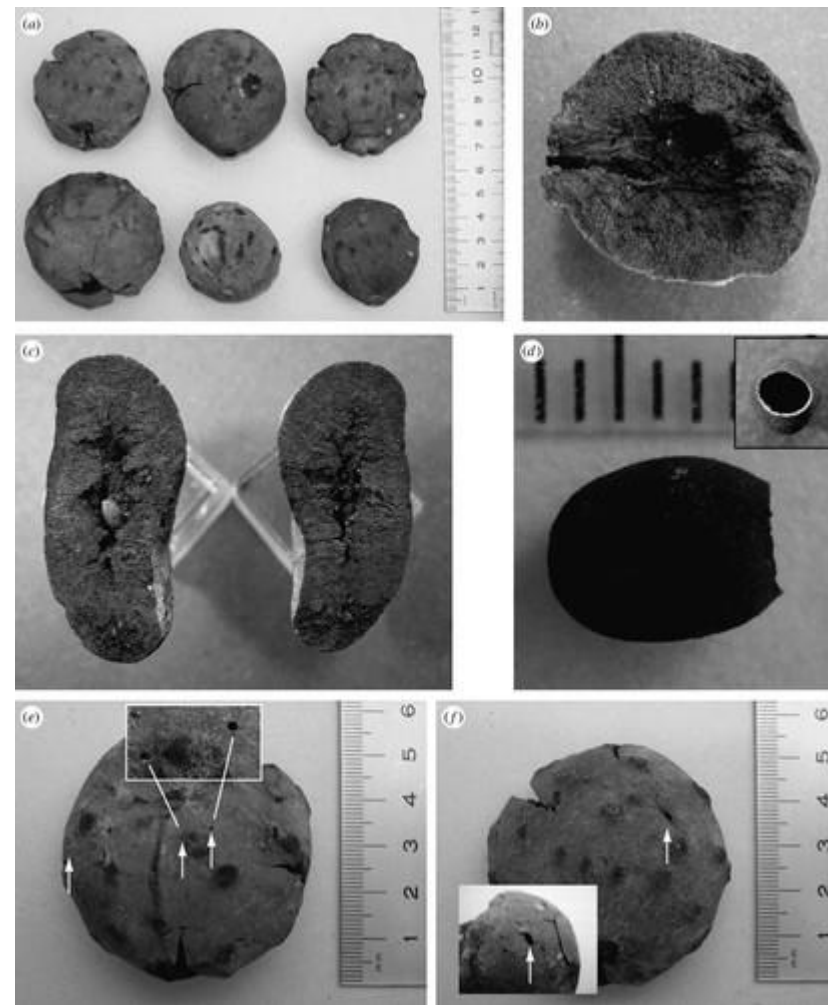


Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(0): Inquilinismo.



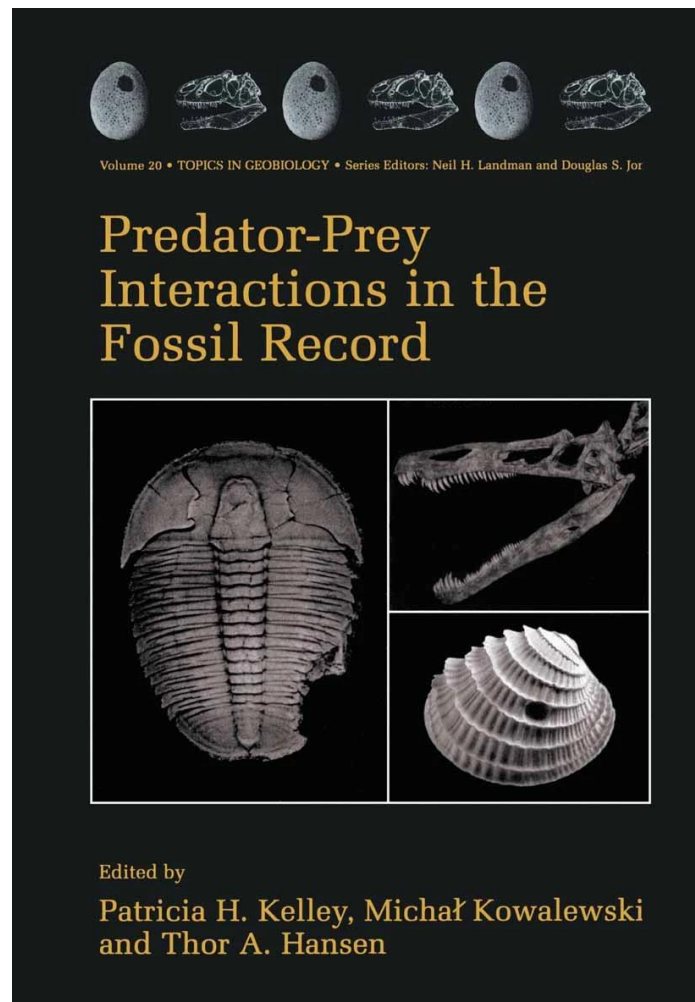
[Stone et al. \(2008\)](#)





Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(-): Depredación.



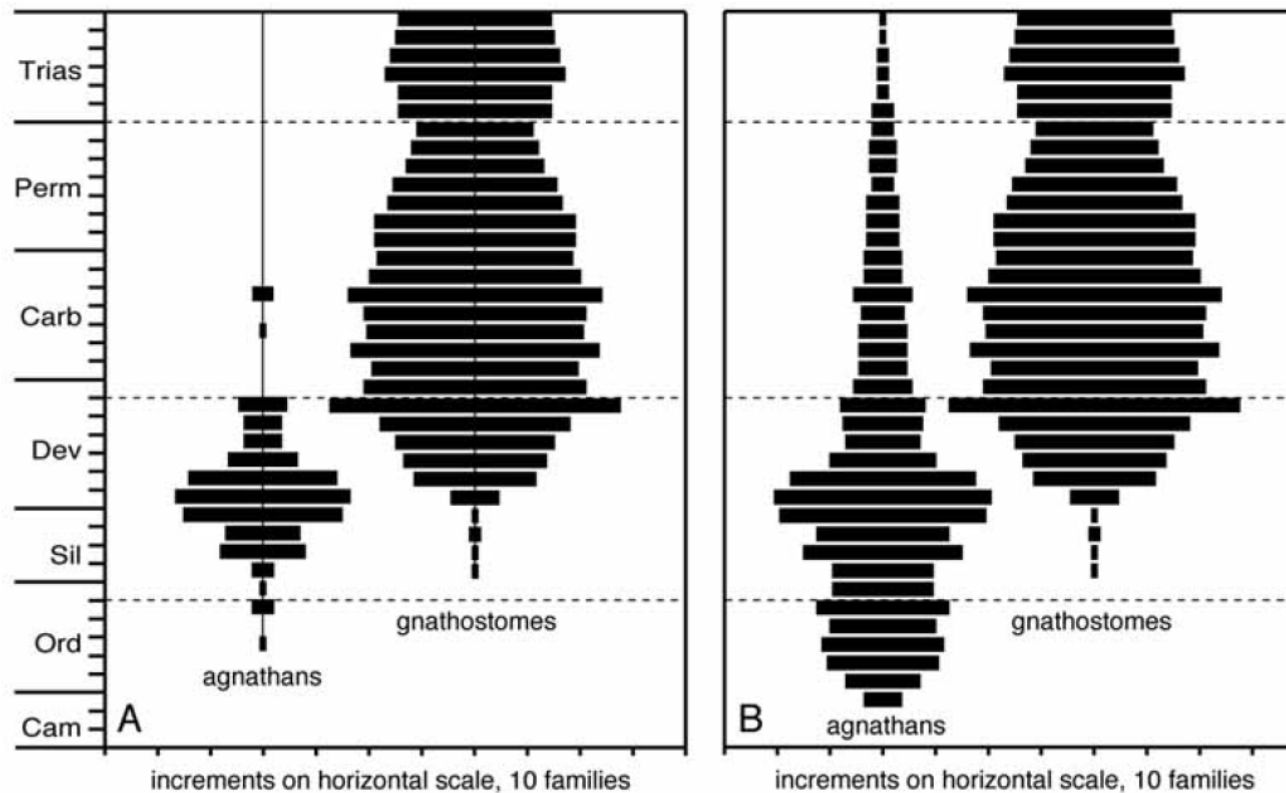
[Kelley et al. \(2003\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(−): Depredación.

[Purnell \(2001\)](#)



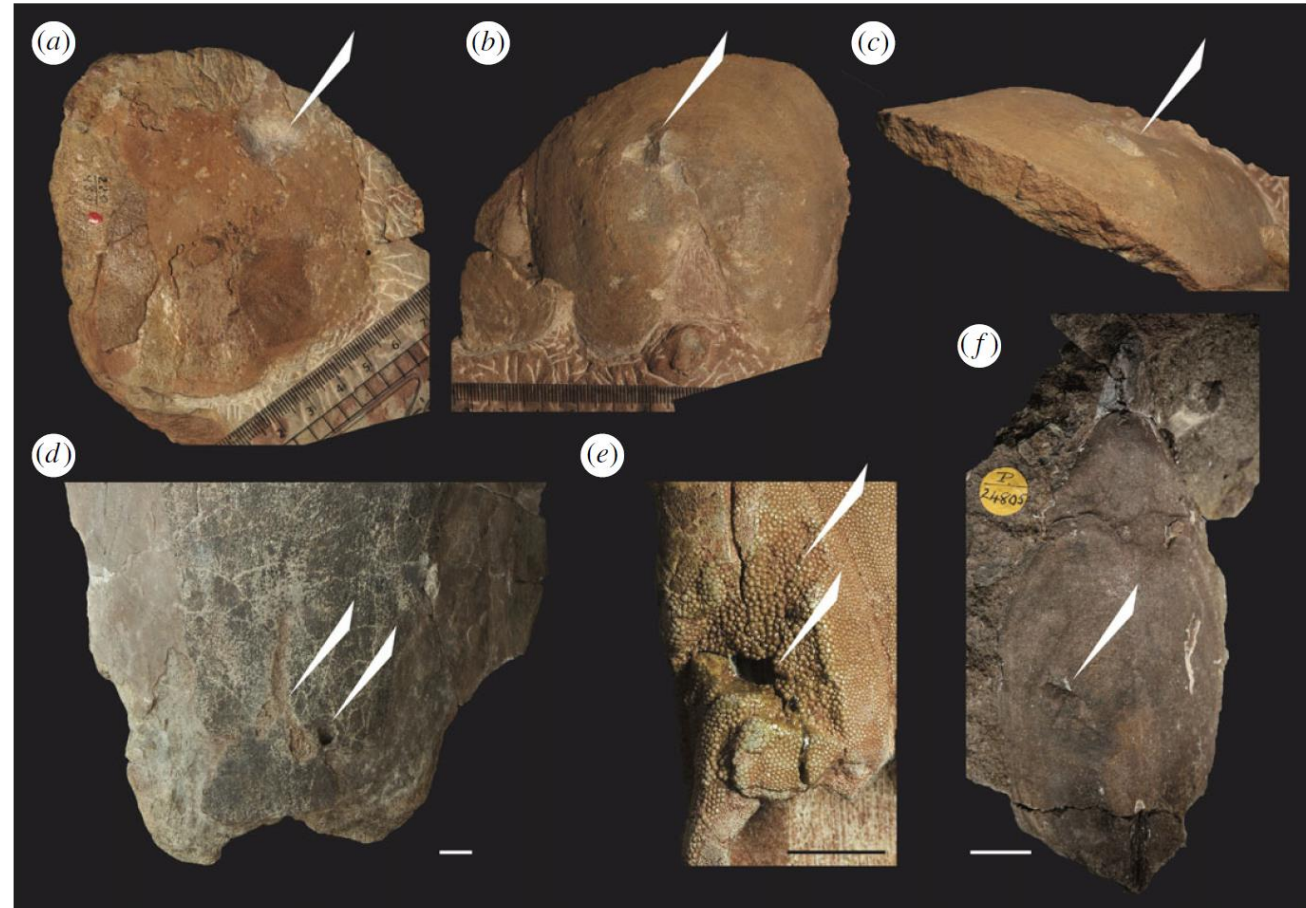


Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(–): Depredación.



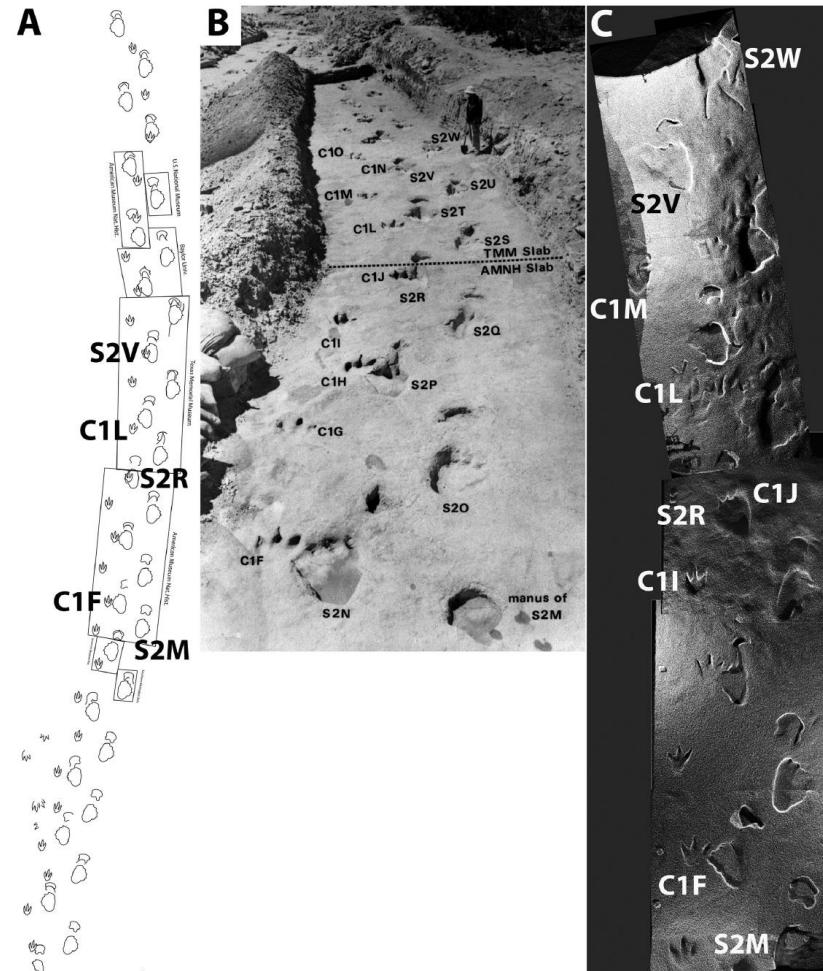
[Randle & Sansom \(2019\)](#)





Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(–): Depredación.

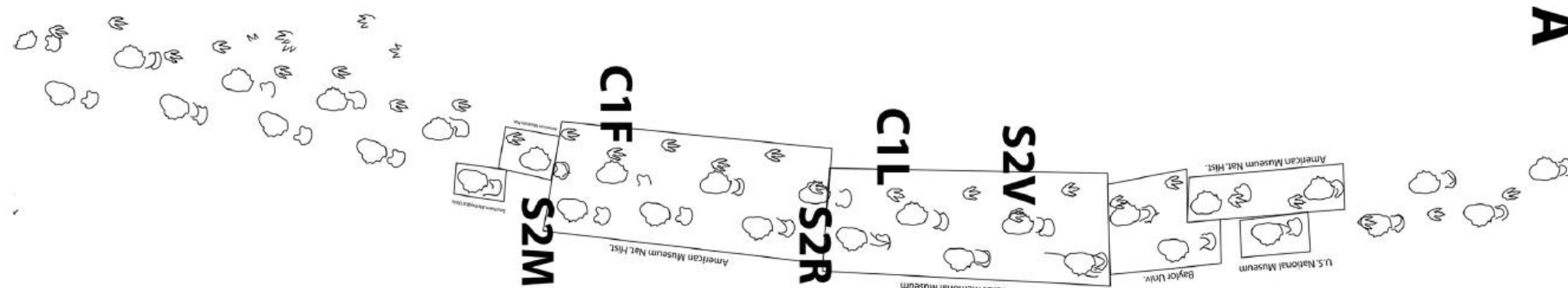


[Farlow et al. \(2012\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(–): Depredación.

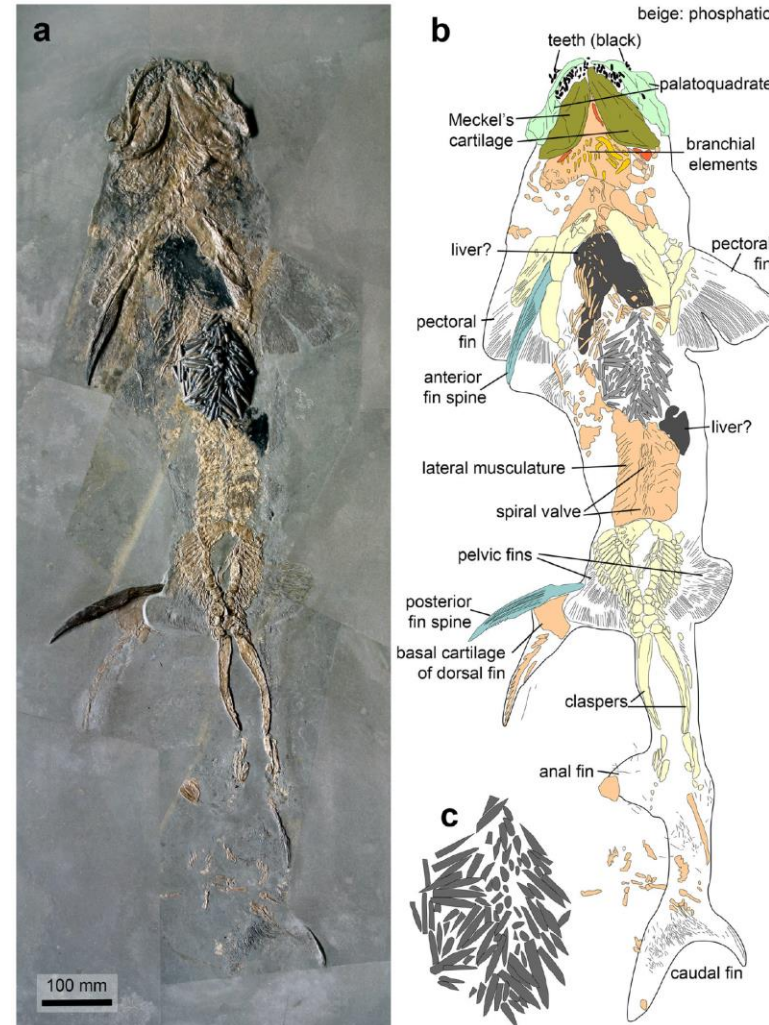


[Farlow et al. \(2012\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(–): Depredación.

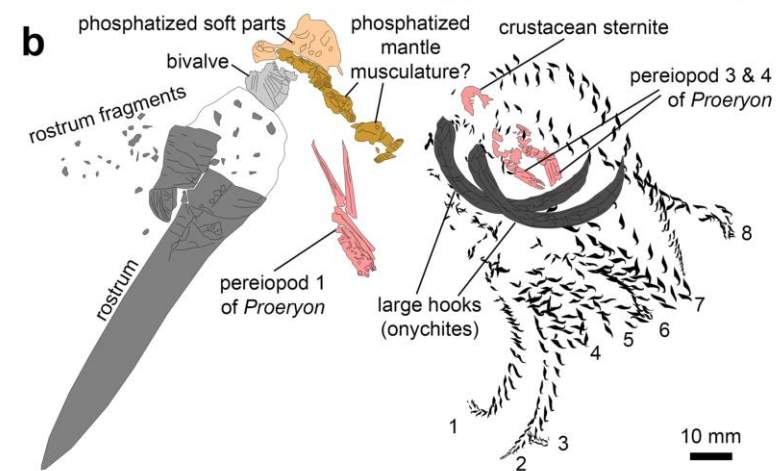


[Klug et al. \(2021\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(–): Depredación.



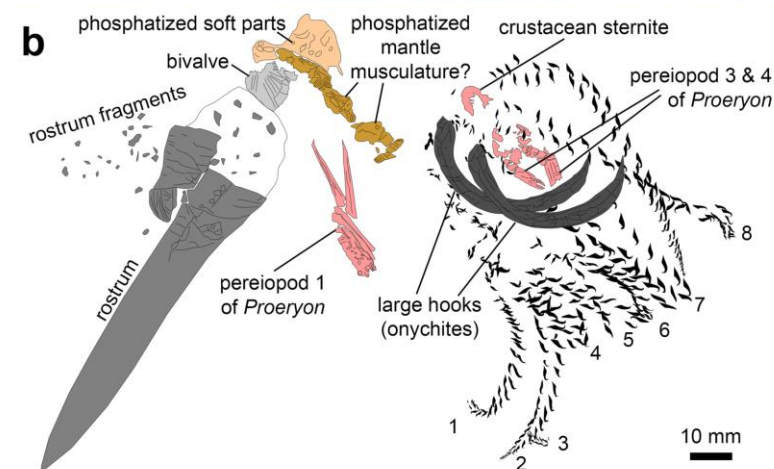
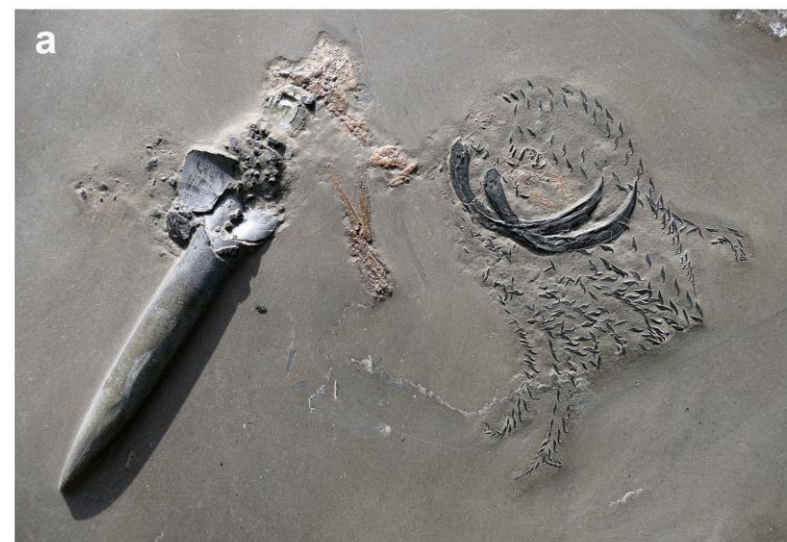
[Klug et al. \(2021\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(–): Depredación.

Credito de imagen: [@esdiario](#)

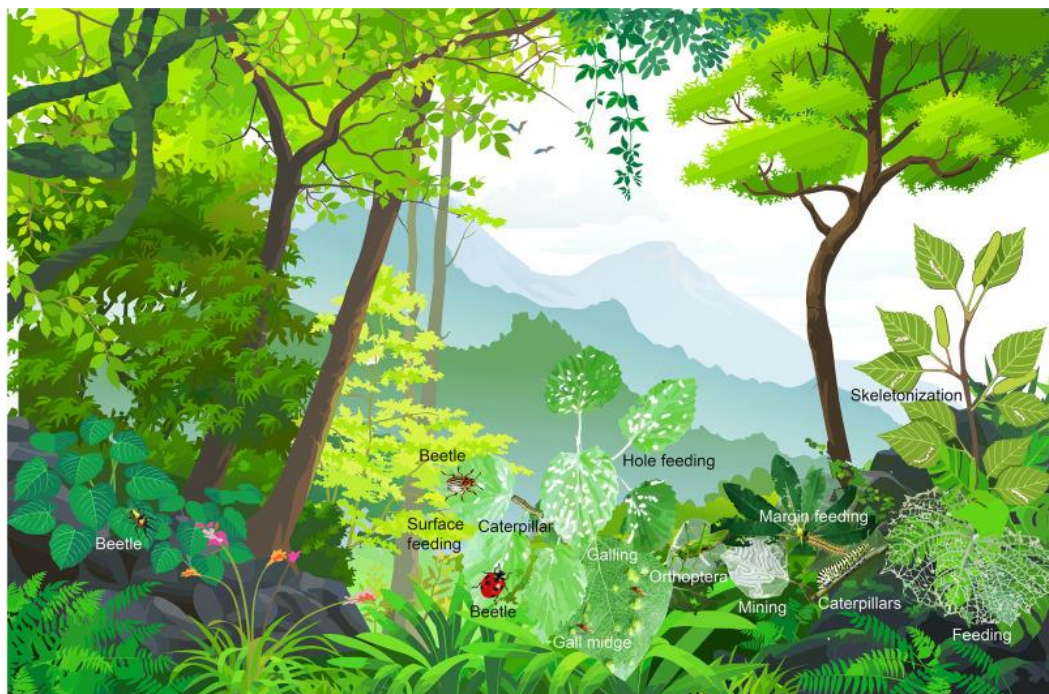


[Klug et al. \(2021\)](#)

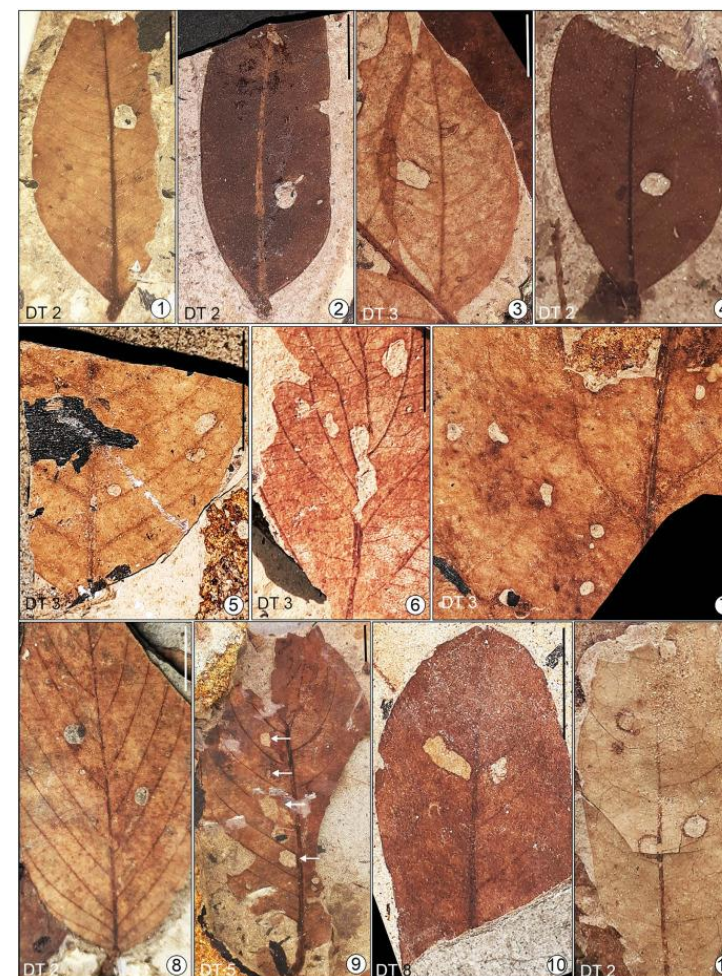


Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(−): Herbivoría.



[Hazra et al. \(2022\)](#)

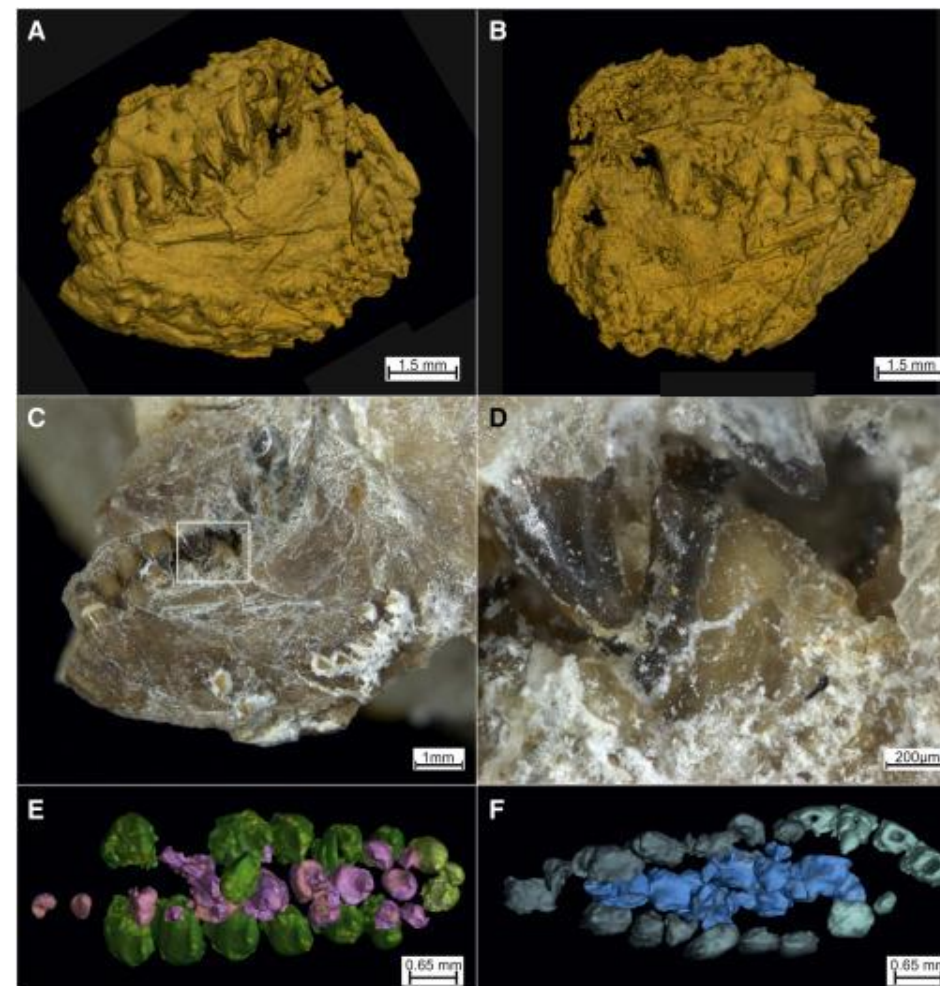




Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(–): Explotación.

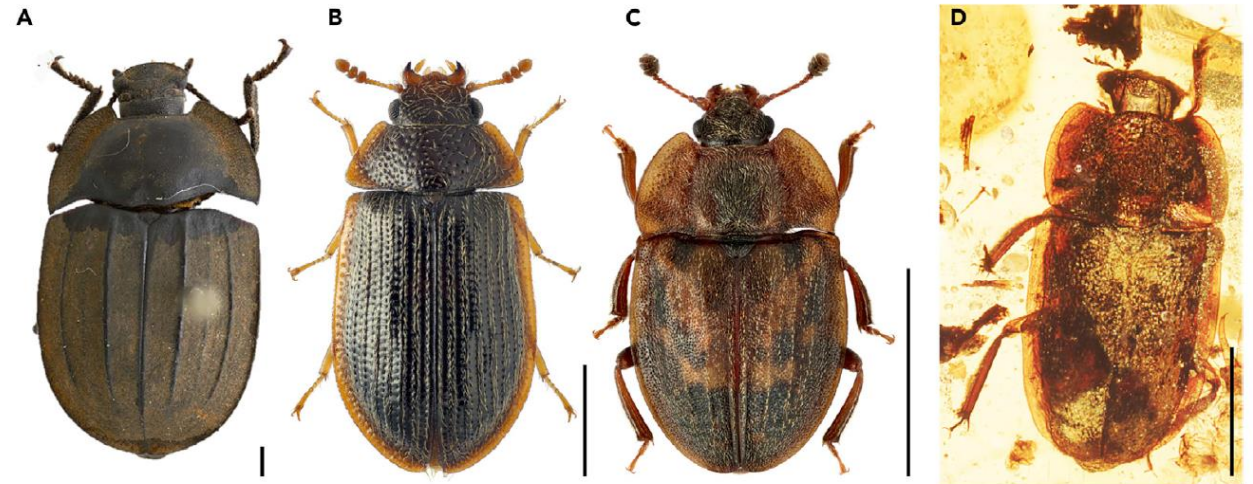
[Kölbl-Ebert et al. \(2018\)](#)





Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(-): Explotación.

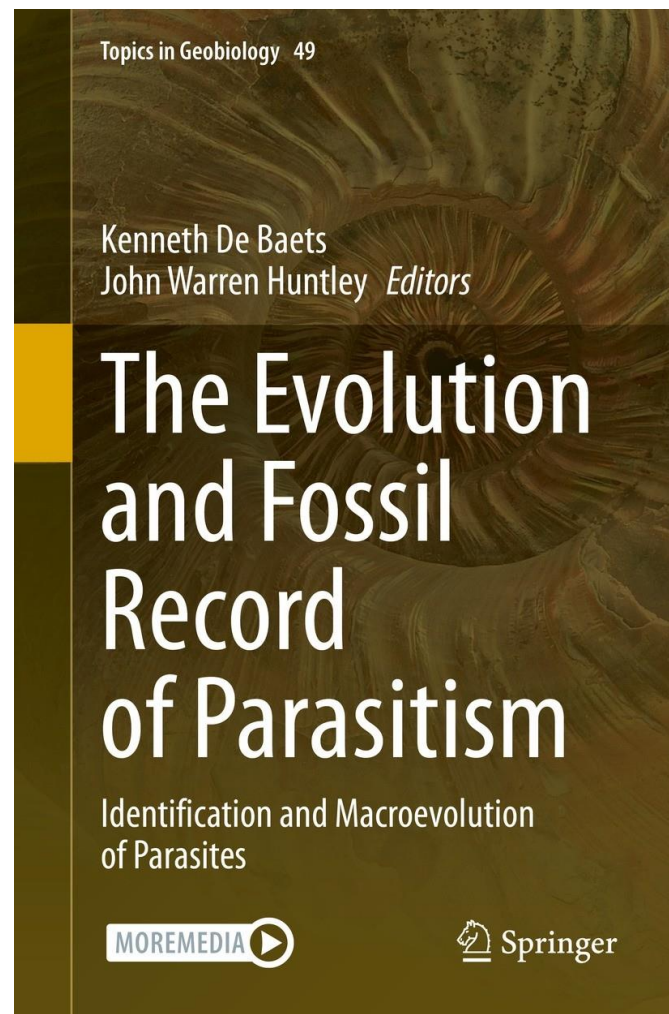


[Tihelka et al. \(2020\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(-): Parasitismo.



[Baets & Huntley \(2021\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(–): Parasitismo.

Table 1. Parasite fossil and the host animal usually associated with the stage found

Taxon	Host(s)	Stage preserved	Oldest known fossil example	References
Ectoparasite				
Ectoparasitic flukes (Monogenea)	Fish (Placoderms, Acanthodians)	Adult (hooks)	Late Devonian (383 to 372 MYA)	Upeniec (2001, 2011)
Copepoda	Fish (ray-finned)	Adult (whole body)	Early Cretaceous (125 to 113 MYA)	Cressey & Patterson (1973) and Cressey & Boxshall (1989)
Fleas (Siphonaptera)	Archosaurs, mammals	Adult (whole body)	Middle Jurassic* (176 to 161 MYA) (Eocene?) (56 to 34 MYA)	Beaucournu & Wunderlich (2001), Perrichot <i>et al.</i> (2012), Huang <i>et al.</i> (2012, 2013a) and Gao <i>et al.</i> (2013, 2014)
Lice (Phthiraptera)	Mammals, birds	Adult (whole body)	Early Eocene (48 to 41 MYA)	Wappler <i>et al.</i> (2004)
Bat flies (Streblidae)	Mammal (bats)	Adult (whole body)	Eocene–Miocene (45 to 15 MYA)	Poinar & Brown (2012)
Biting bugs (Hemiptera)	Archosaurs, mammals	Adult (whole body)	Early Cretaceous (125 to 113 MYA)	Yao <i>et al.</i> (2014)
Mites	Insects	Adult (whole body)	Early Cretaceous (135 to 125 MYA)	Poinar <i>et al.</i> (1997), Poinar & Milki (2001) and Dunlop <i>et al.</i> (2014)
Ticks	Terrestrial vertebrates	Adult (whole body)	Early Cretaceous (113 to 100 MYA)	De La Fuente (2003), Poinar & Brown (2003) and Poinar & Buckley (2008)
Snails (Platyseratidae, Gastropoda)	Echinoderms	Adult (shell)	Middle Ordovician (485 to 444 MYA)	Baumiller (1990, 2003) and Baumiller & Gahn (2002)
Snails (Eulimidae, Gastropoda)	Echinoderms	Adult (shell)	Late Cretaceous (83 to 72 MYA)	Neumann & Wisshak (2009)
Endoparasite				
Gregarines (Apicomplexa)	Insect	Trophozoite	Early Cretaceous (110 to 97 MYA)	Boucot & Poinar (2011)
Endoparasitic flukes (Trematoda, Digenea)	Archosaurs	Eggs	Early Cretaceous (129 to 125 MYA)	Poinar & Boucot (2006)
Tapeworms (Cestoda)	Chondrichthyes	Eggs	Late Carboniferous (315 to 299 MYA)	Zangerl & Case (1976) and Dentzien-Dias <i>et al.</i> (2013)
Intestinal roundworms (Nematoda)	Archosaurs, synapsids	Eggs	Middle Triassic (241 to 237 MYA)	Poinar & Boucot (2006), Da Silva <i>et al.</i> (2014) and Hugot <i>et al.</i> (2014)
Entomopathogenic nematodes (Nematoda)	Insects	Larvae	Early Cretaceous (135 to 100 MYA)	Poinar & Brodzinsky (1986), Poinar (2002, 2003a,b) and Poinar & Montey (2008)
Hairworms (Nematomorpha)	Insects	Larvae	Early Cretaceous (110 to 100 MYA)	Poinar (1999) and Poinar & Buckley (2006)
Tongue worm (Pentastomida)	Arthropod (adult), unknown (for larvae)	Adult (whole body), larvae (?)	Late Cambrian (497 to 485 MYA)	Walossek & Müller (1994), Walossek <i>et al.</i> (1994) and Siveter <i>et al.</i> (2015)
Cordyceps (entomopathogenic fungi)	Insects	Fruiting bodies	Early Cretaceous (113 to 100 MYA)	Sung <i>et al.</i> (2008)
Vector-borne parasite				
Malaria (Haemosporida)	Insect (vector)	Oocyst	Early Cretaceous (105 to 100 MYA)	Poinar & Telford (2005) and Poinar (2011)
Trypanosomes (Trypanosomatida)	Insect (vector)	Amastigotes, promastigotes, paramastigotes	Early Cretaceous (110 to 97 MYA)	Poinar & Poinar (2004) and Poinar (2008)
Parasitoids				
Ichneumon wasps (Hymenoptera)	Insects	Adult (whole body), larvae	Late Jurassic (157 to 145 MYA)	Poinar & Miller (2002), Menier <i>et al.</i> (2004) and Kopylov (2010, 2012)
Strepispterans	Insects	Adult (whole body), larvae	Middle Cretaceous (100 to 94 MYA)	Grimaldi <i>et al.</i> (2005), Kathirithamby & Grimaldi (1993)

MYA, million years ago.

*This date is based on fossil interpretations which are considered to be contentious, see main text for details.

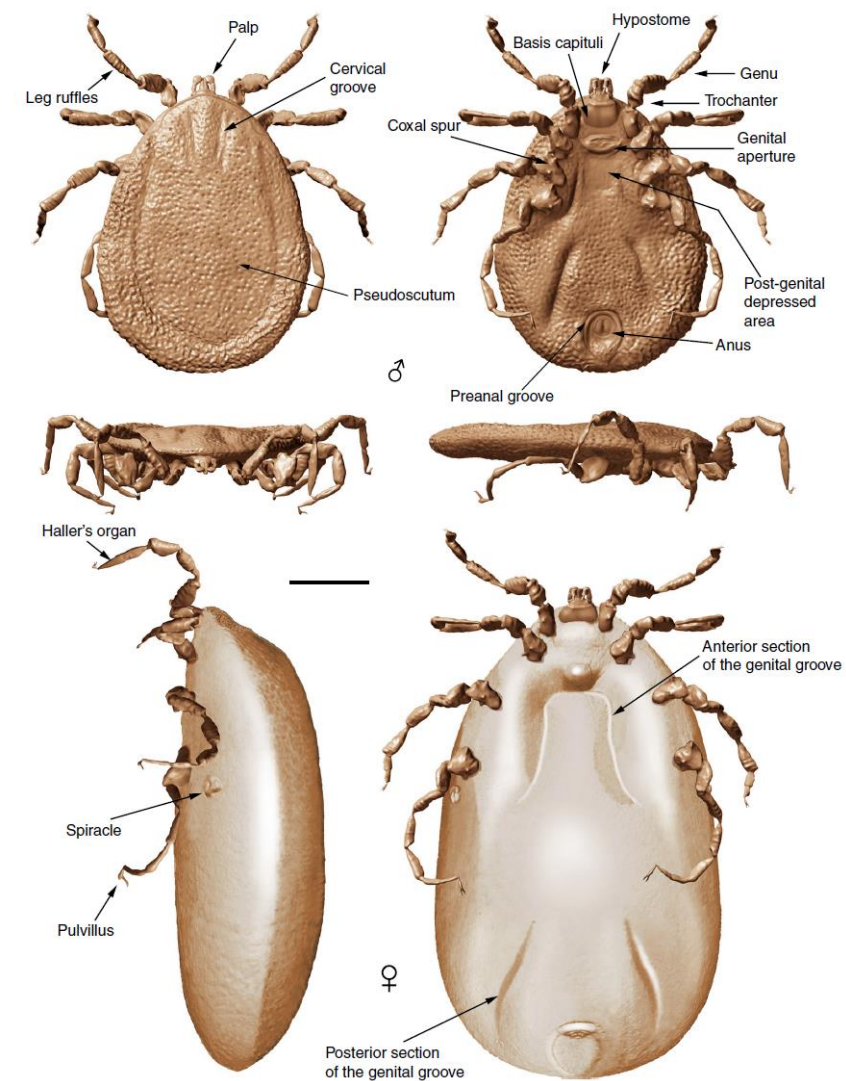
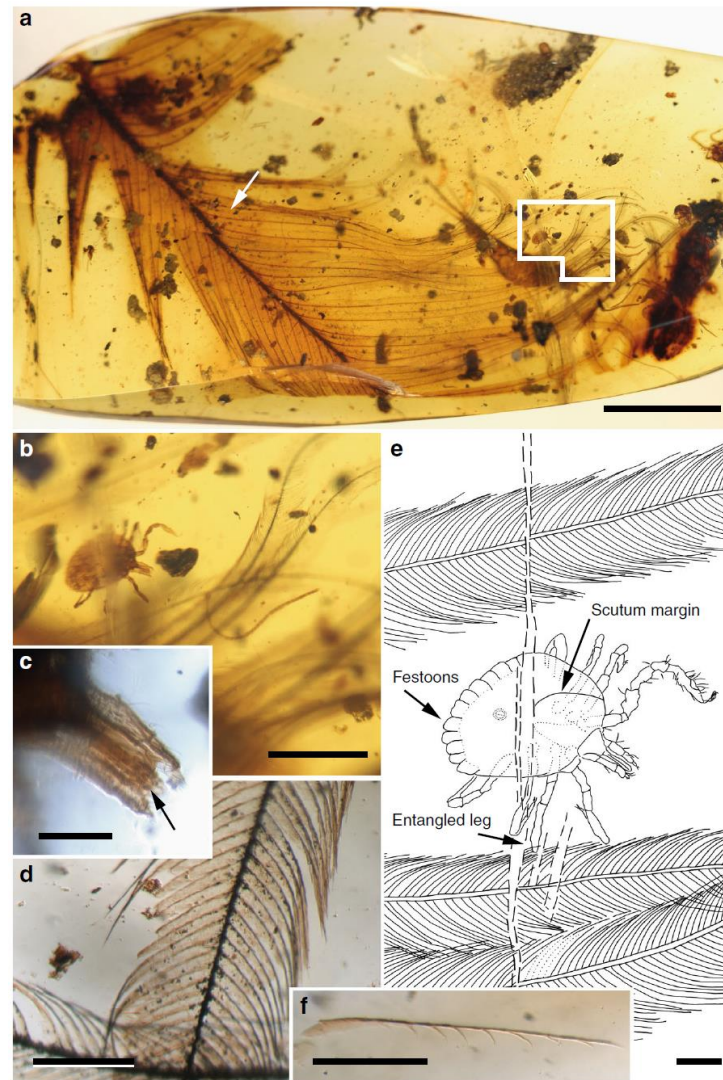
[Leung \(2017\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(−): Parasitismo.

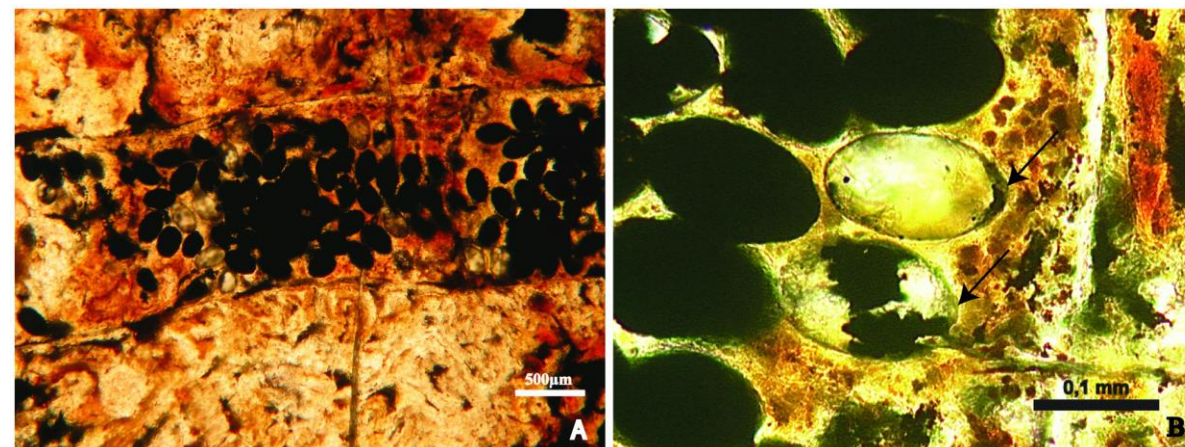
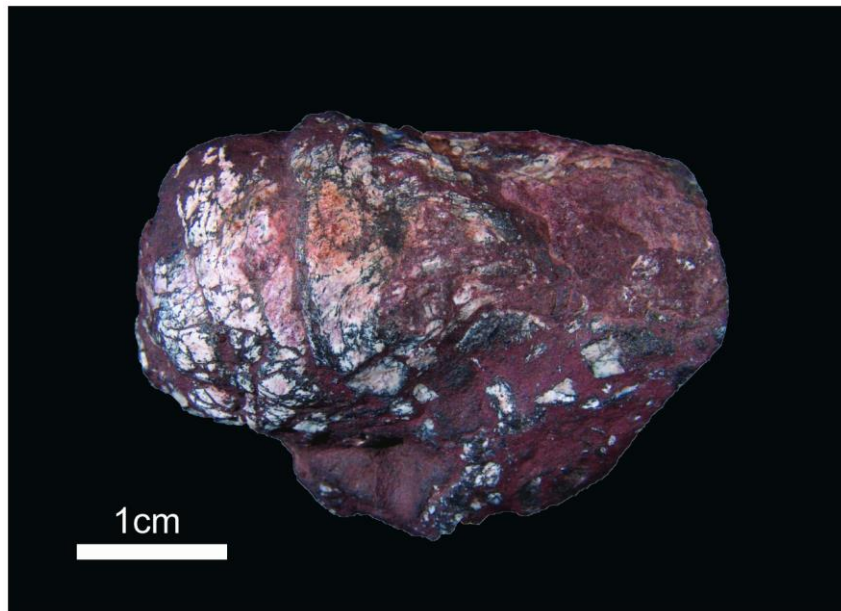
[Peñalver et al. \(2017\)](#)



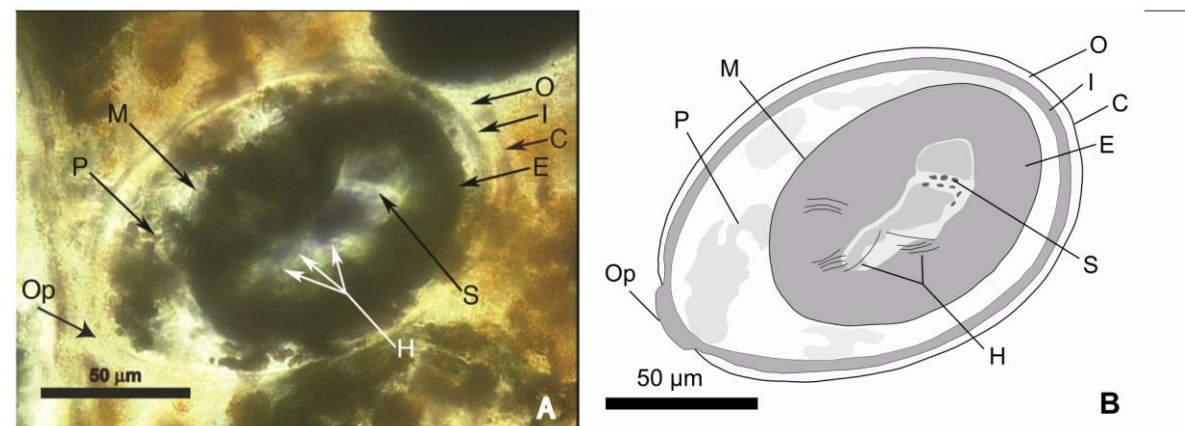


Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(−): Parasitismo.



[Dentzien-Dias et al. \(2013\)](#)





Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
 (+)/(-): Parasitismo.

Table 2. Potential trace fossils of parasitism

Taxon	Host(s)	Trace type	Oldest known example	References
Trichomonad	Theropod dinosaurs	Erosive lesions on mandibles	Late Cretaceous (77 to 67 MYA)	Wolff <i>et al.</i> (2009)
Endoparasitic flukes (Trematoda, Digenea)	Bivalves	Pits on shells, pearls	Late Triassic (237 to 201 MYA) (Middle Silurian?)* (433 to 427 MYA)	Liljedahl (1985), Ruiz & Lindberg (1989), Ozanne & Harries (2002) and Littlewood & Donovan (2003)
Myzostomida	Echinoderms	Galls	Late Ordovician* (458 to 444 MYA)	Warn (1974), Meyer & Ausich (1983) and Hess (2010)
Copepoda	Echinoderms	Cysts	Middle Jurassic (166 to 164 MYA)	Radwańska & Radwański (2005)
Isopoda	Decapoda	Bulge in carapace	Early Jurassic (183 to 174 MYA)	Klompaker <i>et al.</i> (2014)
Barnacle (Cirripedia)	Decapoda	Bulge in abdomen	Pliocene (5 to 3 MYA)	Feldmann (1998)
Snails (Platyceratidae, Gastropoda)	Echinoderms	Drill holes	Middle Ordovician (485 to 444 MYA)	Baumiller (1990, 1993, 1996), Baumiller & Macurda (1995) and Baumiller & Gahn (2002);
Snail (Eulimidae, Gastropoda)	Echinoderms	Drill holes	Late Cretaceous (83 to 72 MYA)	Neumann & Wisshak (2009)

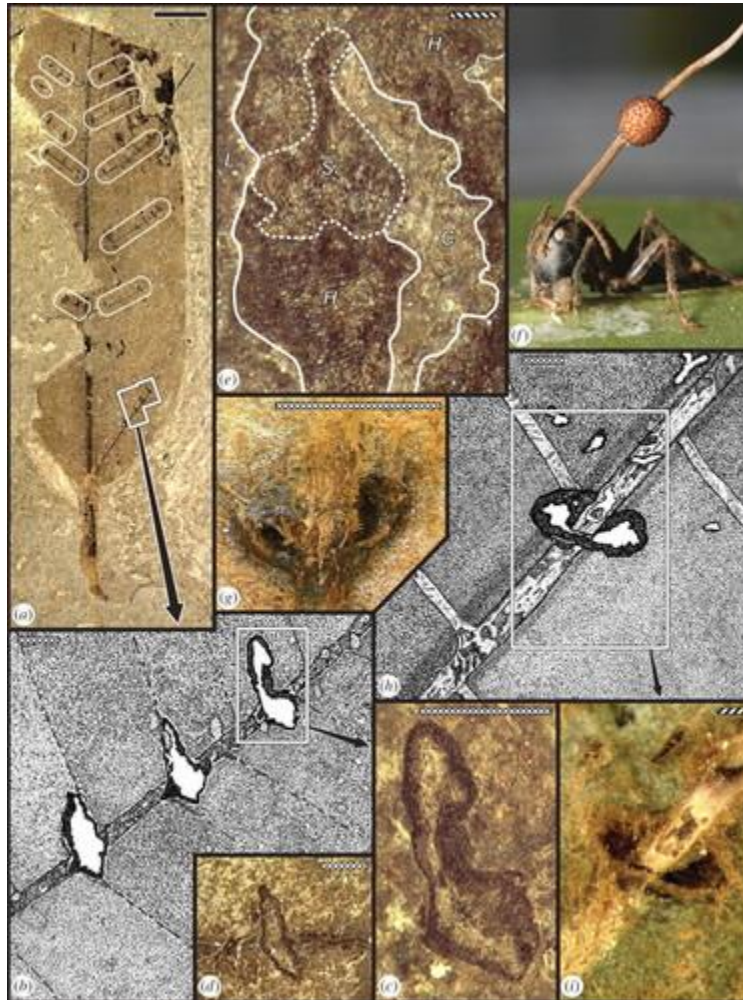
*This date is based on fossil interpretations which are considered to be contentious, see main text for details.

[Leung \(2017\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(–): Parasitismo.



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



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.

(+)/(+): Mutualismo.

(≈ **Simbiosis** en sentido amplio)

Ver [Weiblen & Treiber \(2015\)](#).



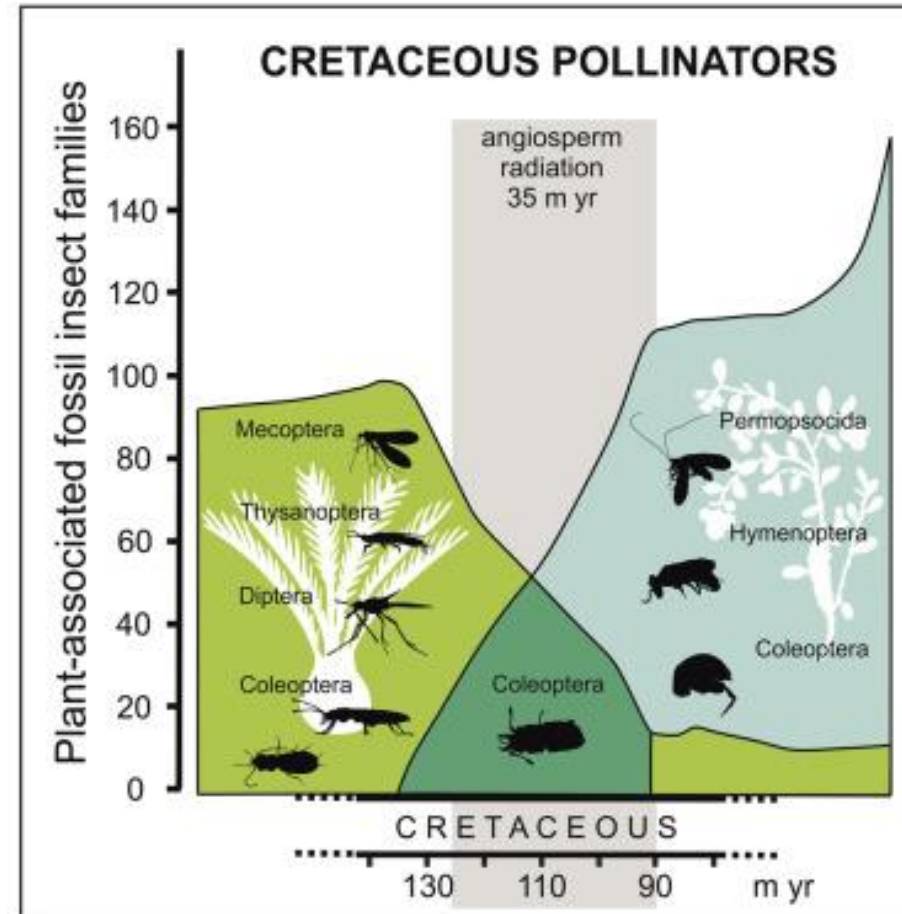
Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.

(+)/(+): Mutualismo.

(≈ **Simbiosis** en sentido amplio)

[Peris et al. \(2017\)](#)





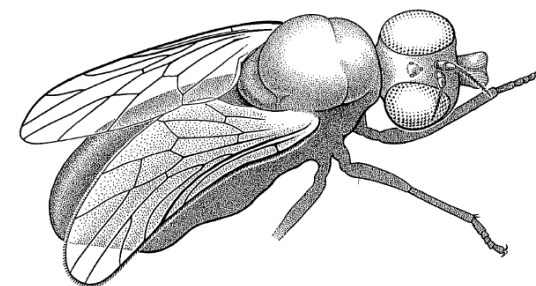
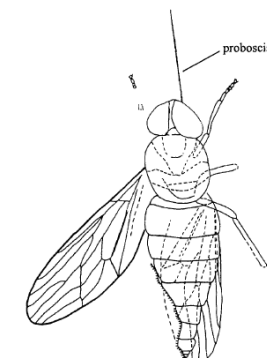
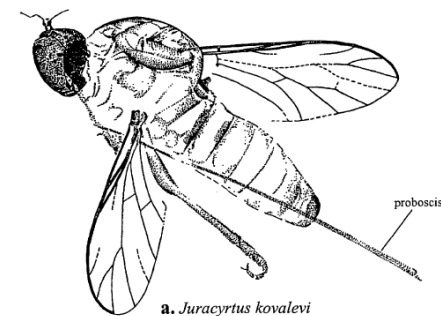
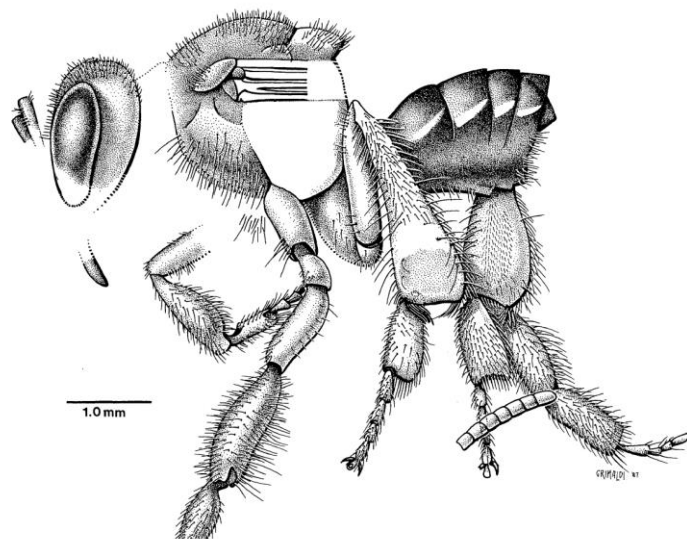
Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.

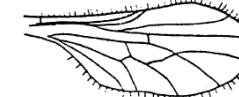
(+)/(+): Mutualismo.

(≈ **Simbiosis** en sentido amplio)

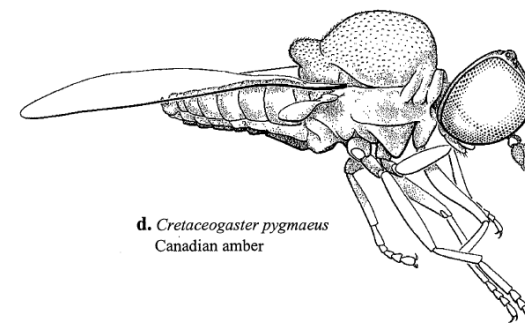
[Grimaldi \(1999\)](#)



e. *Proplatypygus rohdendorfi*



f. *Procyrtosia sukatshevae*



d. *Cretaceogaster pygmaeus*
Canadian amber



g. *Proplatypygus rohdendorfi*



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.

(+)/(+): Mutualismo.

(≈ **Simbiosis** en sentido amplio)

Ver [Hsieh et al. \(2019\)](#).

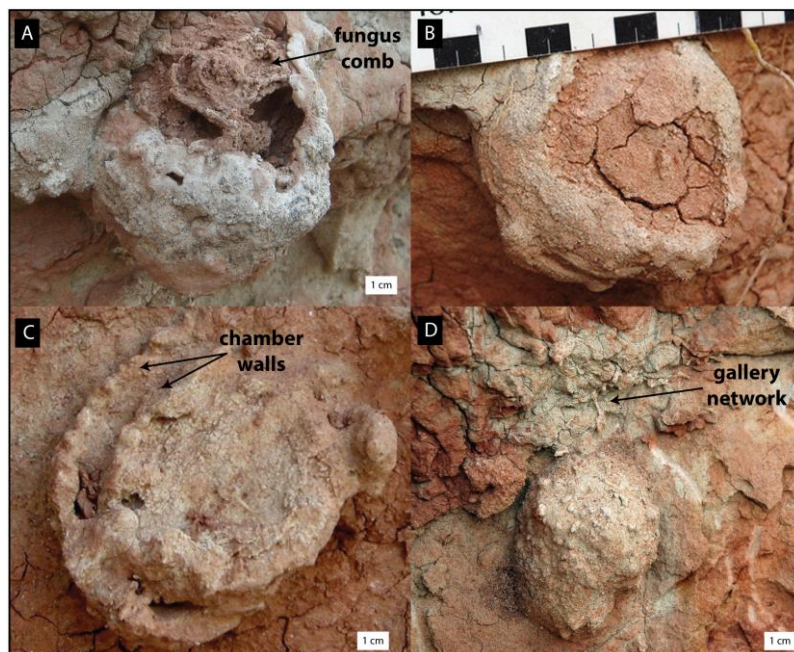


Tipos de interacciones

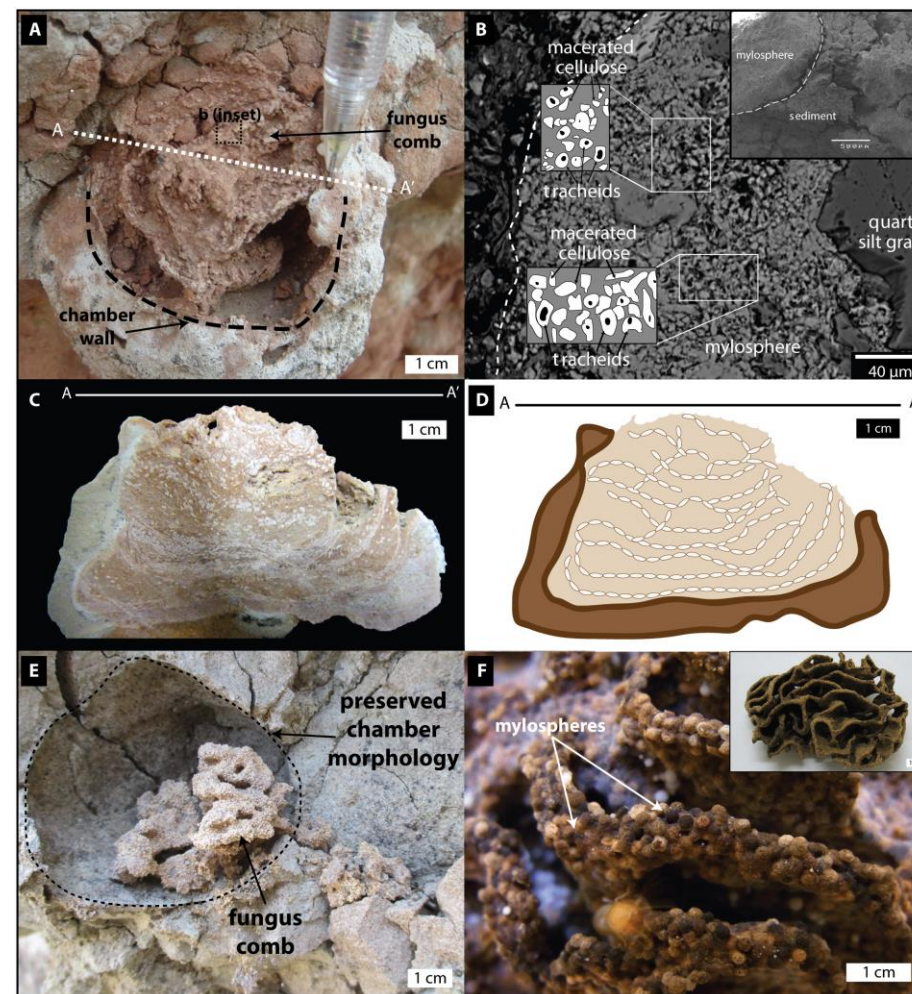
Bióticas. Interespecíficas.

(+)/(+): Mutualismo.

(≈ **Simbiosis** en sentido amplio)



Roberts et al. (2016)





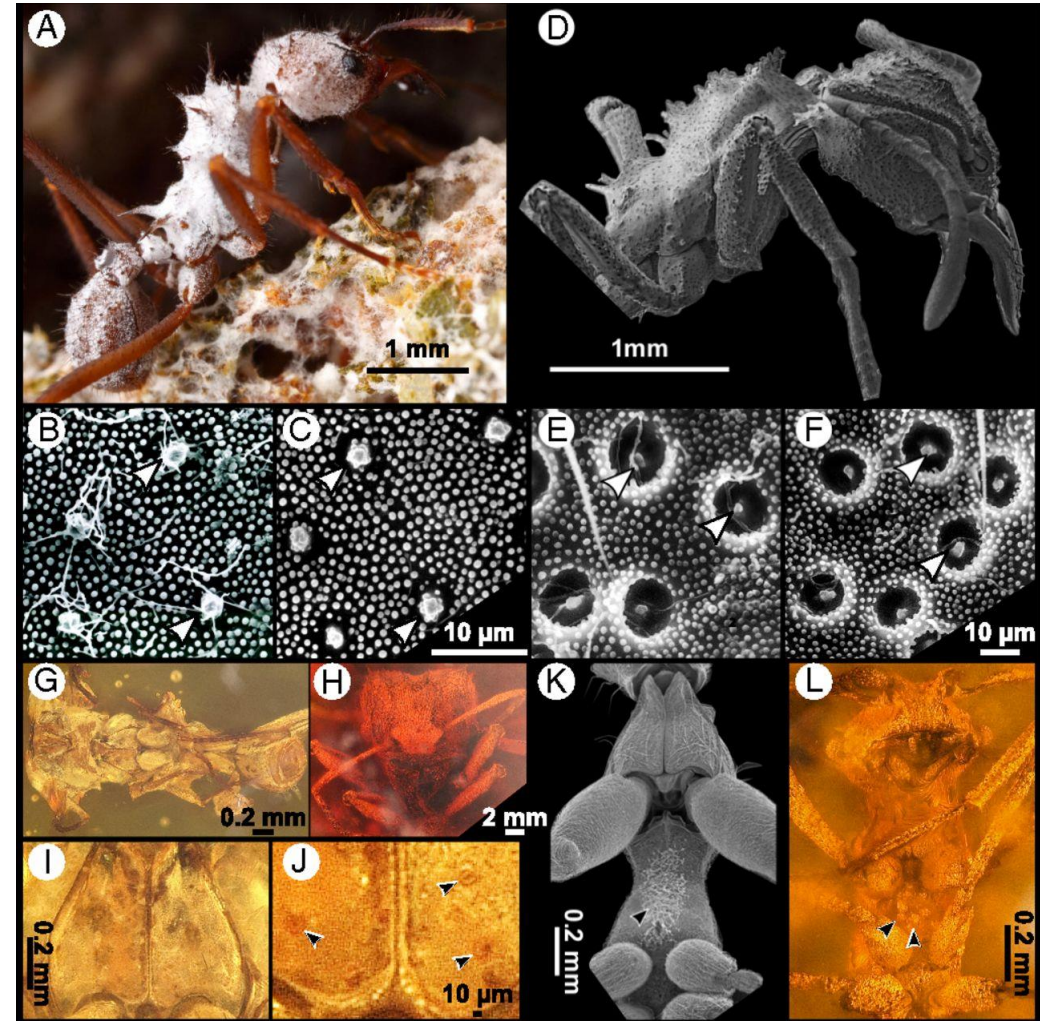
Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.

(+)/(+): Mutualismo.

(≈ **Simbiosis** en sentido amplio)

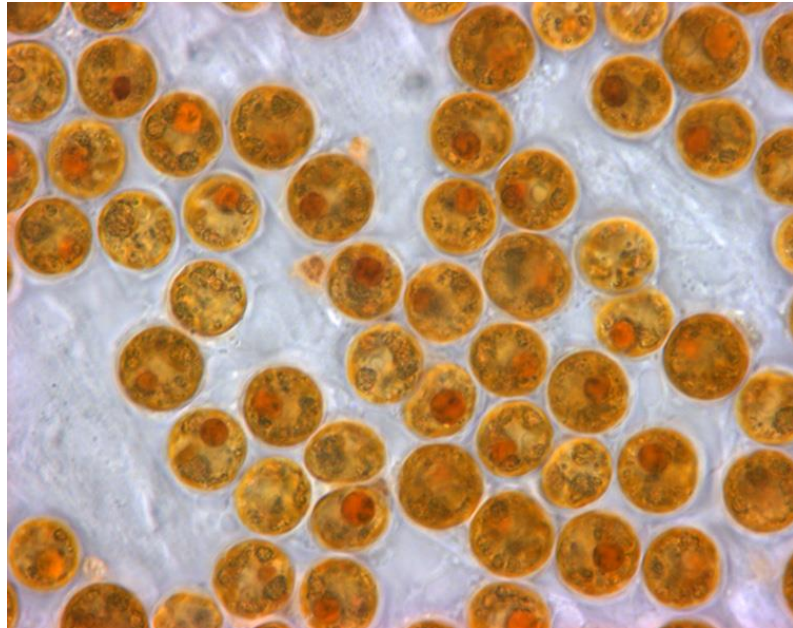
Li et al. (2018)





Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(+)/(+): Simbiosis en sentido estricto.



Crédito imagen: [Creative Commons](#)



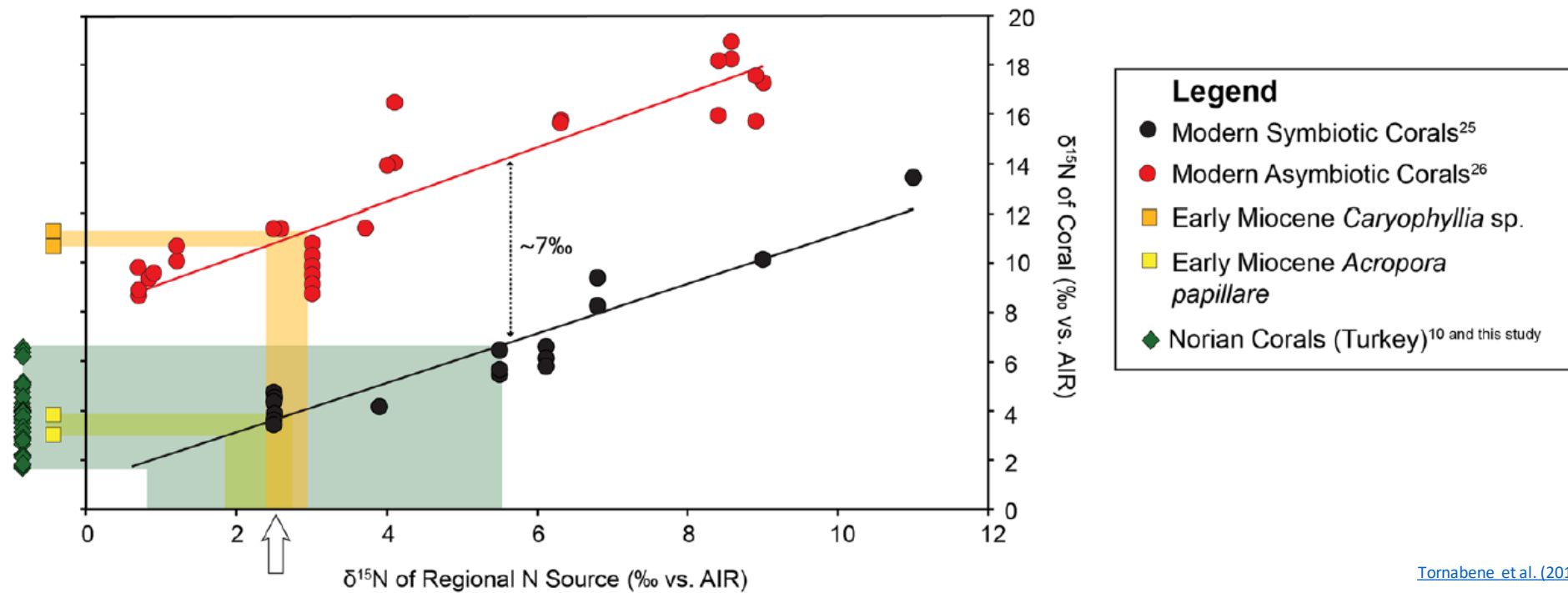
Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.

(+)/(+): Simbiosis en sentido estricto.



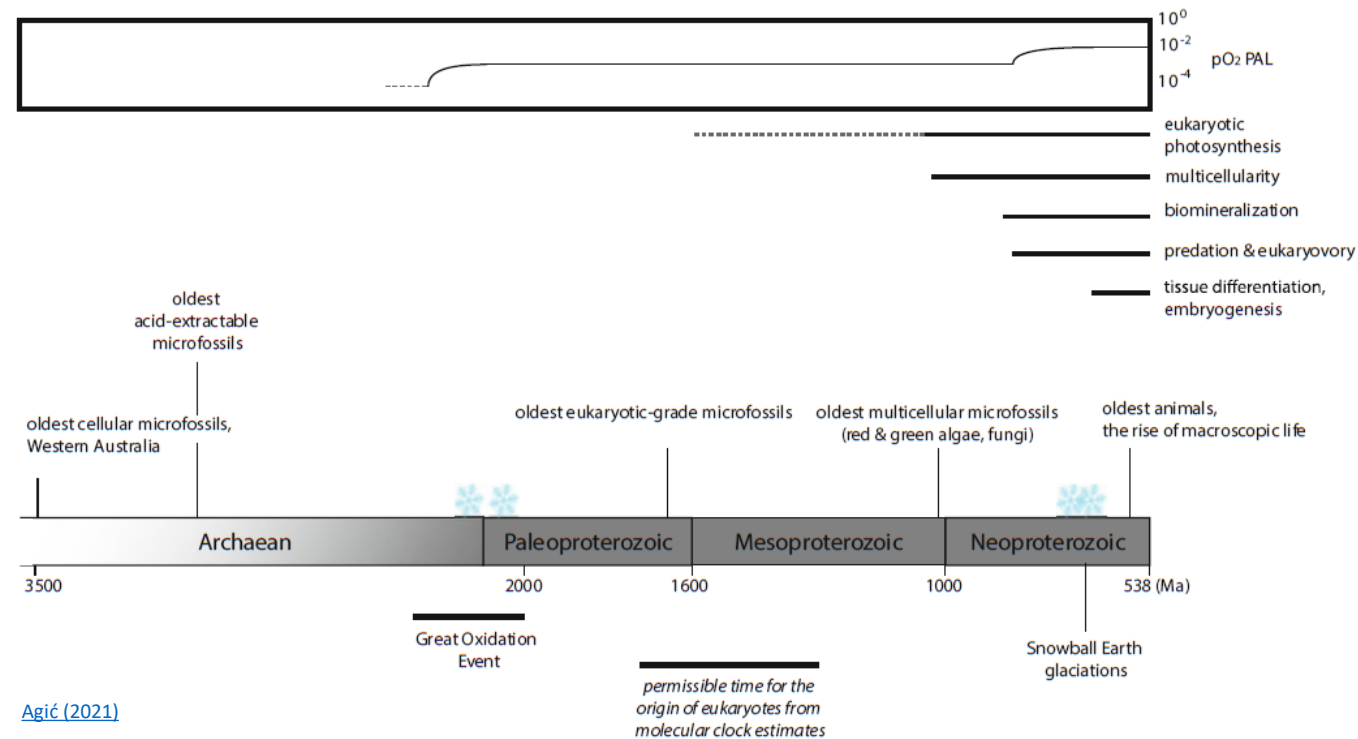
[Tornabene et al. \(2017\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.

(+)/(+): Simbiosis en sentido estricto.

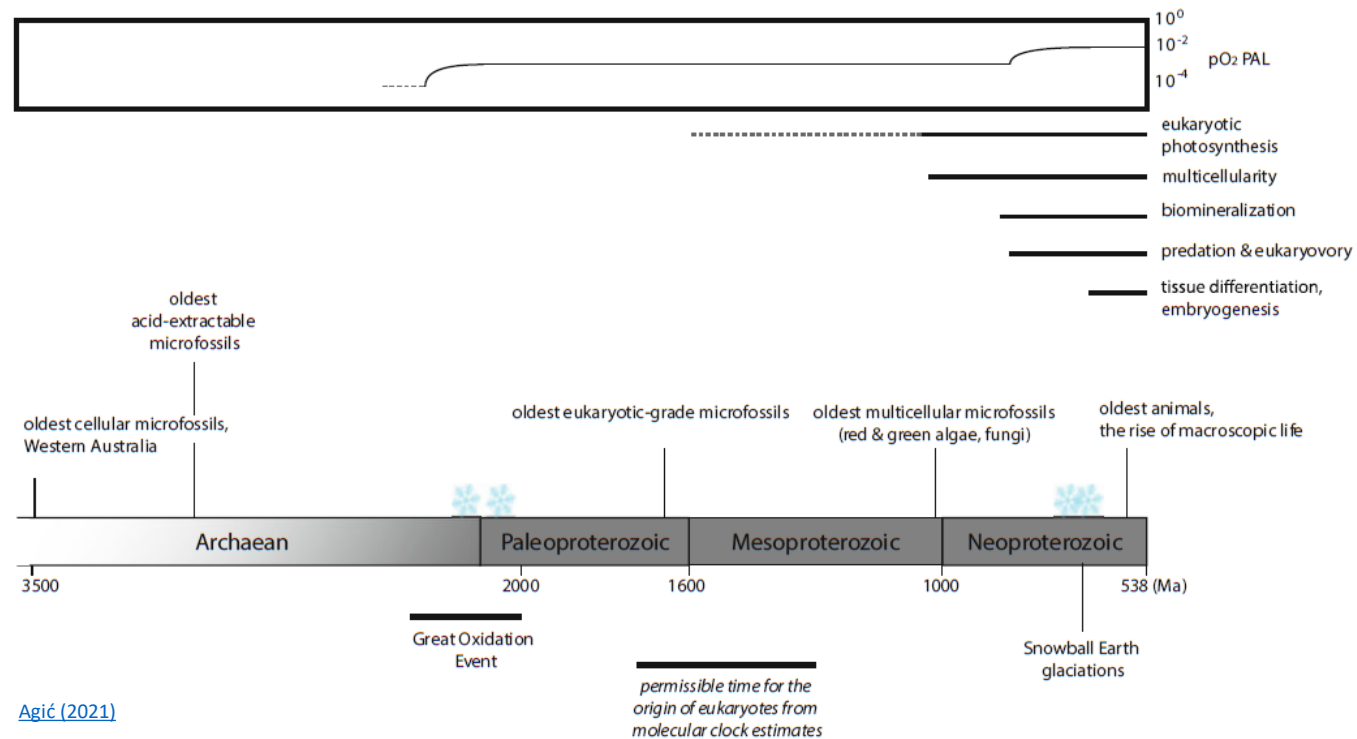




Tipos de interacciones

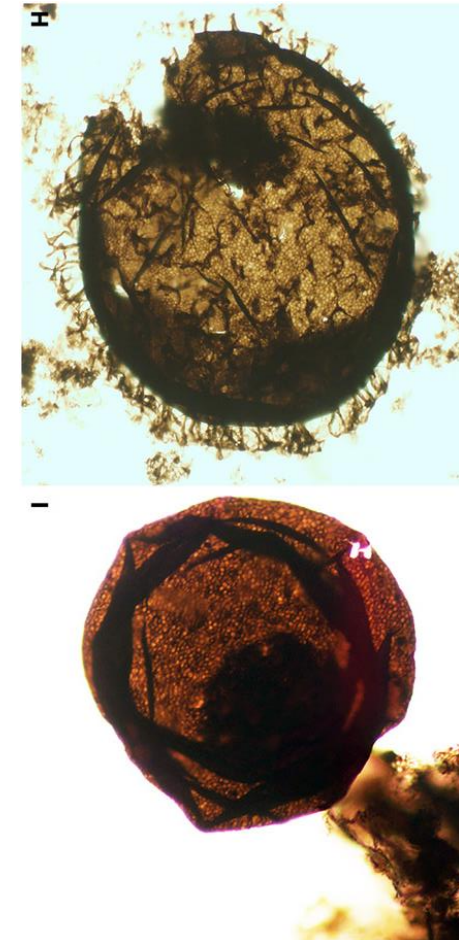
Bióticas. Interespecíficas.

(+)/(+): Simbiosis en sentido estricto.



[Agić \(2021\)](#)

[Carlisle et al. \(2021\)](#)

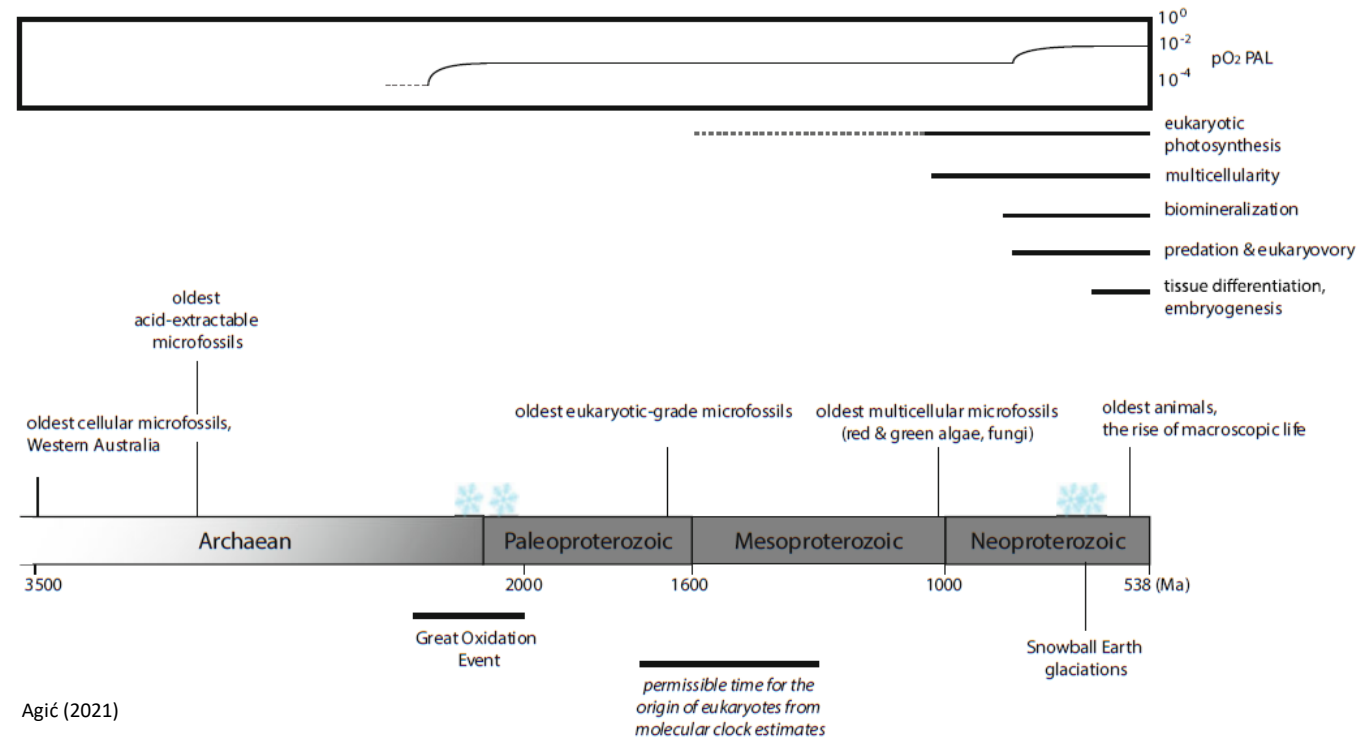




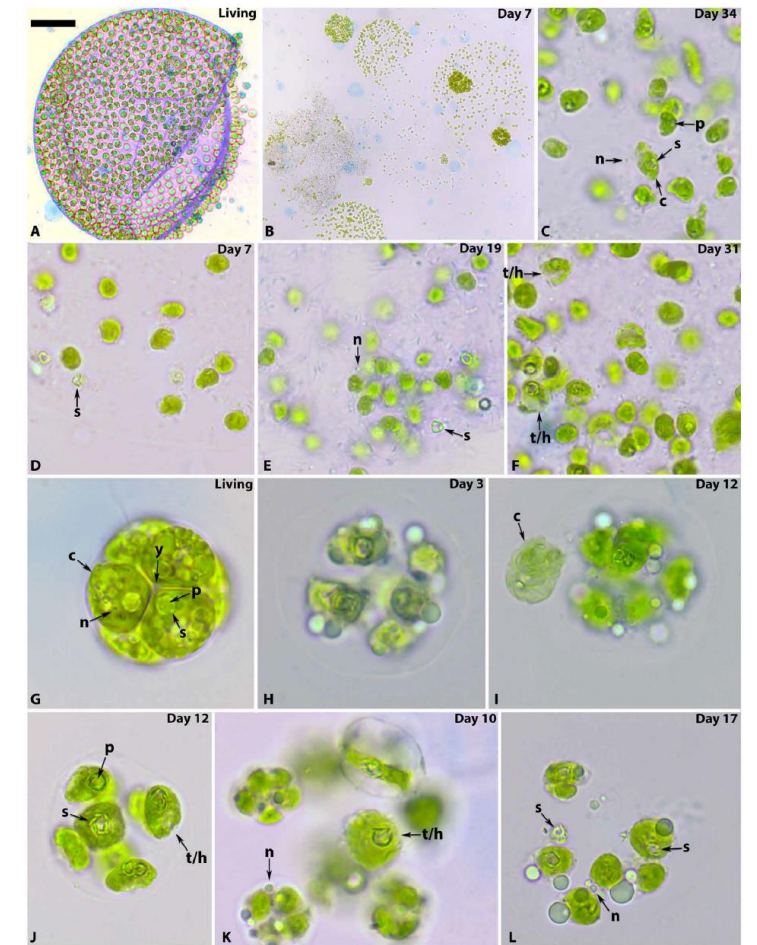
Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.

(+)/(+): Simbiosis en sentido estricto.

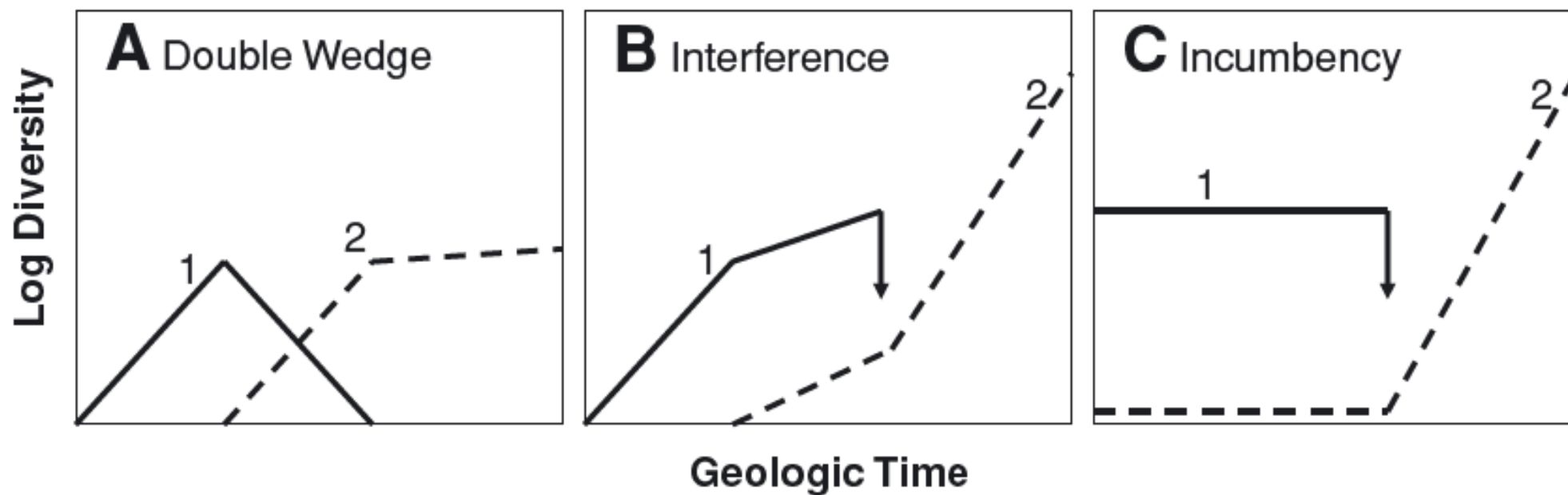


[Carlisle et al. \(2021\)](#)





Interacciones bióticas en el registro fósil.



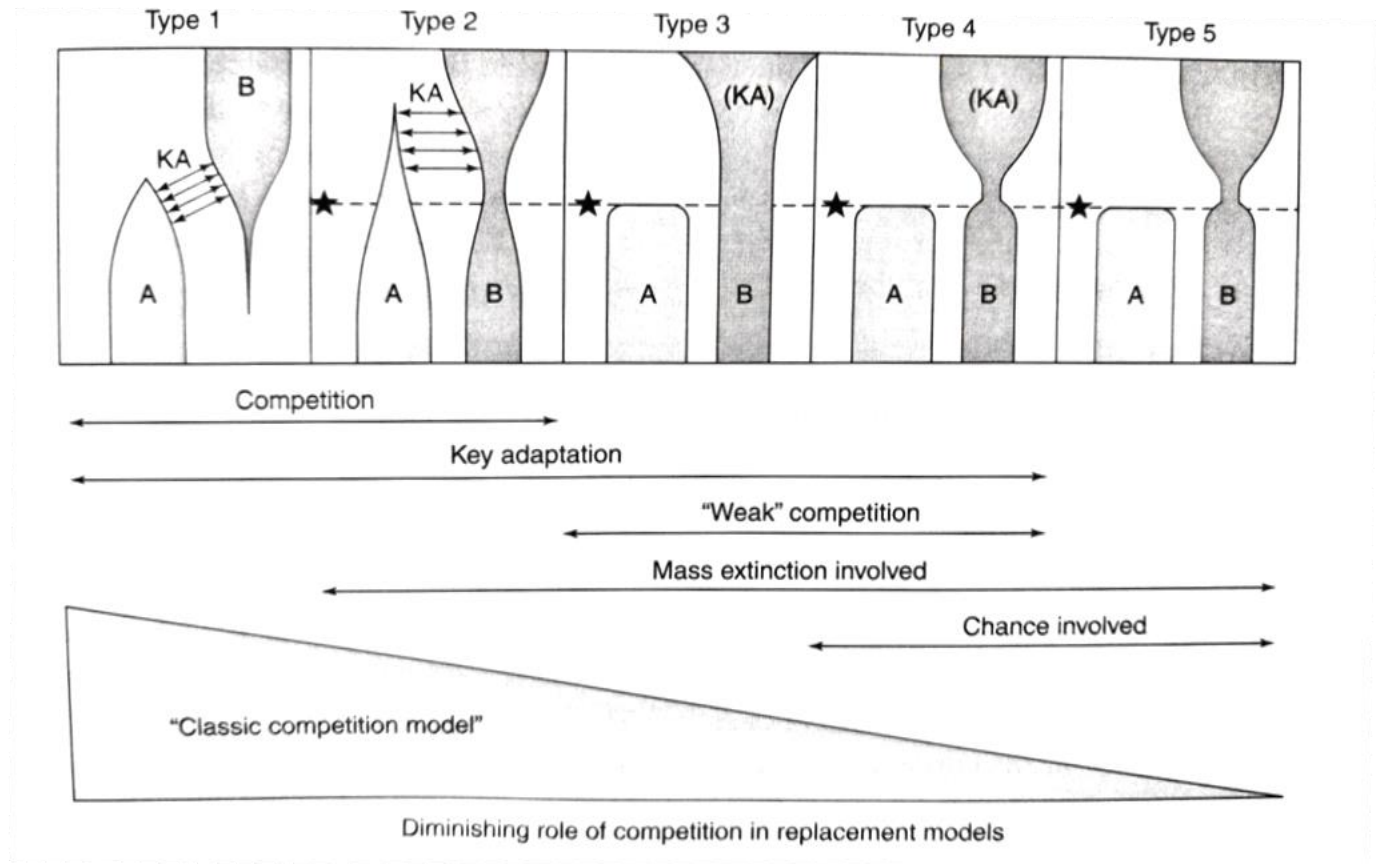
[Jablonski \(2008\)](#)



Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(-)/(-): Competencia.

[Purnell \(2001\)](#)

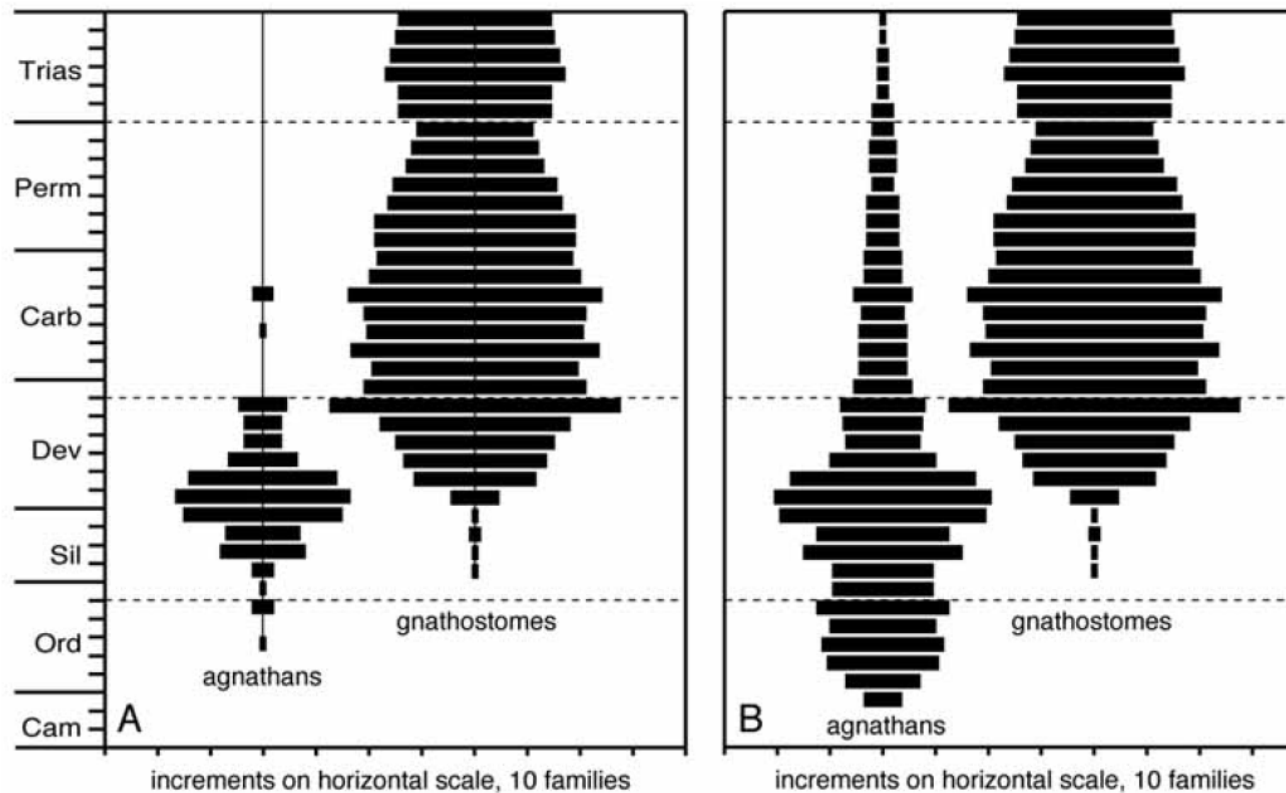




Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(-)/(-): Competencia.

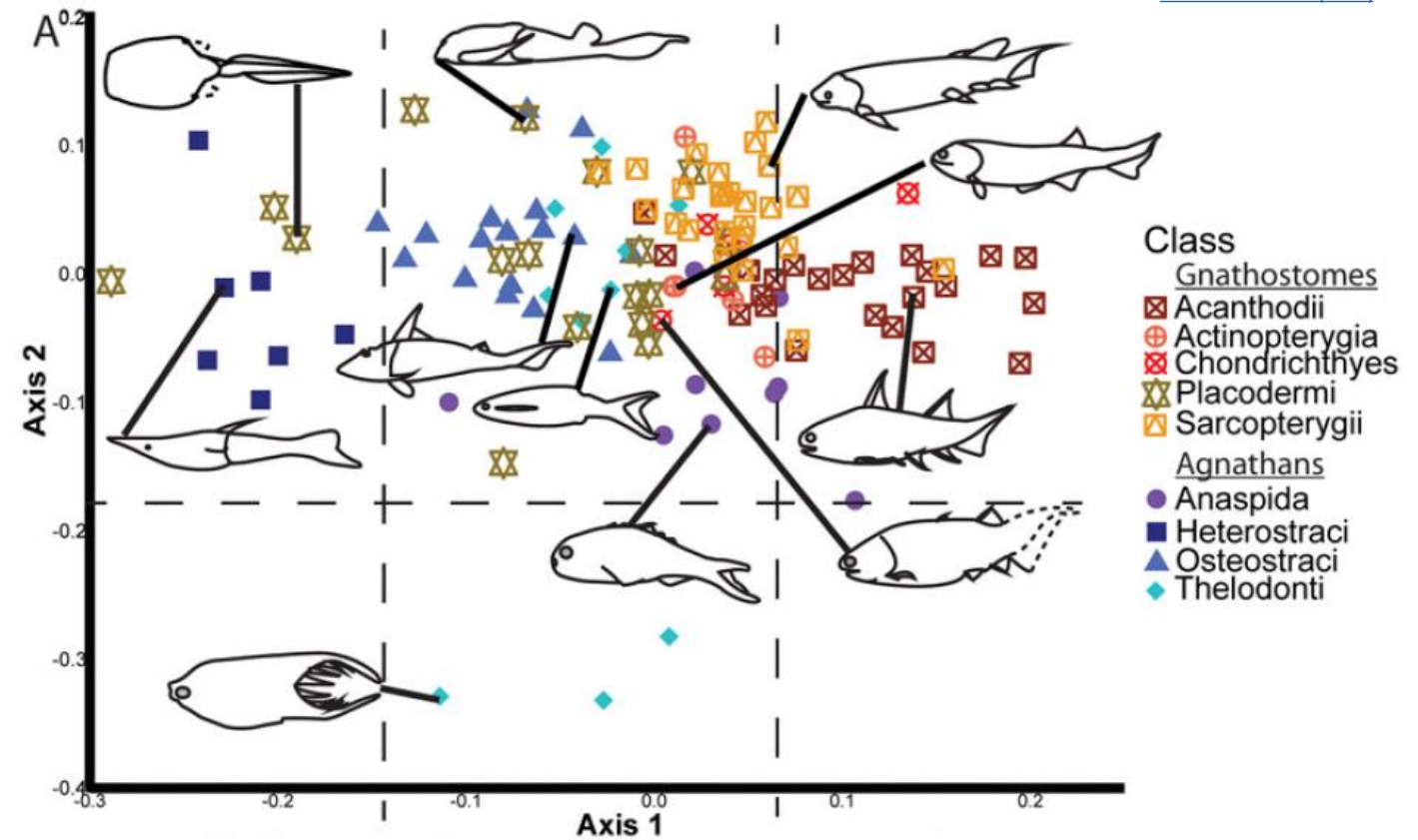
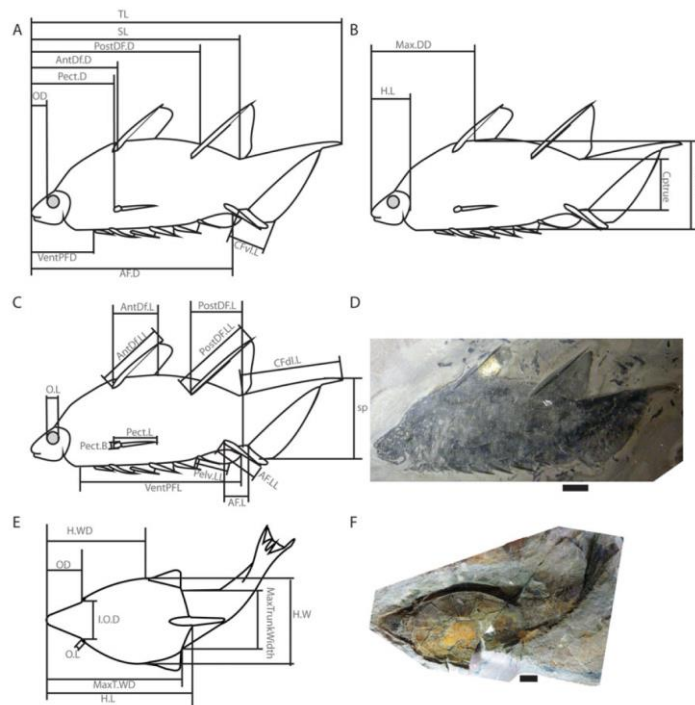
[Purnell \(2001\)](#)





Tipos de interacciones

Bióticas. Interespecíficas.
(-)/(-): Competencia.





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 Paleoecología, paleoclimatología y paleobiogeografía del Máster en Paleontología Aplicada, Curso 2022-2023
Cualquier otro uso requerirá la autorización por escrito del autor.



2. APROXIMACIONES PALEOECOLÓGICAS



2.1. Sedimentología, asociaciones fósiles y tafonomía



La **sedimentología** es la rama de la geología que se encarga de estudiar los procesos de formación, transporte y deposición de material que se acumula como sedimento en ambientes continentales y marinos y que finalmente forman rocas sedimentarias. Trata de interpretar y reconstruir los ambientes sedimentarios del pasado.

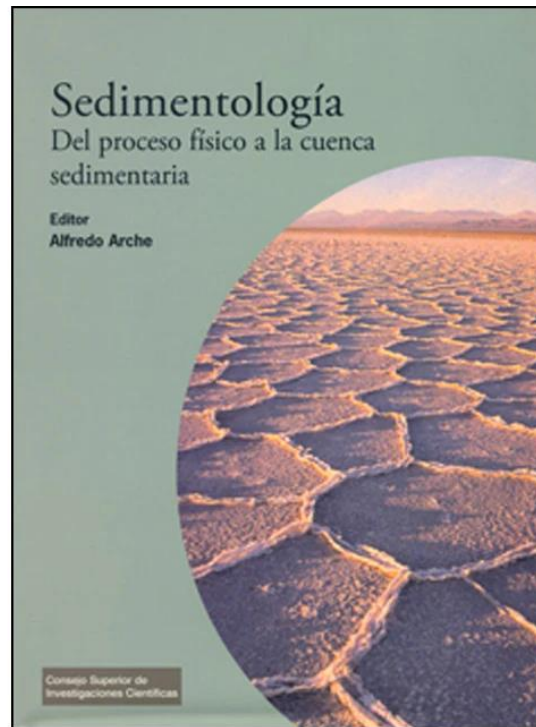


La **sedimentología** es la rama de la geología que se encarga de estudiar los procesos de formación, transporte y deposición de material que se acumula como sedimento en ambientes continentales y marinos y que finalmente forman rocas sedimentarias. Trata de interpretar y reconstruir los ambientes sedimentarios del pasado.

Las **facies** son un conjunto de rocas sedimentarias o metamórficas con características determinadas, ya sean paleontológicas (fósiles) o litológicas (composición mineral, estructuras sedimentarias, geometría, etc.) que ayudan a reconocer los ambientes sedimentarios o metamórficos, respectivamente, en los que se formó la roca.



La **sedimentología** es la rama de la geología que se encarga de estudiar los procesos de formación, transporte y deposición de material que se acumula como sedimento en ambientes continentales y marinos y que finalmente forman rocas sedimentarias. Trata de interpretar y reconstruir los ambientes sedimentarios del pasado.



[Arche \(2010\)](#)



La **sedimentología** es la rama de la geología que se encarga de estudiar los procesos de formación, transporte y deposición de material que se acumula como sedimento en ambientes continentales y marinos y que finalmente forman rocas sedimentarias. Trata de interpretar y reconstruir los ambientes sedimentarios del pasado.

- El **actualismo** (o **uniformismo**) postula que las mismas leyes y procesos naturales que operan en la actualidad siempre han operado en el universo en el pasado y se aplican en todo el universo.
- La ley de **superposición de estratos**: Las capas de sedimento se depositan en una secuencia temporal, en la que las más antiguas se encuentran en posición inferior a las más recientes.





La **sedimentología** es la rama de la geología que se encarga de estudiar los procesos de formación, transporte y deposición de material que se acumula como sedimento en ambientes continentales y marinos y que finalmente forman rocas sedimentarias. Trata de interpretar y reconstruir los ambientes sedimentarios del pasado.

- El **actualismo** (o **uniformismo**) postula que las mismas leyes y procesos naturales que operan en la actualidad siempre han operado en el universo en el pasado y se aplican en todo el universo.
- La ley de **superposición de estratos**: Las capas de sedimento se depositan en una secuencia temporal, en la que las más antiguas se encuentran en posición inferior a las más recientes.





La **sedimentología** es la rama de la geología que se encarga de estudiar los procesos de formación, transporte y deposición de material que se acumula como sedimento en ambientes continentales y marinos y que finalmente forman rocas sedimentarias. Trata de interpretar y reconstruir los ambientes sedimentarios del pasado.

- El **principio de horizontalidad original** establece que las capas de sedimentos se depositan originalmente de forma horizontal bajo la acción de la gravedad.
- El **principio de continuidad lateral** establece que las capas de sedimento inicialmente se extienden lateralmente en todas las direcciones. Como resultado, se puede suponer que las rocas que son similares en otros aspectos, pero que ahora están separadas por un valle u otra característica de erosión, son originalmente continuas.

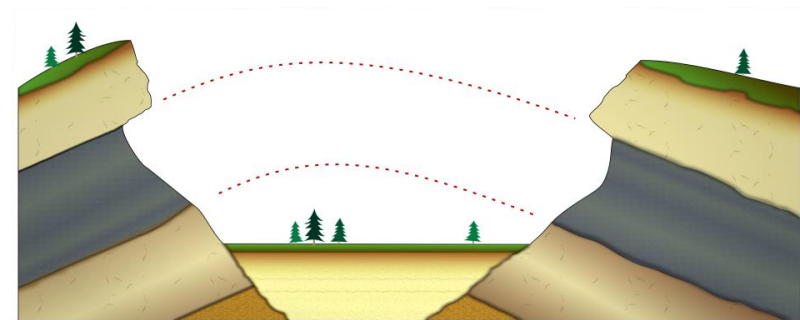


Crédito imagen: [Creative Commons](#)



La **sedimentología** es la rama de la geología que se encarga de estudiar los procesos de formación, transporte y deposición de material que se acumula como sedimento en ambientes continentales y marinos y que finalmente forman rocas sedimentarias. Trata de interpretar y reconstruir los ambientes sedimentarios del pasado.

- El **principio de horizontalidad original** establece que las capas de sedimentos se depositan originalmente de forma horizontal bajo la acción de la gravedad.
- El **principio de continuidad lateral** establece que las capas de sedimento inicialmente se extienden lateralmente en todas las direcciones. Como resultado, se puede suponer que las rocas que son similares en otros aspectos, pero que ahora están separadas por un valle u otra característica de erosión, eran originalmente continuas.

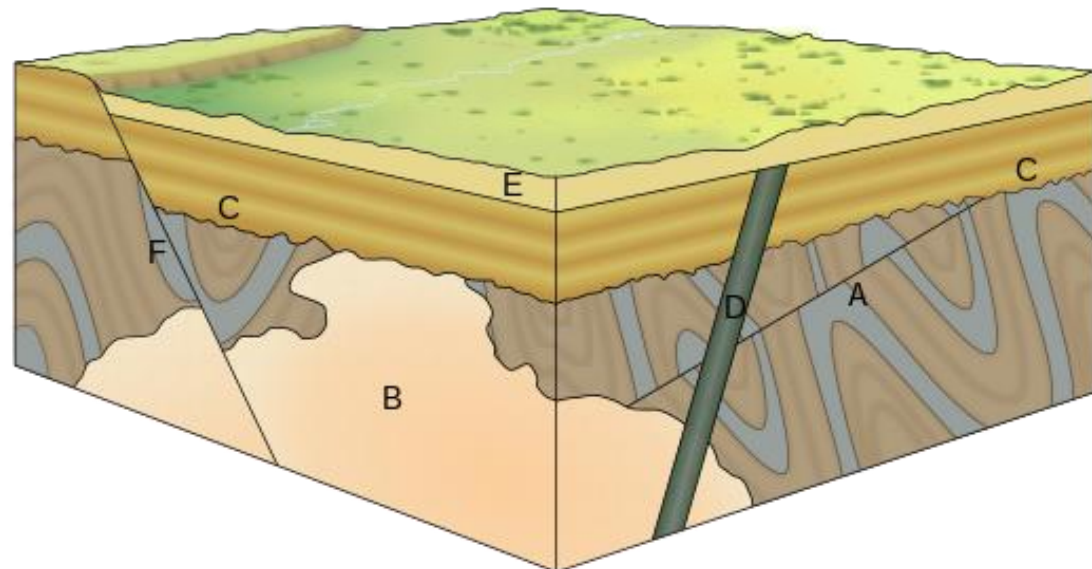




La **sedimentología** es la rama de la geología que se encarga de estudiar los procesos de formación, transporte y deposición de material que se acumula como sedimento en ambientes continentales y marinos y que finalmente forman rocas sedimentarias. Trata de interpretar y reconstruir los ambientes sedimentarios del pasado.

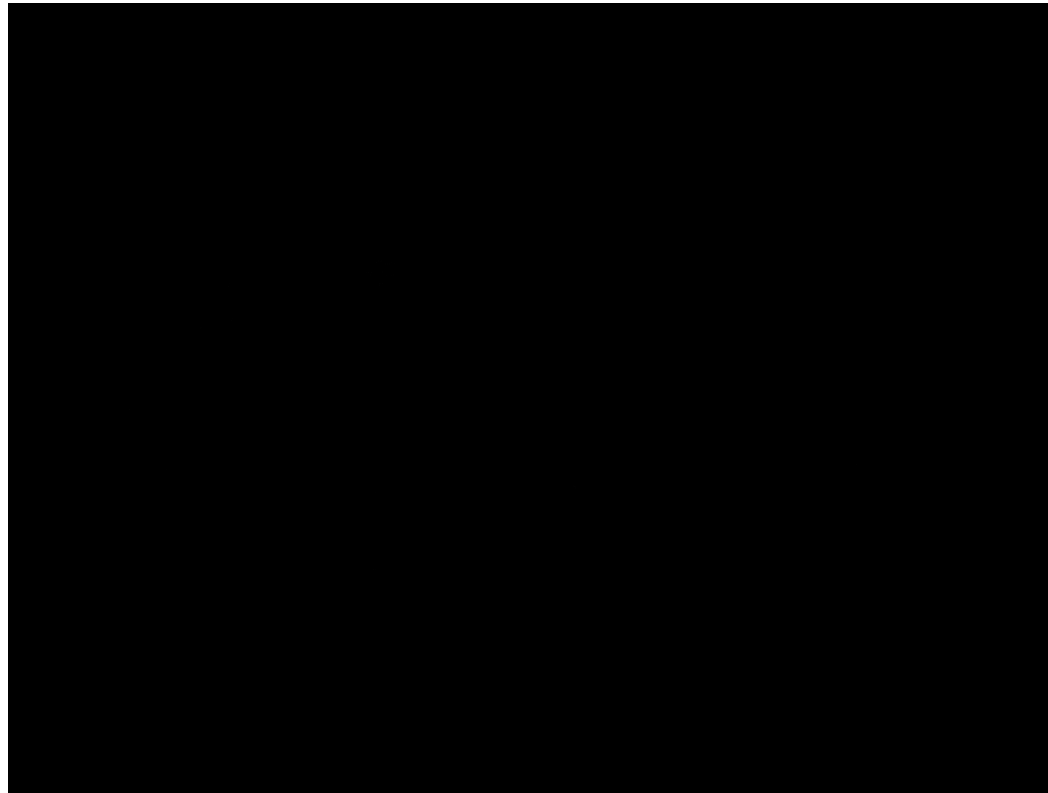
- El principio de **relación transversal** establece que el elemento geológico que corta a otro es el más joven de los dos.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





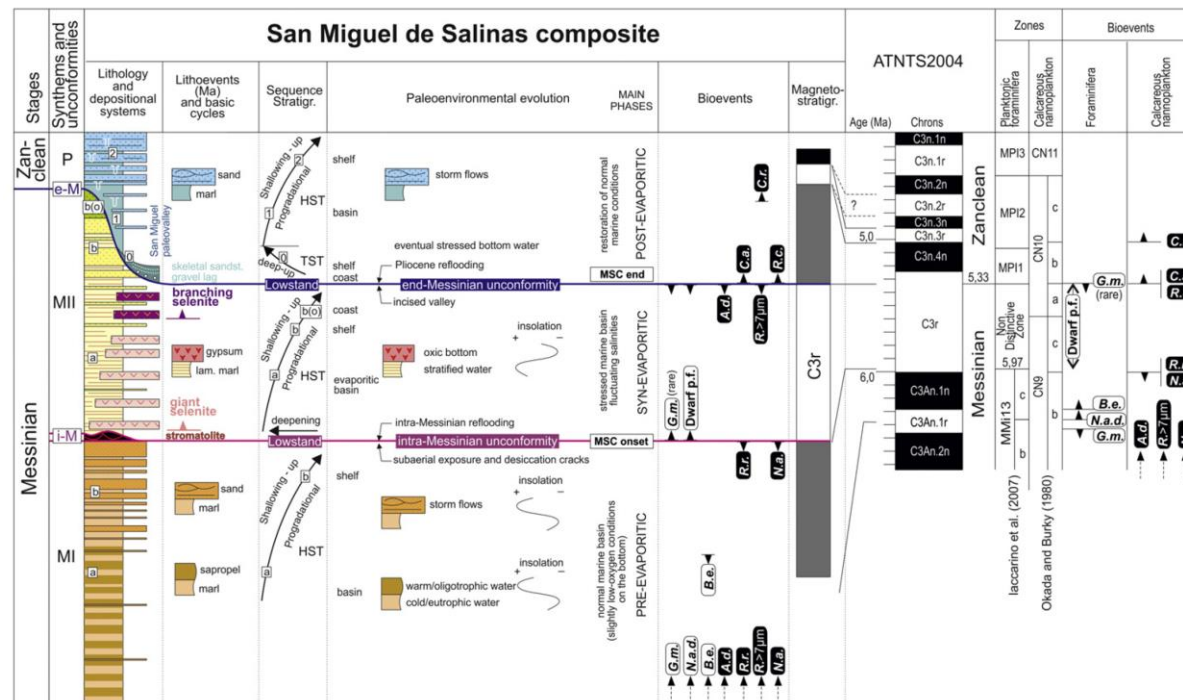
La **sedimentología** es la rama de la geología que se encarga de estudiar los procesos de formación, transporte y deposición de material que se acumula como sedimento en ambientes continentales y marinos y que finalmente forman rocas sedimentarias. Trata de interpretar y reconstruir los ambientes sedimentarios del pasado.



Crédito video: [Creative Commons](#)



La **sedimentología** es la rama de la geología que se encarga de estudiar los procesos de formación, transporte y deposición de material que se acumula como sedimento en ambientes continentales y marinos y que finalmente forman rocas sedimentarias. Trata de interpretar y reconstruir los ambientes sedimentarios del pasado.



Corbí et al. (2016)



Las **asociaciones fósiles** son el conjunto de fósiles que se encuentran en un estrato dado.

Importantes en datación relativa:

El **principio de sucesión faunística** se utiliza en bioestratigrafía para determinar cada unidad bioestratigráfica o biozona. La unidad bioestratigráfica es una sección de estratos geológicos que se define en base a taxones fósiles característicos o asociaciones de fósiles.



Crédito imagen: [© Encyclopedia Britanica](#)



Las **asociaciones fósiles** son el conjunto de fósiles que se encuentran en un estrato dado.

Importantes en paleoecología:



Las **asociaciones fósiles** son el conjunto de fósiles que se encuentran en un estrato dado.

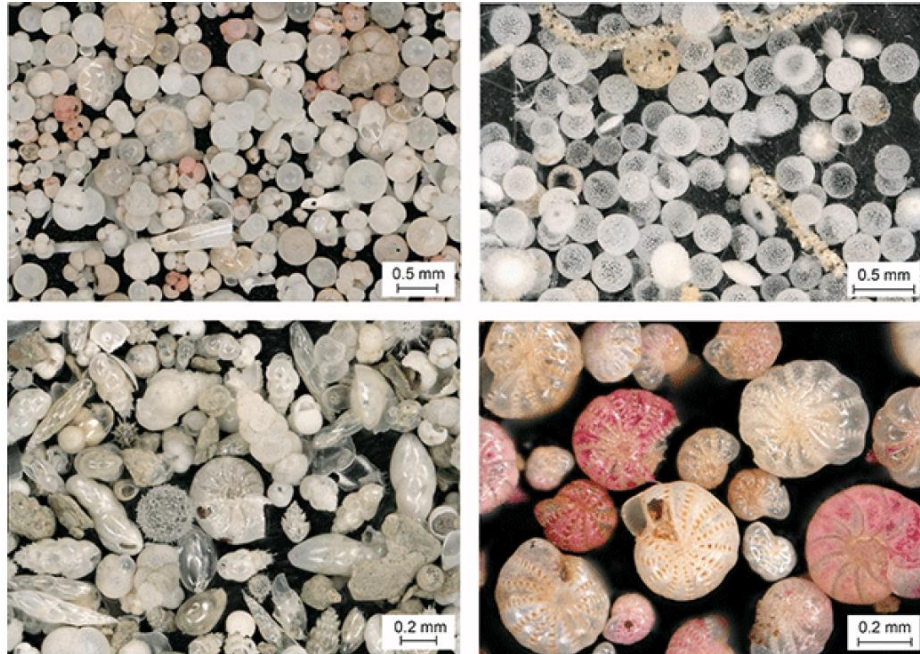
Importantes en paleoecología:

- Asociaciones en medios marinos (e.g., foraminíferos).
- Asociaciones en medios continentales (e.g., palinomorfos).



Las **asociaciones fósiles** son el conjunto de fósiles que se encuentran en un estrato dado.

Importantes en paleoecología:

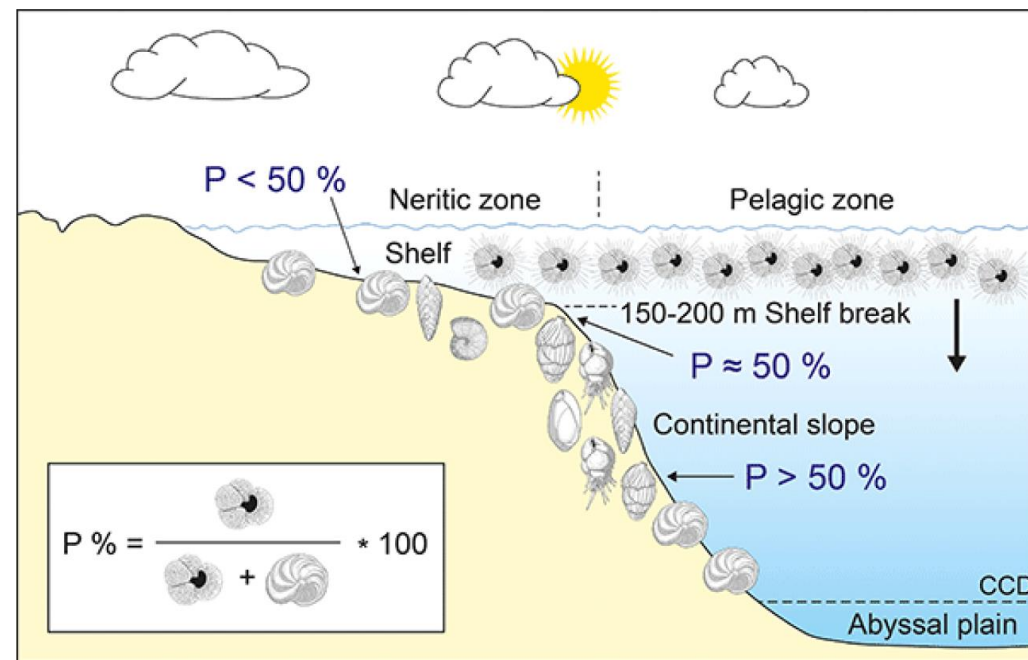


[Schmiedl \(2019\)](#)



Las **asociaciones fósiles** son el conjunto de fósiles que se encuentran en un estrato dado.

Importantes en paleoecología:

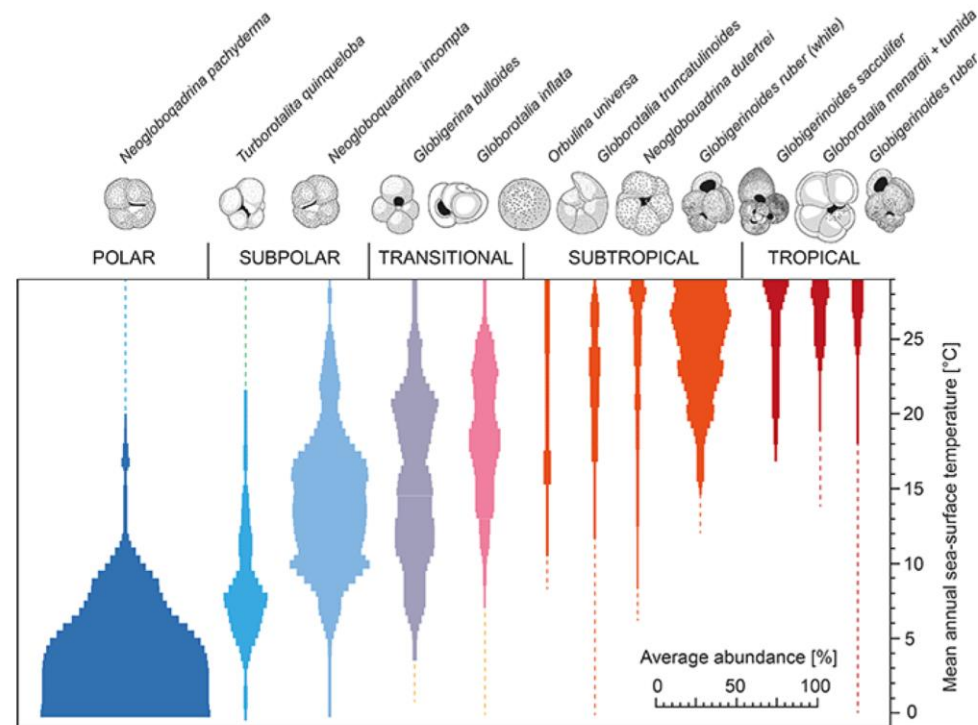


[Schmiedl \(2019\)](#)



Las **asociaciones fósiles** son el conjunto de fósiles que se encuentran en un estrato dado.

Importantes en paleoecología:

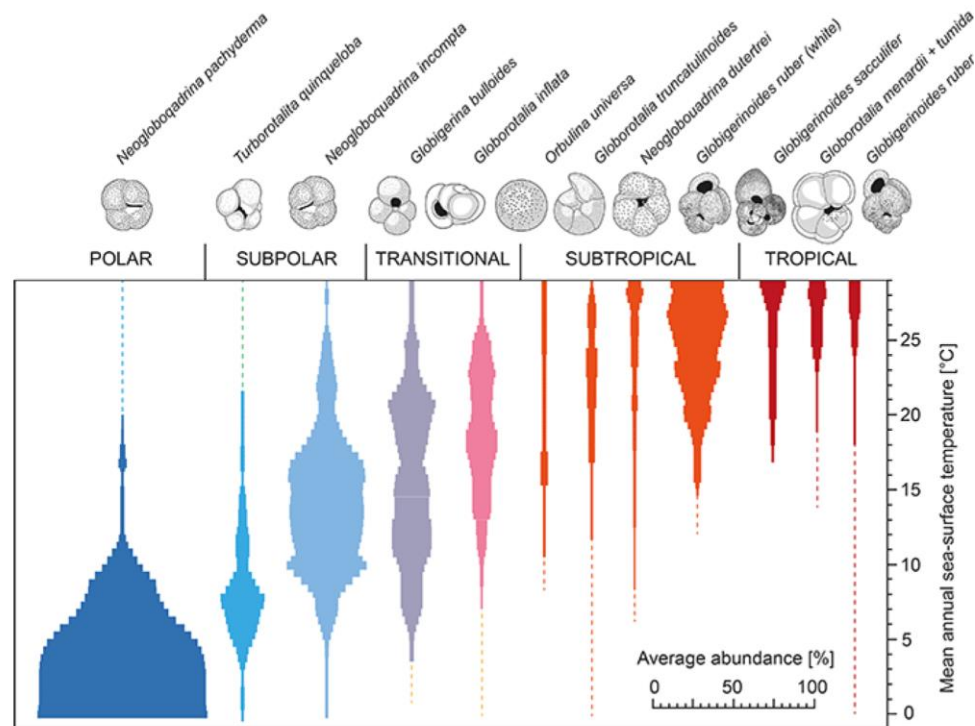


[Schmiedl \(2019\)](#)

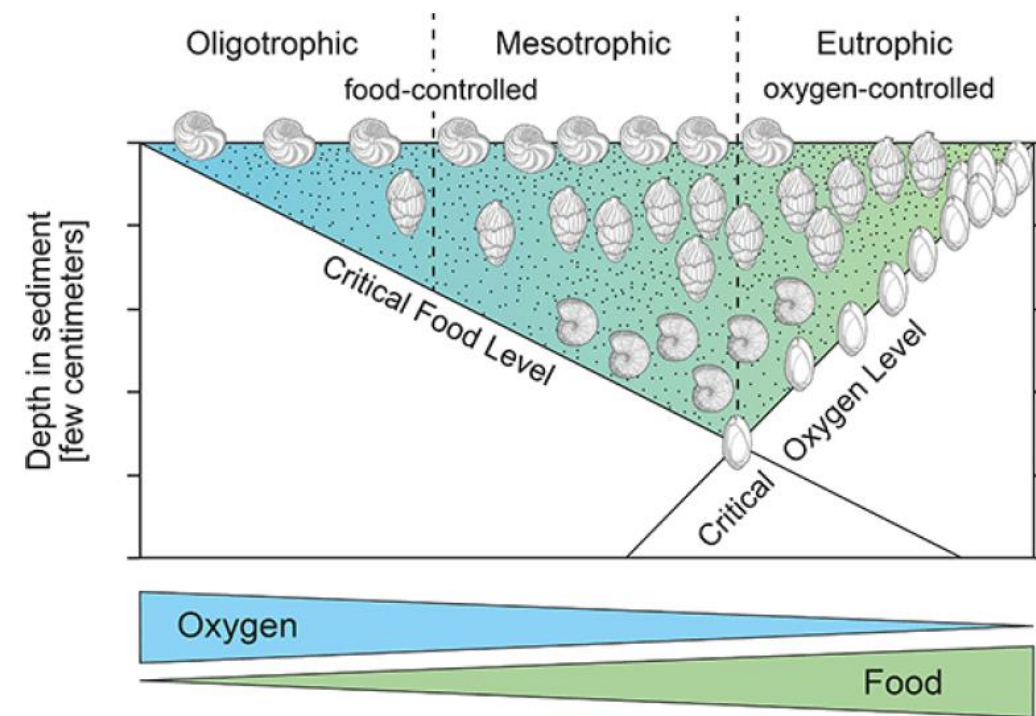


Las **asociaciones fósiles** son el conjunto de fósiles que se encuentran en un estrato dado.

Importantes en paleoecología:



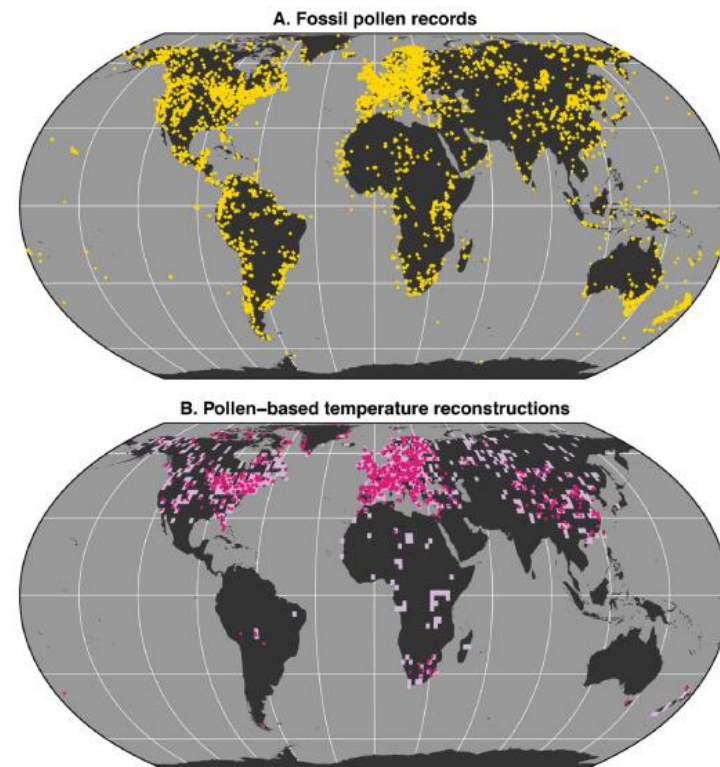
[Schmiedl \(2019\)](#)





Las **asociaciones fósiles** son el conjunto de fósiles que se encuentran en un estrato dado.

Importantes en paleoecología:

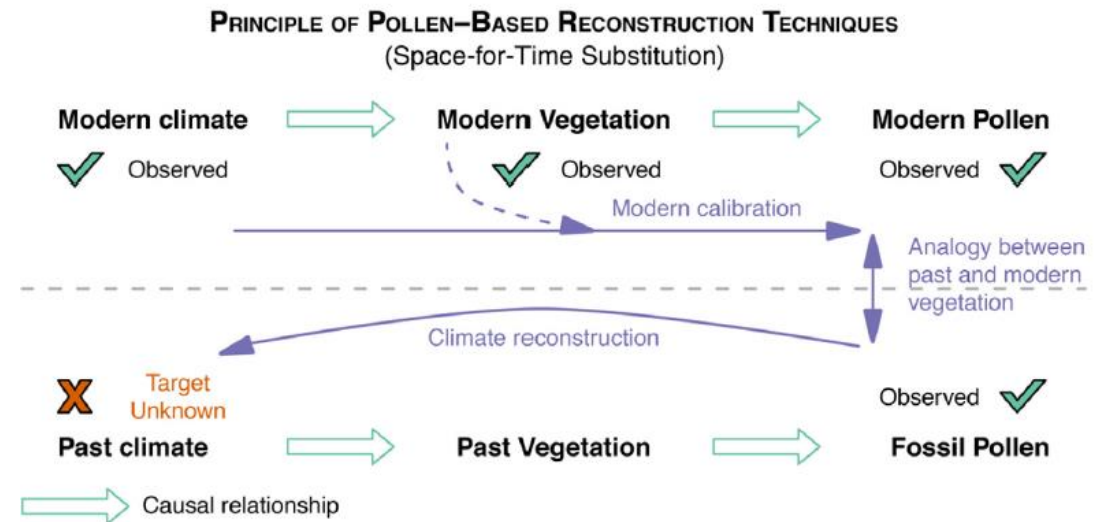
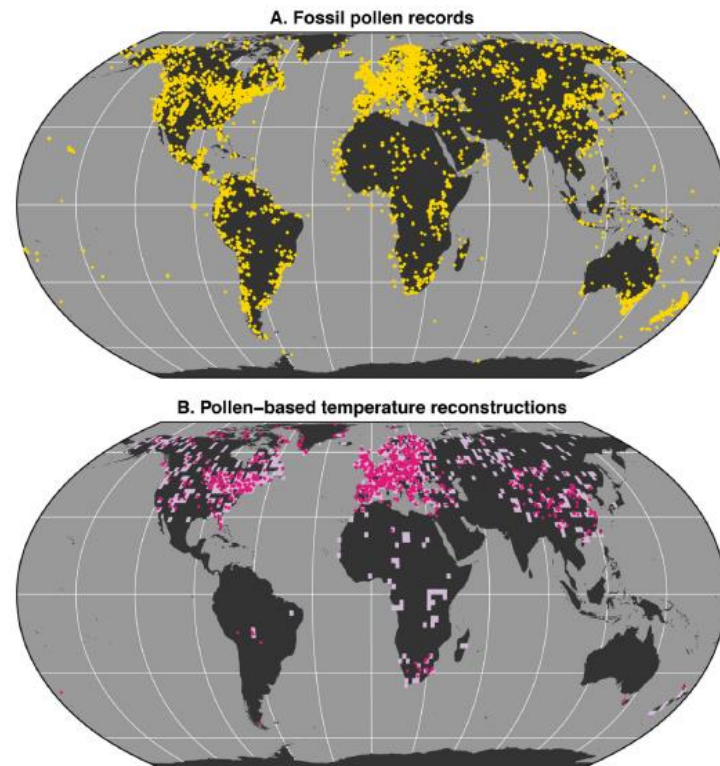


[Chevalier et al. \(2020\)](#)



Las **asociaciones fósiles** son el conjunto de fósiles que se encuentran en un estrato dado.

Importantes en paleoecología:

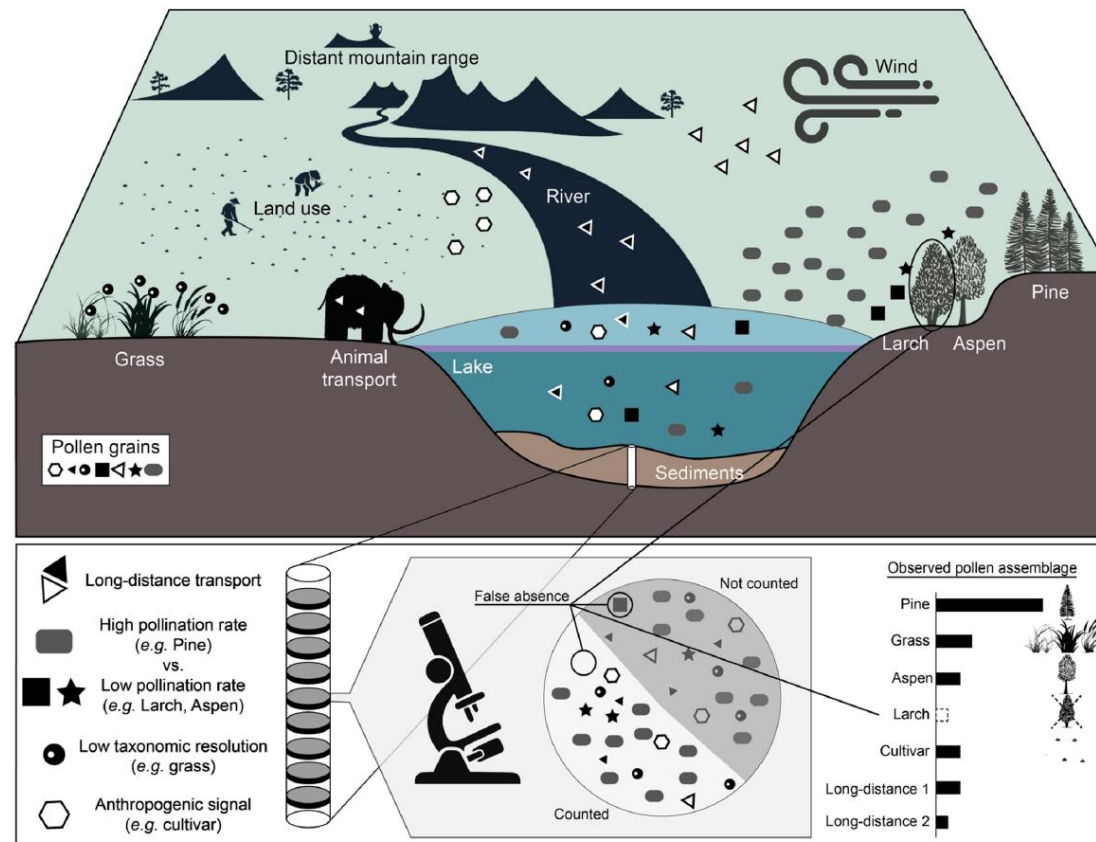
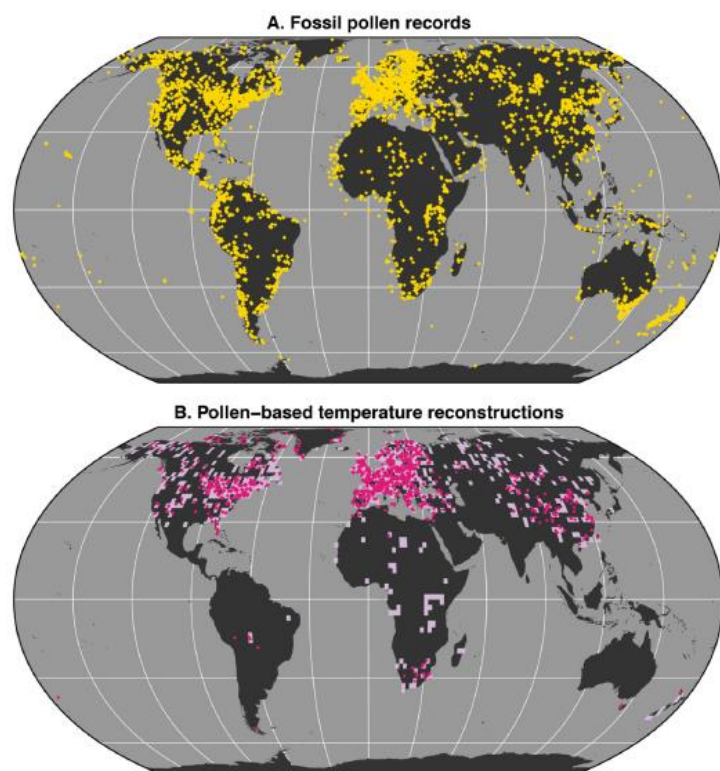


[Chevalier et al. \(2020\)](#)



Las **asociaciones fósiles** son el conjunto de fósiles que se encuentran en un estrato dado.

Importantes en paleoecología:



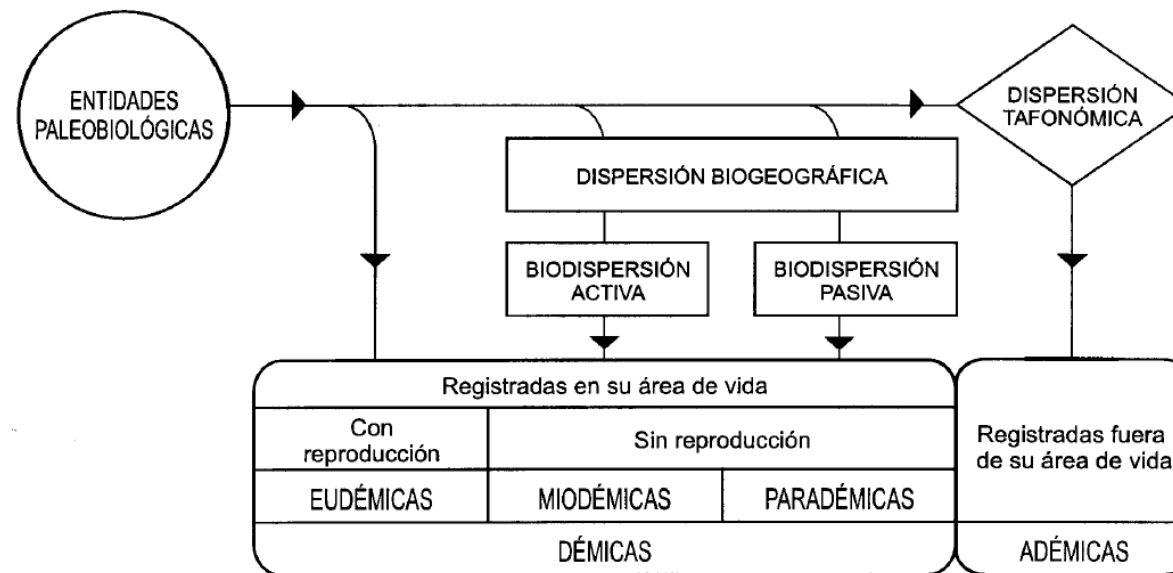


La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.



La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

- Información sobre la **naturaleza de las asociaciones fósiles**.



[Fernández López \(2000\)](#)



La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

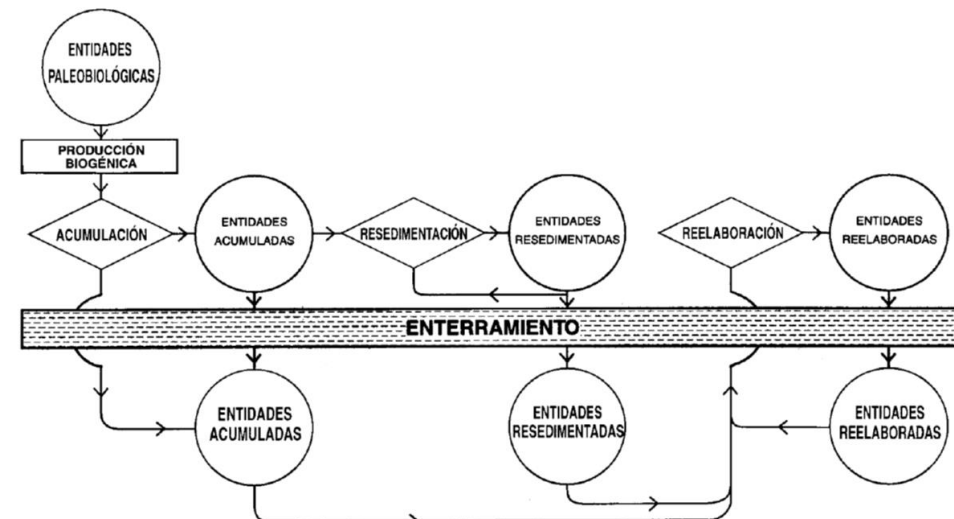
La **acumulación** es el proceso de incorporación a la litosfera de nuevos elementos tafonómicos biogénicamente producidos.

Remoción tafonómica

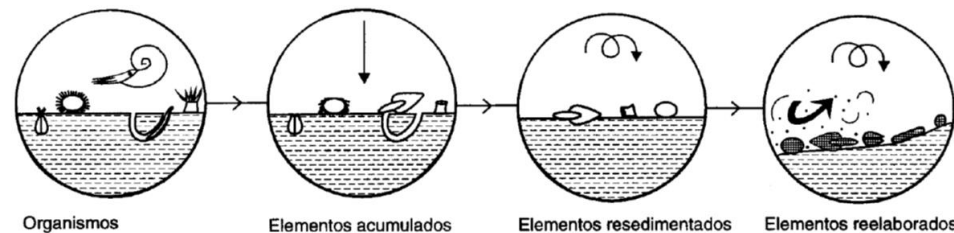
La **resedimentación** es el desplazamiento, antes de ser enterrados y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas previamente acumulados.

La **reelaboración** es el desenterramiento, desplazamiento y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas.

La **acumulación** es un proceso único e irrepetible, pero la **resedimentación** y la **reelaboración** pueden ser procesos iterativos.



EJEMPLOS:



[Fernández López \(2000\)](#)



La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

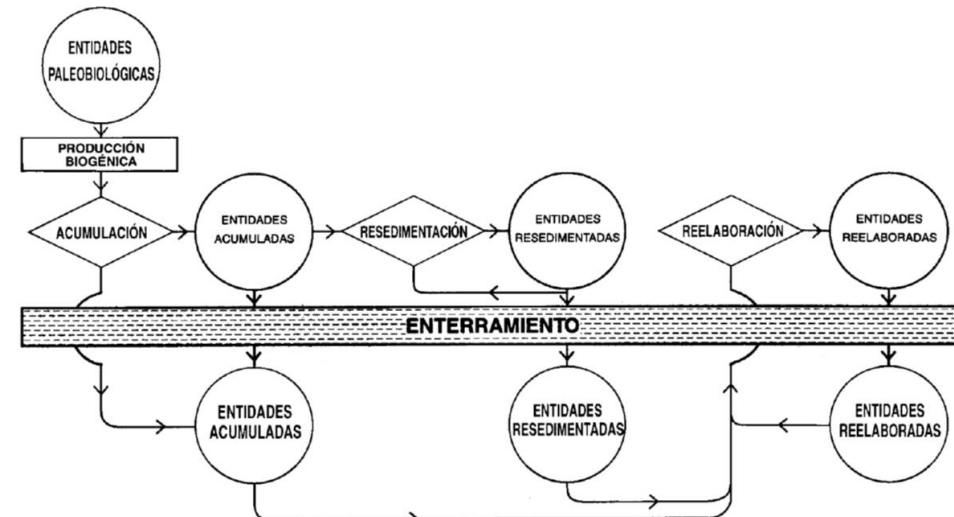
La **acumulación** es el proceso de incorporación a la litosfera de nuevos elementos tafonómicos biogénicamente producidos.

Remoción tafonómica

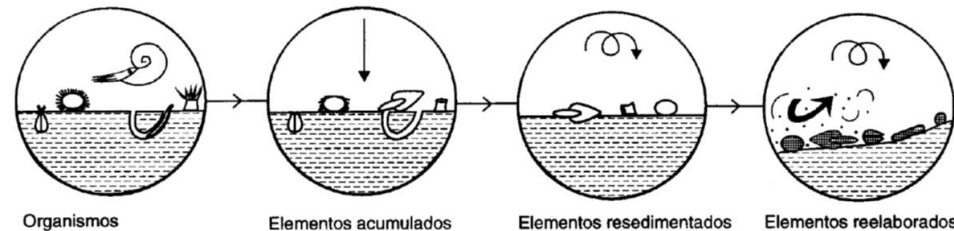
La **resedimentación** es el desplazamiento, antes de ser enterrados y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas previamente acumulados.

La **reelaboración** es el desenterramiento, desplazamiento y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas.

La **acumulación** es un proceso único e irrepetible, pero la **resedimentación** y la **reelaboración** pueden ser procesos iterativos.



EJEMPLOS:



[Fernández López \(2000\)](#)



La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

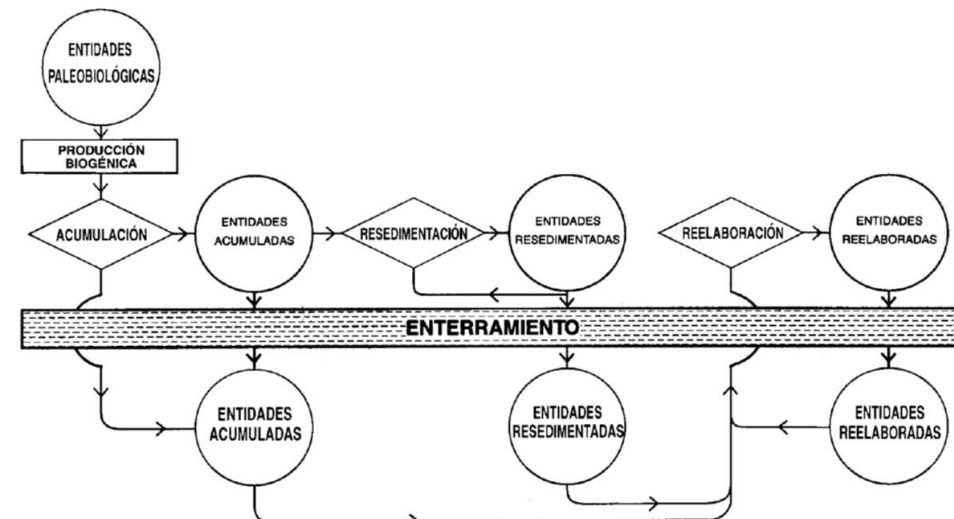
La **acumulación** es el proceso de incorporación a la litosfera de nuevos elementos tafonómicos biogénicamente producidos.

Remoción tafonómica

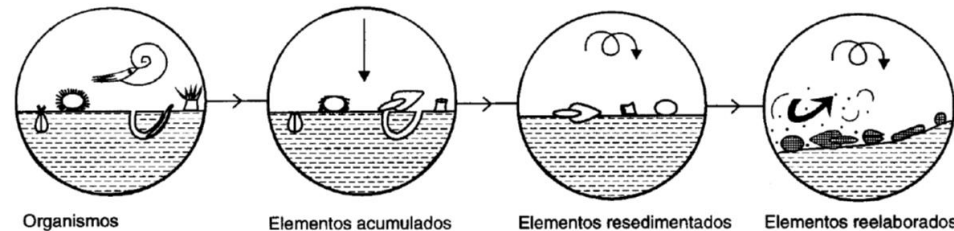
La **resedimentación** es el desplazamiento, antes de ser enterrados y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas previamente acumulados.

La **reelaboración** es el desenterramiento, desplazamiento y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas.

La **acumulación** es un proceso único e irrepetible, pero la **resedimentación** y la **reelaboración** pueden ser procesos iterativos.



EJEMPLOS:



[Fernández López \(2000\)](#)



La **tafonía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

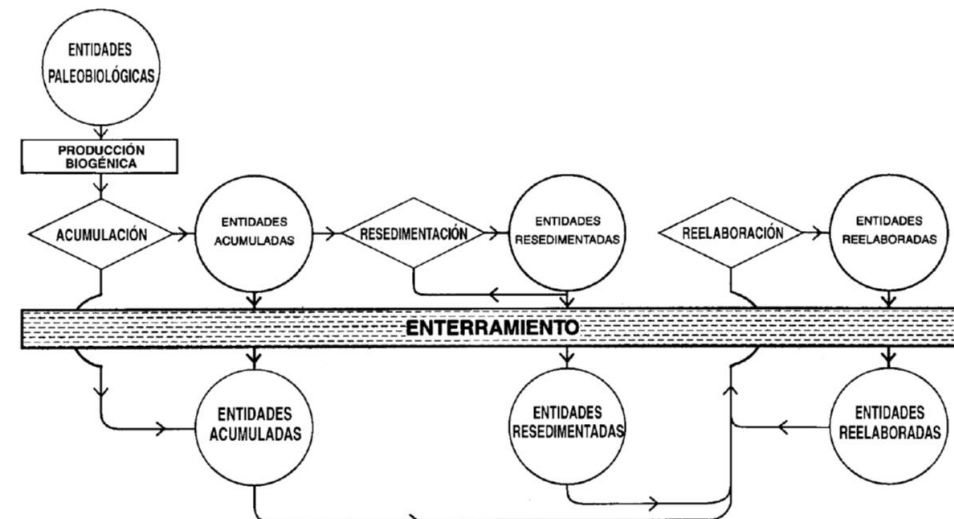
La **acumulación** es el proceso de incorporación a la litosfera de nuevos elementos tafonómicos biogénicamente producidos.

Remoción tafonómica

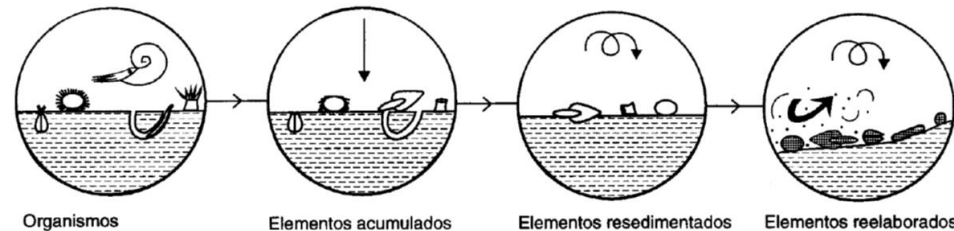
La **resedimentación** es el desplazamiento, antes de ser enterrados y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas previamente acumulados.

La **reelaboración** es el desenterramiento, desplazamiento y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas.

La acumulación es un proceso único e irrepetible, pero la resedimentación y la reelaboración pueden ser procesos iterativos.



EJEMPLOS:



[Fernández López \(2000\)](#)



La **tafononía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

Criterios para interpretar el carácter autóctono de los fósiles y carácter démico de las correspondientes entidades paleobiológicas productoras:

- Congruencia entre la posición de producción y la posición de vida.
- Distribución de frecuencias de tamaño sin evidencias de selección.
- Valores altos en la proporción de elementos esqueléticos pares.
- Coexistencia de restos y señales de actividad biológica.
- Incompatibilidad ecológica entre los componentes de una misma asociación.
- Incompatibilidad paleoambiental entre los fósiles y la roca que los contiene.

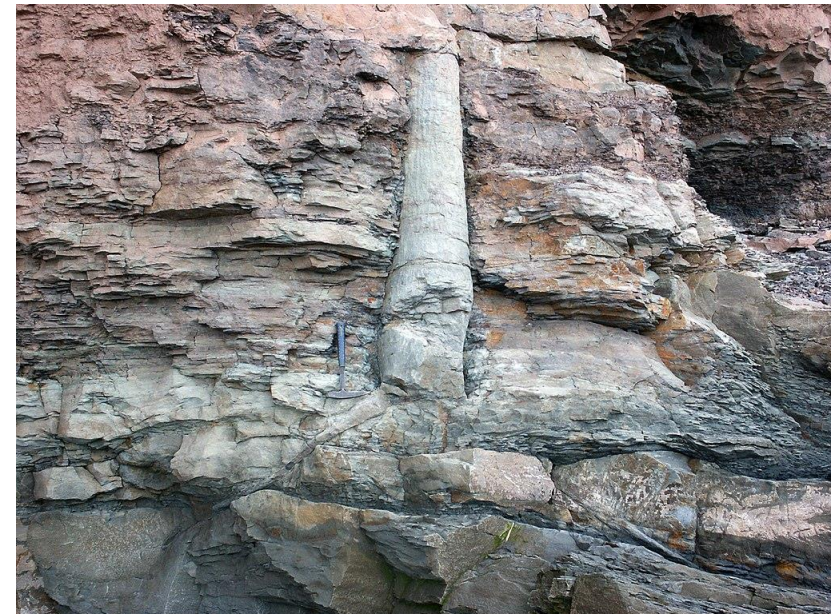


La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

Criterios para interpretar el carácter autóctono de los fósiles y carácter démico de las correspondientes entidades paleobiológicas productoras:

- Congruencia entre la posición de producción y la posición de vida.
- Distribución de frecuencias de tamaño sin evidencias de selección.
- Valores altos en la proporción de elementos esqueléticos pares.
- Coexistencia de restos y señales de actividad biológica.
- Incompatibilidad ecológica entre los componentes de una misma asociación.
- Incompatibilidad paleoambiental entre los fósiles y la roca que los contiene.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

Criterios para interpretar el carácter autóctono de los fósiles y carácter démico de las correspondientes entidades paleobiológicas productoras:

- Congruencia entre la posición de producción y la posición de vida.
- Distribución de frecuencias de tamaño sin evidencias de selección.
- Valores altos en la proporción de elementos esqueléticos pares.
- Coexistencia de restos y señales de actividad biológica.
- Incompatibilidad ecológica entre los componentes de una misma asociación.
- Incompatibilidad paleoambiental entre los fósiles y la roca que los contiene.

Crédito imagen: [© Missouri Department of Natural Resources](https://www.missouri.gov/)





La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

Criterios para interpretar el carácter autóctono de los fósiles y carácter démico de las correspondientes entidades paleobiológicas productoras:

- Congruencia entre la posición de producción y la posición de vida.
- Distribución de frecuencias de tamaño sin evidencias de selección.
- Valores altos en la proporción de elementos esqueléticos pares.
- Coexistencia de restos y señales de actividad biológica.
- Incompatibilidad ecológica entre los componentes de una misma asociación.
- Incompatibilidad paleoambiental entre los fósiles y la roca que los contiene.

Crédito imagen: [© Digital Atlas of Ancient Life](#)





La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

Criterios para interpretar el carácter autóctono de los fósiles y carácter démico de las correspondientes entidades paleobiológicas productoras:

- Congruencia entre la posición de producción y la posición de vida.
- Distribución de frecuencias de tamaño sin evidencias de selección.
- Valores altos en la proporción de elementos esqueléticos pares.
- Coexistencia de restos y señales de actividad biológica.
- Incompatibilidad ecológica entre los componentes de una misma asociación.
- Incompatibilidad paleoambiental entre los fósiles y la roca que los contiene.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

Criterios para interpretar el carácter autóctono de los fósiles y carácter démico de las correspondientes entidades paleobiológicas productoras:

- Congruencia entre la posición de producción y la posición de vida.
- Distribución de frecuencias de tamaño sin evidencias de selección.
- Valores altos en la proporción de elementos esqueléticos pares.
- Coexistencia de restos y señales de actividad biológica.
- Incompatibilidad ecológica entre los componentes de una misma asociación.
- Incompatibilidad paleoambiental entre los fósiles y la roca que los contiene.

Crédito imagen: [@ Science Photo Library](#)



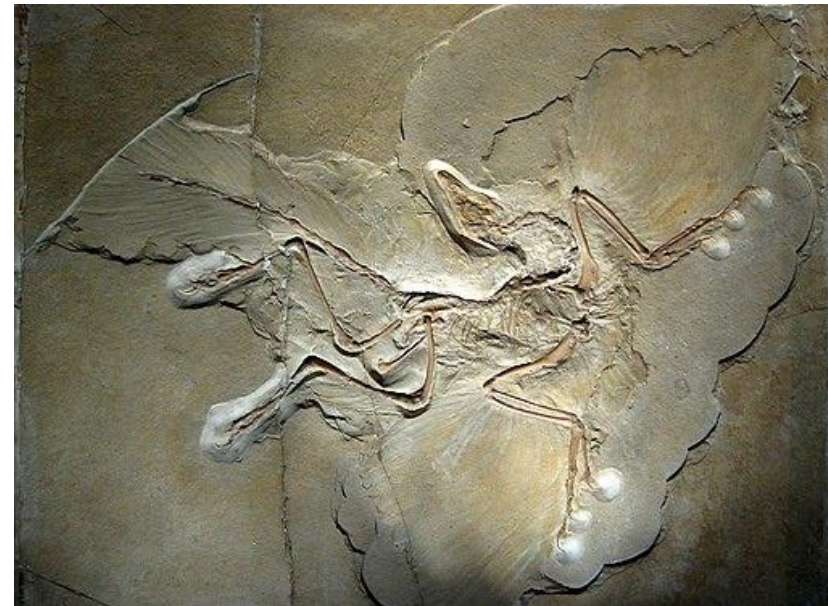


La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

Criterios para interpretar el carácter autóctono de los fósiles y carácter démico de las correspondientes entidades paleobiológicas productoras:

- Congruencia entre la posición de producción y la posición de vida.
- Distribución de frecuencias de tamaño sin evidencias de selección.
- Valores altos en la proporción de elementos esqueléticos pares.
- Coexistencia de restos y señales de actividad biológica.
- Incompatibilidad ecológica entre los componentes de una misma asociación.
- Incompatibilidad paleoambiental entre los fósiles y la roca que los contiene.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)





La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

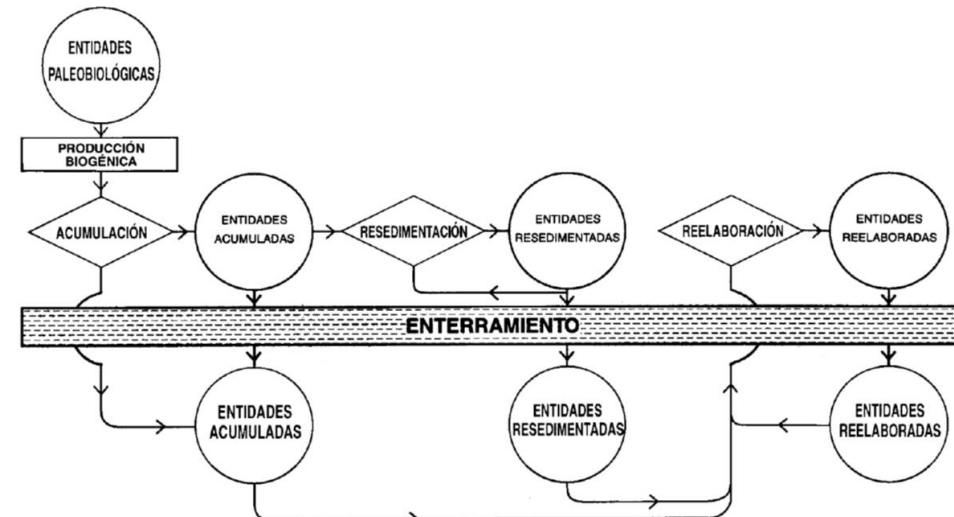
La **acumulación** es el proceso de incorporación a la litosfera de nuevos elementos tafonómicos biogénicamente producidos.

Remoción tafonómica

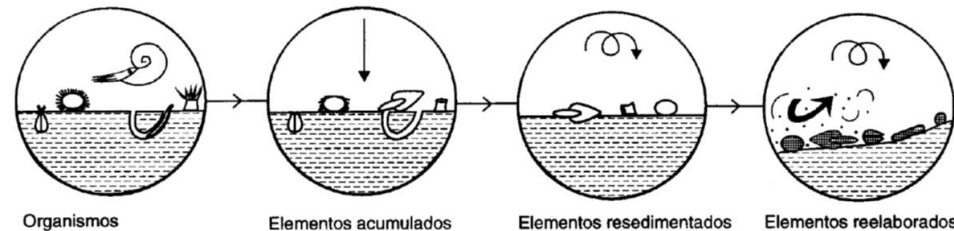
La **resedimentación** es el desplazamiento, antes de ser enterrados y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas previamente acumulados.

La **reelaboración** es el desenterramiento, desplazamiento y, en su caso, deterioro de restos y señales de entidades biológicas.

La **acumulación** es un proceso único e irrepetible, pero la **resedimentación** y la **reelaboración** pueden ser procesos iterativos.



EJEMPLOS:



[Fernández López \(2000\)](#)



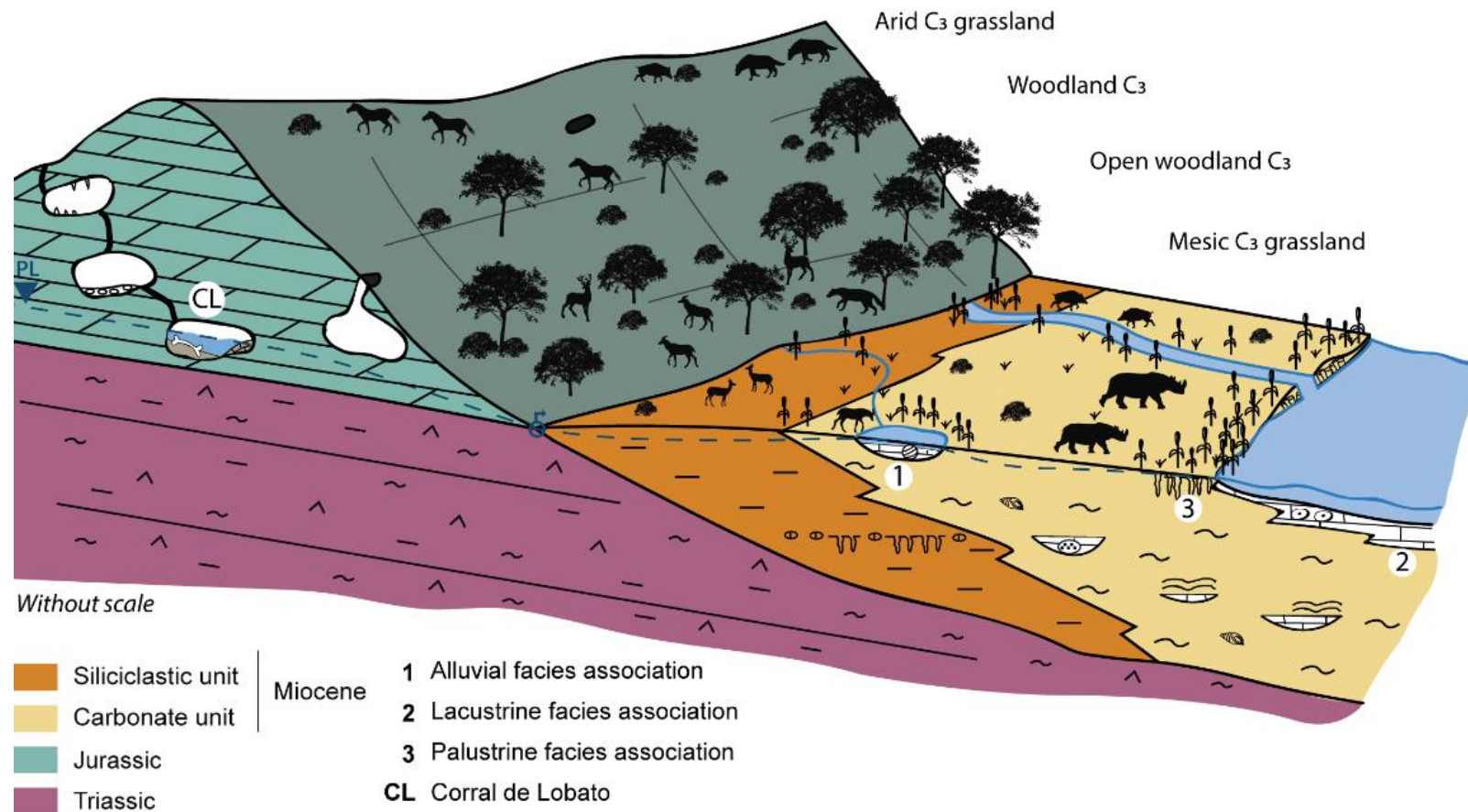
La **tafonomía** se ocupa del estudio de los procesos de fosilización y de la formación de los yacimientos de fósiles y es un subsistema conceptual de la paleontología que aspira a explicar cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado el registro fósil.

Criterios de reelaboración tafonómica:

- Diferencias de composición química y/o mineralógica entre molde interno y matriz.
- Diferencias texturales entre el molde interno y la matriz.
- Discontinuidad estructural entre el molde interno y la matriz.
- Estructuras geopetales del molde interno inversas (respecto a la estratificación) o incongruentes entre sí.
- Superficies de fractura del molde interno.
- Superficies de desarticulación del molde interno.
- Facetas de abrasión.
- Señales de bioerosión.
- Encostramiento del molde interno.



Las reconstrucciones paleoambientales se nutren de **evidencias multidisciplinares.**



[Sanz-Pérez et al. \(2020\)](#)



2.2. Icnofósiles



La **paleoicnología** se encarga del estudio de las estructuras etológicas antiguas, dejadas por organismos del pasado. No es frecuente encontrar simultáneamente estructuras etológicas y restos del ser vivo que las produjo. Esto hace la asignación de una estructura etológica a un determinado organismo algo bastante difícil (ver [Vintaned & Liñan, 1996](#)).



La **paleoicnología** se encarga del estudio de las estructuras etológicas antiguas, dejadas por organismos del pasado. No es frecuente encontrar simultáneamente estructuras etológicas y restos del ser vivo que las produjo. Esto hace la asignación de una estructura etológica a un determinado organismo algo bastante difícil (ver [Vintaned & Liñan, 1996](#)).

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

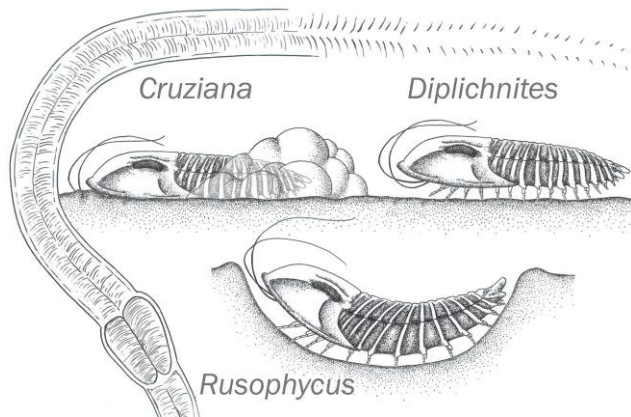
Evidencias indirectas: Cuando se conservan estructuras o huellas de actividad orgánica, pero nunca partes del cuerpo.

- Moldes internos y externos.
- Icnofósiles.



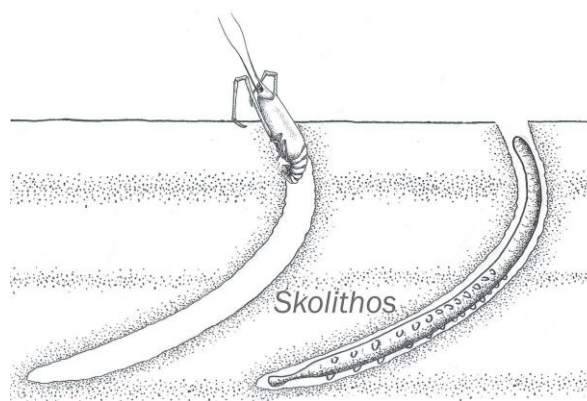
La **paleoicnología** se encarga del estudio de las estructuras etológicas antiguas, dejadas por organismos del pasado. No es frecuente encontrar simultáneamente estructuras etológicas y restos del ser vivo que las produjo. Esto hace la asignación de una estructura etológica a un determinado organismo algo bastante difícil (ver [Vintaned & Liñan, 1996](#)).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



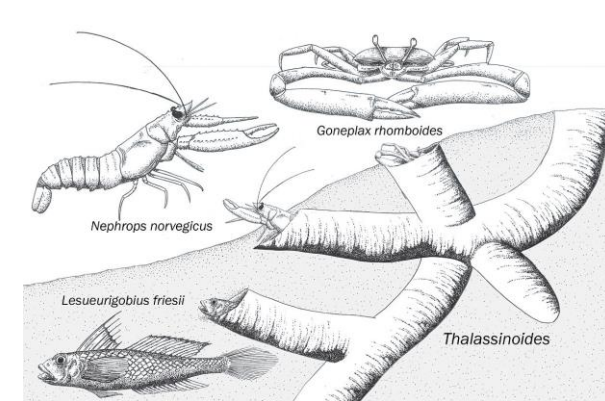
Un organismo puede producir más de un icnotaxón.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Varios organismos pueden formar icnotaxones similares.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Varios organismos diferentes pueden producir juntos un mismo icnotaxón.



Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.

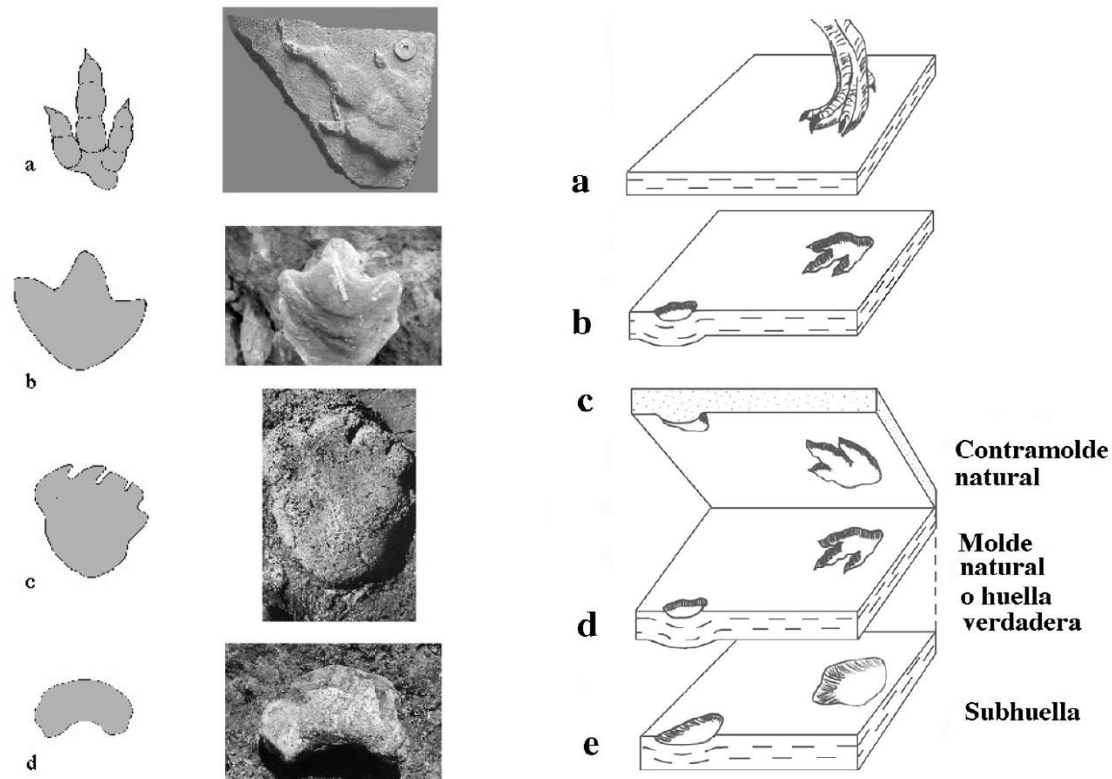


Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.





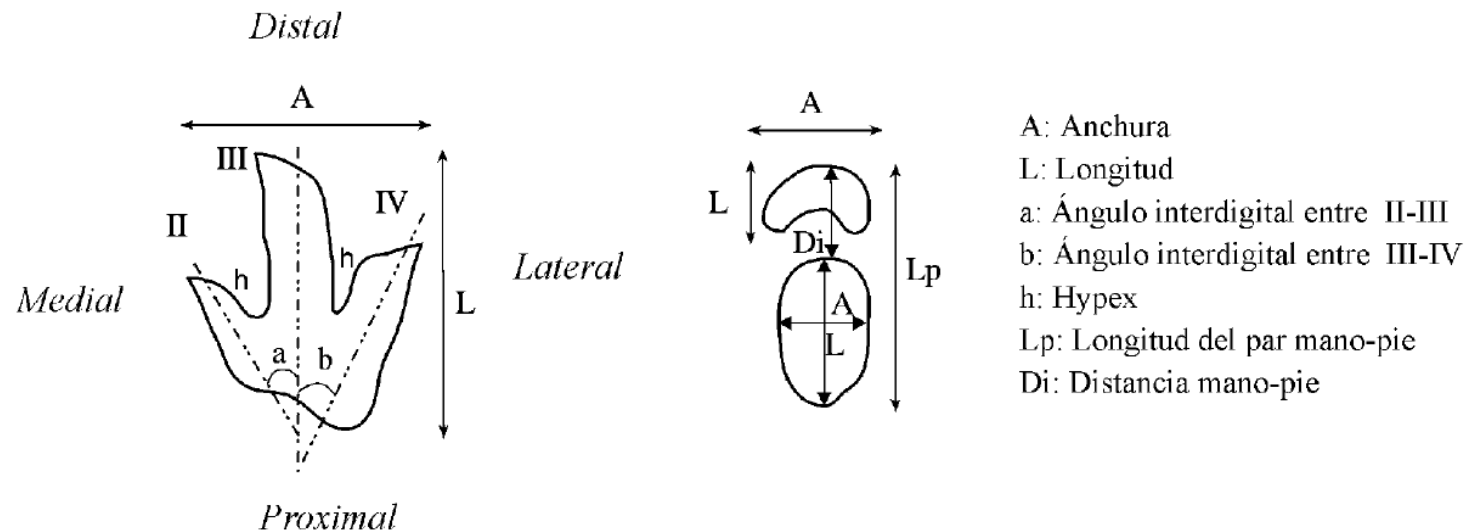
Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.



[García-Ramos et al. \(2001\)](#)



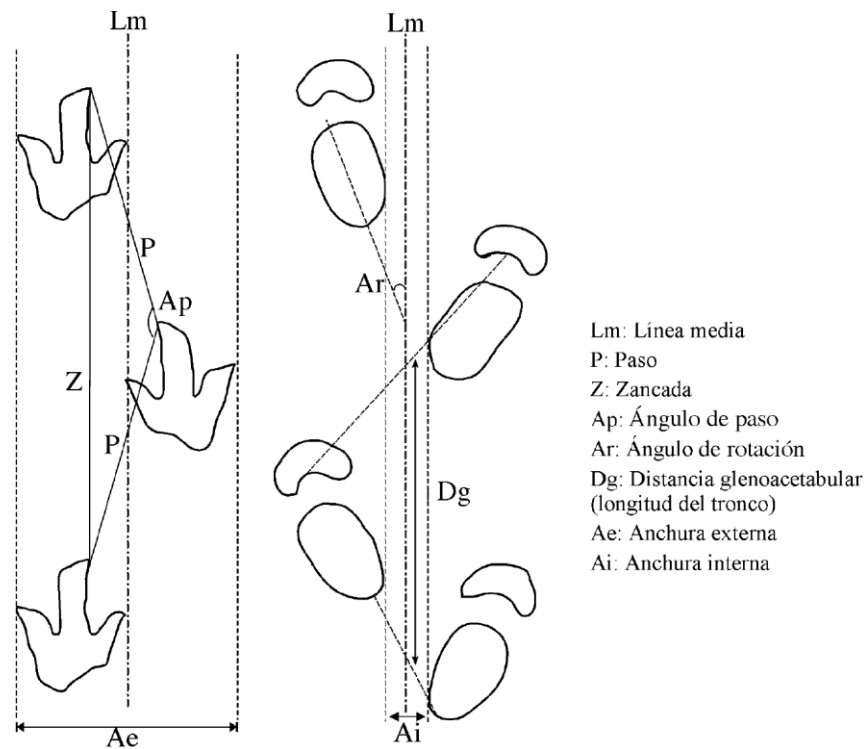
Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.



[García-Ramos et al. \(2001\)](#)



Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.



[García-Ramos et al. \(2001\)](#)



Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.

Tamaño aproximado del autor (altura de la cadera y longitud del tronco).

A partir de la longitud de las huellas del pie (L) se puede llegar a calcular la altura de la cadera o longitud de la extremidad posterior del reptil (h) que las produjo. Thulborn (1990) propone las siguientes proporciones para cada grupo taxonómico, según el tamaño de la icnita.

Terópodos pequeños	(L < 25 cm):	h = 4.5 L
Terópodos grandes	(L > 25 cm):	h = 4.9 L
Ornitópodos pequeños	(L < 25 cm):	h = 4.8 L
Ornitópodos grandes	(L > 25 cm):	h = 5.9 L
Dinosaurios bípedos peq.	(L < 25 cm):	h = 4.6 L
Dinosaurios bípedos gran.	(L > 25 cm):	h = 5.7 L
Saurópodos:		h = 5.9 L

Modo de andar.

La mayoría de los investigadores aceptan y utilizan la propuesta de Alexander (1976) para diferenciar el tipo de marcha de los dinosaurios. Este autor estableció tres formas distintas de desplazamiento en base a la relación que existe entre la zancada (z) y la altura de la cadera (h):

$z/h < 2$	paseo
$2 < z/h < 2.9$	trote
$z/h > 2.9$	carrera

Velocidad de desplazamiento.

Una manera de saber de forma aproximada si un dinosaurio se desplazaba con una marcha lenta o rápida, es a través de la diferencia de profundidad antero-posterior que muestran sus huellas, de la anchura del rastro y de la longitud de la zancada. Una gran diferencia de profundidad entre los bordes anterior y posterior de la icnita, una longitud de zancada alta, así como un rastro muy estrecho con un ángulo de paso próximo a los 170-180°, serían indicadores de una velocidad relativamente alta y viceversa.

Alexander (1976) observando el comportamiento de varios tipos de mamíferos y aves, obtuvo una relación que ha sido utilizada por la mayor parte de los investigadores que le sucedieron, para calcular la velocidad de desplazamiento de los dinosaurios:

$$V = 0.25 g^{0.5} \times Z^{1.67} \times h^{-1.17}$$

en donde g es la constante de aceleración de la gravedad, Z la zancada y h la altura de la cadera.

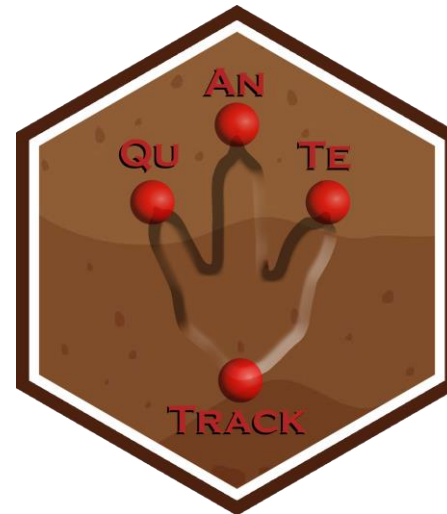
[García-Ramos et al. \(2001\)](#)



Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.



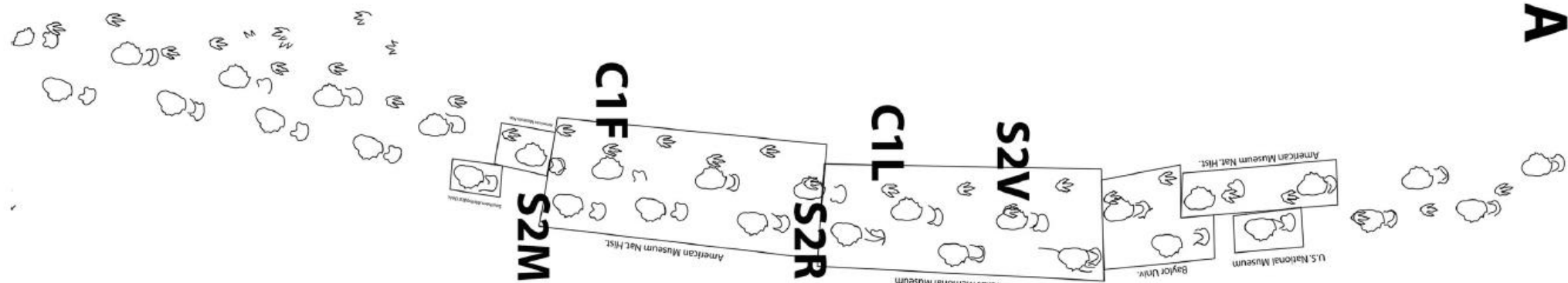
Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Crédito imagen: Humberto G. Ferron



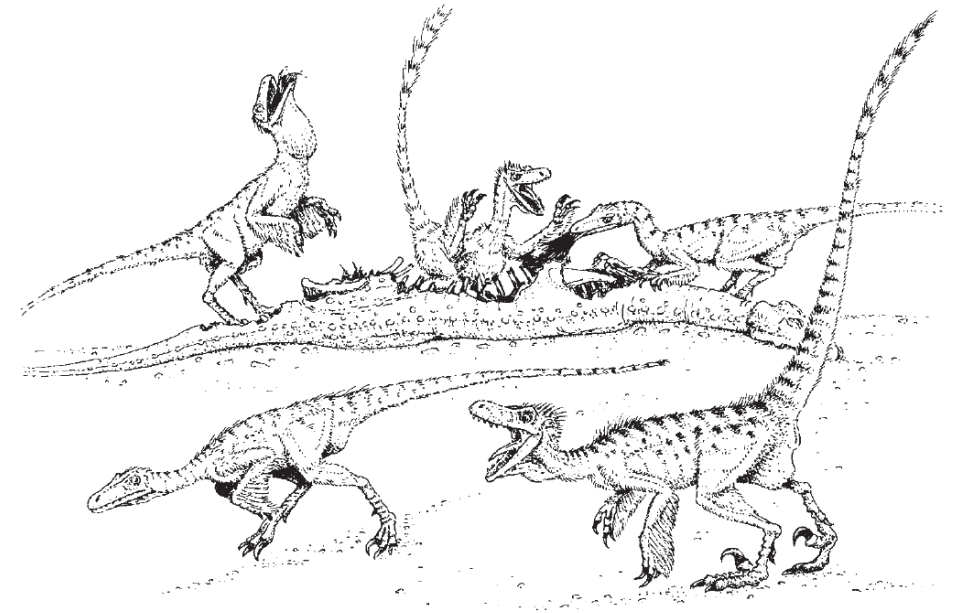
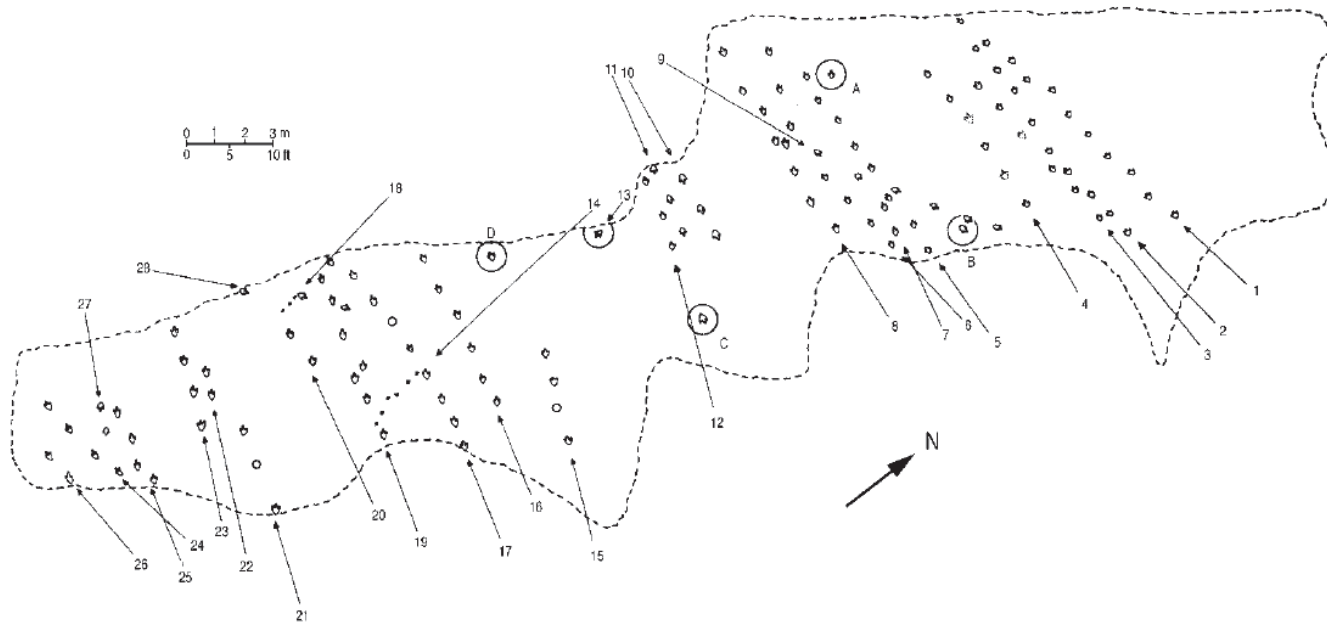
Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.



[Farlow et al. \(2012\)](#)



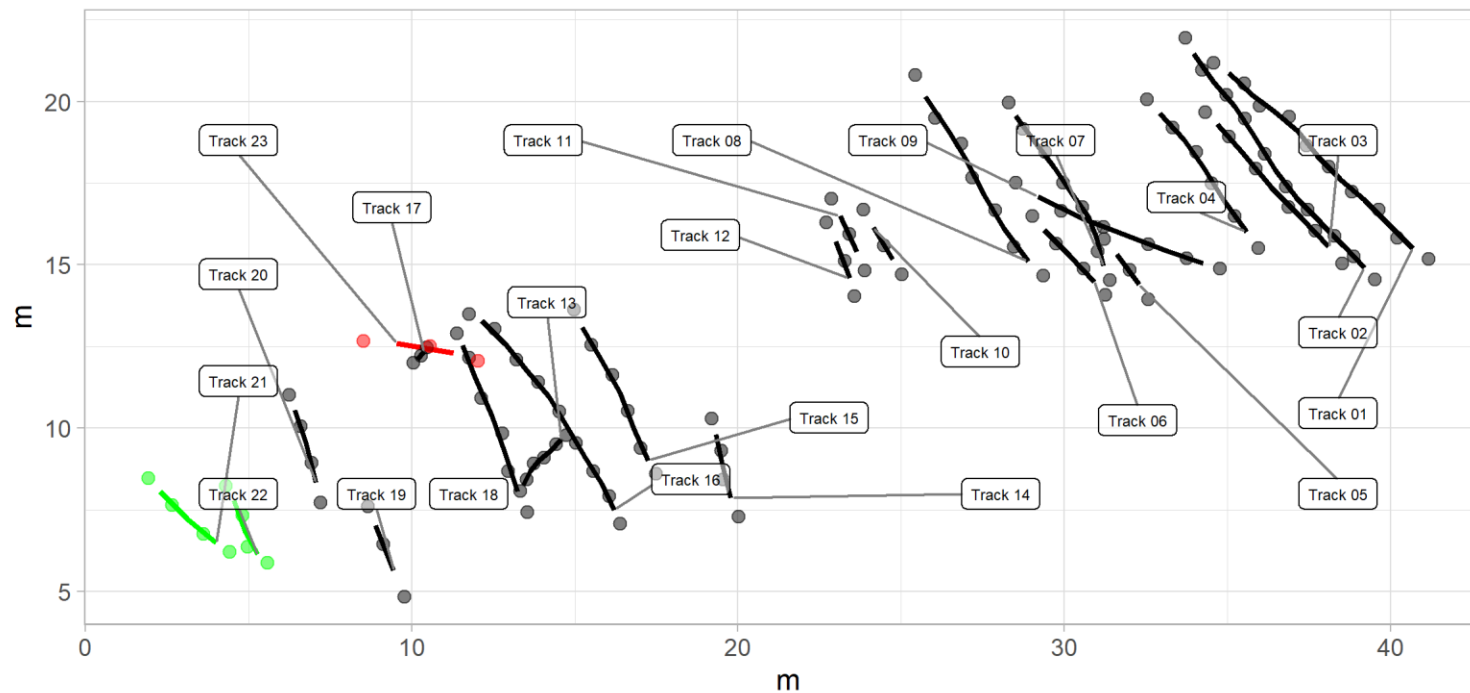
Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.



[Roach & Brinkman \(2007\)](#)

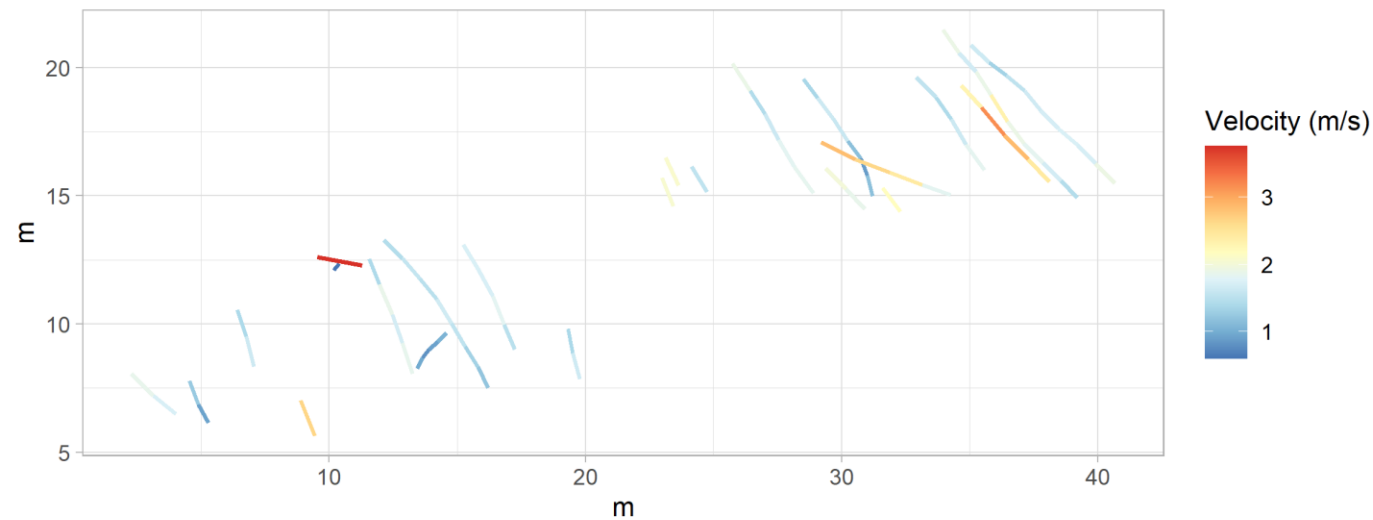


Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.



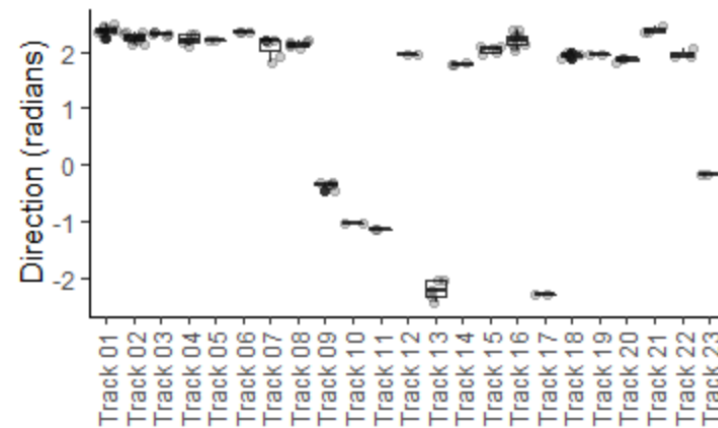
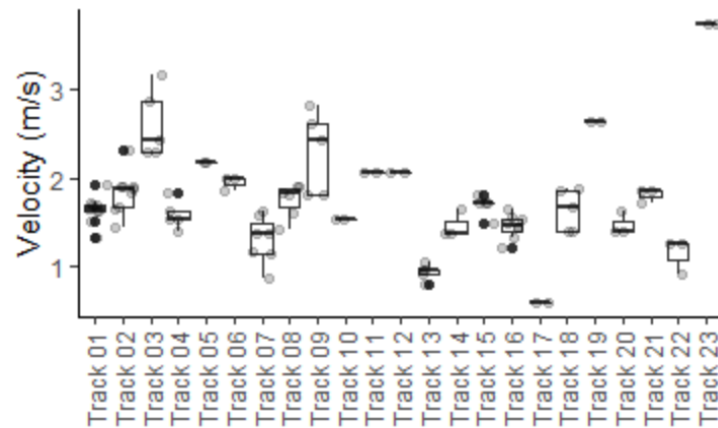


Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.



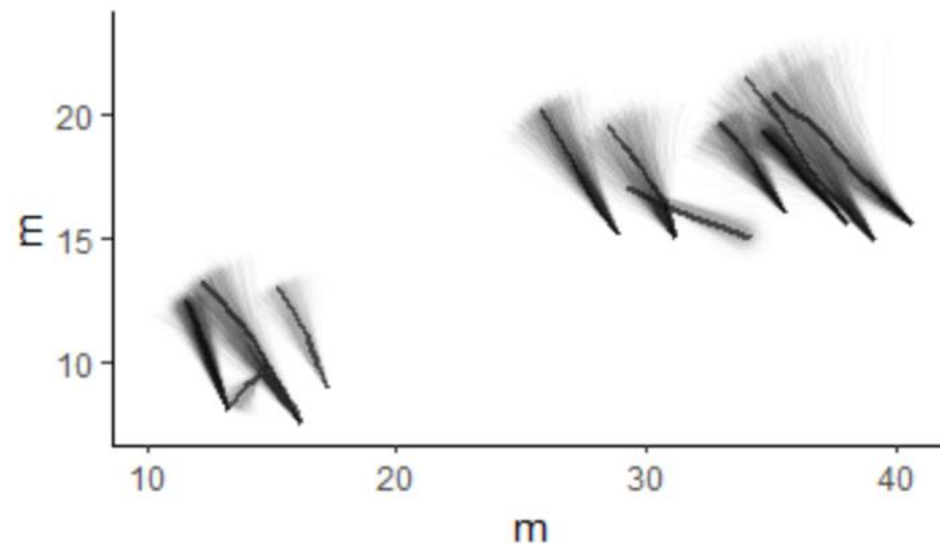
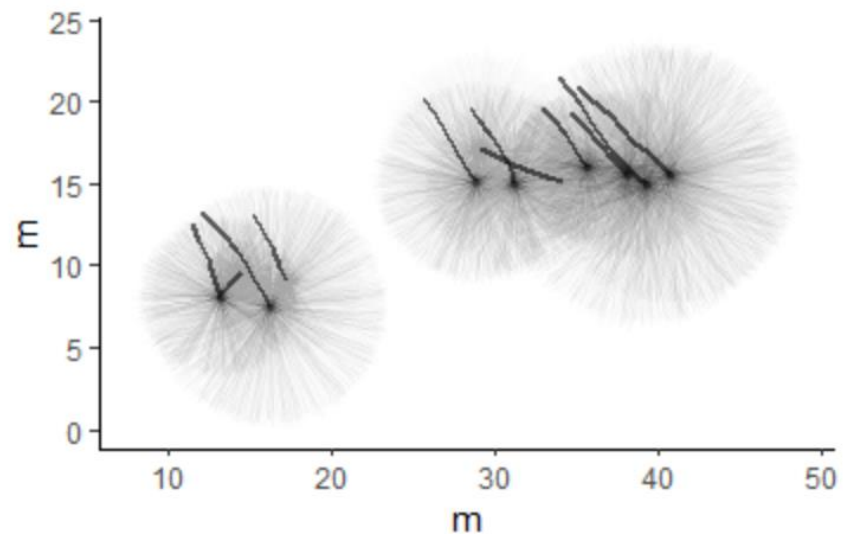


Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.





Estructuras de bioturbación: se producen por la alteración de la estructura normal de un sustrato no consolidado por parte de organismos que lo utilizan como morada, reposo, alimentación o que se desplazan sobre o dentro de él.



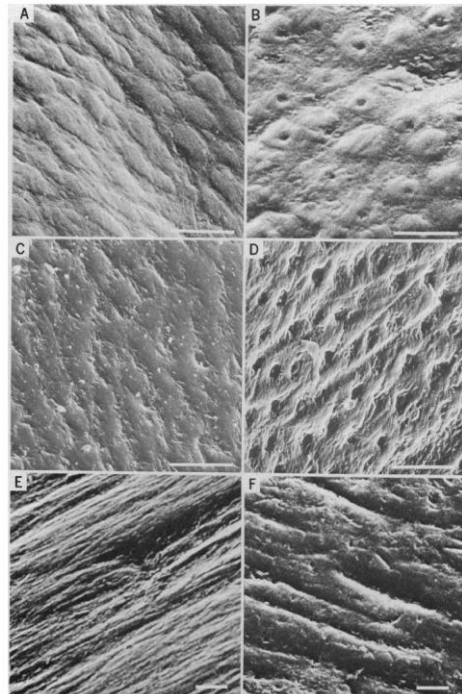


Estructuras de bioerosión: se producen por la destrucción parcial de sustratos que se encuentran consolidados, tanto sustratos geológicos como biológicos. Los organismos causan perforaciones, roeduras, pulidos o raspaduras en elementos inertes que les sirven de morada o alimento.

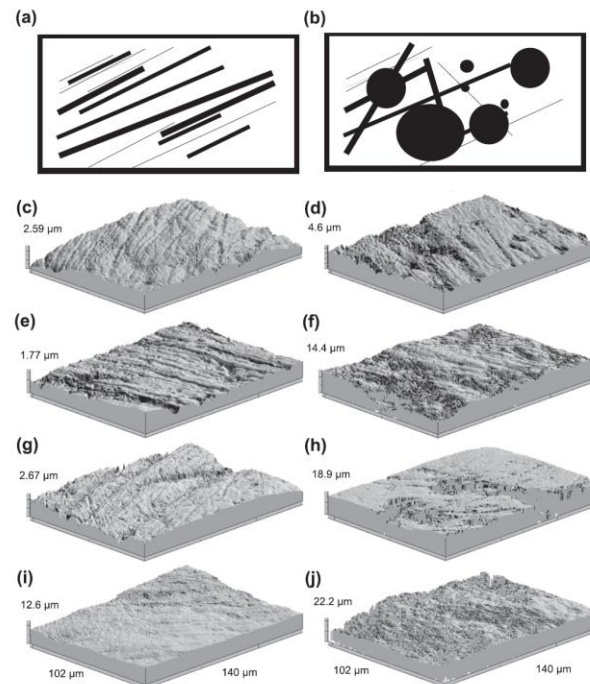


Estructuras de bioerosión: se producen por la parcial destrucción de sustratos que se encuentran consolidados, tanto sustratos geológicos como biológicos. Los organismos causan perforaciones, roeduras, pulidos o raspaduras en elementos inertes que les sirven de morada o alimento.

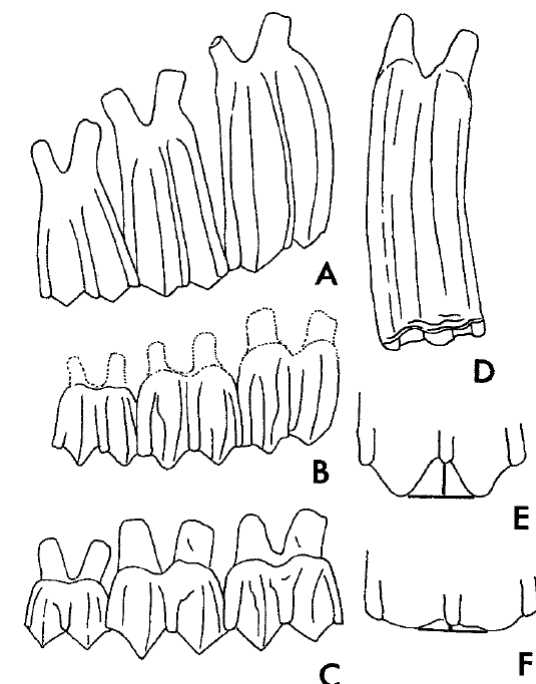
Walker et al. (1978)



DeSantis (2016)

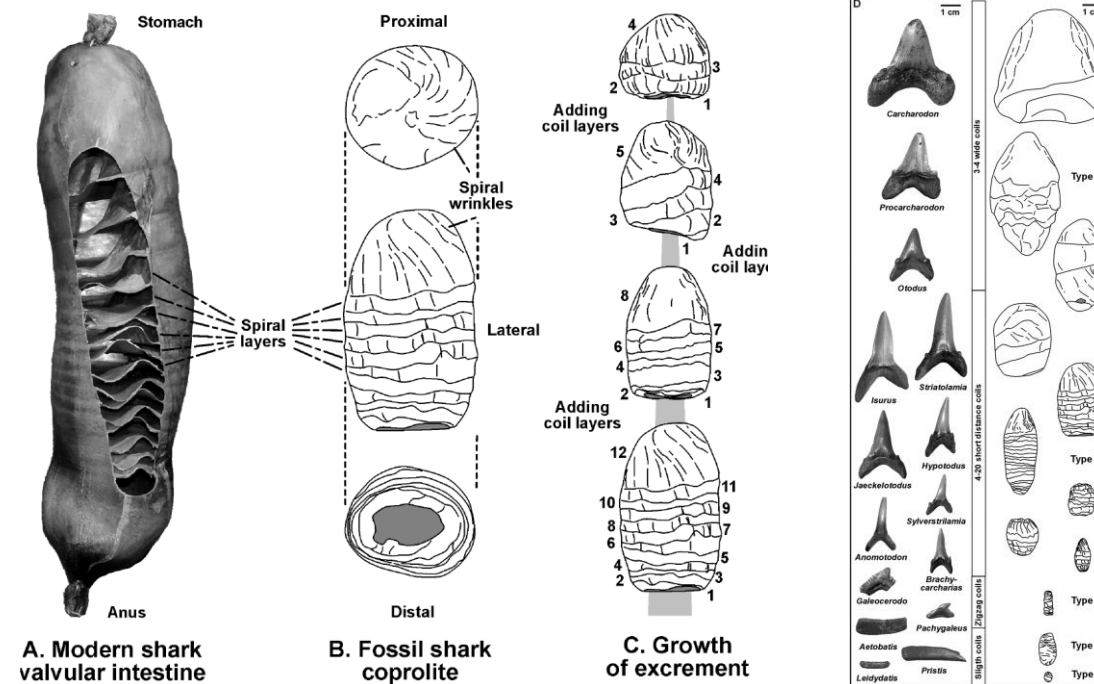


Fortelius & Solounias (2000)





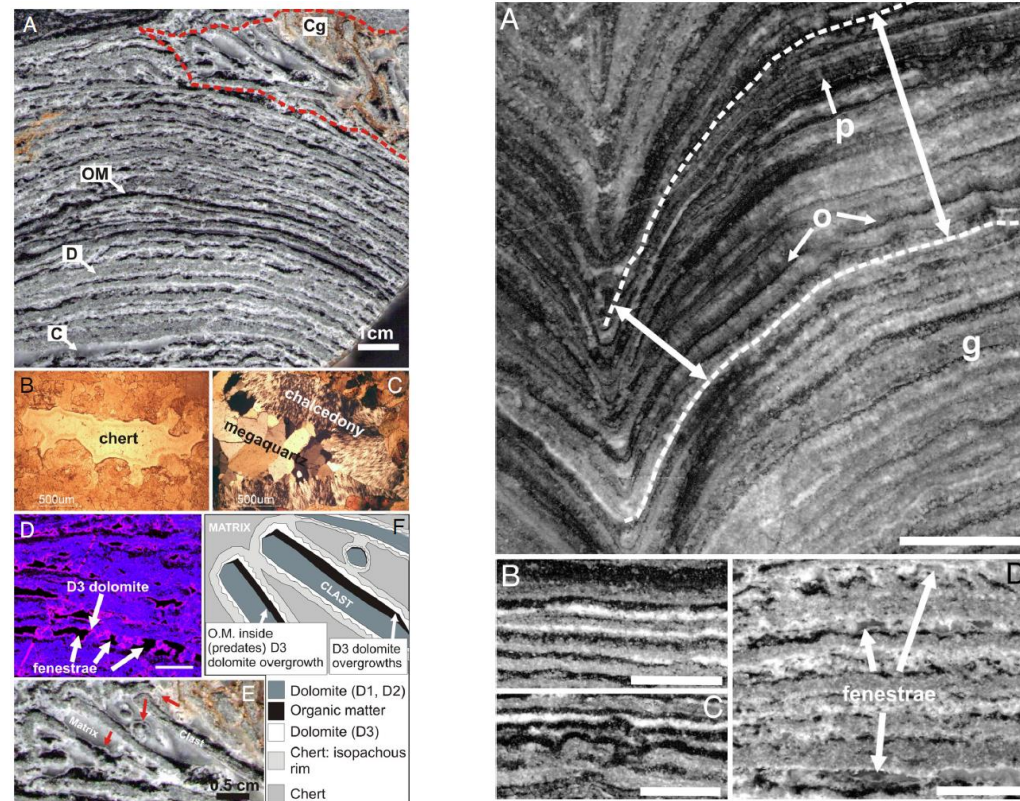
Estructuras de biodepósito: se producen por la adición de sustrato al sedimento sin ordenación laminar o estratificada. Se trata habitualmente de estructuras formadas por procesos digestivos, excrementos, pelets fecales o regurgitaciones aunque también incluye otras causas como pelets de excavación o residuos de estructuras de bioerosión.



[Diedrich & Felker \(2012\)](#)



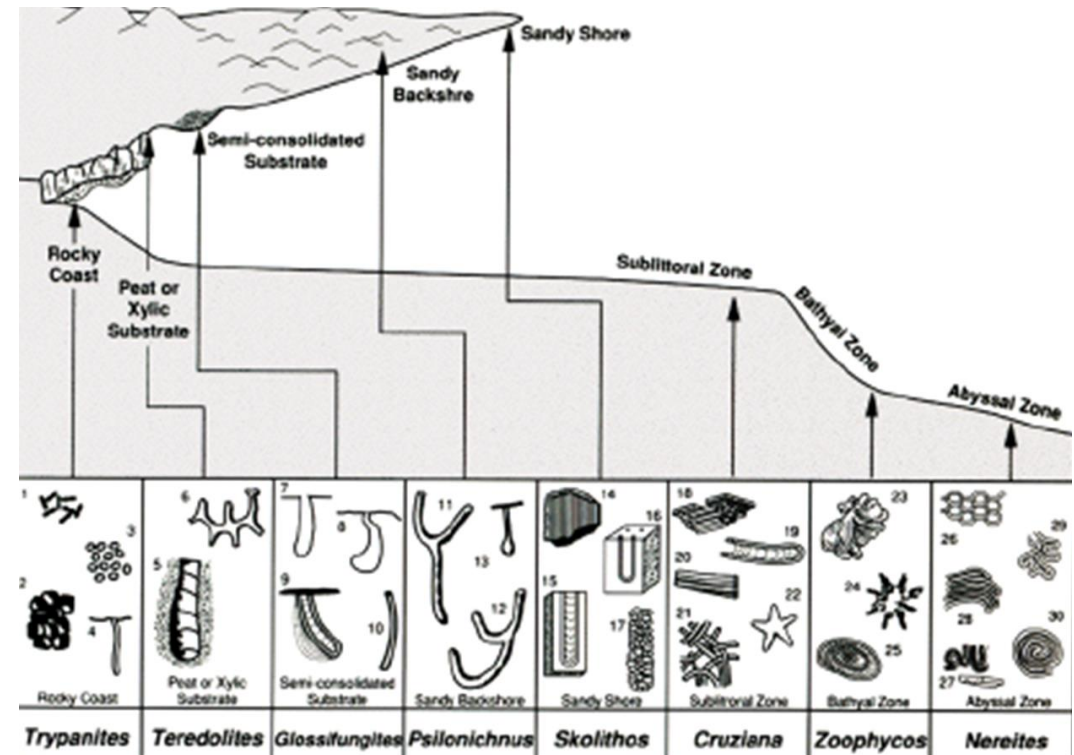
Estructuras de bioordenación: se producen por la adición de sustrato al sedimento o reordenación del sustrato en ordenación laminar o estratificada como los estromatolitos o sin esta ordenación como los microfilitos.



[Allwood et al. \(2019\)](#)



La **icnofacies** es una asociación de icnofósiles que aparece en un mismo sedimento o en sedimentos adyacentes. El concepto de icnofacies fue introducido por Adolf Seilacher en 1964 como una herramienta simple para análisis sedimentológicos al estar basado fundamentalmente en consideraciones batimétricas. Aunque el modelo fue bien aceptado por la comunidad científica, de seis icnofacies descritas inicialmente hoy se contemplan hasta catorce, su validez hoy es limitada debido a que los avances en sedimentología han puesto de manifiesto su excesiva simpleza. Ver [Gibert & Martinell \(1998\)](#) para una revisión detallada del concepto de icnofacies en la actualidad.

 Crédito imagen: [@Metaichnology](#)




2.3. Analogía funcional y 'phylogenetic bracketing'



La **analogía funcional** implica dos estructuras que tienen un rol (función) equivalente pero que no comparten un origen evolutivo común (ver [Hickman, 1988](#)).

Crédito imagen: [@Yesilscience](#)





La **analogía funcional** implica dos estructuras que tienen un rol (función) equivalente pero que no comparten un origen evolutivo común (ver [Hickman, 1988](#)).

Crédito imagen: Humberto G. Ferrón

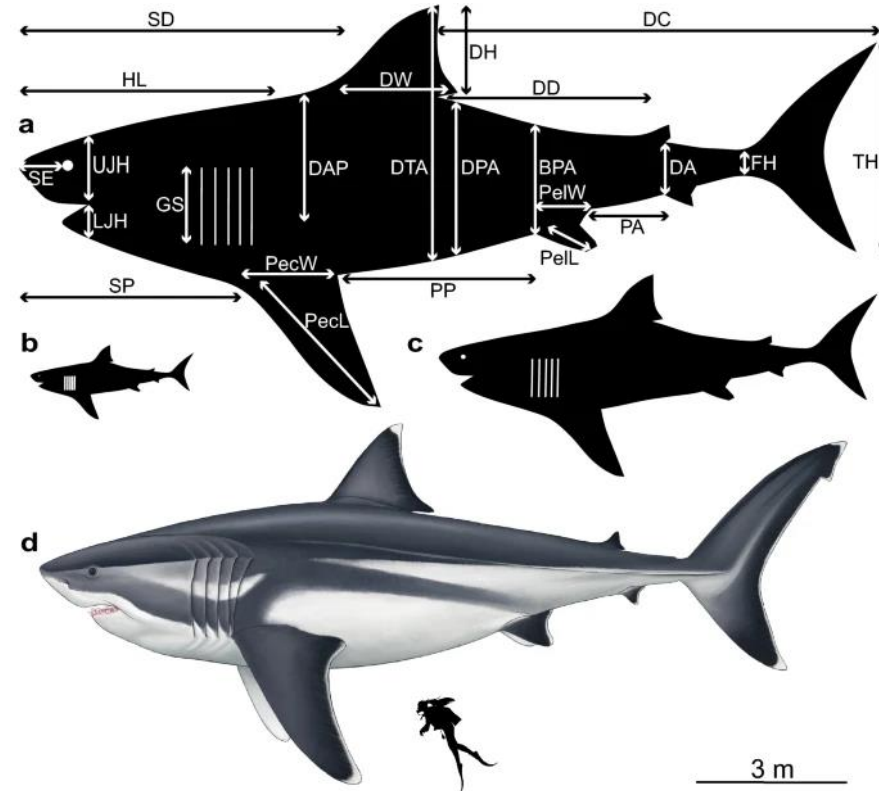
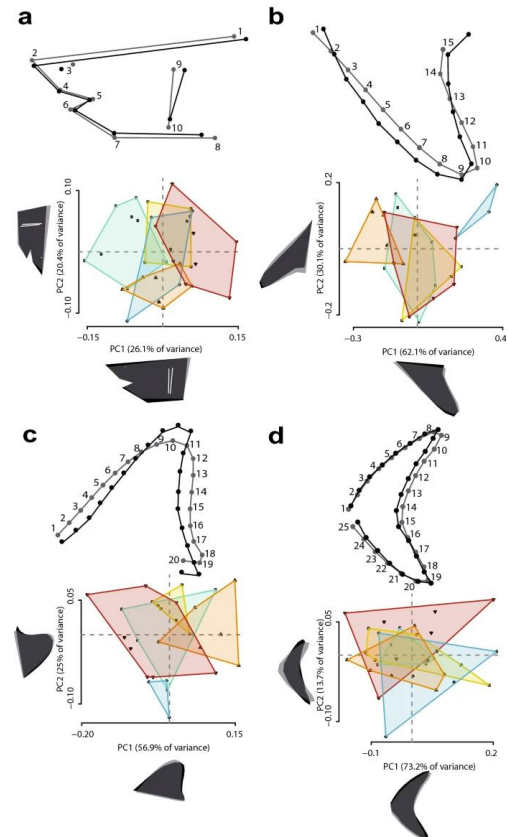


Crédito imagen: [Hugo Salais](#)





La **analogía funcional** implica dos estructuras que tienen un rol (función) equivalente pero que no comparten un origen evolutivo común (ver [Hickman, 1988](#)).



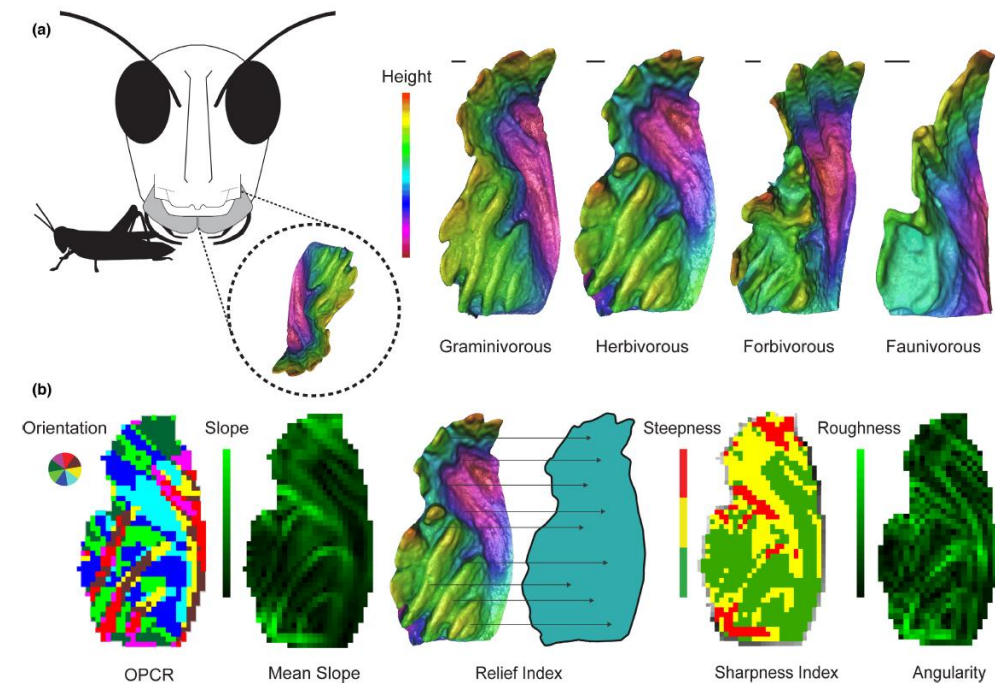
Cooper et al. (2020)



La **analogía funcional** implica dos estructuras que tienen un rol (función) equivalente pero que no comparten un origen evolutivo común.

El **análisis topográfico dental** es una herramienta de inferencia morfofuncional que permite relacionar aspectos de la topografía dental (pendiente, complejidad, rugosidad, etc.) con grupos tróficos actuales para su extrapolación al registro fósil. Ver [Stockey et al. \(2022\)](#).

[Stockey et al. \(2022\)](#)

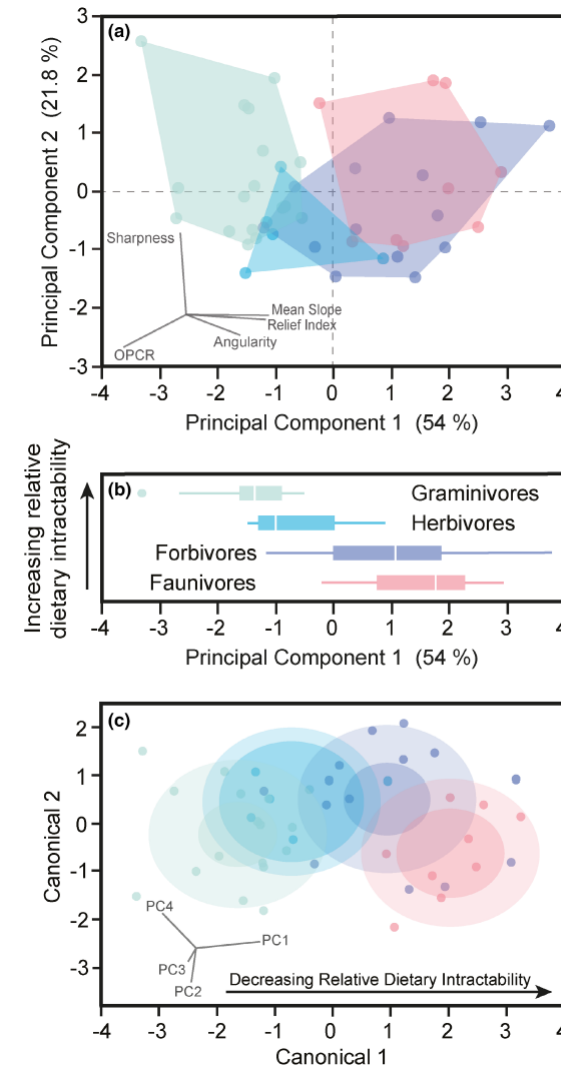




La **analogía funcional** implica dos estructuras que tienen un rol (función) equivalente pero que no comparten un origen evolutivo común.

El **análisis topográfico dental** es una herramienta de inferencia morfofuncional que permite relacionar aspectos de la topografía dental (pendiente, complejidad, rugosidad, etc.) con grupos tróficos actuales para su extrapolación al registro fósil. Ver [Stockey et al. \(2022\)](#).

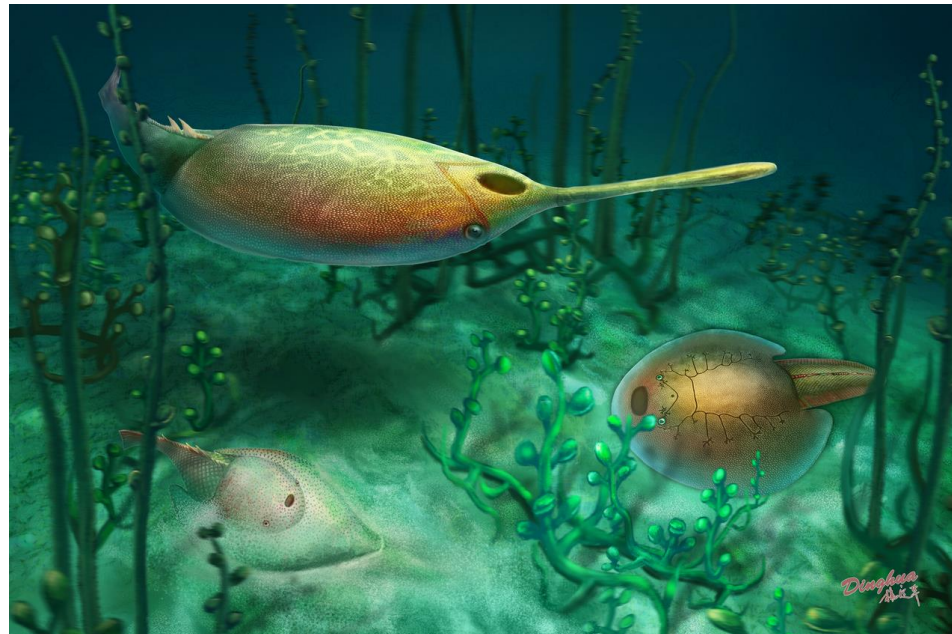
[Stockey et al. \(2022\)](#)





La **analogía funcional** implica dos estructuras que tienen un rol (función) equivalente pero que no comparten un origen evolutivo común (ver [Hickman, 1988](#)).

La principal limitación para su aplicación al registro fósil es la ausencia de análogos modernos para muchos grupos extintos.

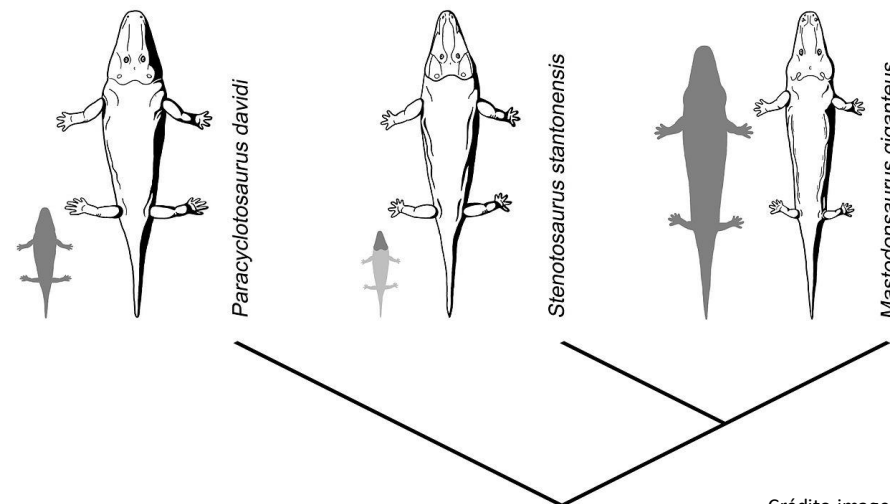


Crédito imagen: [Creative Commons](#)



La **analogía funcional** implica dos estructuras que tienen un rol (función) equivalente pero que no comparten un origen evolutivo común (ver [Hickman, 1988](#)).

El '**phylogenetic bracketing**' es un método de inferencia utilizado en las ciencias biológicas. Se utiliza para inferir la probabilidad de rasgos desconocidos en los organismos en función de su posición en un árbol filogenético.

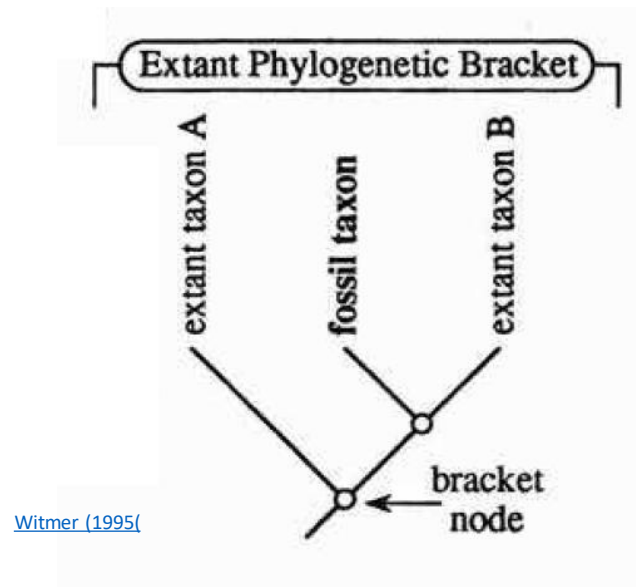


Crédito imagen: [Creative Commons](#)



La **analogía funcional** implica dos estructuras que tienen un rol (función) equivalente pero que no comparten un origen evolutivo común (ver [Hickman, 1988](#)).

El '**extant phylogenetic bracketing**' funciona comparando un taxón extinto con sus parientes vivos más cercanos. Fue introducido por primera vez por [Witmer \(1995\)](#).





2.4. Análisis morfométrico

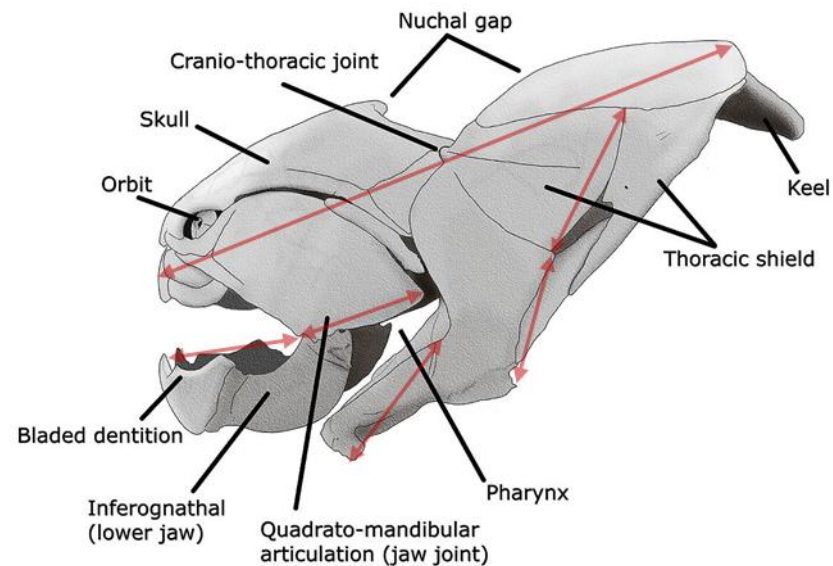


La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

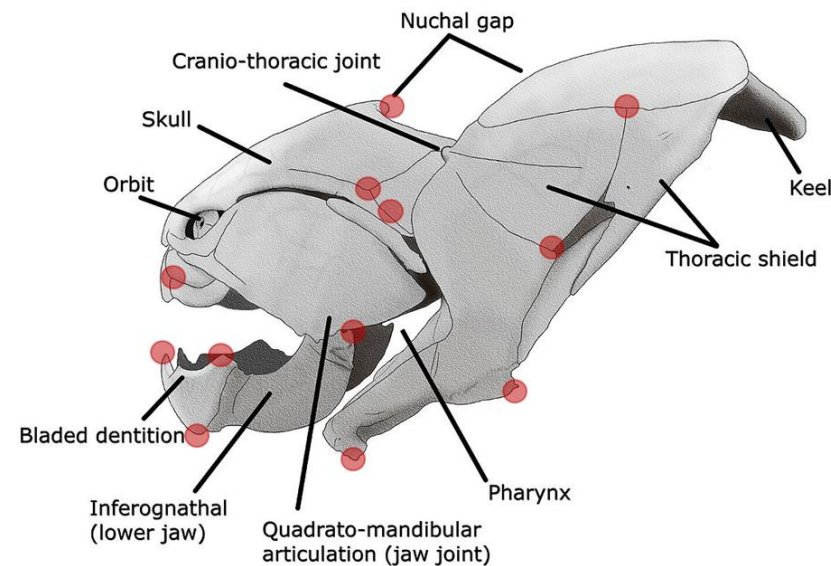
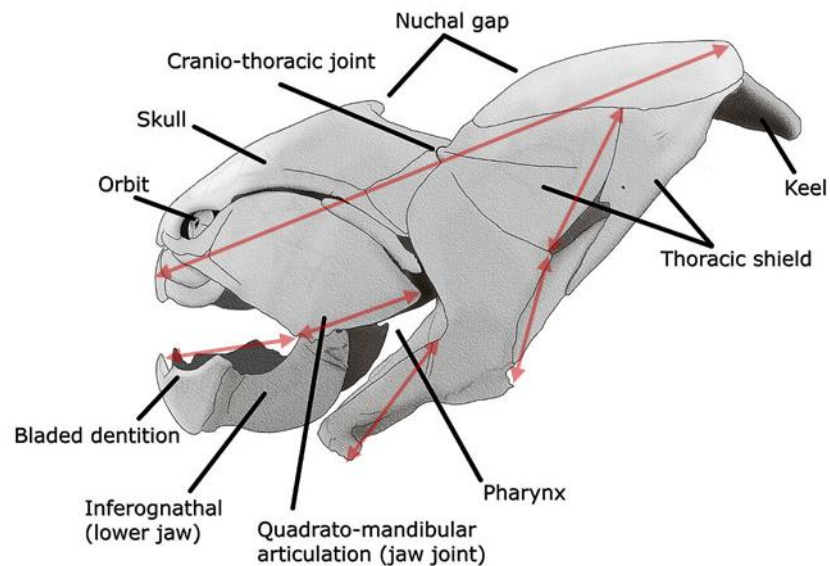
- **Morfometría clásica.** Se basa en el análisis de longitudes, anchuras, ángulos, proporciones y áreas.





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

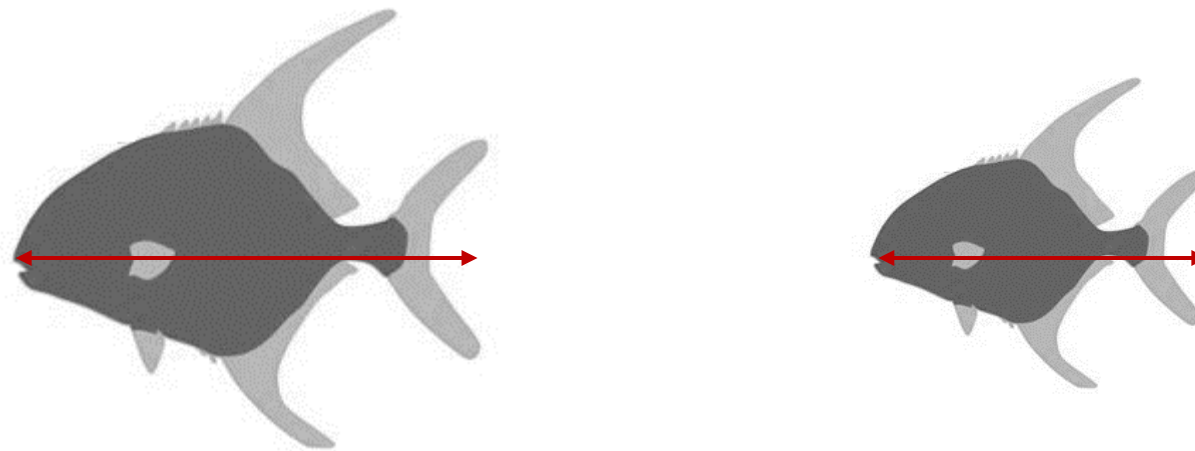
- **Morfometría clásica.** Se basa en el análisis de longitudes, anchuras, ángulos, proporciones y áreas.
- **Morfometría geométrica.** Se basa en el análisis de puntos homólogos (i.e. 'landmarks') en todos los individuos estudiados.





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

- **Morfometría clásica.** Se basa en el análisis de longitudes, anchuras, ángulos, proporciones y áreas.
- El tamaño puede confundir el análisis de forma.

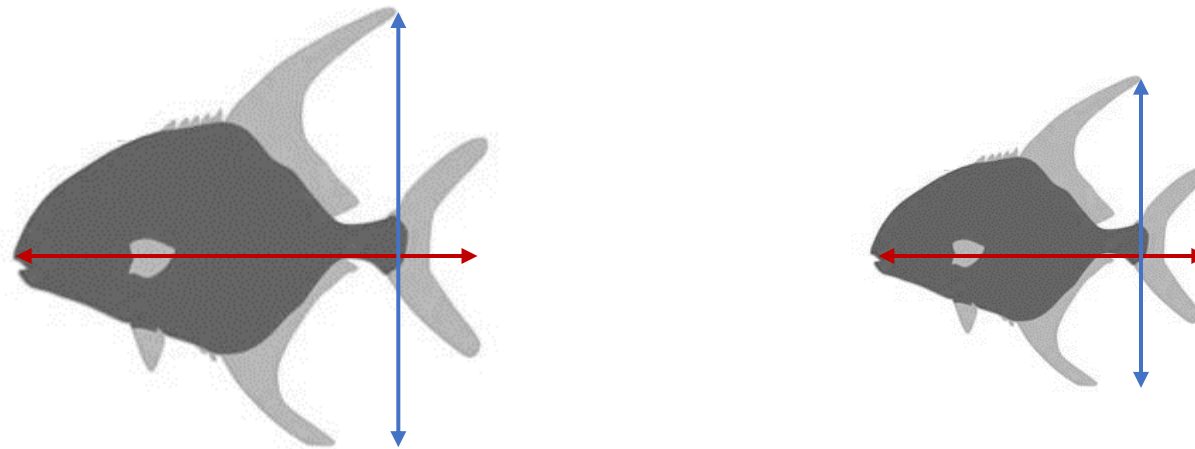


[Fletcher et al. \(2014\)](#)



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

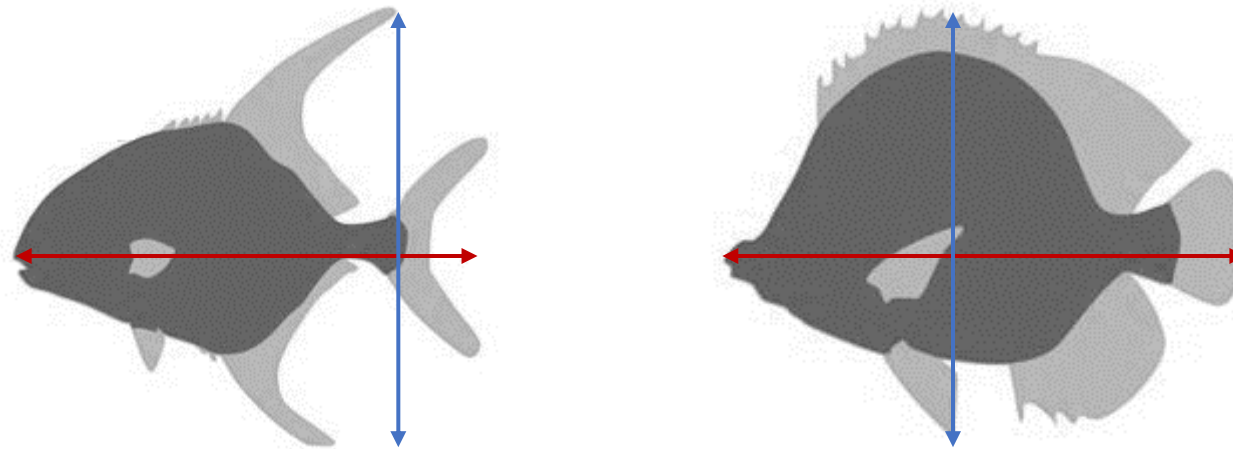
- **Morfometría clásica.** Se basa en el análisis de longitudes, anchuras, ángulos, proporciones y áreas.
 - El tamaño puede confundir el análisis de forma.





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

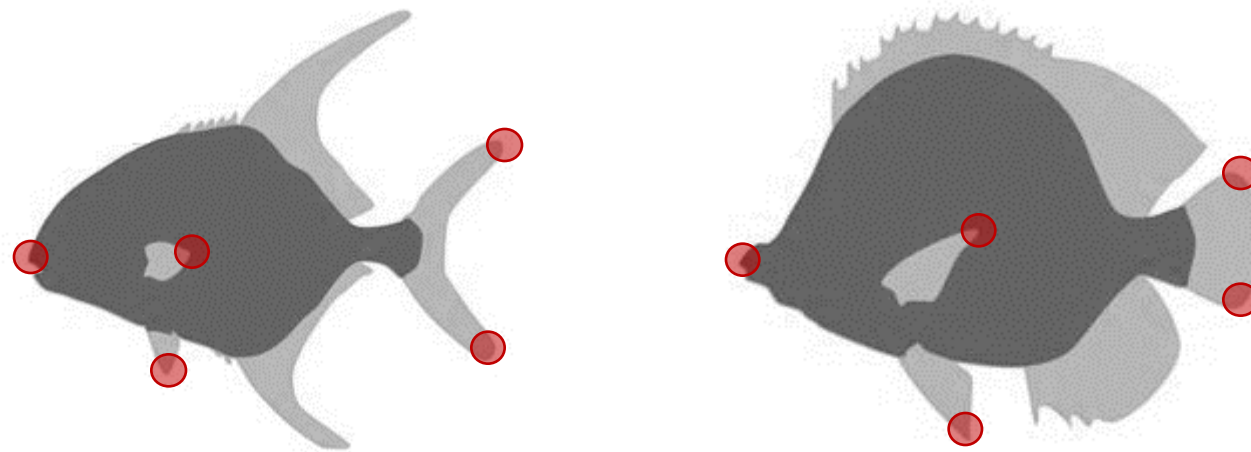
- **Morfometría clásica.** Se basa en el análisis de longitudes, anchuras, ángulos, proporciones y áreas.
 - El tamaño puede confundir el análisis de forma.
 - No hay información sobre la posición relativa de cada medida.





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

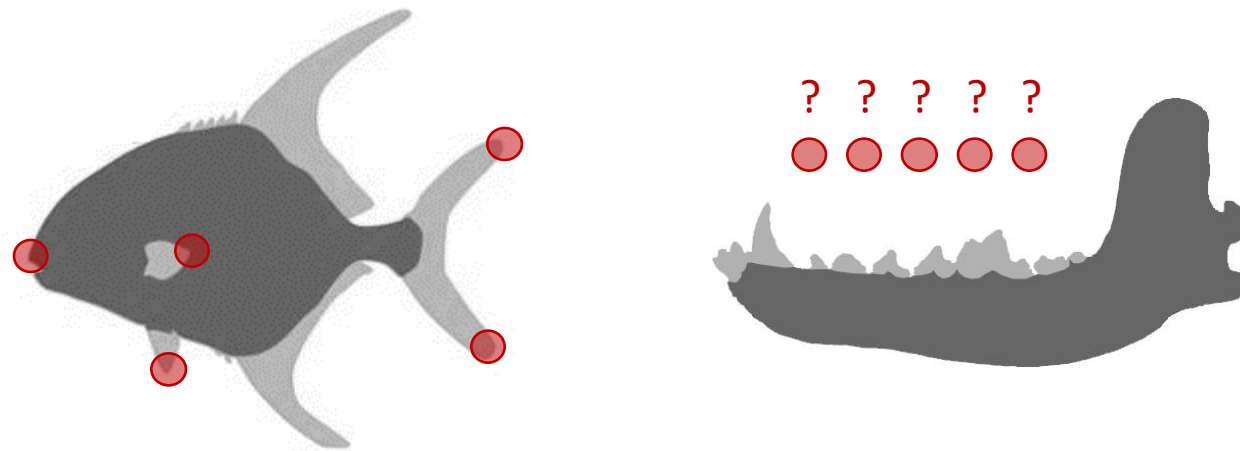
- **Morfometría geométrica.** Se basa en el análisis de puntos homólogos (i.e. 'landmarks') en todos los individuos estudiados.
 - Necesita que los individuos tengan puntos homólogos reconocibles('landmarks').





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

- **Morfometría geométrica.** Se basa en el análisis de puntos homólogos (i.e. 'landmarks') en todos los individuos estudiados.
 - Necesita que los individuos tengan puntos homólogos reconocibles('landmarks').





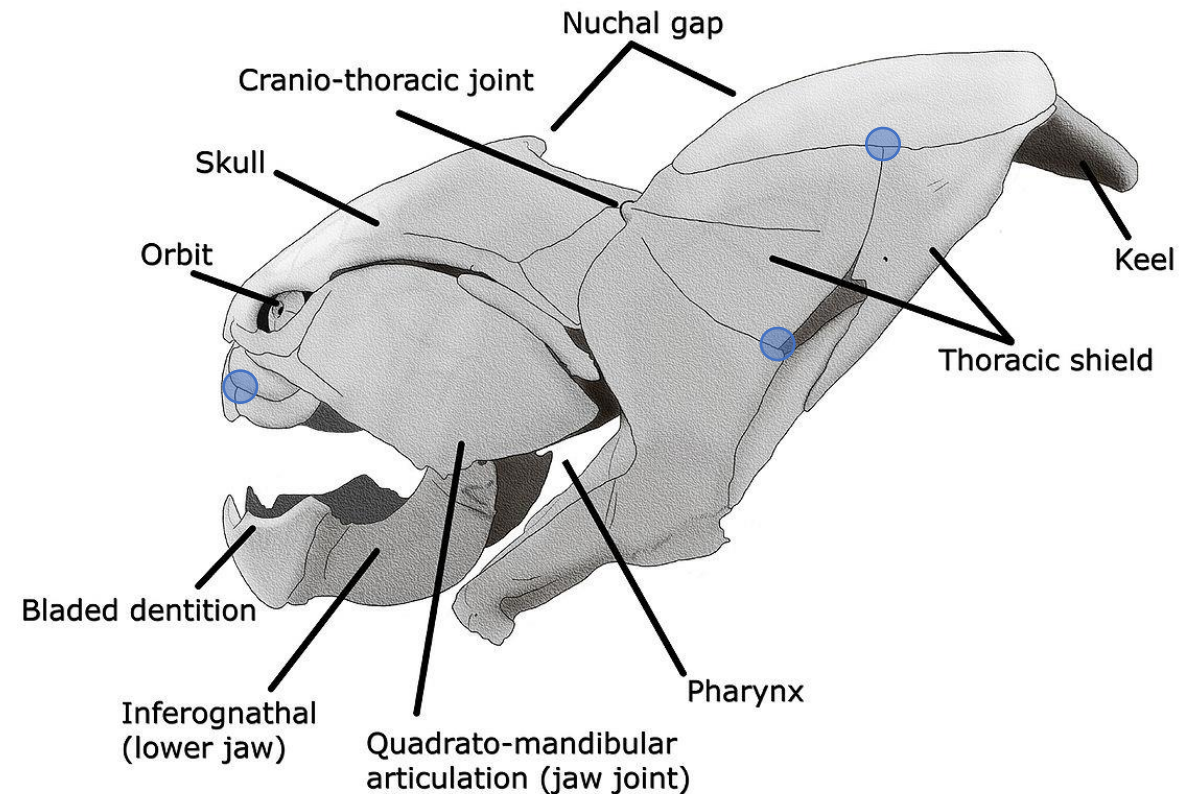
La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Tipos de 'landmarks'.

Tipo I: puntos biológicos homólogos.

Tipo II: son puntos matemáticos donde la homología de un individuo a otro es apoyada únicamente por la geometría y no por evidencia anatómica.

Tipo III: se refieren a puntos localizados en cualquier lugar a lo largo de un contorno entre dos 'landmarks' de tipo I o tipo II.





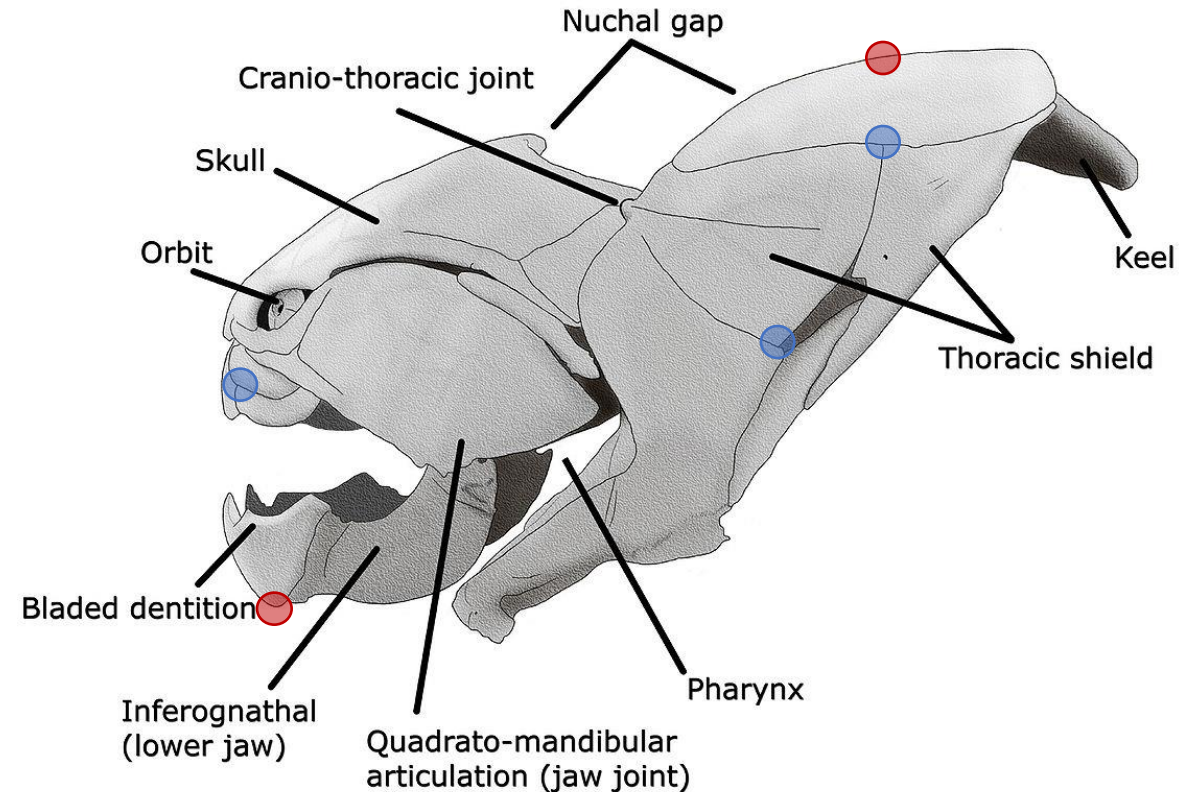
La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Tipos de 'landmarks'.

Tipo I: puntos biológicos homólogos.

Tipo II: son puntos matemáticos donde la homología de un individuo a otro es apoyada únicamente por la geometría y no por evidencia anatómica.

Tipo III: se refieren a puntos localizados en cualquier lugar a lo largo de un contorno entre dos 'landmarks' de tipo I o tipo II.





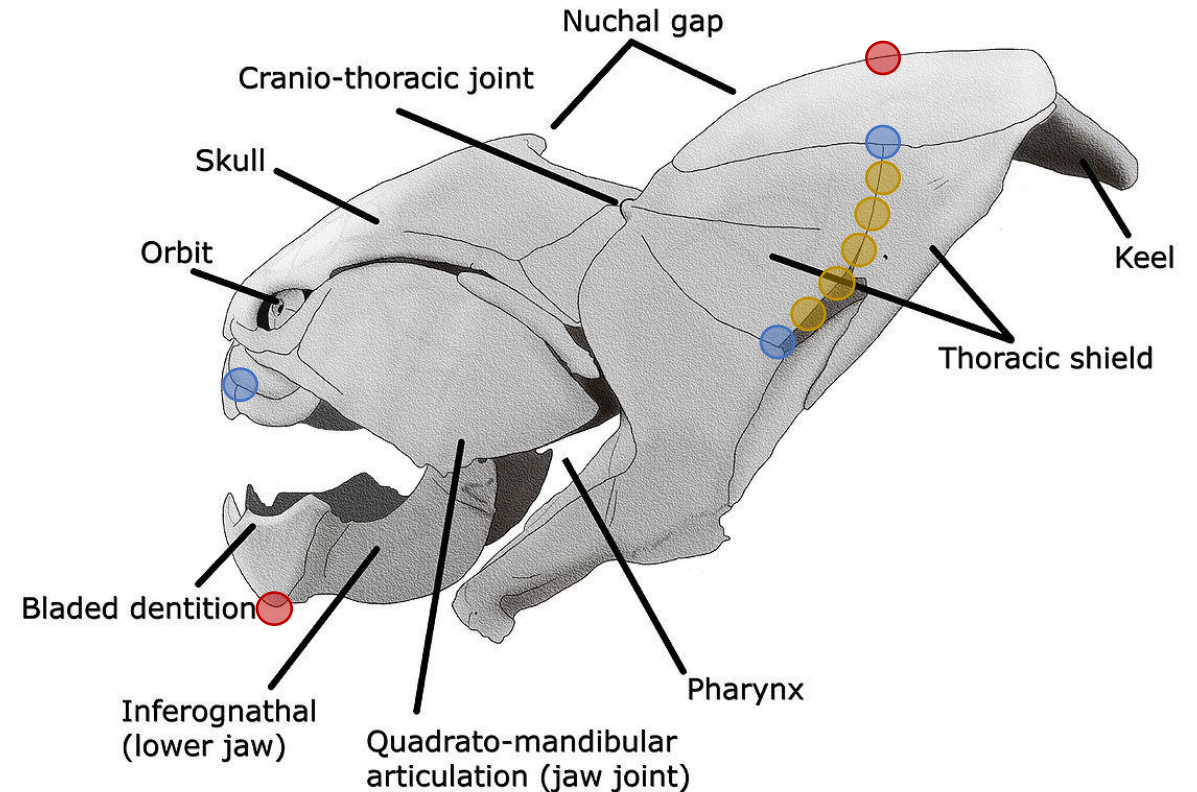
La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Tipos de 'landmarks'.

Tipo I: puntos biológicos homólogos.

Tipo II: son puntos matemáticos donde la homología de un individuo a otro es apoyada únicamente por la geometría y no por evidencia anatómica.

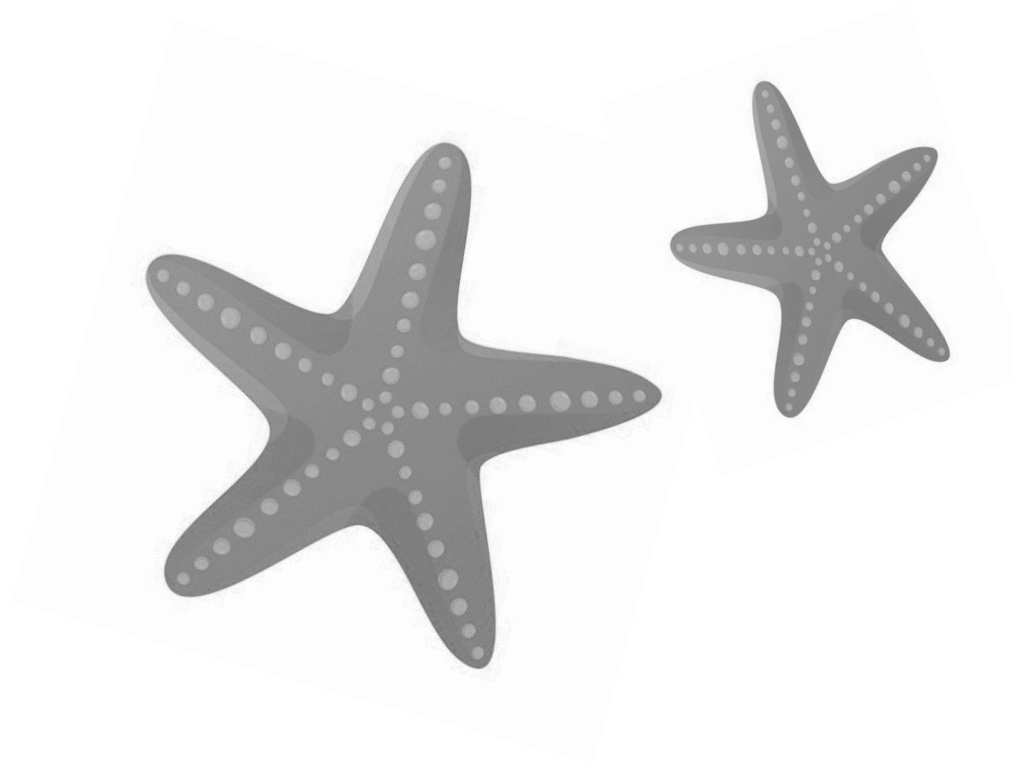
Tipo III: se refieren a puntos localizados en cualquier lugar a lo largo de un contorno entre dos 'landmarks' de tipo I o tipo II.





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

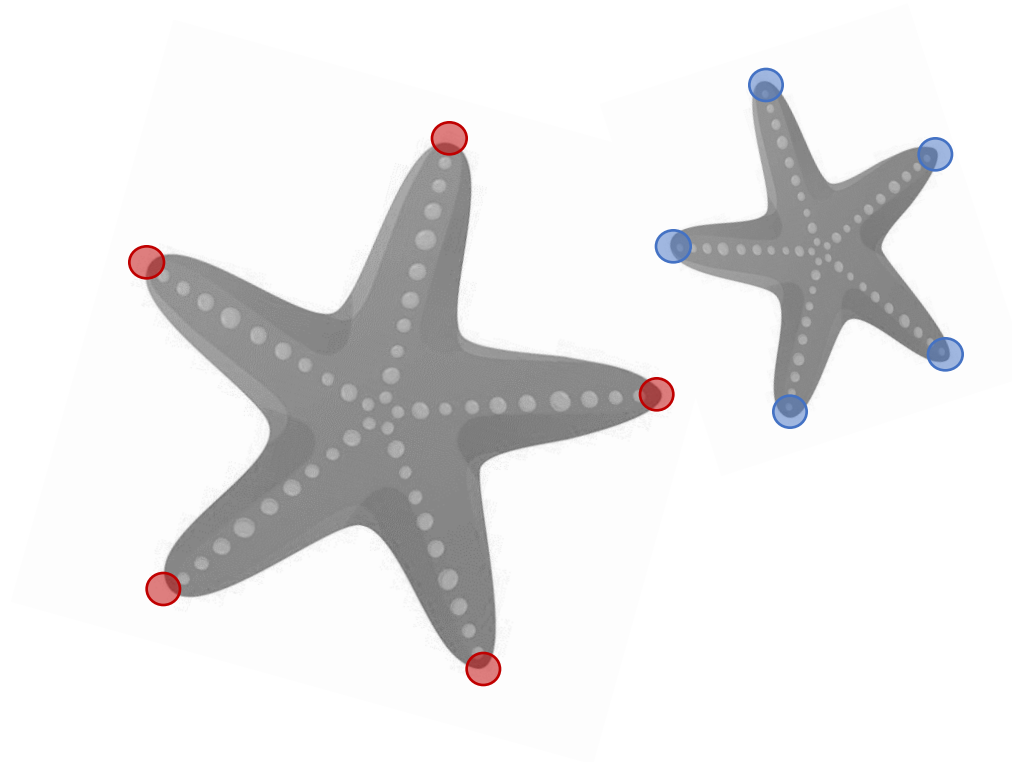
Digitalización de los 'landmarks'.





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Digitalización de los 'landmarks'.

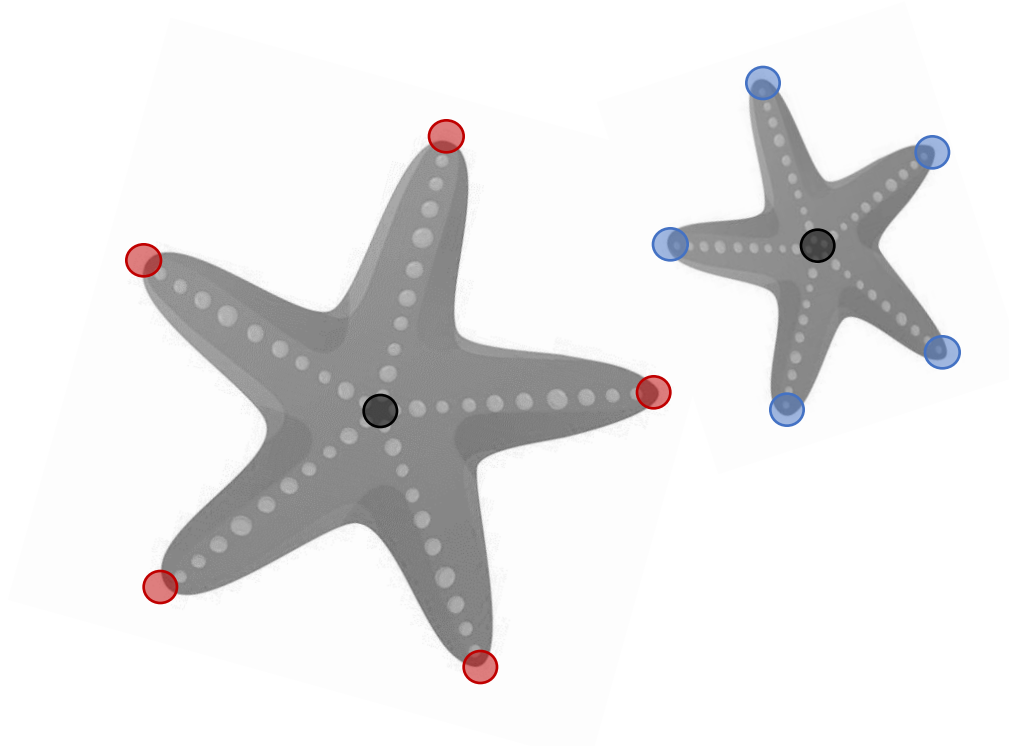




La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Superposición de configuraciones de los landmarks (GPA, Generalized Procrustes Analysis)

- Cálculo del centroide: MEDIA de las coordenadas x , y (z) de cada 'landmark'.

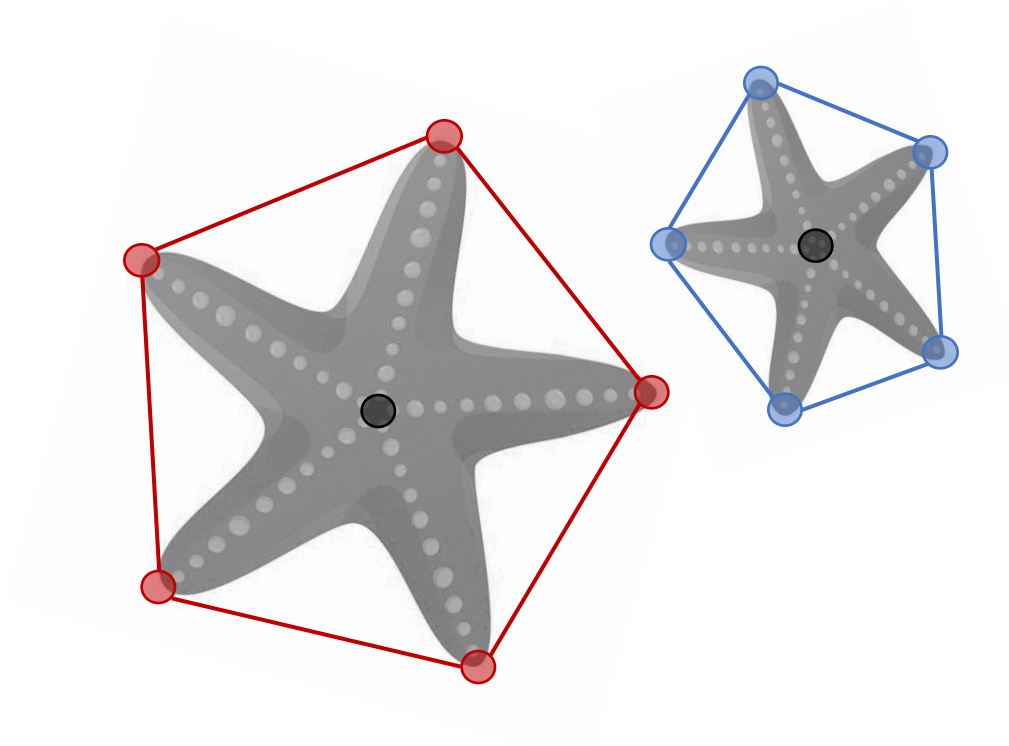




La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Superposición de configuraciones de los landmarks (GPA, Generalized Procrustes Analysis)

- Cálculo del centroide: MEDIA de las coordenadas x , y (z) de cada 'landmark'.

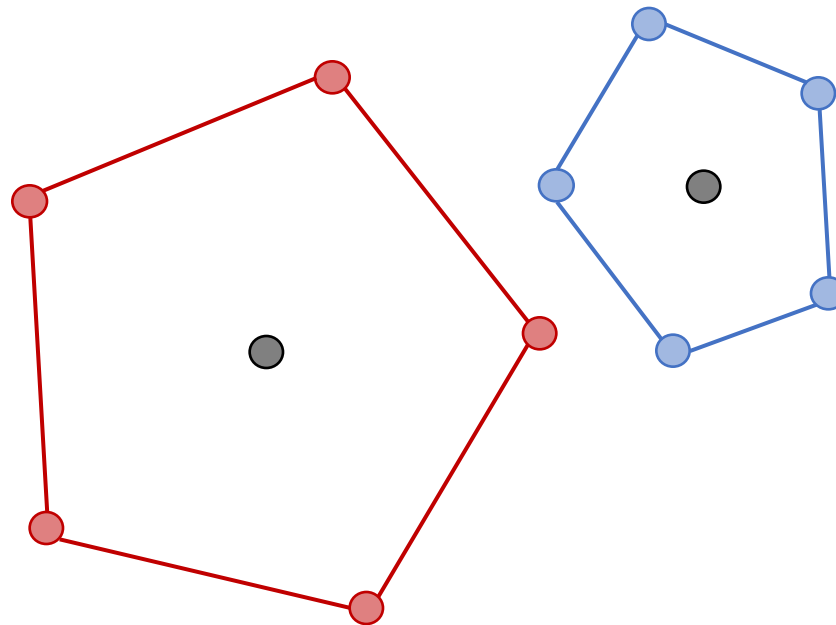




La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Superposición de configuraciones de los landmarks (GPA, Generalized Procrustes Analysis)

- Cálculo del centroide: MEDIA de las coordenadas x , y (z) de cada 'landmark'.

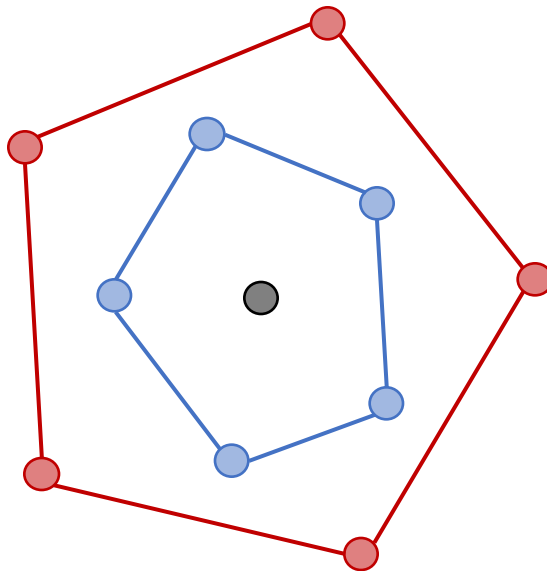




La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Superposición de configuraciones de los landmarks (GPA, Generalized Procrustes Analysis)

- Centrado de las configuraciones de 'landmarks' de cada individuo por sus centroides.

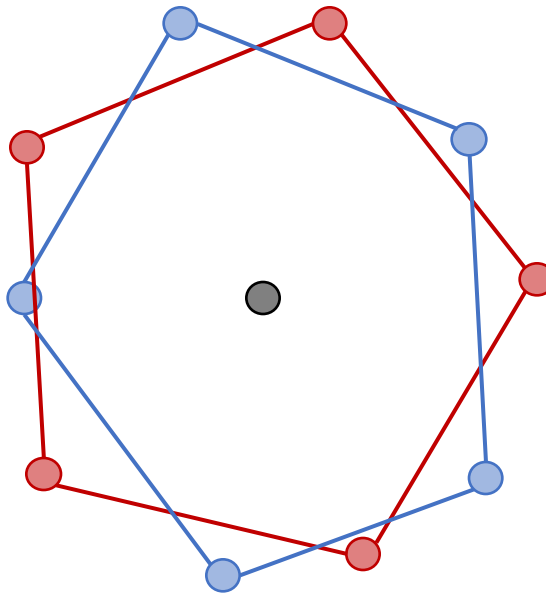




La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Superposición de configuraciones de los landmarks (GPA, Generalized Procrustes Analysis)

- Escalado de todas las configuraciones de 'landmarks' al mismo tamaño.

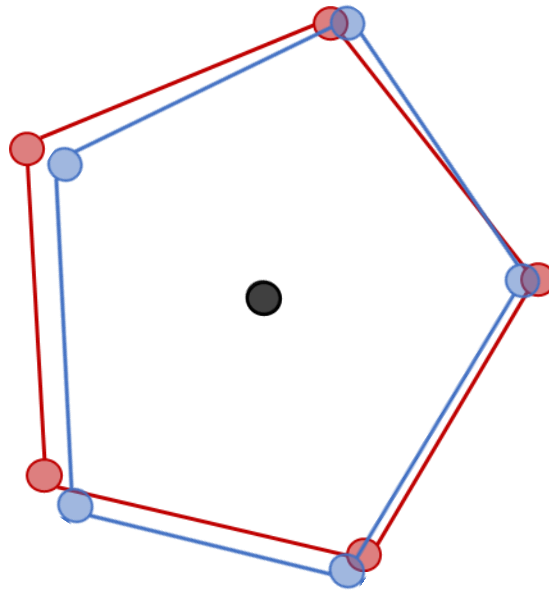




La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Superposición de configuraciones de los landmarks (GPA, Generalized Procrustes Analysis)

- Rotación óptima de las configuraciones de 'landmarks' de cada individuo para minimizar las distancias entre 'landmarks' equivalentes.





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Superposición de configuraciones de los landmarks (GPA, Generalized Procrustes Analysis)

- Cálculo de la matriz de covarianza.

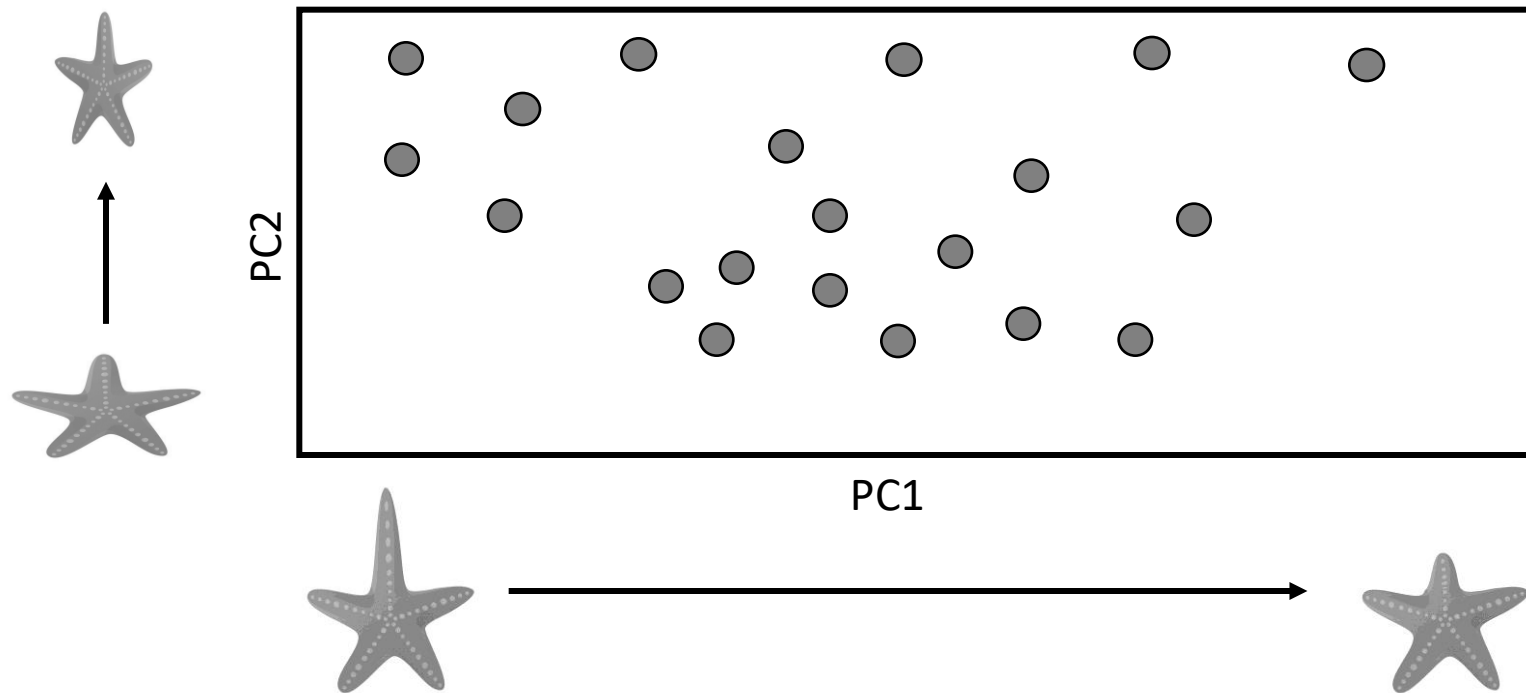
$$\Sigma = \begin{bmatrix} \text{Var}(X_1) & \text{Cov}(X_1, X_2) & \cdots & \text{Cov}(X_1, X_n) \\ \text{Cov}(X_2, X_1) & \text{Var}(X_2) & \cdots & \text{Cov}(X_2, X_n) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \text{Cov}(X_n, X_1) & \text{Cov}(X_n, X_2) & \cdots & \text{Var}(X_n) \end{bmatrix}$$



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Superposición de configuraciones de los landmarks (GPA, Generalized Procrustes Analysis)

- Análisis de componentes principales.

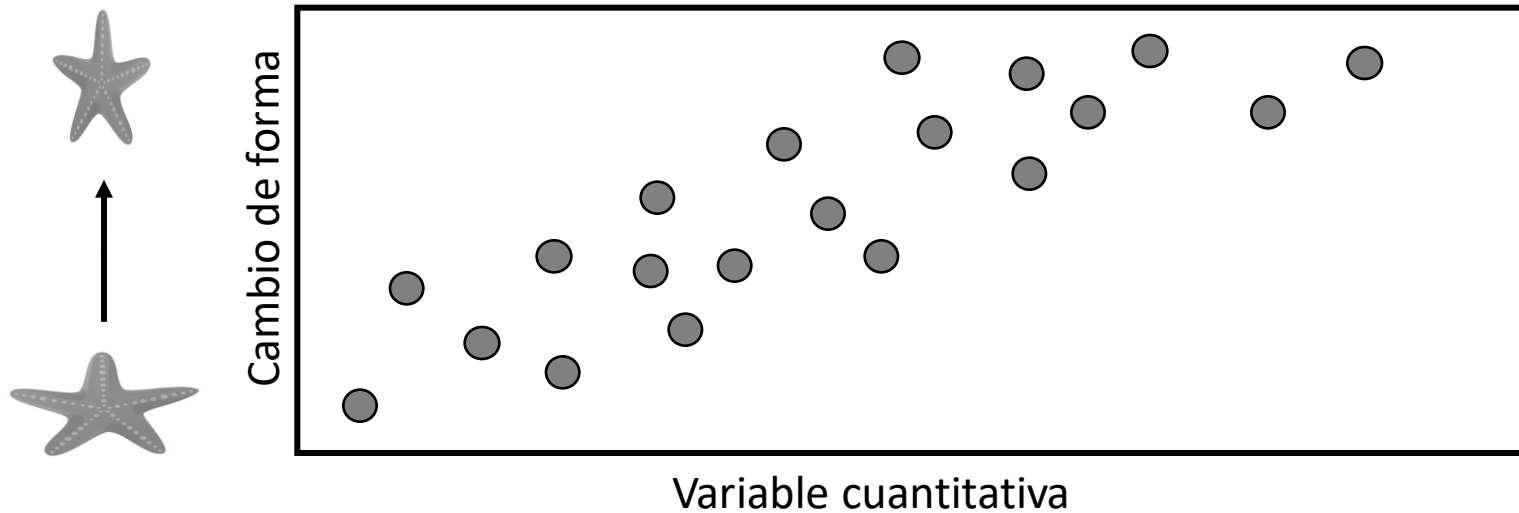




La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

Superposición de configuraciones de los landmarks (GPA, Generalized Procrustes Analysis)

- Regresión entre forma y una variable cuantitativa (e.g. tamaño para estudios de agometría).

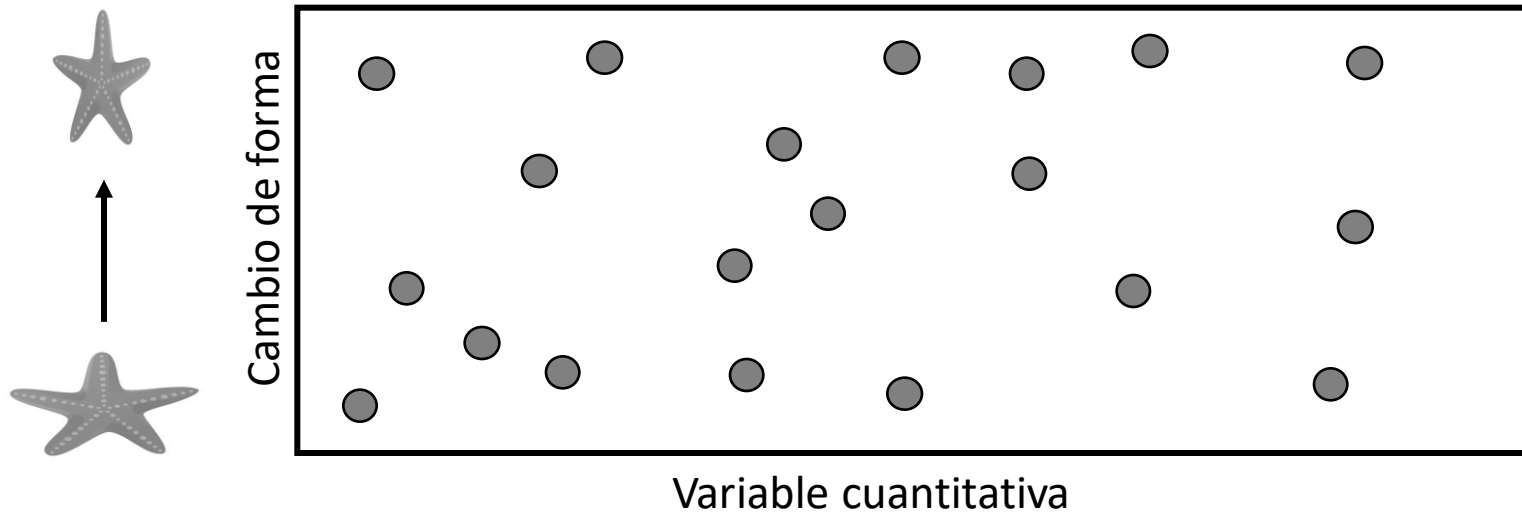




La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

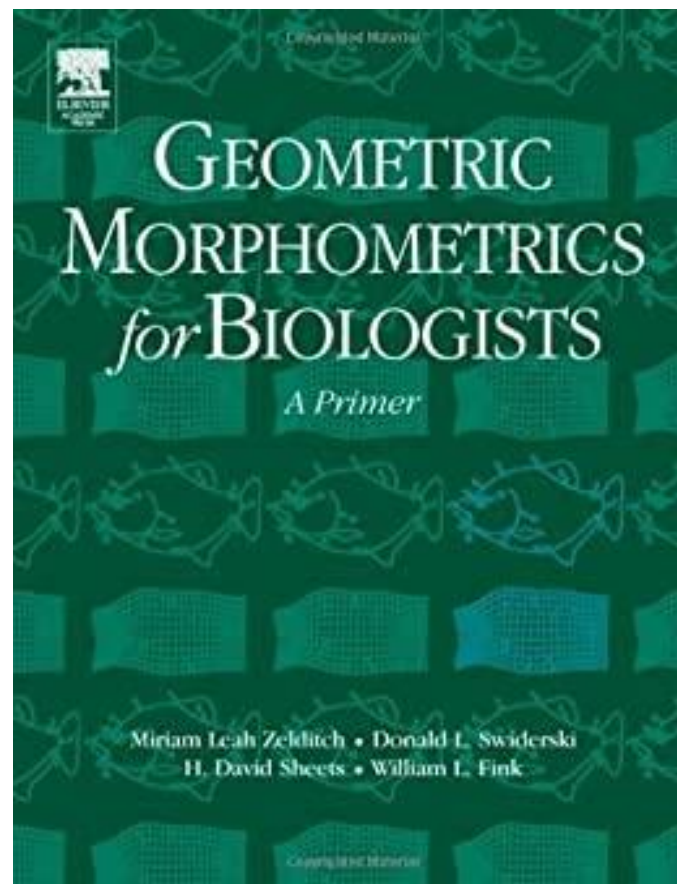
Superposición de configuraciones de los landmarks (GPA, Generalized Procrustes Analysis)

- Regresión entre forma y una variable cuantitativa (e.g. tamaño para estudios de agometría).





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

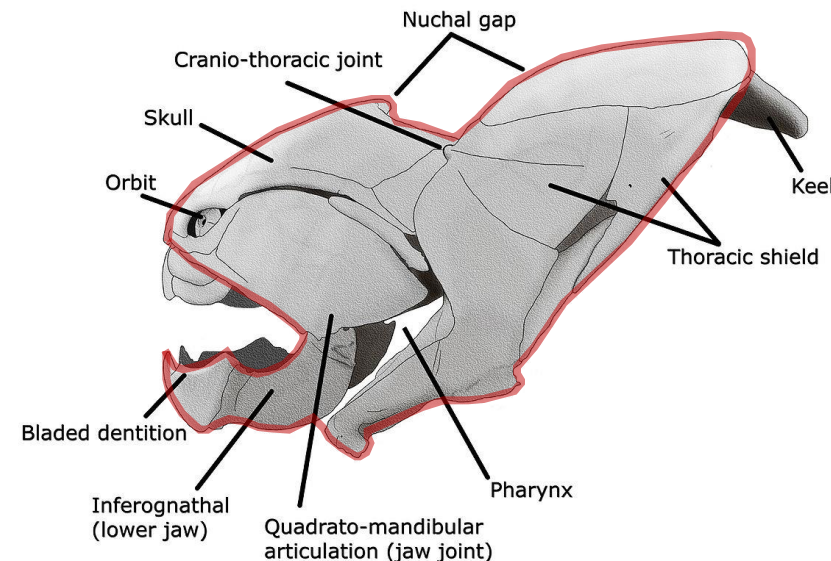


[Zelditch et al. \(2012\)](#)



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

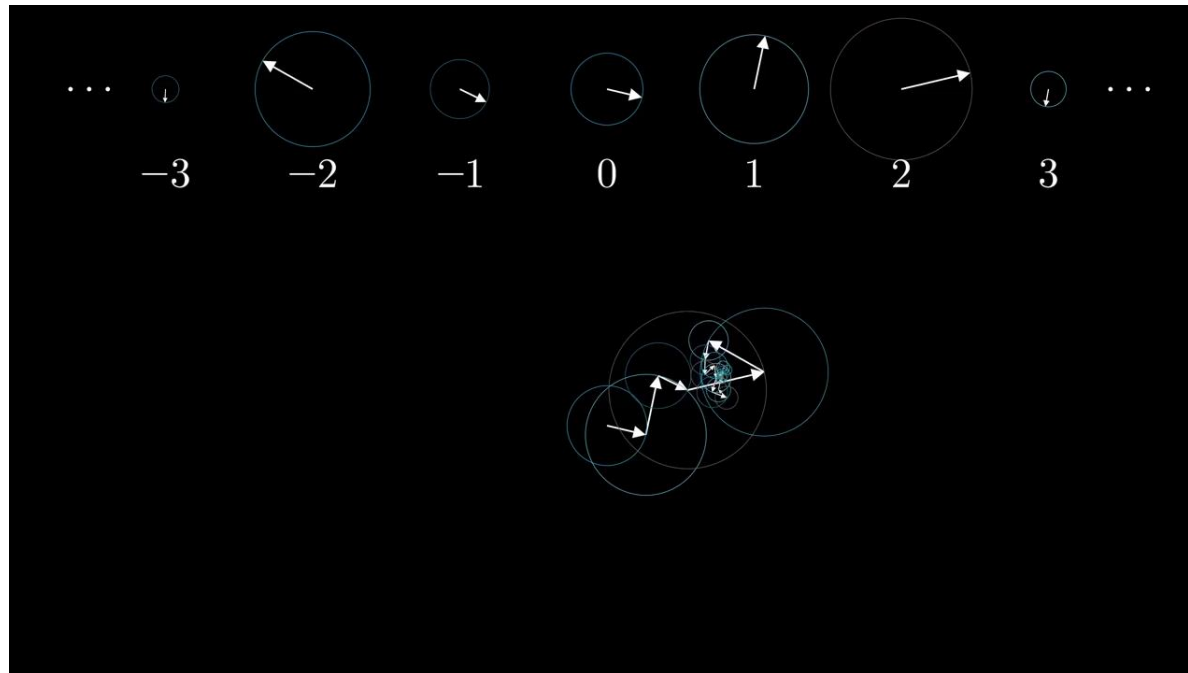
- **Análisis de contorno (análisis de Fourier).** El análisis de Fourier es el estudio de la forma general en que las funciones pueden ser representados o aproximadas por sumas de funciones trigonométricas simples. El análisis de Fourier surgió del estudio de las series de Fourier y lleva el nombre de Joseph Fourier.





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

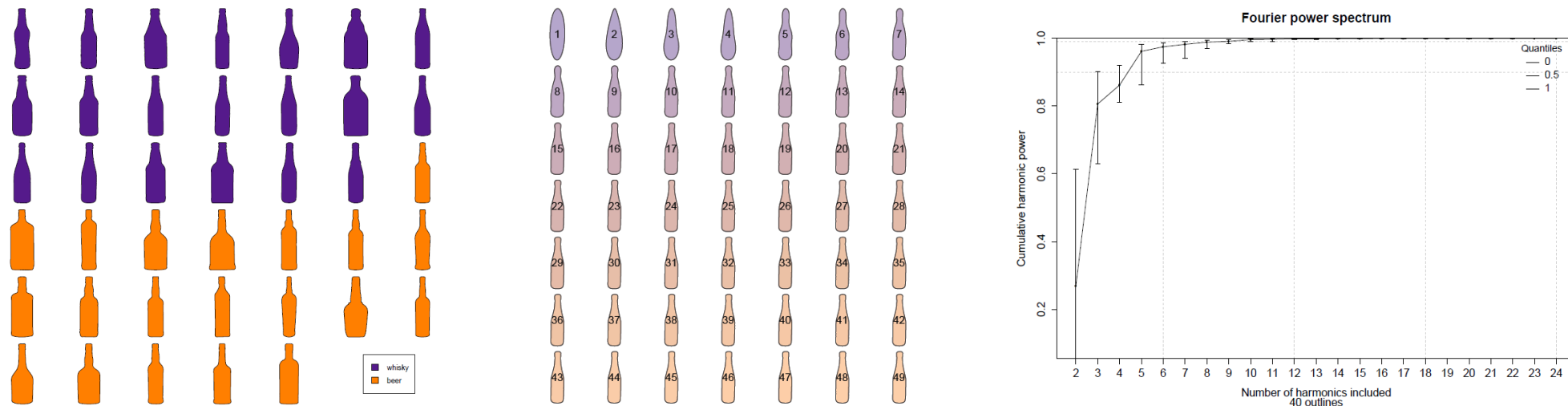
- **Análisis de contorno (análisis de Fourier)**. El análisis de Fourier es el estudio de la forma general en que las funciones pueden ser representados o aproximadas por sumas de funciones trigonométricas simples. El análisis de Fourier surgió del estudio de las series de Fourier y lleva el nombre de Joseph Fourier.





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

- **Análisis de contorno (análisis de Fourier).** El análisis de Fourier es el estudio de la forma general en que las funciones pueden ser representados o aproximadas por sumas de funciones trigonométricas simples. El análisis de Fourier surgió del estudio de las series de Fourier y lleva el nombre de Joseph Fourier.

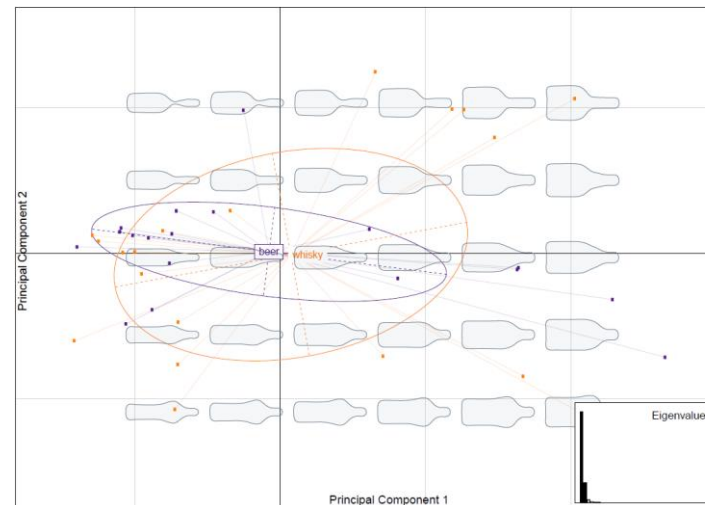


[Bonhomme et al. \(2014\)](#)



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

- **Análisis de contorno (análisis de Fourier)**. El análisis de Fourier es el estudio de la forma general en que las funciones pueden ser representados o aproximadas por sumas de funciones trigonométricas simples. El análisis de Fourier surgió del estudio de las series de Fourier y lleva el nombre de Joseph Fourier.

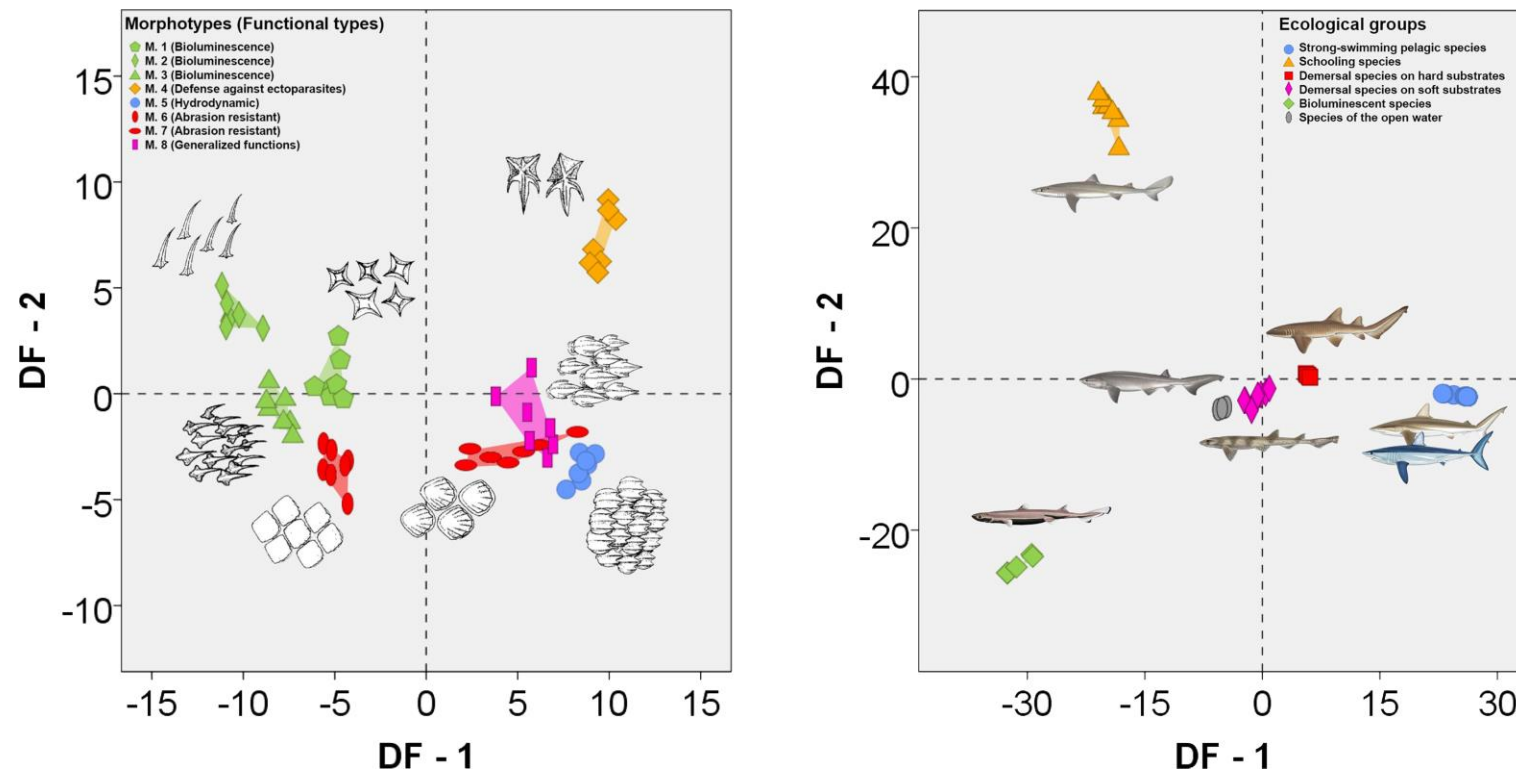


[Bonhomme et al. \(2014\)](#)



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

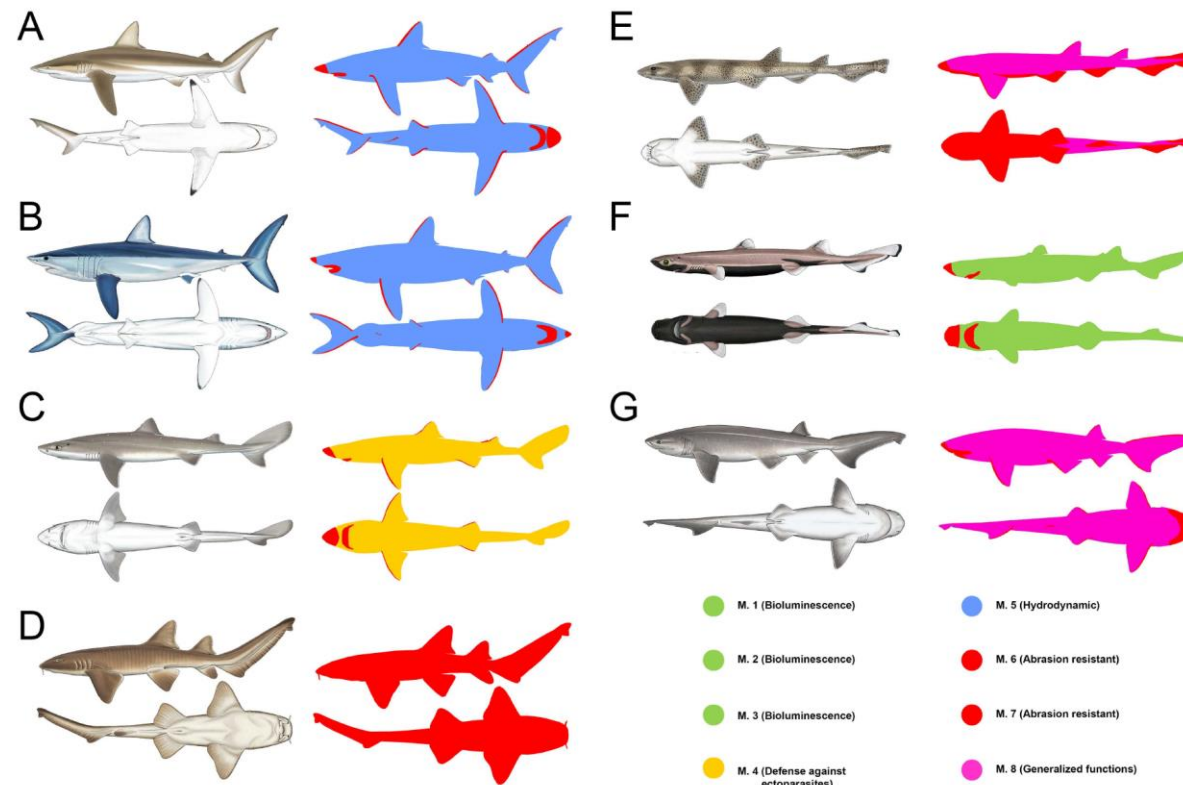
- **Morfometría clásica.** La encamación de los tiburones actuales y los telodontos.





La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

- **Morfometría clásica.** La encamación de los tiburones actuales y los telodontos.

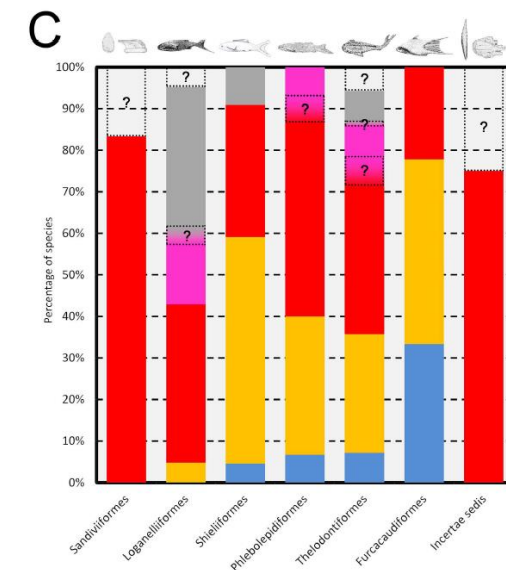
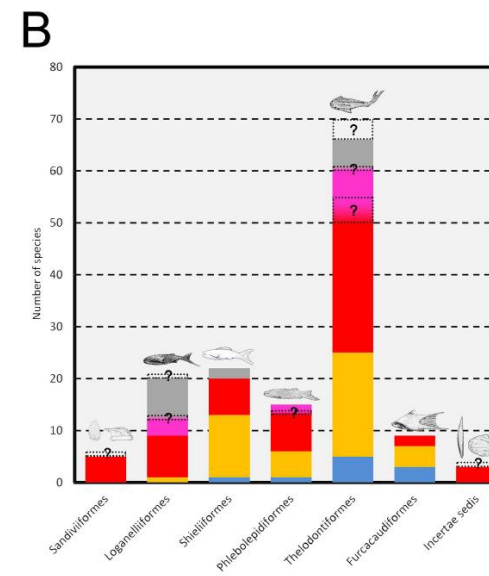
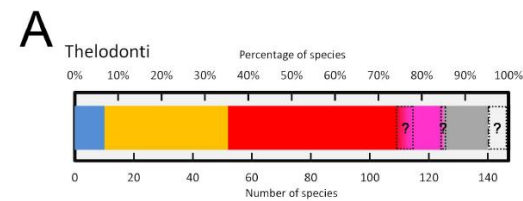
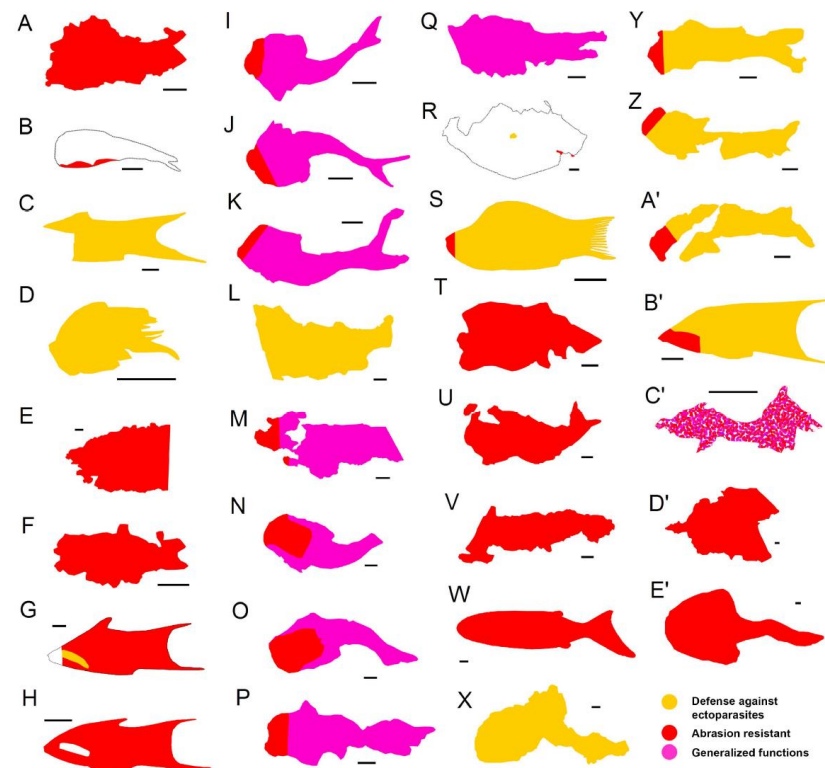


[Ferrón & Botella \(2017\)](#)



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

- **Morfometría clásica.** La encamación de los tiburones actuales y los telodontos.



Ferrón & Botella (2017)



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

- **Morfometría clásica.** La encamación de los tiburones actuales y los telodontos.

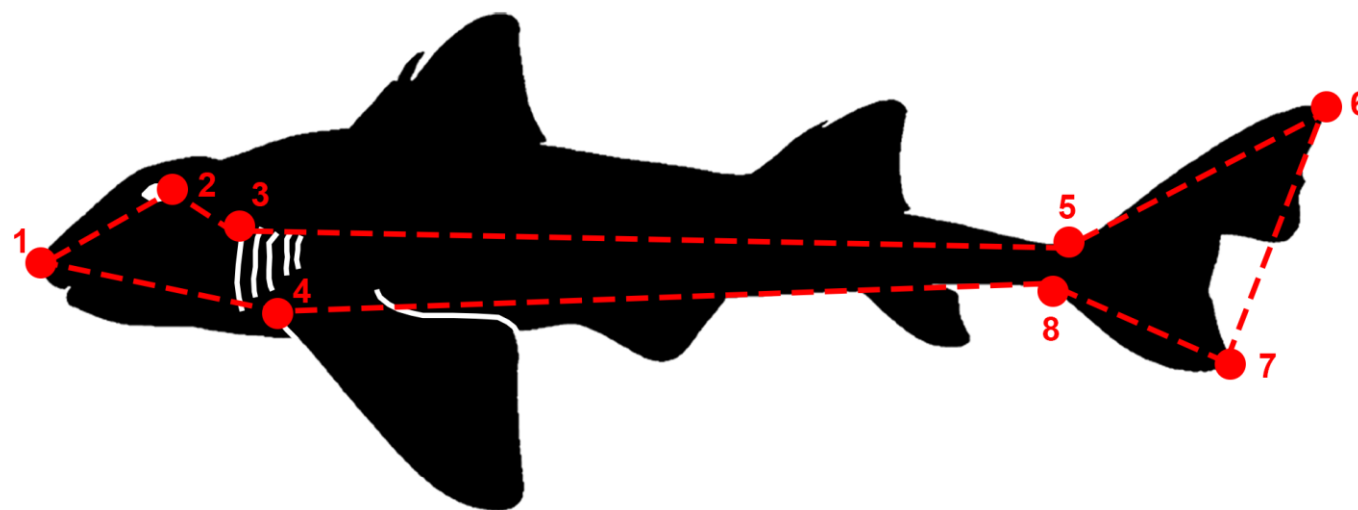


[Ferrón \(2019\)](#)



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

- **Morfometría geométrica.** La aleta caudal de *Dunkleosteus*.

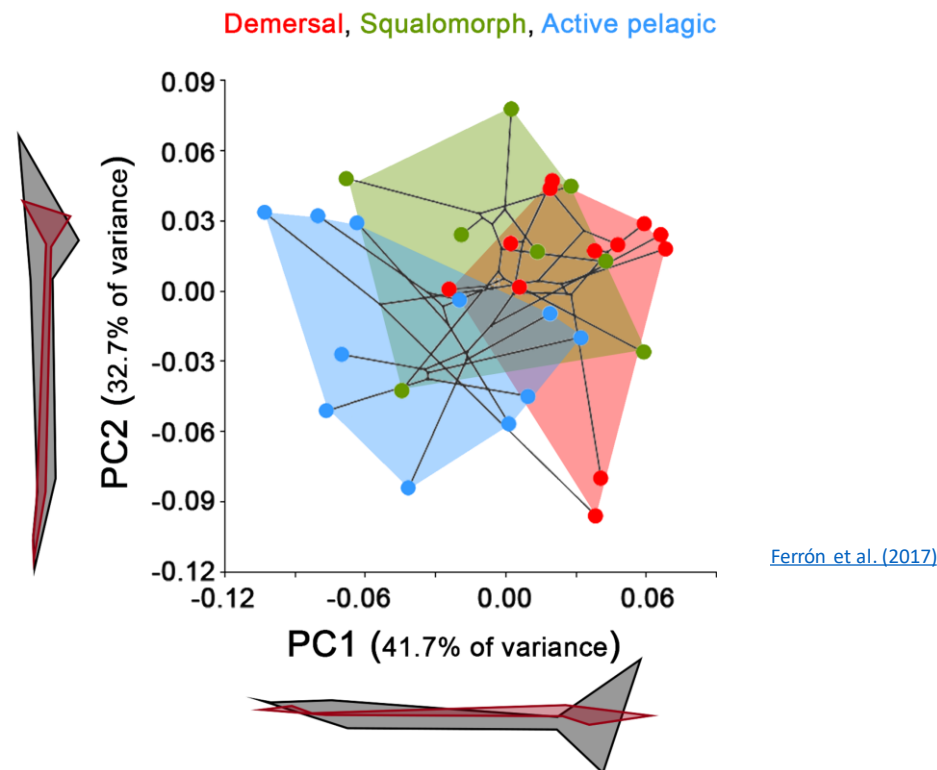


[Ferrón et al. \(2017\)](#)



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

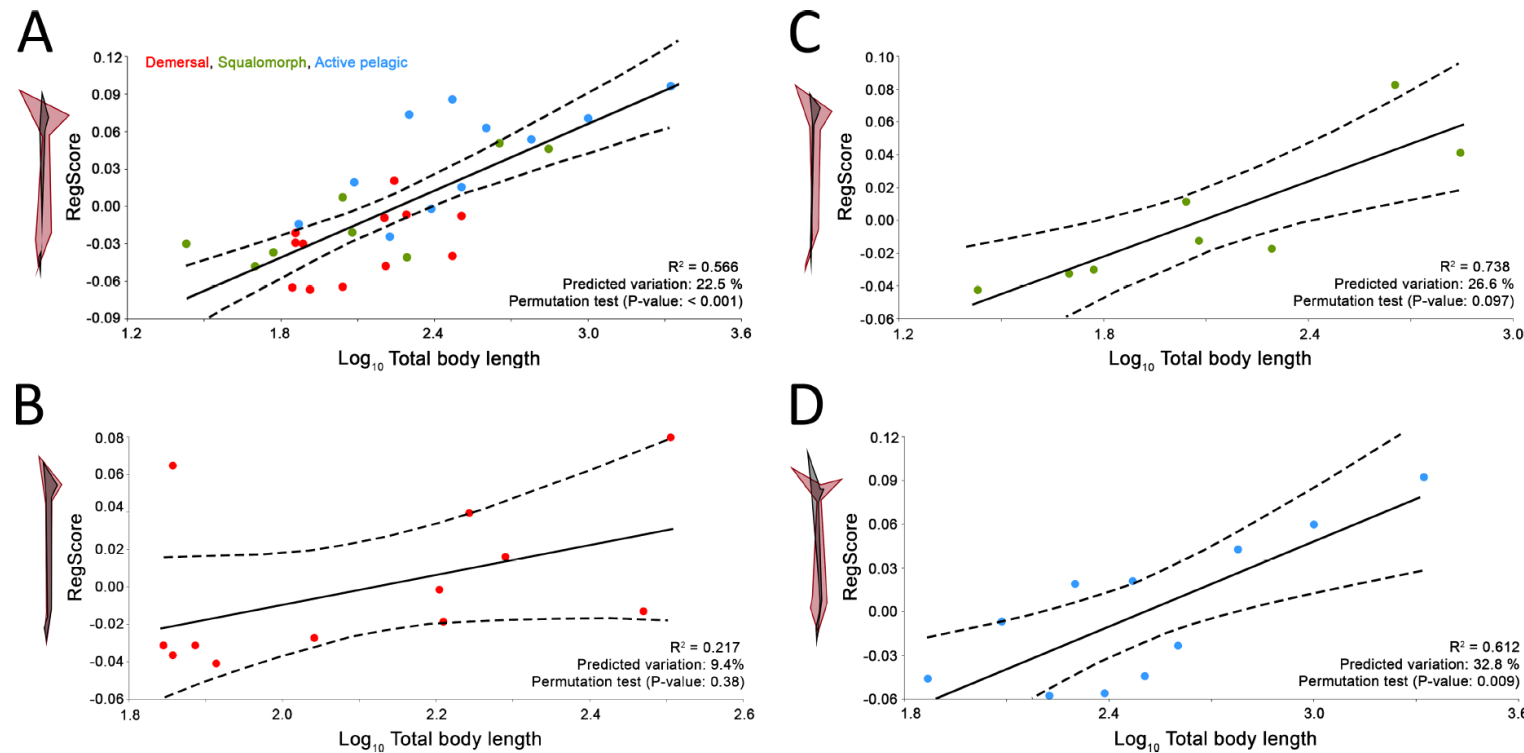
- **Morfometría geométrica.** La aleta caudal de *Dunkleosteus*.





La morfometría es el análisis cuantitativo de la forma.

- **Morfometría geométrica.** La aleta caudal de *Dunkleosteus*.



[Ferrón et al. \(2017\)](#)



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

- **Morfometría geométrica.** La aleta caudal de *Dunkleosteus*.

A



CMNH 7424
 Total body length: 320 cm
 Heterocercal angle: 22°
 Hipocercal angle: 44°
 Dorsal lobe: 80 cm
 Ventral lobe: 38 cm

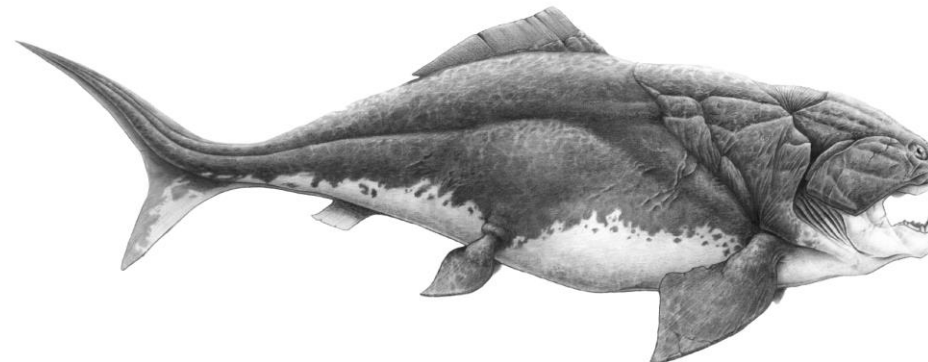
CMNH 6090
 Total body length: 534 cm
 Heterocercal angle: 26°
 Hipocercal angle: 45°
 Dorsal lobe: 132 cm
 Ventral lobe: 69 cm

CMNH 7054
 Total body length: 576 cm
 Heterocercal angle: 27°
 Hipocercal angle: 45°
 Dorsal lobe: 142 cm
 Ventral lobe: 75 cm

CMNH 5768
 Total body length: 688 cm
 Heterocercal angle: 28°
 Hipocercal angle: 46°
 Dorsal lobe: 170 cm
 Ventral lobe: 94 cm

CMNH 5936
 Total body length: 879 cm
 Heterocercal angle: 30°
 Hipocercal angle: 47°
 Dorsal lobe: 216 cm
 Ventral lobe: 126 cm

B



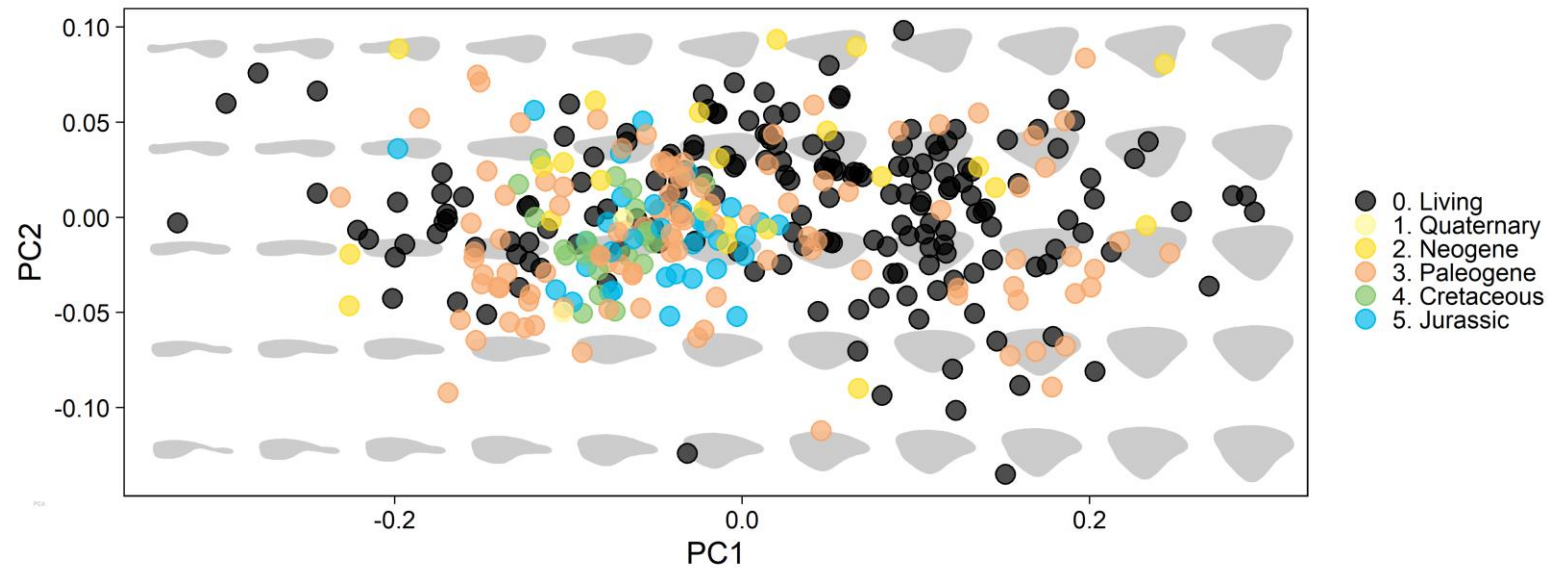
[Ferrón et al. \(2017\)](#)



La **morfometría** es el análisis cuantitativo de la forma.

- **Análisis de contorno (análisis de Fourier)**. Las alas de los lepidópteros.

Crédito imagen: Humberto G. Ferrón





2.5. Análisis geoquímico y biomarcadores



La **geoquímica** estudia el origen, distribución y evolución de los elementos químicos en la Tierra, contenidos en los minerales formadores de las rocas (y fósiles) y en los productos derivados de ellas, así como en los seres vivos, el agua y la atmósfera.



La **geoquímica** estudia el origen, distribución y evolución de los elementos químicos en la Tierra, contenidos en los minerales formadores de las rocas (y fósiles) y en los productos derivados de ellas, así como en los seres vivos, el agua y la atmósfera.

- Geoquímica de isótopos estables
- Geoquímica de tierras raras ('rare-earth elements')



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

Un elemento químico tiene uno o varios isótopos, de los cuales todos, algunos, o ninguno, pueden ser isótopos estables. Los isótopos que no son estables (radioisótopos), a diferencia de los estables, se desintegran para dar lugar a otros nucleidos emitiendo partículas o radiación electromagnética.

The Nuclei of ^{12}C and ^{13}C



Protons: 6
 Neutrons: ± 6
 Atomic mass: 12



Protons: 6
 Neutrons: ± 7
 Atomic mass: 13

This extra neutron gives ^{13}C its heavier mass!

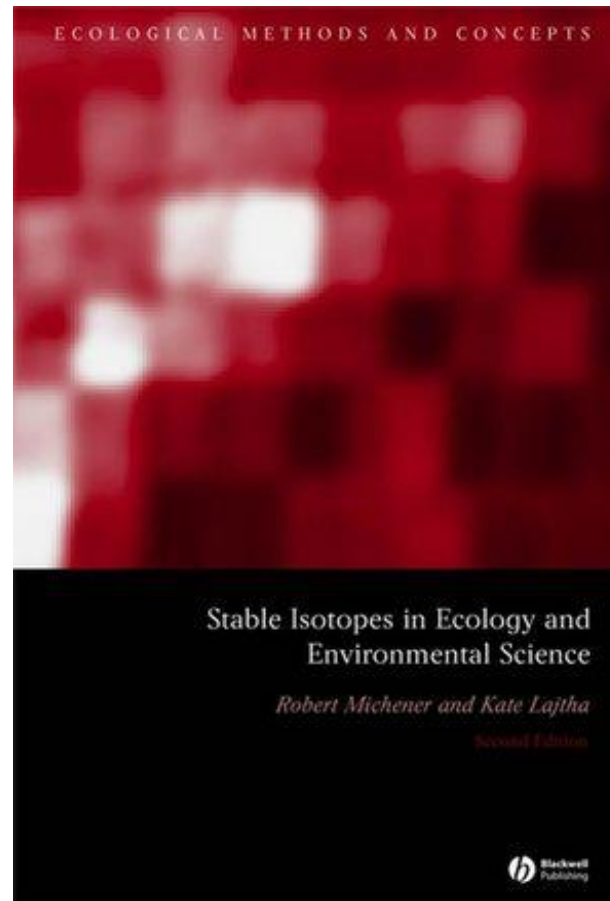
Crédito imagen: © Nathan McTigue

H																	He
Li	Be											B	C	N	O	F	Ne
Na	Mg											Al	Si	P	S	Cl	Ar
K	Ca	Sc	Ti	V	Cr	Mn	Fe	Co	Ni	Cu	Zn	Ga	Ge	As	Se	Br	Kr
Rb	Sr	Y	Zr	Nb	Mo	Tc	Ru	Rh	Pd	Ag	Cd	In	Sn	Sb	Te	I	Xe
Cs	Ba	*	Hf	Ta	W	Re	Os	Ir	Pt	Au	Hg	Tl	Pb	Bi	Po	At	Rn
Fr	Ra	**	Rf	Db	Sg	Bh	Hs	Mt	Ds	Rg	Cn	Nh	Fl	Mc	Lv	Ts	Og
*	La	Ce	Pr	Nd	Pm	Sm	Eu	Gd	Tb	Dy	Ho	Er	Tm	Yb	Lu		
**	Ac	Th	Pa	U	Np	Pu	Am	Cm	Bk	Cf	Es	Fm	Md	No	Lr		

Crédito imagen: Creative Commons



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.



[Michener & Lajtha \(2007\)](#)



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

Table 5.1 Vertebrate isotope systems and their applications.

Element	Isotope	Fractional abundance	Standard for δ value calculation	Isotopic range in vertebrates*	Applications†
Hydrogen	^1H	0.999844	Standard Mean	-175 to +70‰	Migration, habitat use, diet, trophic level, osmoregulatory physiology
	^2H	0.000156	Ocean Water (SMOW)	Kelly et al. (2002) Wolf & del Rio (2000)	
Carbon	^{12}C	0.98889	Pee Dee	-60 to +5‰	Diet, digestive physiology, habitat use, migration
	^{13}C	0.01111	Belemnite Limestone (PDB)	Doucett et al. (2002) Kohn & Cerling (2002)	
Nitrogen	^{14}N	0.99634	Air	-30 to +30‰	Trophic level, diet, habitat use, migration, starvation, reproduction
	^{15}N	0.00366		Hare et al. (1991)	
Oxygen	^{16}O	0.99755	SMOW or PDB	0 to +35‰	Habitat use, migration, diet, thermoregulation, osmoregulation
	^{17}O	0.00039		Kohn & Cerling (2002)	
	^{18}O	0.00206			
Sulfur	^{32}S	0.9493	Canyon Diablo	-15 to +20‰	Habitat use, migration, diet
	^{33}S	0.0076	Troilite	Lott et al. (2003)	
	^{34}S	0.0429			
	^{36}S	0.0002			
Calcium	^{40}Ca	0.96941	NIST 915a (CaF ₂)	-3.1 to +1.8‰	Trophic level, habitat use, migration
	^{42}Ca	0.00647		Skulan & DePaolo (1999)	
	^{43}Ca	0.00135			
	^{44}Ca	0.02086			
	^{46}Ca	0.00004			
Strontium	^{84}Sr	0.0056	Bulk Earth (ϵ) or Sea Water (δ)	0.7043–0.7583	Habitat use, migration, diet
	^{86}Sr	0.0986		Price et al. (2000)	
	^{87}Sr	0.0700		Nelson et al. (1986)	
	^{88}Sr	0.8258			

* The range of values is defined by data in cited papers.

† Study of migration is a potential application of all isotope systems.

[Michener & Lajtha \(2007\)](#)



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

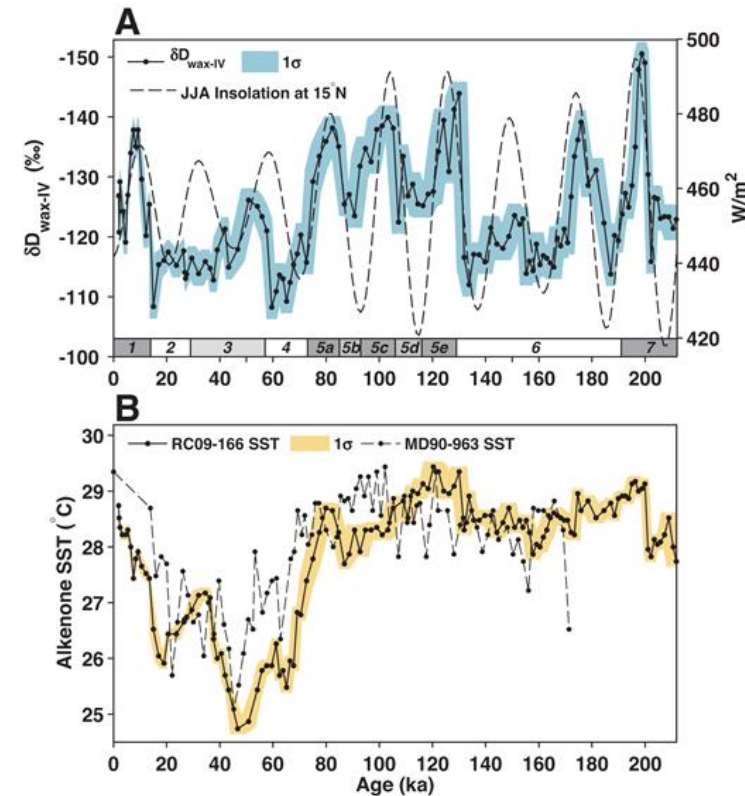
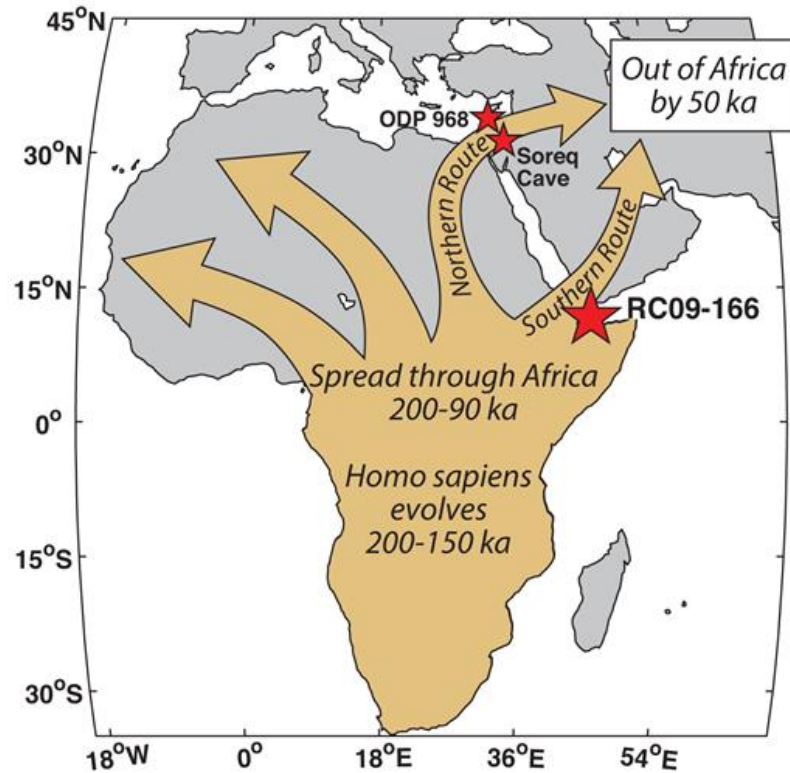
Tissue	Component	Signal window	Isotope systems	Preservation window (years)		
Hair	Keratin	Accretion	H, C, N, O, S	10 ⁴		
Feather	Keratin	Accretion	H, C, N, O, S	10 ⁴		
Bone	Bioapatite	Years	CO ₃ -C, O	10 ³ (10 ⁶)		
			PO ₄ -O	10 ⁴ (10 ⁸)		
			Ca	10 ⁷ -10 ⁸		
			Sr, Nd, Pb	10 ³		
			Collagen	Years	H, C, N, O, S	10 ⁵ -10 ⁶ (10 ⁸)
			Lipid	Weeks-months	H, C	
Enamel	Bioapatite	Accretion	CO ₃ -C, O	10 ⁸		
			PO ₄ -O	10 ⁸		
			Ca	10 ⁷ -10 ⁸		
			Sr, Nd, Pb	10 ⁷		
			Dentin	Bioapatite	Accretion	Same as bone
Egg shell	Collagen	Accretion	H, C, N, O, S	Same as bone		
	Carbonate	Days-weeks	C, O	10 ⁷ -10 ⁸		
Otoliths	Protein	Days-weeks	C, N	10 ⁴		
	Carbonate	Accretion	C, O	10 ⁷		

[Michener & Lajtha \(2007\)](#)



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

Isotopos de hidrógeno.



[Tierney et al. \(2017\)](#)



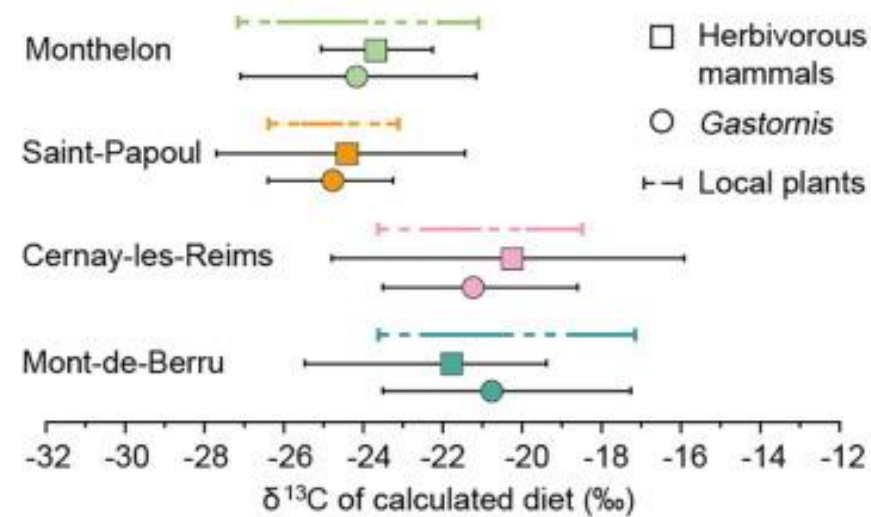
Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

Isotopos de carbono.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Crédito imagen: [Creative Commons](#)

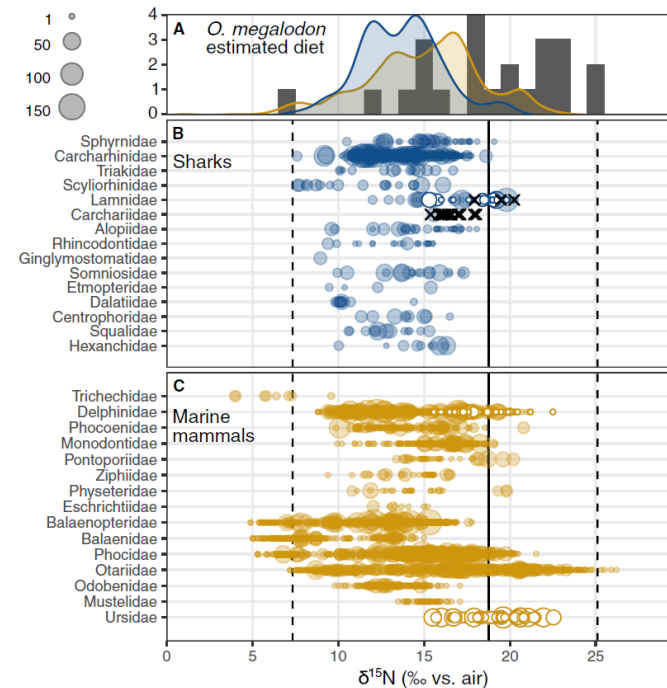
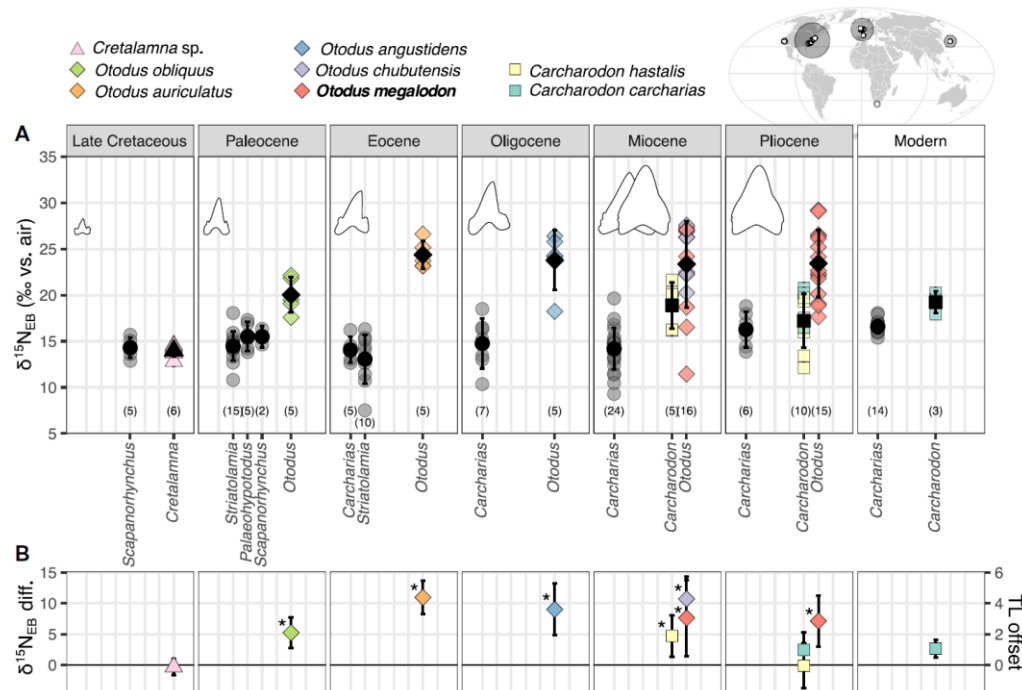


[Zhao et al. \(2021\)](#)



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

Isótopos de nitrógeno.

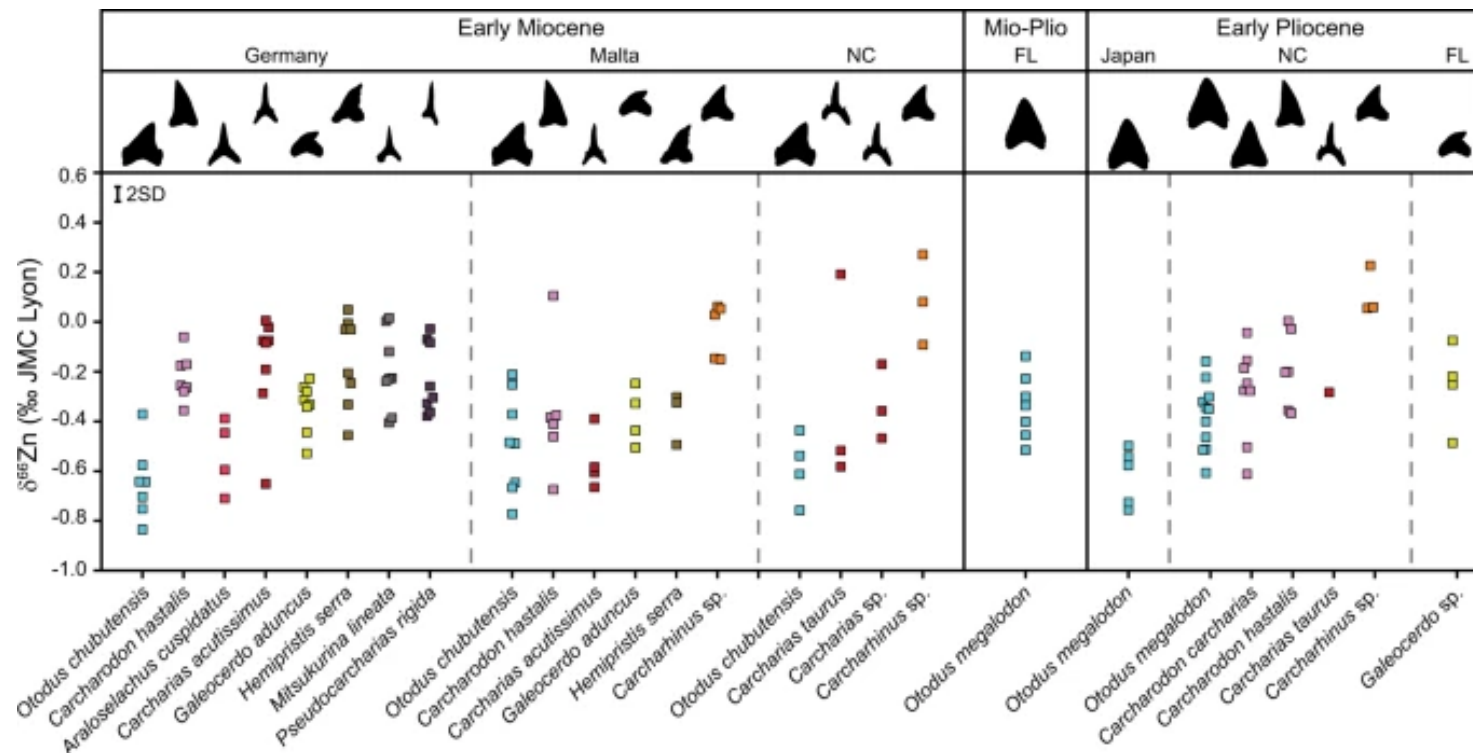


[Kast et al. \(2022\)](#)



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

Isotopos de zinc.

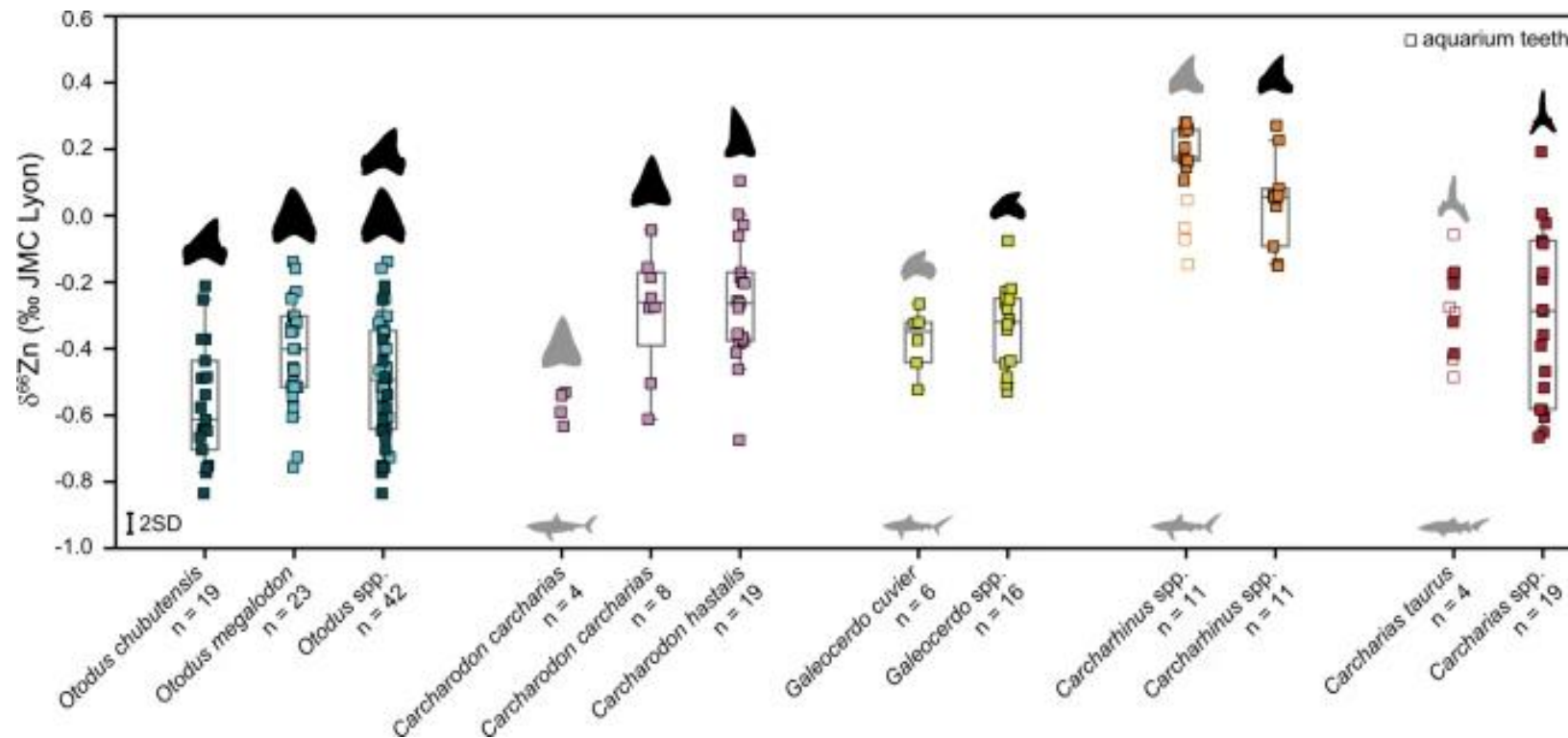


[McCormack et al. \(2022\)](#)



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

Isotopos de zinc.



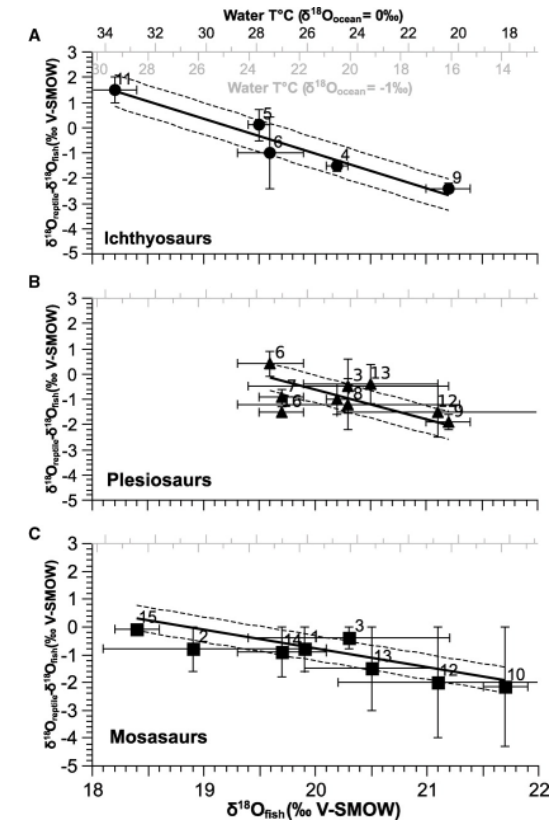
[McCormack et al. \(2022\)](#)



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

Isotopos de oxígeno.

Crédito imagen: Nikolay Zverkov



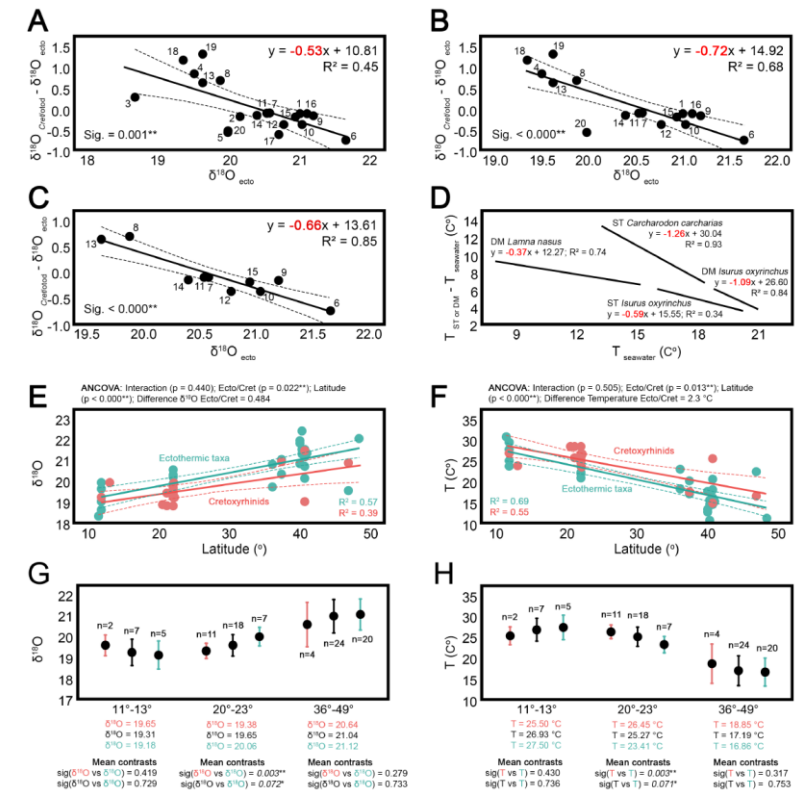
[Bernard et al. \(2010\)](#)



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

Isotopos de oxígeno.

Crédito imagen: [Hugo Salais](#)

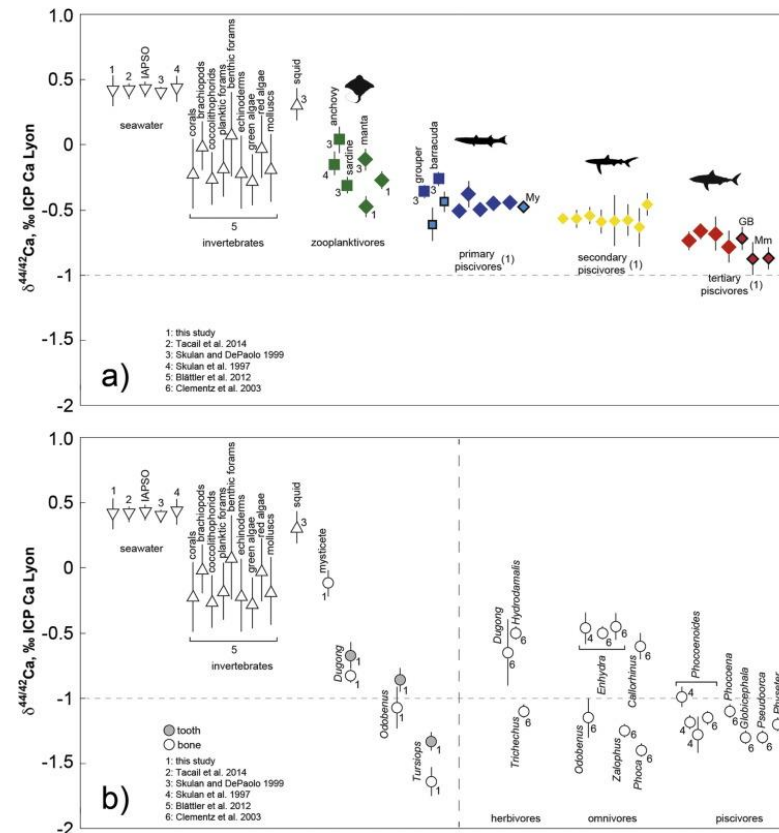


Ferrón (2017)



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

Isotopos de calcio.

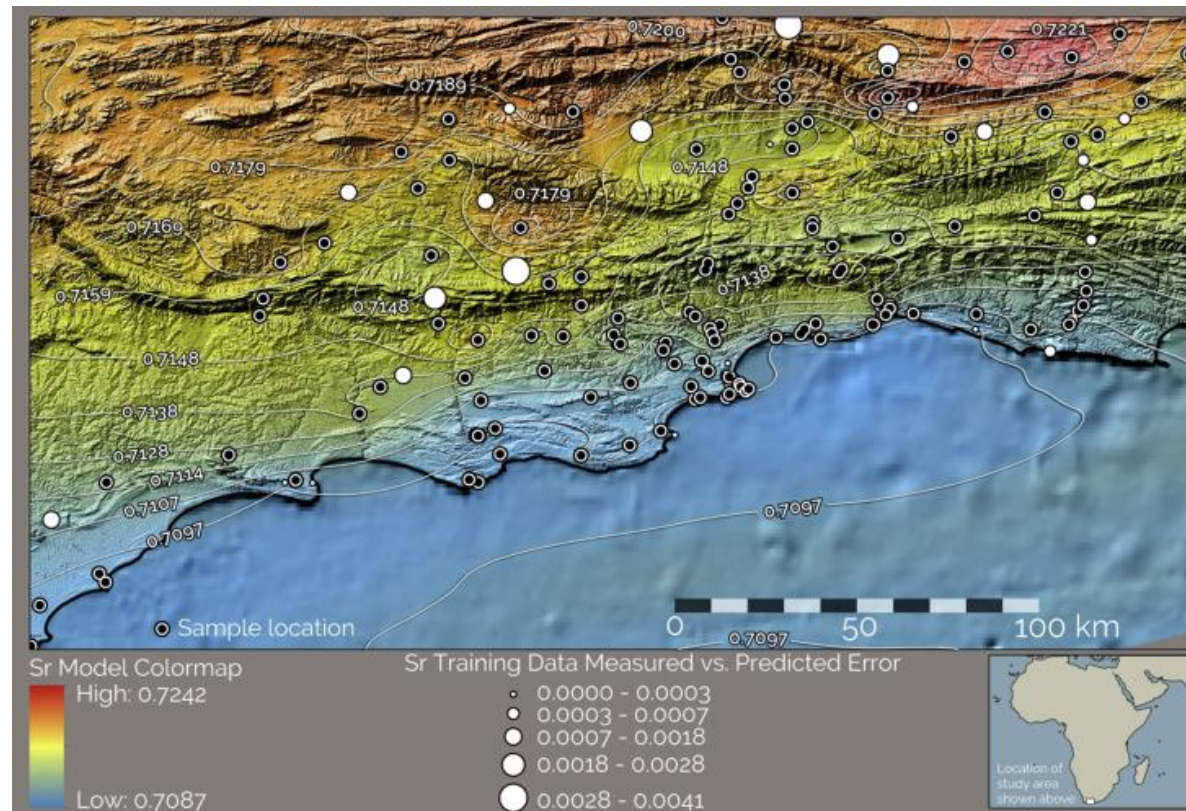


[Martin et al. \(2015\)](#)



Un **isótopo estable** es un nucleido que no es radiactivo (a diferencia de los radionucleidos), por lo que no experimenta de forma espontánea decaimiento radiactivo.

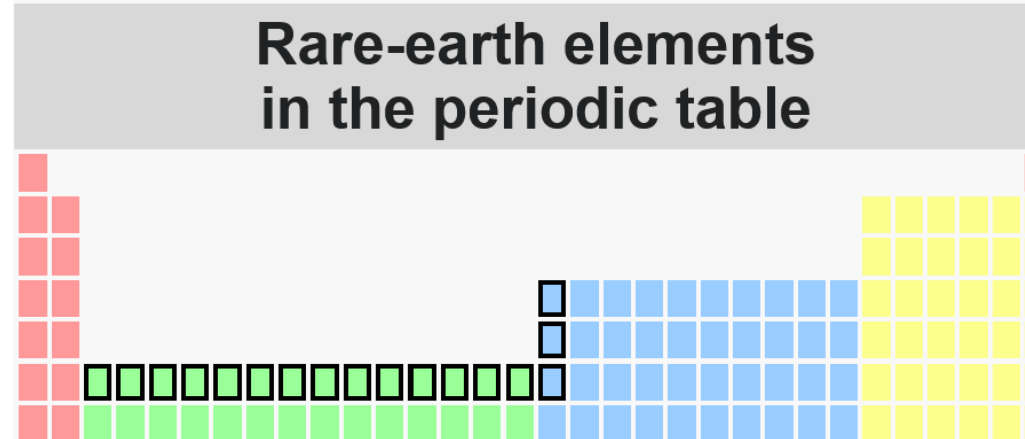
Isotopos de estroncio.



[Copeland et al. \(2016\)](#)

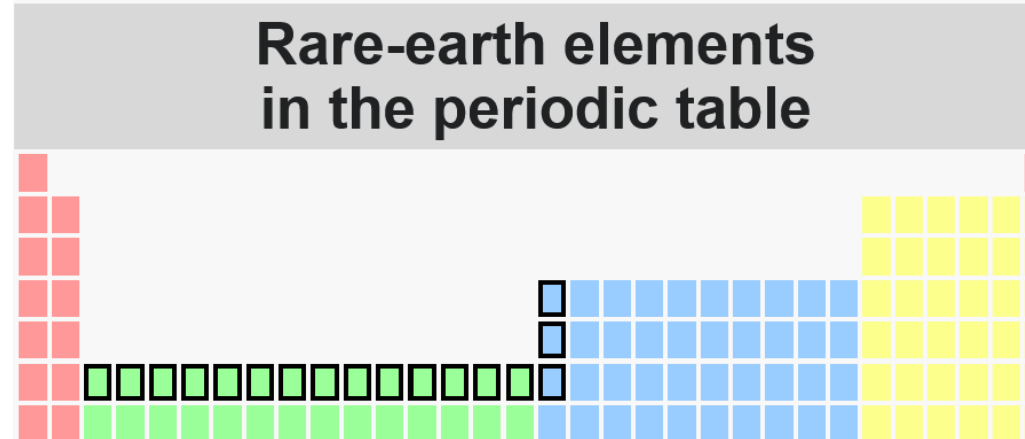


Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, **itrio** y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, **cerio**, praseodimio, **neodimio**, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

Concentración total de REE en huesos y dientes modernos < 20 ppm.



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

Concentración total de REE en huesos y dientes modernos < 20 ppm.



Concentración total de REE en huesos y dientes fósiles < 1000 a 10.000 ppm.



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

Concentración total de REE en huesos y dientes modernos < 20 ppm.



Concentración total de REE en huesos y dientes fósiles < 1000 a 10.000 ppm.



95% de REE de fósiles es de incorporación diagenética.



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

Concentración total de REE en huesos y dientes modernos < 20 ppm.



Concentración total de REE en huesos y dientes fósiles < 1000 a 10.000 ppm.



95% de REE de fósiles es de incorporación diagenética.

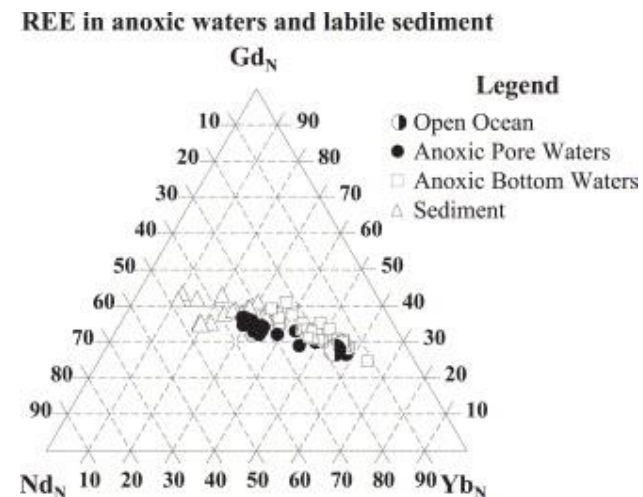
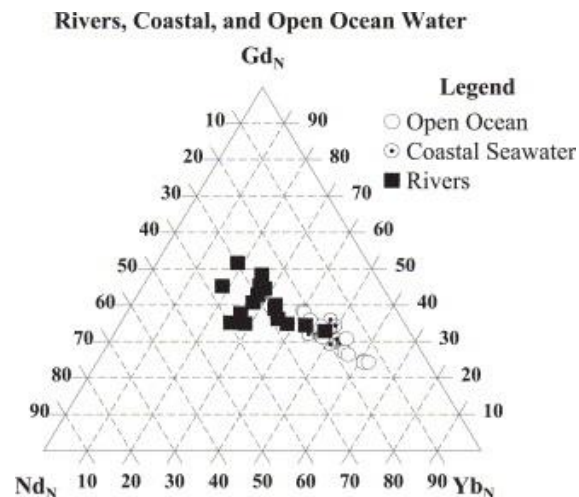


Se incorporan durante la recristalización diagenética temprana de la apatita ósea (no reflejan la dieta, el nivel trófico o la posición filogenética del organismo).



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

- Condiciones paleo-redox en aguas marinas.
- Interpretaciones paleoambientales, paleo-oceanográficas y paleogeográficas.
- Variaciones del nivel del mar o la profundidad relativa del agua

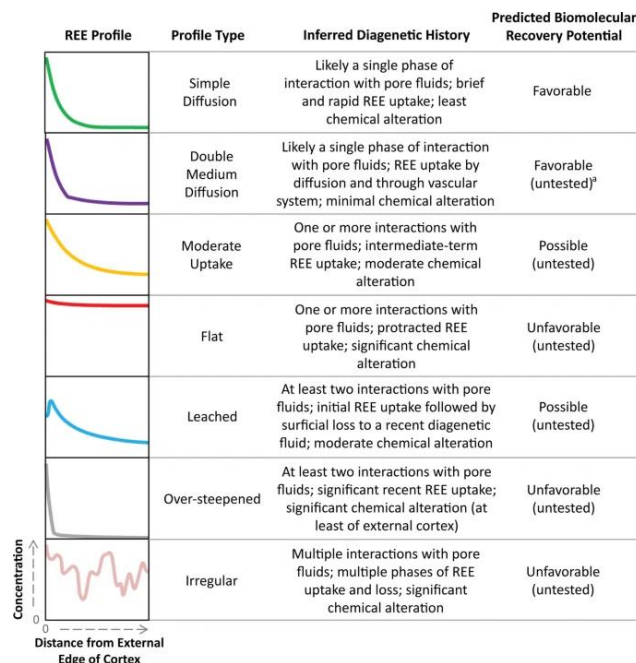


[Patrick et al. \(2004\)](#)



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

- Útiles para evaluar el potencial de preservación de biomoléculas en fósiles.

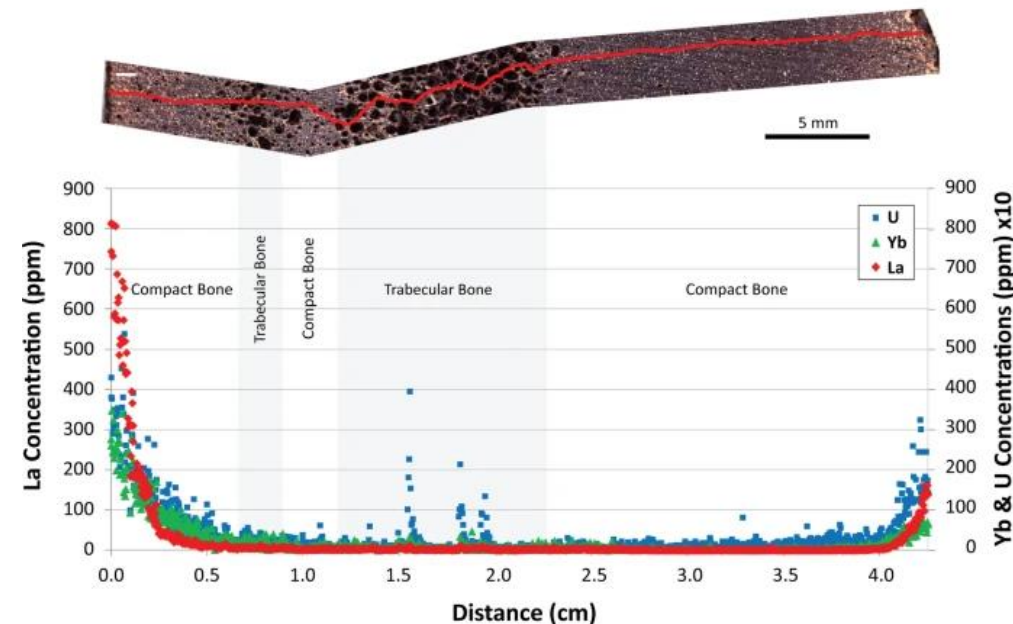
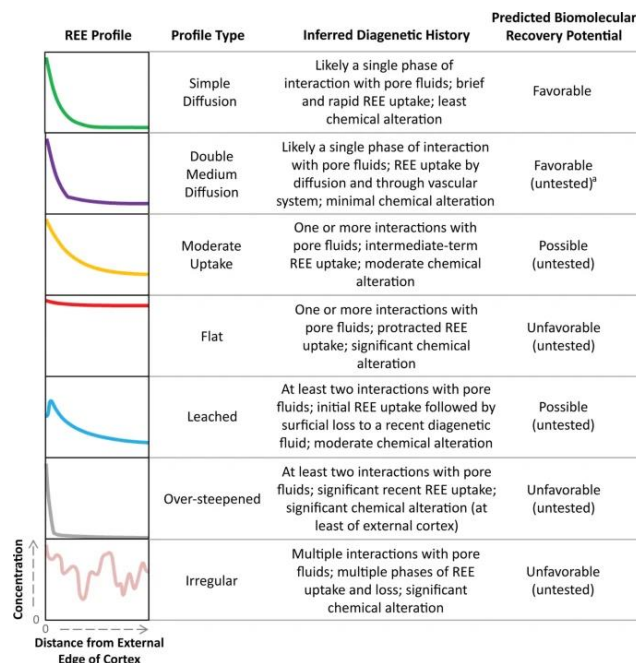


[Ullmann et al. \(2020\)](#)



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

- Útiles para evaluar el potencial de preservación de biomoléculas en fósiles.

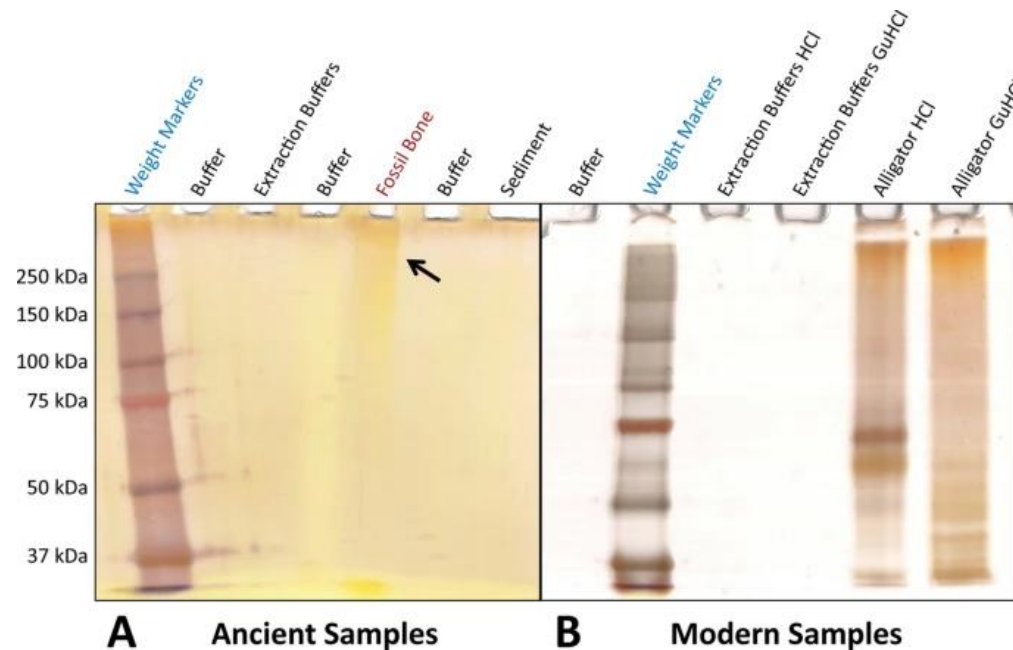


[Ullmann et al. \(2020\)](#)



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

- Útiles para evaluar el potencial de preservación de biomoléculas en fósiles.

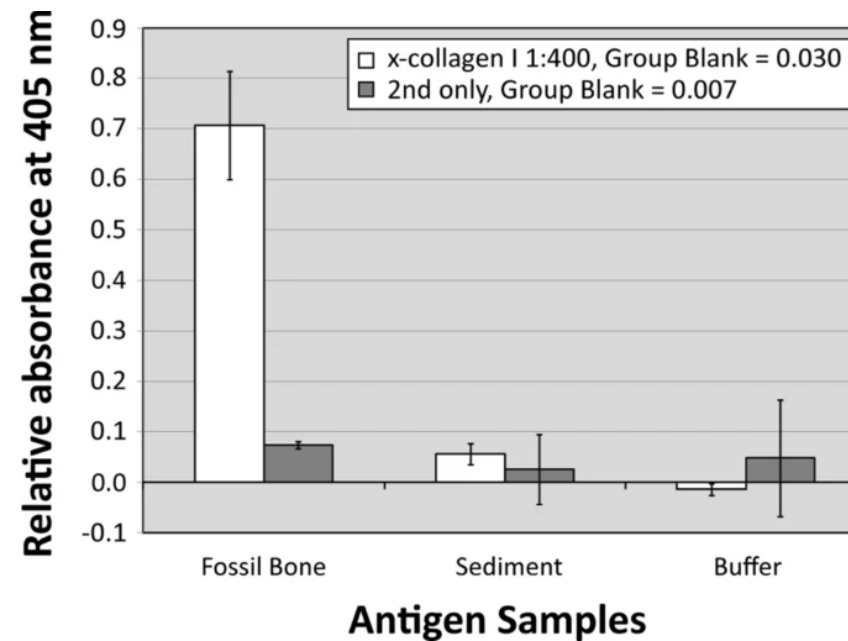


[Ullmann et al. \(2020\)](#)



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

- Útiles para evaluar el potencial de preservación de biomoléculas en fósiles.

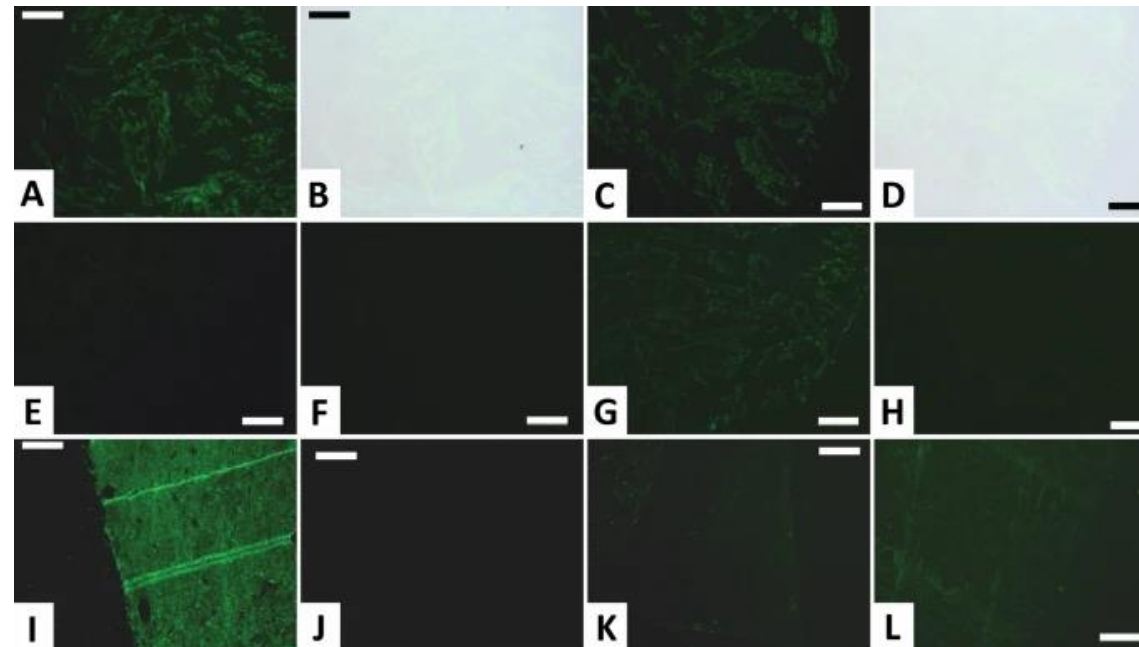


[Ullmann et al. \(2020\)](#)



Tierras raras ('rare-earth elements', **REE**) es el nombre común de 17 elementos químicos: escandio, itrio y los 15 elementos del grupo de los lantánidos (lantano, cerio, praseodimio, neodimio, prometio, samario, europio, gadolinio, terbio, disprosio, holmio, erbio, tulio, iterbio y lutecio).

- Útiles para evaluar el potencial de preservación de biomoléculas en fósiles.



[Ullmann et al. \(2020\)](#)



Los **biomarcadores** (también denominados fósiles químicos, marcadores moleculares, indicadores o trazadores orgánicos) son sustancias o características que indican una presencia, estado o proceso biológico moderno o pasado (ver [Briggs & Summons, 2014](#) y [Summons, 2022](#)).



Los **biomarcadores** (también denominados fósiles químicos, marcadores moleculares, indicadores o trazadores orgánicos) son sustancias o características que indican una presencia, estado o proceso biológico moderno o pasado (ver [Briggs & Summons, 2014](#) y [Summons, 2022](#)).

Paleontología molecular surge en los años 60.



Los **biomarcadores** (también denominados fósiles químicos, marcadores moleculares, indicadores o trazadores orgánicos) son sustancias o características que indican una presencia, estado o proceso biológico moderno o pasado (ver [Briggs & Summons, 2014](#) y [Summons, 2022](#)).

Paleontología molecular surge en los años 60.



Su objetivo es detectar biomarcadores asociados con restos fósiles o aislados dentro de rocas sedimentarias.



Los **biomarcadores** (también denominados fósiles químicos, marcadores moleculares, indicadores o trazadores orgánicos) son sustancias o características que indican una presencia, estado o proceso biológico moderno o pasado (ver [Briggs & Summons, 2014](#) y [Summons, 2022](#)).

Paleontología molecular surge en los años 60.



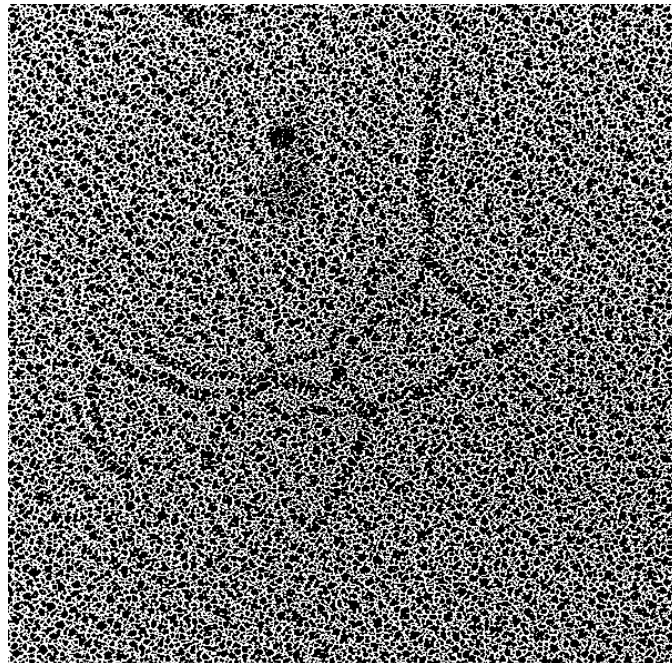
Su objetivo es detectar biomarcadores asociados con restos fósiles o aislados dentro de rocas sedimentarias.



Necesidad de comprender cómo y por qué la composición de los fósiles moleculares difiere de sus precursores (i.e., tafonomía aplicada a las biomoléculas).



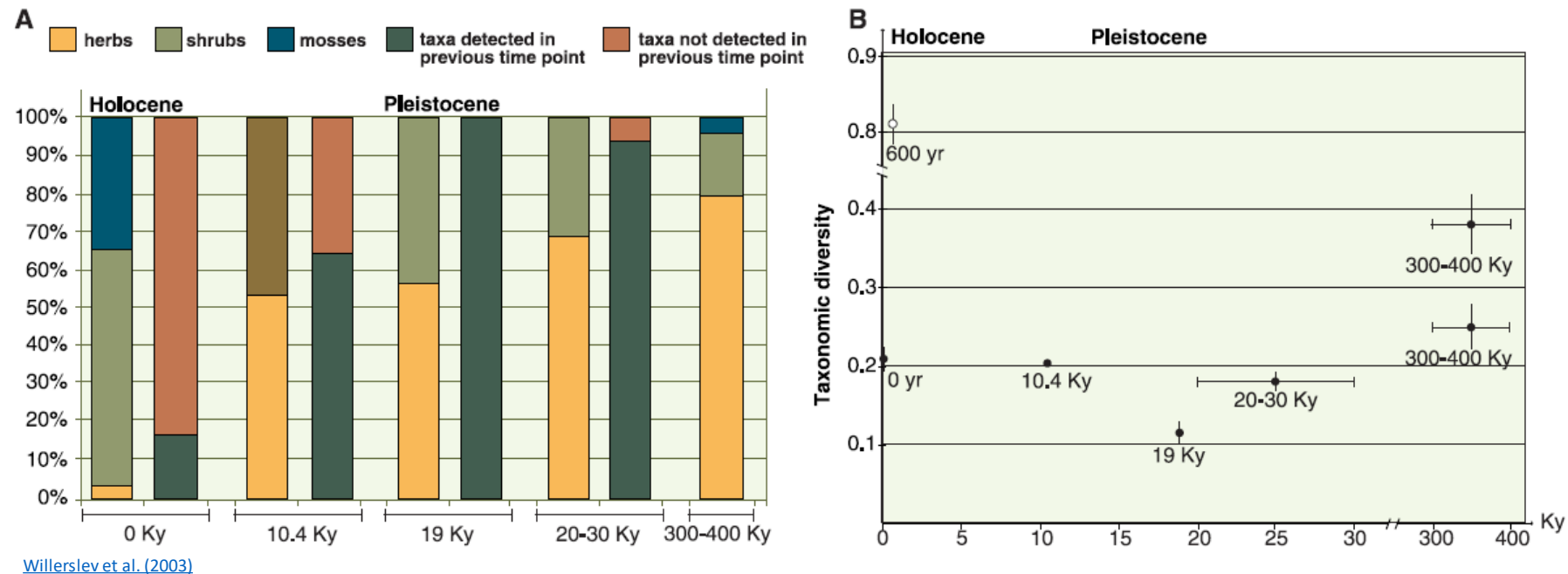
El **ADNa**, definido en términos generales, es el ADN obtenido de muestras que han estado muertas durante algún tiempo y que no se recolectaron con fines de estudios genéticos o genómicos (ver [Hofreiter, 2001](#)).



Crédito imagen: [Creative Commons](#)



A principios de la década de 2000, un nuevo enfoque para identificar la presencia de organismos en suelos, sedimentos y ambientes acuáticos es mediante la secuenciación directa de sus contenidos de ácido nucleico. Inicialmente se usó para identificar cambios en las plantas y animales presentes en los sedimentos del Holoceno y Pleistoceno en núcleos de permafrost con una antigüedad de entre 20 000 y 400 000 años.





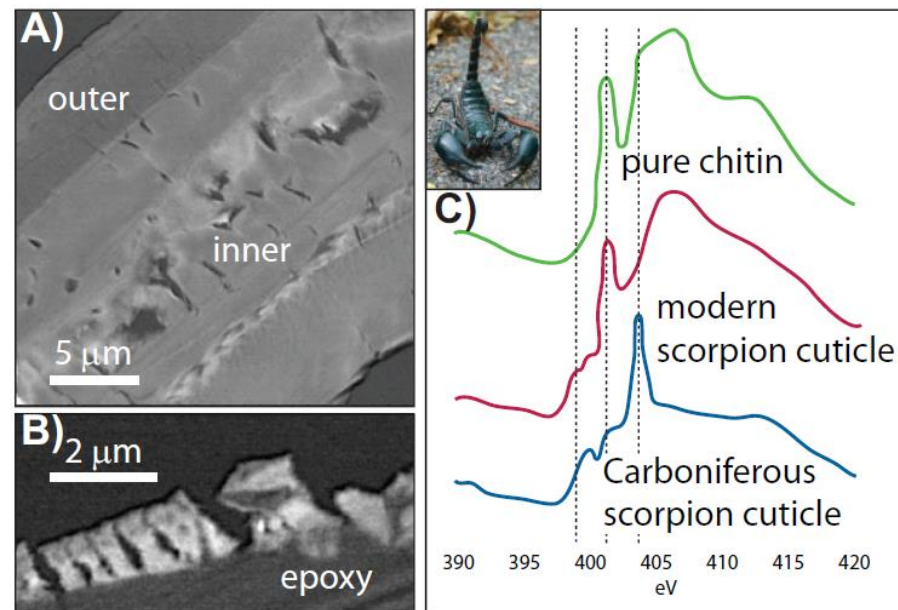
Las moléculas fósiles varían en su potencial de conservación. Irónicamente, tiende a haber una relación inversa entre la cantidad de información codificada en moléculas antiguas y su potencial para fosilizarse.

Biomolecule	Source organism	Archeological record	Cenozoic record <66 mya	Mesozoic-Paleozoic record 66–541 mya
Nucleic acids DNA/RNA	All organisms	10 ⁵ –10 ⁶ yr. Physical protection (such as in bone) may enhance preservation	None sequenced	Reported in Cretaceous dinosaur bone but too fragmented to sequence
Proteins	All organisms	10 ³ –10 ⁶ yr in shell and bones	Present in Oligocene beetles	Reported in Carboniferous scorpion (310 mya) and Silurian eurypterid (417 mya)
Carbohydrates				
Cellulose	Vascular plants and some fungi	Present	Present in Eocene <i>Metasequoia</i>	None
Chitin	Arthropods and fungi	Detected in Quaternary beetles	Present in Oligocene beetles	Reported in Carboniferous scorpion (310 mya) and Silurian eurypterid (417 mya)
Lipids	All organisms	Present	Present, significant proportion bound to macromolecule	Present, significant proportion bound to macromolecule
Structural macromolecules				
Algaenan	Algae	Present	Present, with greater cross-linking	Present, with greater cross-linking
Lignin	Vascular plants	Present	Present in Eocene <i>Metasequoia</i>	Diagenetically modified
Sporopollenin	Vascular plants	Present	Present	Diagenetically modified

[Briggs & Summons \(2014\)](#)



Nuevas técnicas basadas en sincrotrón proporcionan información más detallada sobre la química de los fósiles y tienen la ventaja de que pueden mostrar capas en la cutícula basándose en diferencias sutiles en la composición. Tal información tiene el potencial de iluminar la naturaleza y las afinidades de los fósiles orgánicos. Cromatografía de gases: [© Canal divulgación](#).



Briggs & Summons (2014)



Los biomarcadores revelan la presencia de microorganismos antiguos.

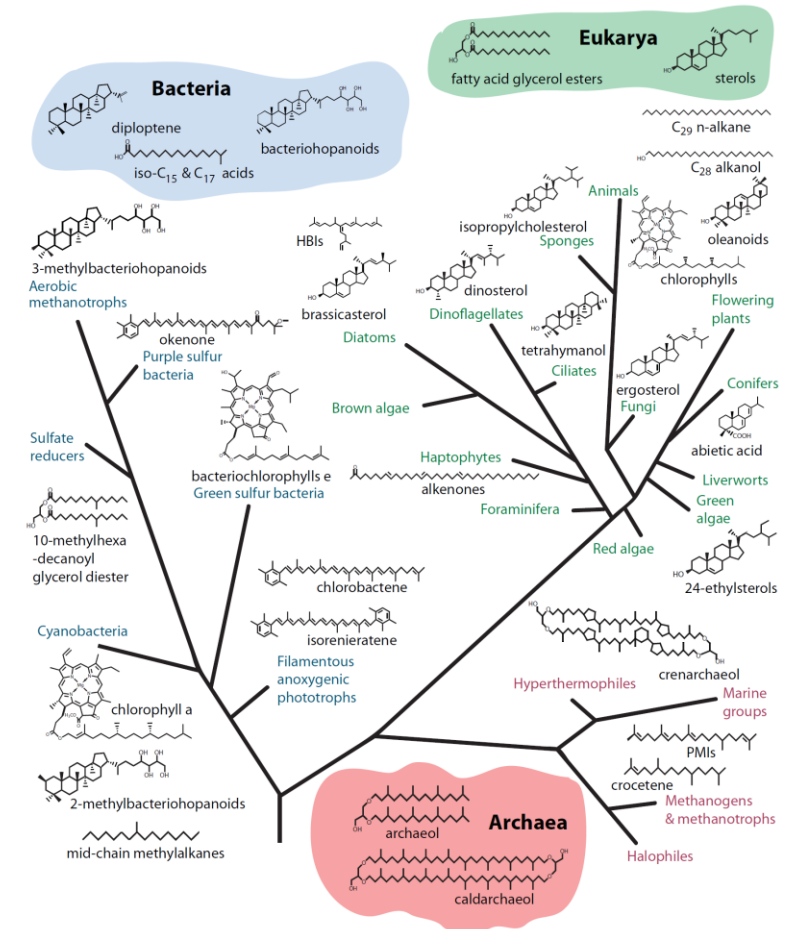
Lípidos característicos

Eucariotas -> Esteroles.

Diatomeas, dinoflagelados y demosponjas -> Esteroles muy característicos.

Membranas de bacterias y eucariotas simples -> Lípidos de cadenas hidrocarbonadas lineales o ramificadas de forma directa (unidas al glicerol por enlaces éster).

Membranas de Archaea -> cadenas isoprenoidales unidas al glicerol con enlaces éter.



Briggs & Summons (2014)



Los biomarcadores revelan la presencia de microorganismos antiguos.

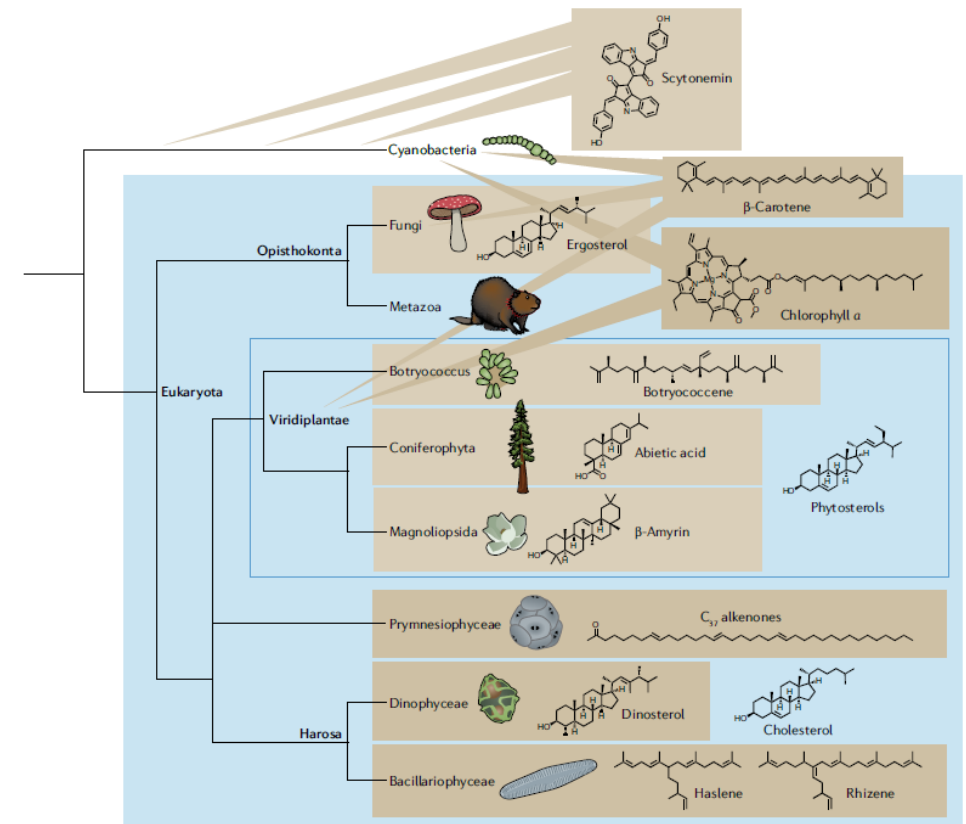
Lípidos característicos

Eucariotas -> Esteroles.

Diatomeas, dinoflagelados y demosponjas -> Esteroles muy característicos.

Membranas de bacterias y eucariotas simples -> Lípidos de cadenas hidrocarbonadas lineales o ramificadas de forma directa (unidas al glicerol por enlaces éster).

Membranas de Archaea -> cadenas isoprenoidales unidas al glicerol con enlaces éter.



[Summons et al. \(2022\)](#)



Los biomarcadores revelan la presencia de microorganismos antiguos.

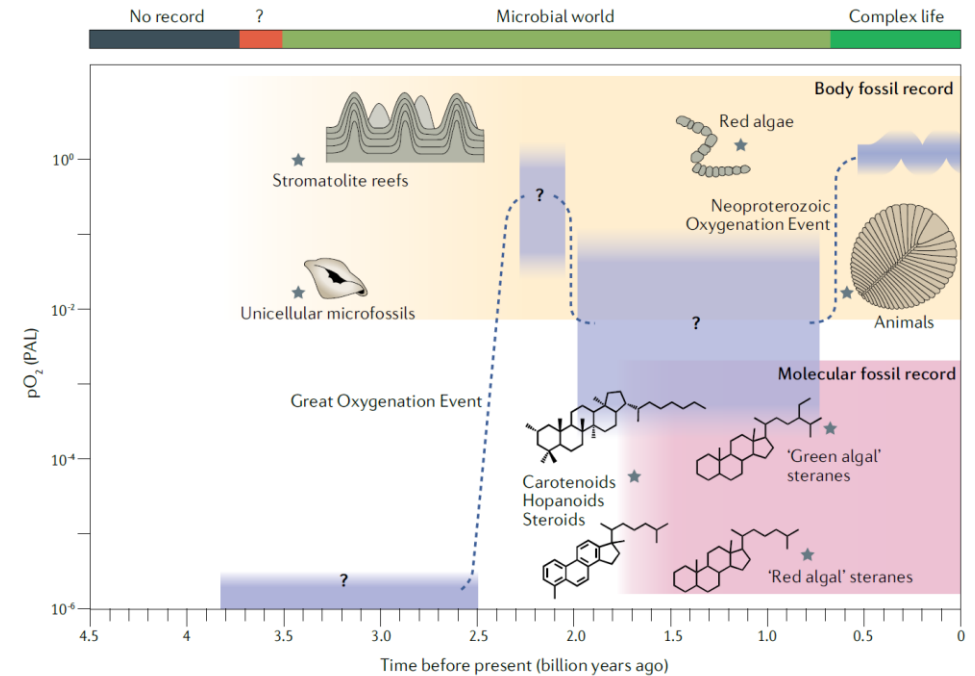
Lípidos característicos

Eucariotas -> Esteroles.

Diatomeas, dinoflagelados y demosponjas -> Esteroles muy característicos.

Membranas de bacterias y eucariotas simples -> Lípidos de cadenas hidrocarbonadas lineales o ramificadas de forma directa (unidas al glicerol por enlaces éster).

Membranas de Archaea -> cadenas isoprenoidales unidas al glicerol con enlaces éter.



[Summons et al. \(2022\)](#)



El caso particular del registro y evolución de las esponjas.

Reloj molecular -> origen en el Criogénico (> 650 m.a.)

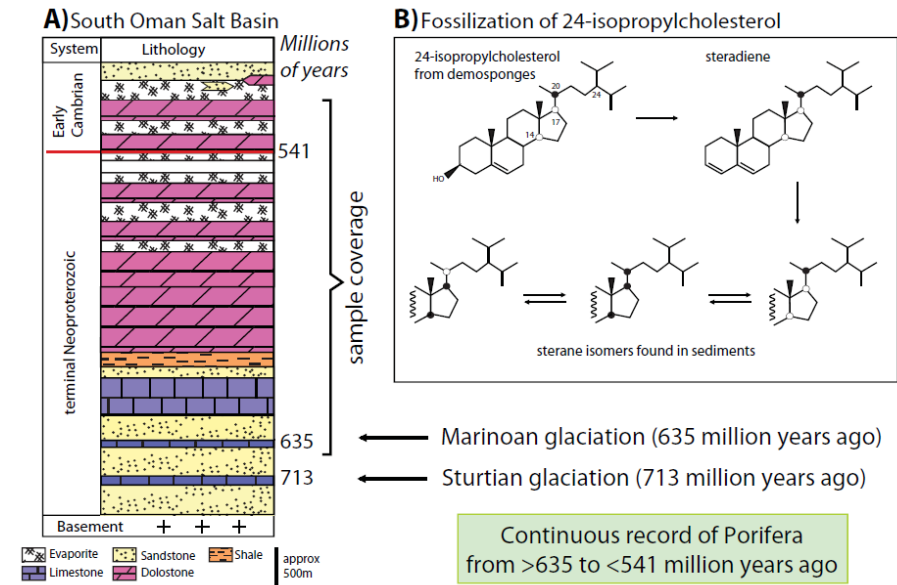
No existen registros fósiles de espículas silíceas tan tempranos.

24-isopropilcolestano (marcador molecular fósil diagnóstico de demosponjas) en secuencias marinas de 630 a 540 m.a.

Muy raro o ausente en muestras posteriores al Cámbrico, probablemente porque la biomasa de las esponjas ya no es suficiente.

La importancia de este descubrimiento es doble:

- El fósil químico cubre una brecha de 200 millones de años en el registro fósil precámbrico.
- Los fósiles moleculares pueden tener potencial de fosilización en situaciones en las que los fósiles corporales no lo hacen.



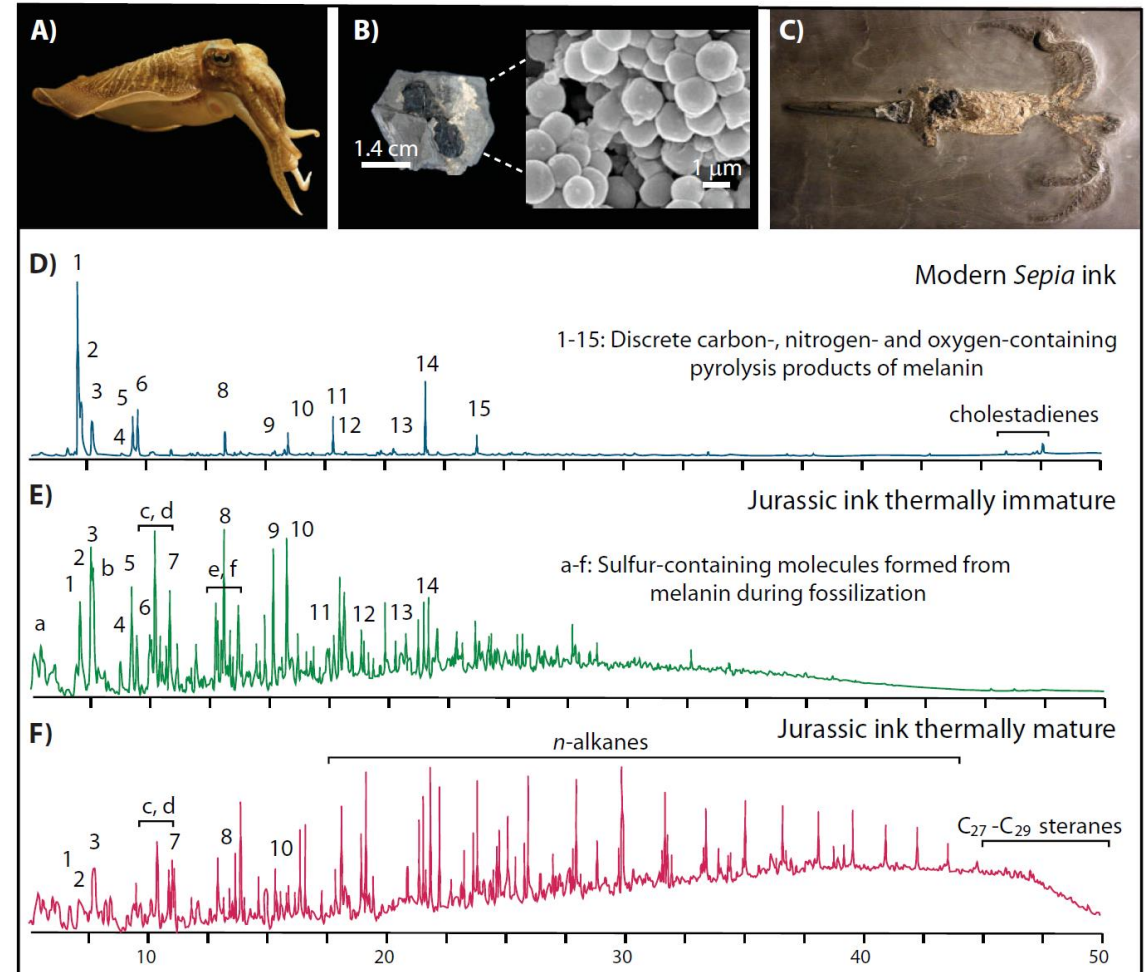
Briggs & Summons (2014)



La melanina es polimérica y altamente reticulada -> Alto potencial de fosilización

En hongos, tinta de cefalópodos y una diversidad de órganos y tejidos de los vertebrados, incluidos los ojos y la piel, y el cerebro, el oído interno, el pelo de los mamíferos y las plumas de aves y dinosaurios.

En fósiles: en piel de tortuga (55 millones de años) y mosasaurio (86 millones de años), en ojo de pez (55 millones de años), así como en plumas fósiles, entre muchos otros.



Briggs & Summons (2014)



La melanina es polimérica y altamente reticulada -> Alto potencial de fosilización

En hongos, tinta de cefalópodos y una diversidad de órganos y tejidos de los vertebrados, incluidos los ojos y la piel, y el cerebro, el oído interno, el pelo de los mamíferos y las plumas de aves y dinosaurios.

En fósiles: en piel de tortuga (55 millones de años) y mosasaurio (86 millones de años), en ojo de pez (55 millones de años), así como en plumas fósiles, entre muchos otros.

Crédito imagen: Sean McMahon

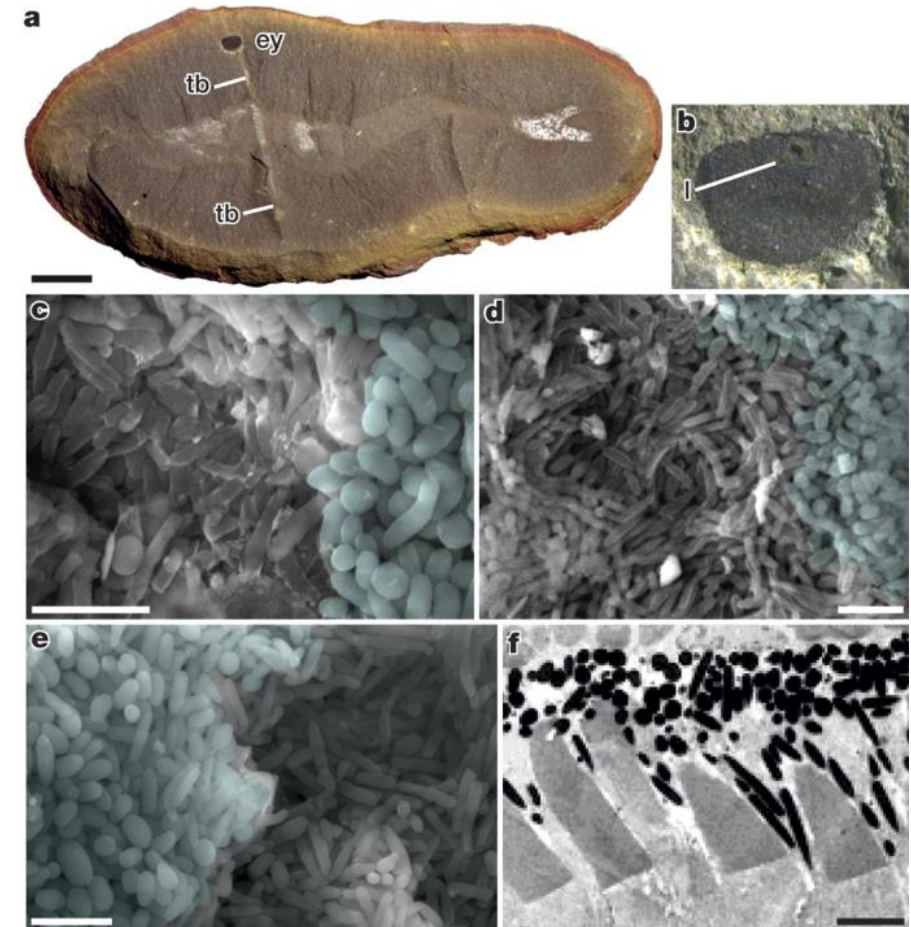




La melanina es polimérica y altamente reticulada -> Alto potencial de fosilización

En hongos, tinta de cefalópodos y una diversidad de órganos y tejidos de los vertebrados, incluidos los ojos y la piel, y el cerebro, el oído interno, el pelo de los mamíferos y las plumas de aves y dinosaurios.

En fósiles: en piel de tortuga (55 millones de años) y mosasaurio (86 millones de años), en ojo de pez (55 millones de años), así como en plumas fósiles, entre muchos otros.



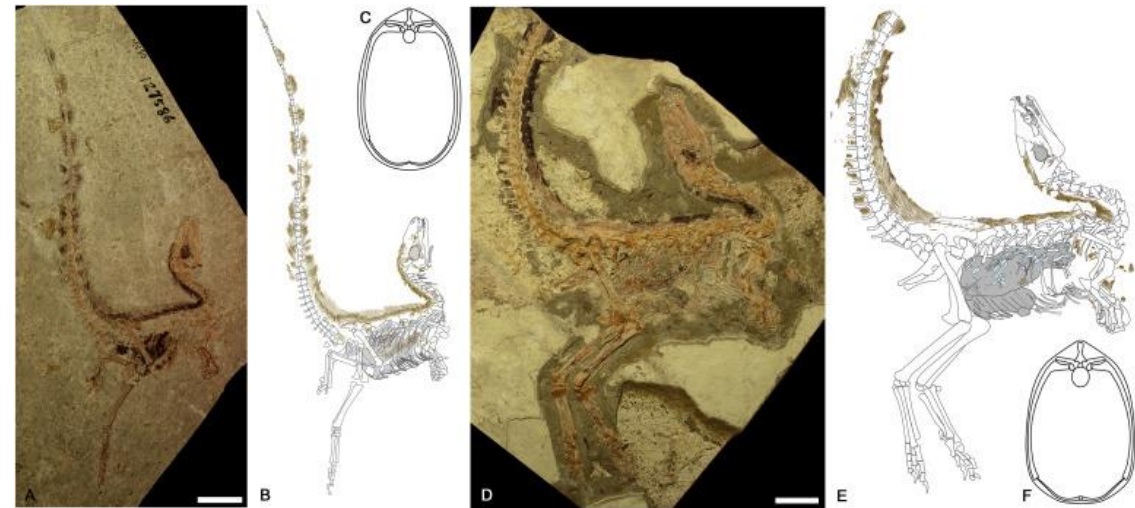
[Clements et al. \(2016\)](#)



Melanosomas descubiertos en los 80 e interpretados como bacterias.

La forma, el empaquetamiento y la distribución de los melanosomas permite reconstruir los colores de los pigmentos (desde el blanco hasta el gris, el negro, el marrón y el rojo).

También pueden indicar efectos estructurales como la iridiscencia (por ejemplo, Empaquetamiento de los melanosomas en películas superficiales delgadas).



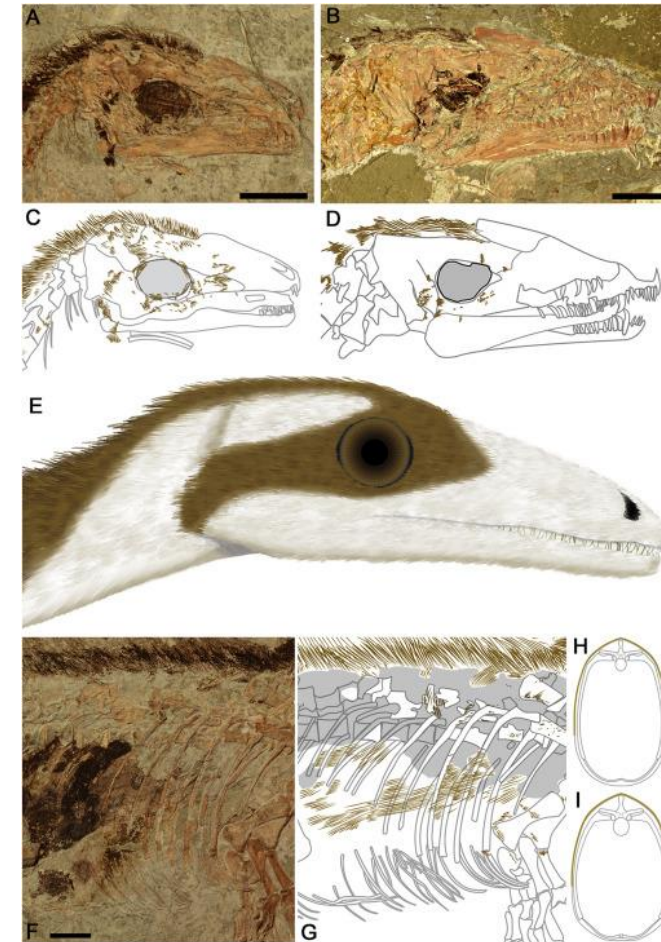
[Smithwick et al. \(2017\)](#)



Melanosomas descubiertos en los 80 e interpretados como bacterias.

La forma, el empaquetamiento y la distribución de los melanosomas permite reconstruir los colores de los pigmentos (desde el blanco hasta el gris, el negro, el marrón y el rojo).

También pueden indicar efectos estructurales como la iridiscencia (por ejemplo, Empaquetamiento de los melanosomas en películas superficiales delgadas).



[Smithwick et al. \(2017\)](#)



Melanosomas descubiertos en los 80 e interpretados como bacterias.

La forma, el empaquetamiento y la distribución de los melanosomas permite reconstruir los colores de los pigmentos (desde el blanco hasta el gris, el negro, el marrón y el rojo).

También pueden indicar efectos estructurales como la iridiscencia (por ejemplo, Empaquetamiento de los melanosomas en películas superficiales delgadas).



[Smithwick et al. \(2017\)](#)



2.6. Análisis biomecánico



La **biomecánica** es el estudio de la estructura, función y movimiento de los aspectos mecánicos de los sistemas biológicos, utilizando los métodos de la mecánica.



Antes del desarrollo de las computadoras, los modelos biomecánicos para el estudio de la estructura y función de sistemas biológicos se hacía a través de **problemas de palancas y teoría de vigas.**



Antes del desarrollo de las computadoras, los modelos biomecánicos para el estudio de la estructura y función de sistemas biológicos se hacía a través de **problemas de palancas y teoría de vigas**.

La **palanca** es una máquina simple cuya función consiste en transmitir fuerza y desplazamiento. Está compuesta por una barra rígida que puede girar libremente alrededor de un punto de apoyo, llamado fulcro.



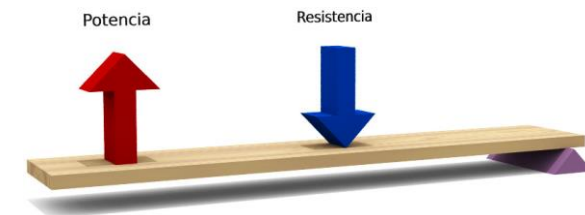
Antes del desarrollo de las computadoras, los modelos biomecánicos para el estudio de la estructura y función de sistemas biológicos se hacía a través de **problemas de palancas y teoría de vigas**.

La **palanca** es una máquina simple cuya función consiste en transmitir fuerza y desplazamiento. Está compuesta por una barra rígida que puede girar libremente alrededor de un punto de apoyo, llamado fulcro.

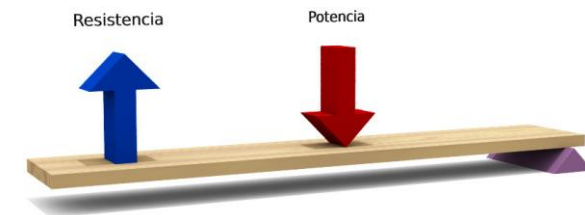
Palanca de Grado I. Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Palanca de Grado II. Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Palanca de Grado III. Crédito imagen: [Creative Commons](#)

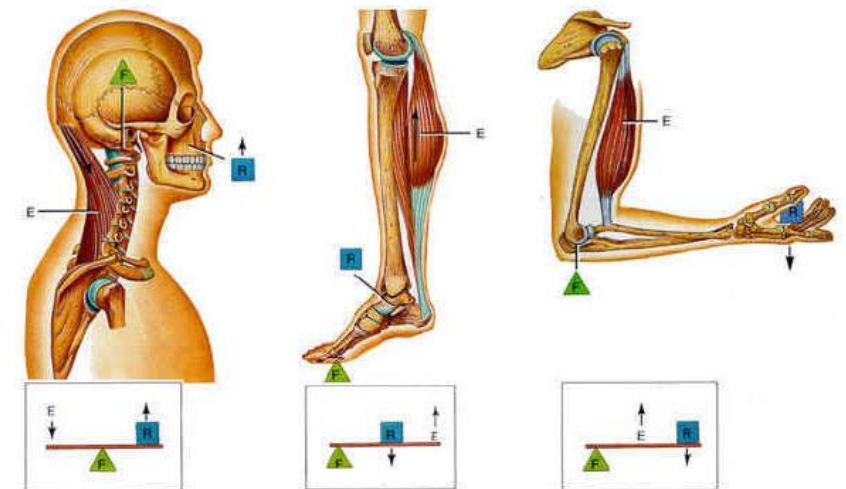




Antes del desarrollo de las computadoras, los modelos biomecánicos para el estudio de la estructura y función de sistemas biológicos se hacía a través de **problemas de palancas** y **teoría de vigas**.

En biomecánica podemos representar estructuras biológicas como un "sistema de palancas". Por ejemplo, en el caso de el esqueleto de vertebrados, consideraríamos los segmentos óseos como barras, las articulaciones como fulcros, los músculos agonistas como las fuerzas de potencia, y la sobrecarga como las fuerzas de resistencias.

Crédito imagen: [© G-SE](#)

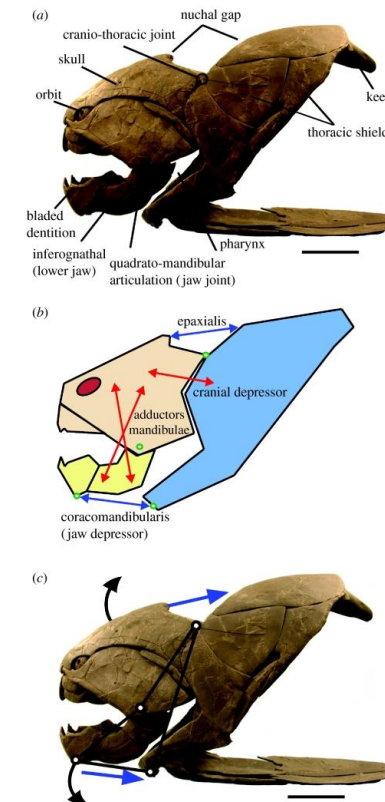




Antes del desarrollo de las computadoras, los modelos biomecánicos para el estudio de la estructura y función de sistemas biológicos se hacía a través de **problemas de palancas y teoría de vigas**.

En biomecánica podemos representar estructuras biológicas como un "sistema de palancas". Por ejemplo, en el caso de el esqueleto de vertebrados, consideraríamos los segmentos óseos como barras, las articulaciones como fulcros, los músculos agonistas como las fuerzas de potencia, y la sobrecarga como las fuerzas de resistencias.

[Anderson & Westneat \(2007\)](#)



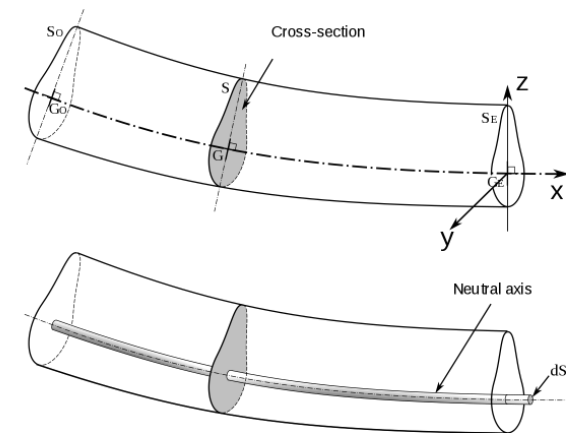


Antes del desarrollo de las computadoras, los modelos biomecánicos para el estudio de la estructura y función de sistemas biológicos se hacía a través de **problemas de palancas y teoría de vigas**.

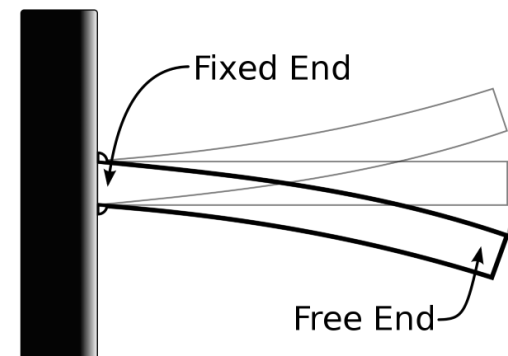
La **teoría de vigas** asume que tales estructuras se comportan como vigas en voladizo y predice su resistencia a la flexión y torsión en función de su forma de sección transversal (es decir, la distribución del material alrededor del eje neutral).

Un voladizo es un elemento estructural rígido, como una viga, que está apoyado solo por un lado a un elemento (usualmente vertical), del que sobresale.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



Crédito imagen: [Creative Commons](#)





Antes del desarrollo de las computadoras, los modelos biomecánicos para el estudio de la estructura y función de sistemas biológicos se hacía a través de **problemas de palancas y teoría de vigas**.

La **teoría de vigas** asume que tales estructuras se comportan como vigas en voladizo y predice su resistencia a la flexión y torsión en función de su forma de sección transversal (es decir, la distribución del material alrededor del eje neutral).

Un voladizo es un elemento estructural rígido, como una viga, que está apoyado solo por un lado a un elemento (usualmente vertical), del que sobresale.

Crédito imagen: [Creative Commons](#)



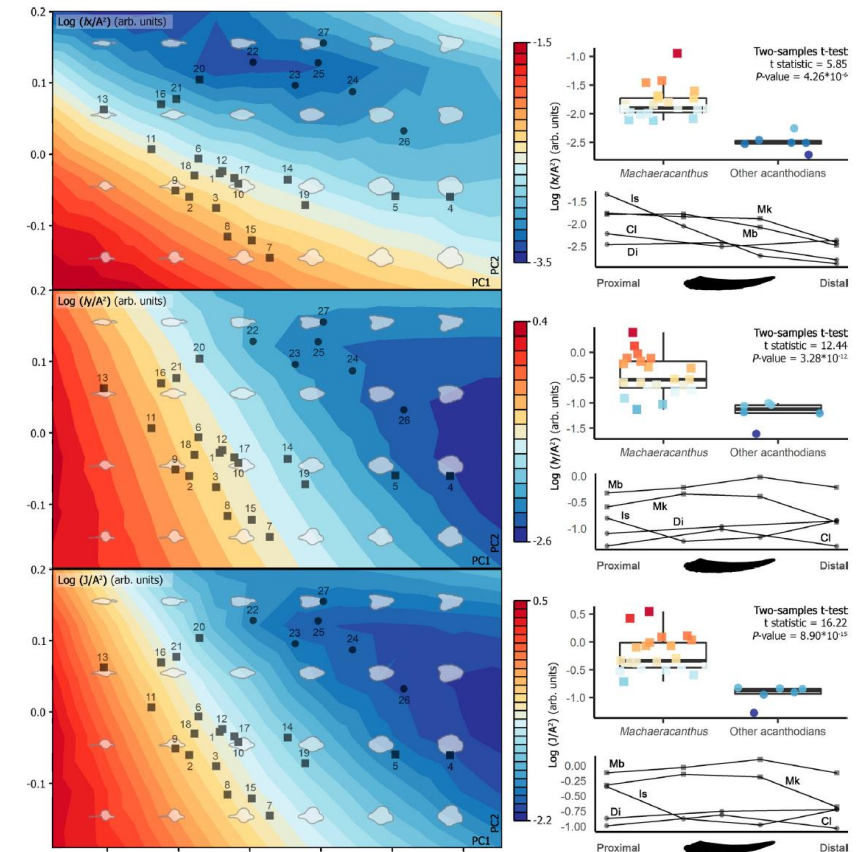


Antes del desarrollo de las computadoras, los modelos biomecánicos para el estudio de la estructura y función de sistemas biológicos se hacía a través de **problemas de palancas y teoría de vigas**.

La **teoría de vigas** asume que tales estructuras se comportan como vigas en voladizo y predice su resistencia a la flexión y torsión en función de su forma de sección transversal (es decir, la distribución del material alrededor del eje neutral).

Un voladizo es un elemento estructural rígido, como una viga, que está apoyado solo por un lado a un elemento (usualmente vertical), del que sobresale.

Ferrón et al. (2022)



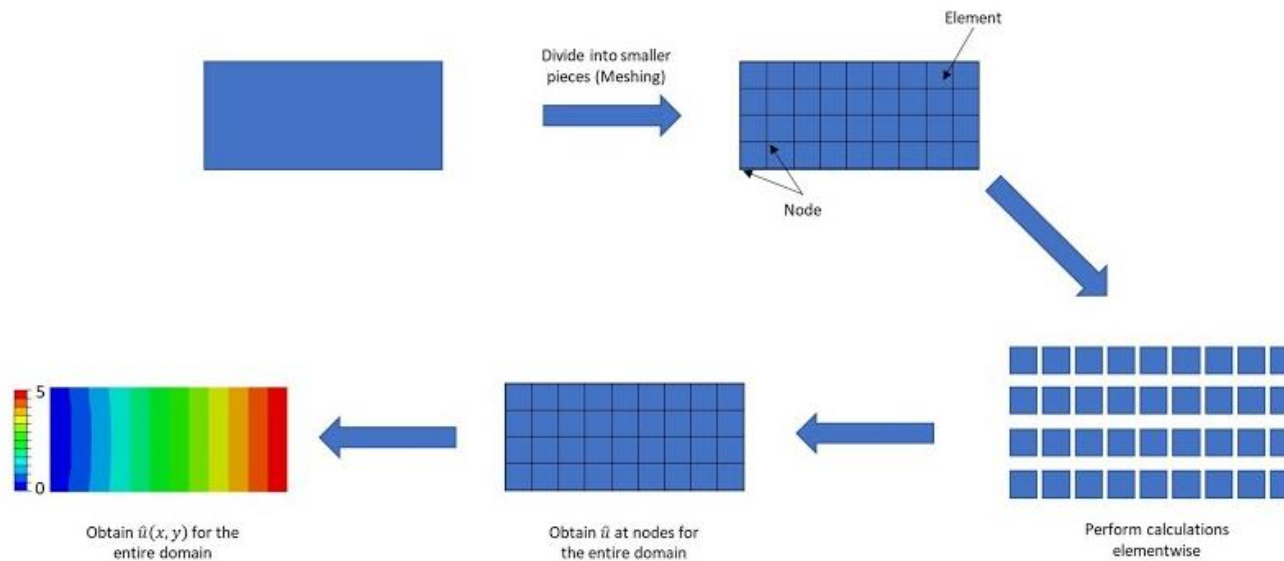


El **análisis por elementos finitos** (FEA, siglas en inglés de “Finite Element Analysis”) es una técnica de simulación por computador usada en ingeniería. Usa la técnica numérica del método de los elementos finitos (FEM, siglas en inglés de “Finite Element Method”). Ver [Rayfield \(2007\)](#) para una revisión detallada del método.



El **FEM** permite obtener una solución numérica aproximada sobre un cuerpo, estructura o dominio (medio continuo) —sobre el que están definidas ciertas ecuaciones diferenciales que caracterizan el comportamiento físico del problema— dividiéndolo en un número elevado de subdominios no-intersectantes entre sí denominados «elementos finitos».

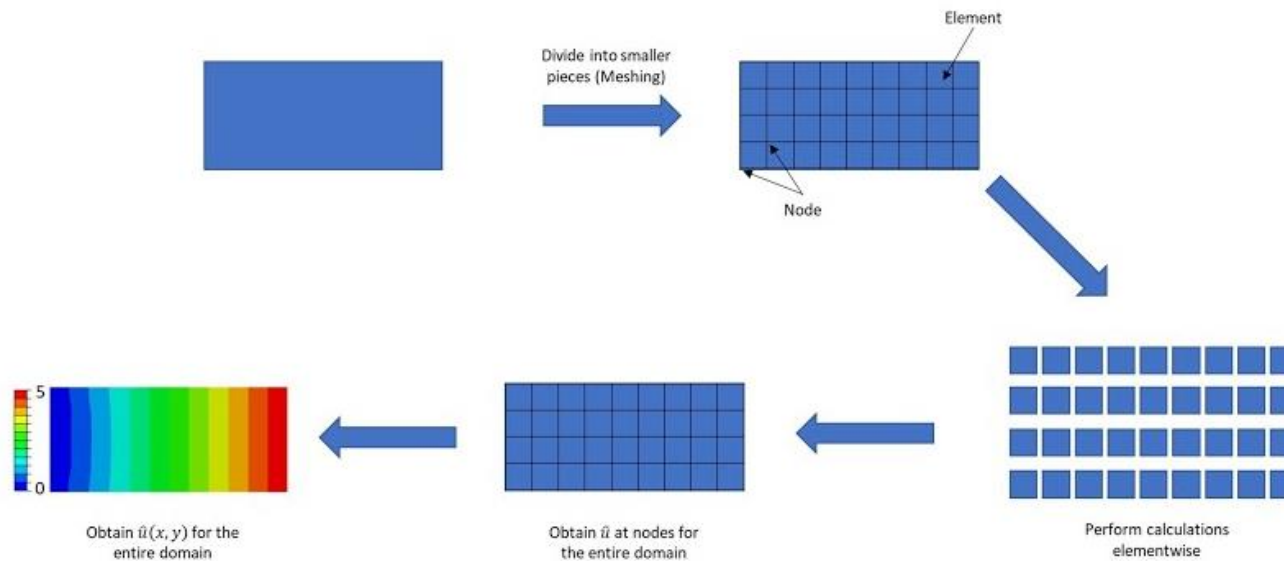
Crédito imagen: [@Solid Mechanics Classroom](#)





El conjunto de elementos finitos forma una partición del dominio también denominada discretización. Dentro de cada elemento se distinguen una serie de puntos representativos llamados «nodos». El conjunto de nodos considerando sus relaciones de adyacencia se llama «malla».

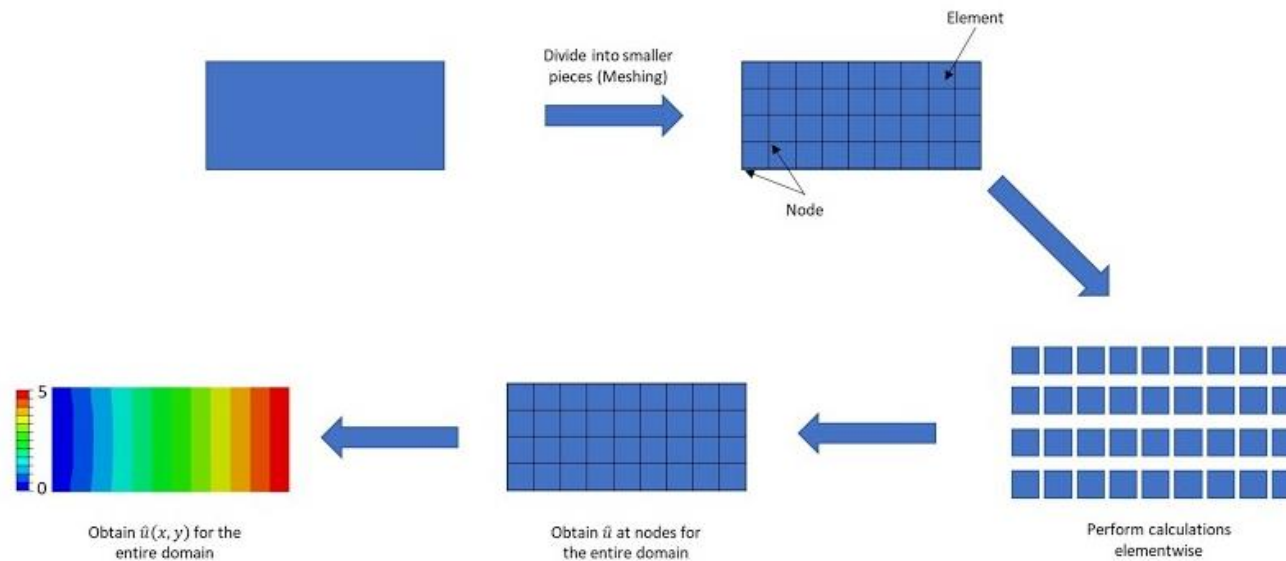
Crédito imagen: [@Solid Mechanics Classroom](#)





Los cálculos se realizan sobre los nodos de la malla. Una importante propiedad del método es la convergencia; si se consideran particiones de elementos finitos sucesivamente más finas, la solución numérica calculada converge rápidamente hacia la solución exacta del sistema de ecuaciones.

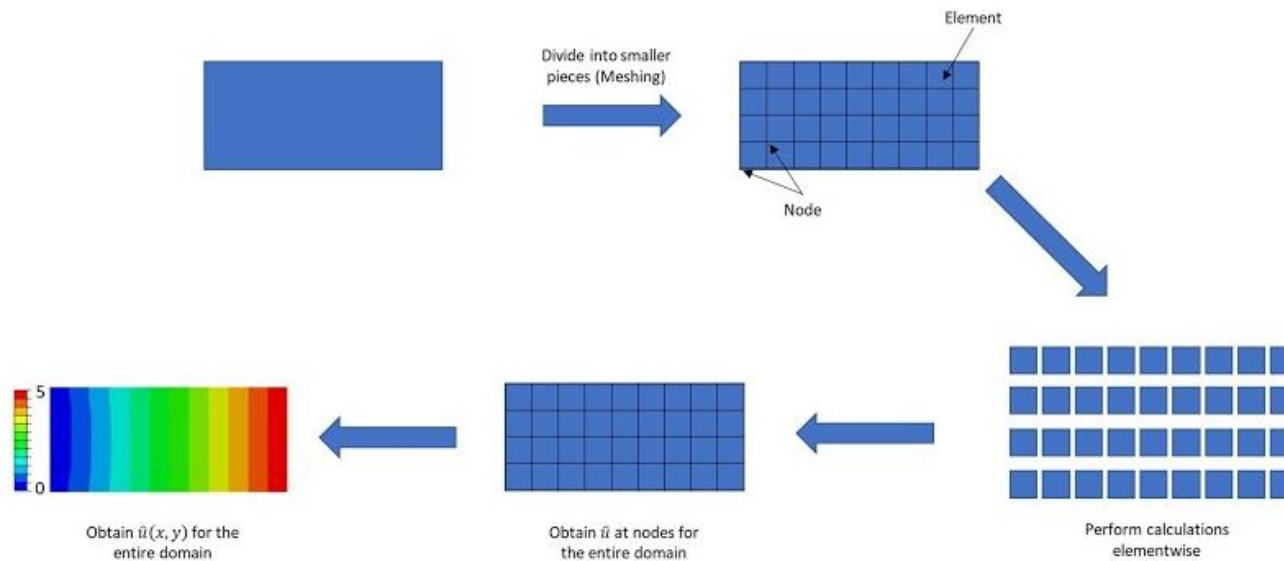
Crédito imagen: [@Solid Mechanics Classroom](#)





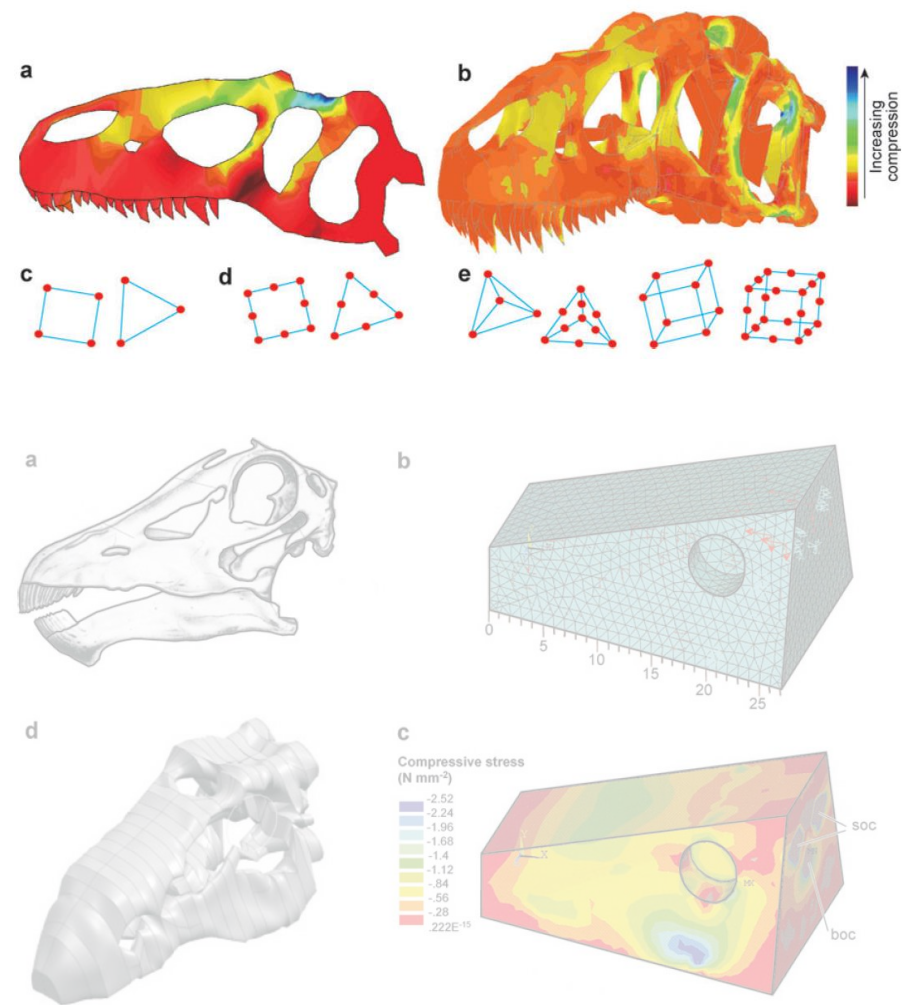
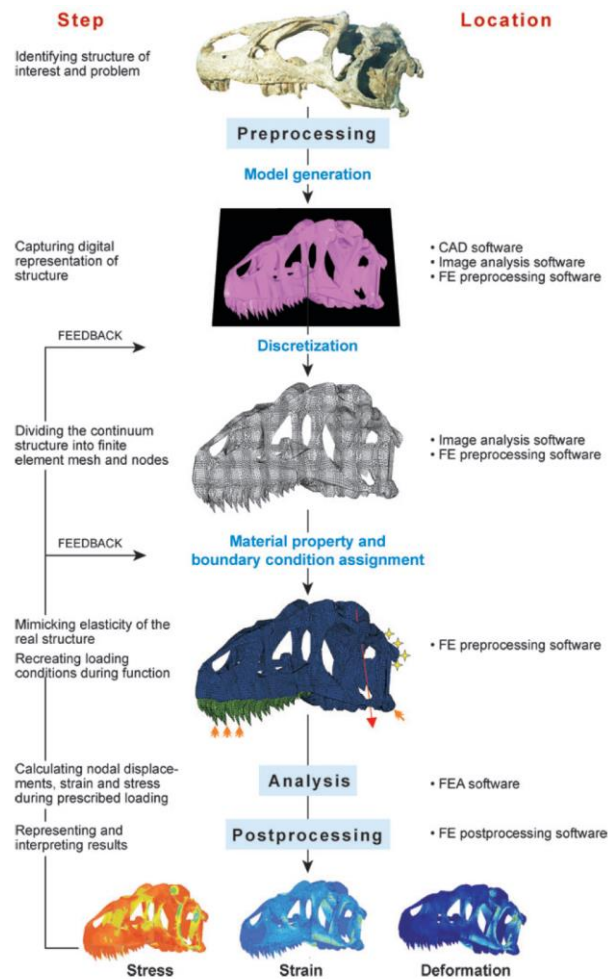
Típicamente el análisis de los elementos finitos se programa computacionalmente para calcular el campo de desplazamientos y, posteriormente, a través de una serie de ecuaciones, las deformaciones y tensiones (cuando se trata de un problema de mecánica de sólidos deformables).

Crédito imagen: [@Solid Mechanics Classroom](#)





Rayfield (2007)



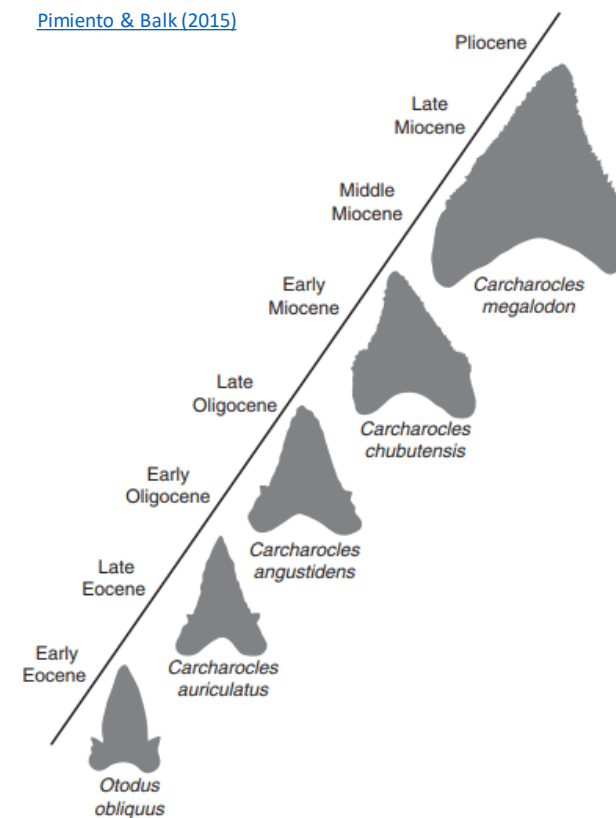


Propiedades biomecánicas de los dientes de tiburones otodóntidos.

Crédito imagen: [Hugo Salais](#)



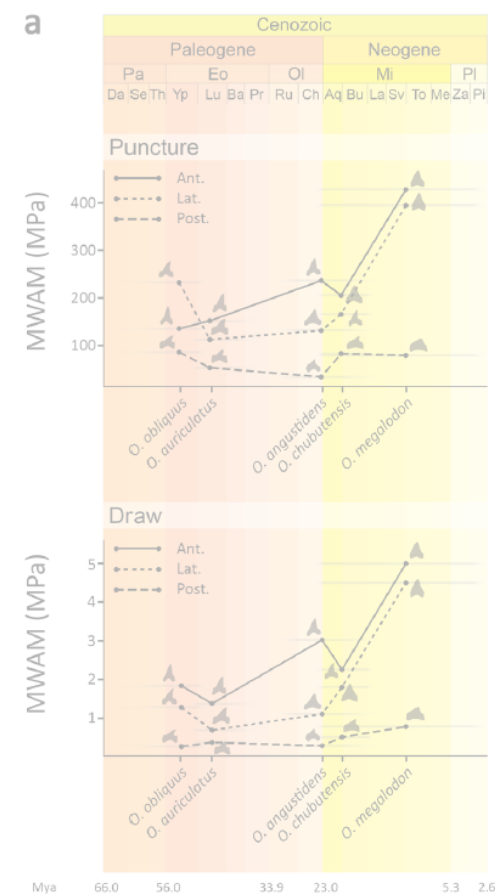
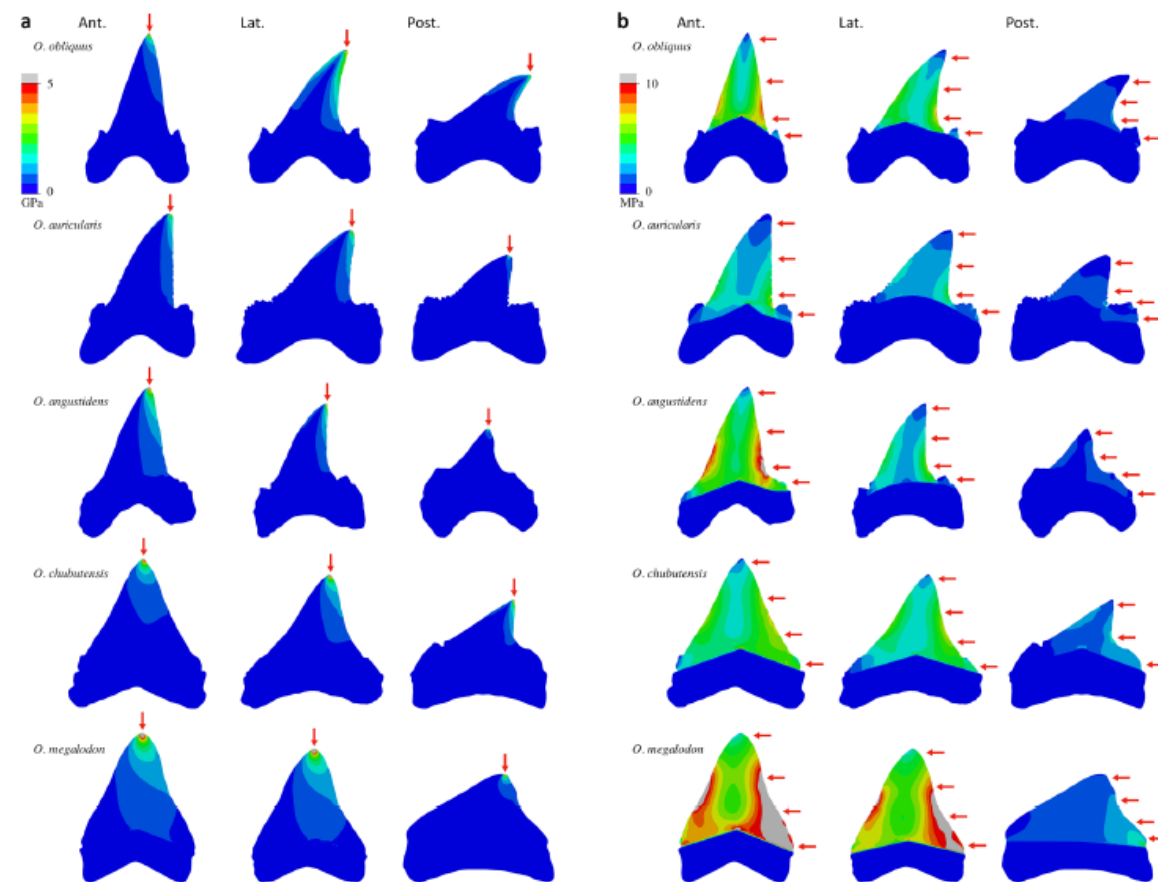
[Pimiento & Balk \(2015\)](#)





Propiedades biomecánicas de los dientes de tiburones otodóntidos.

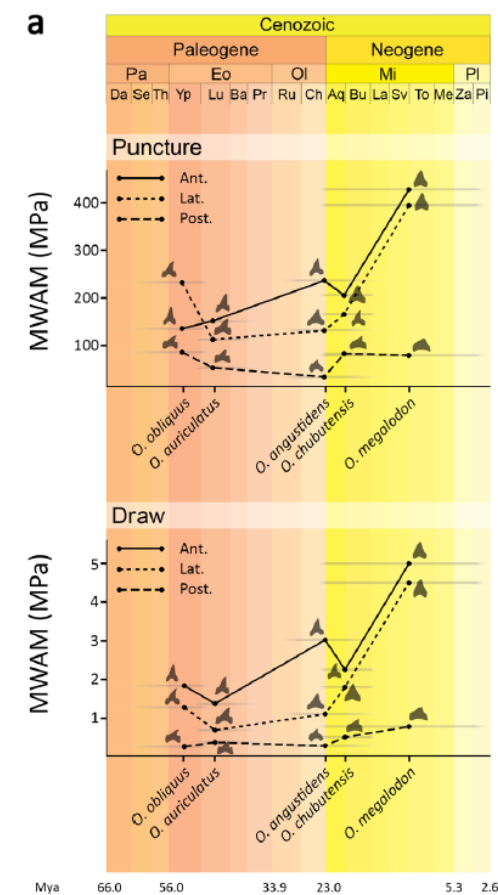
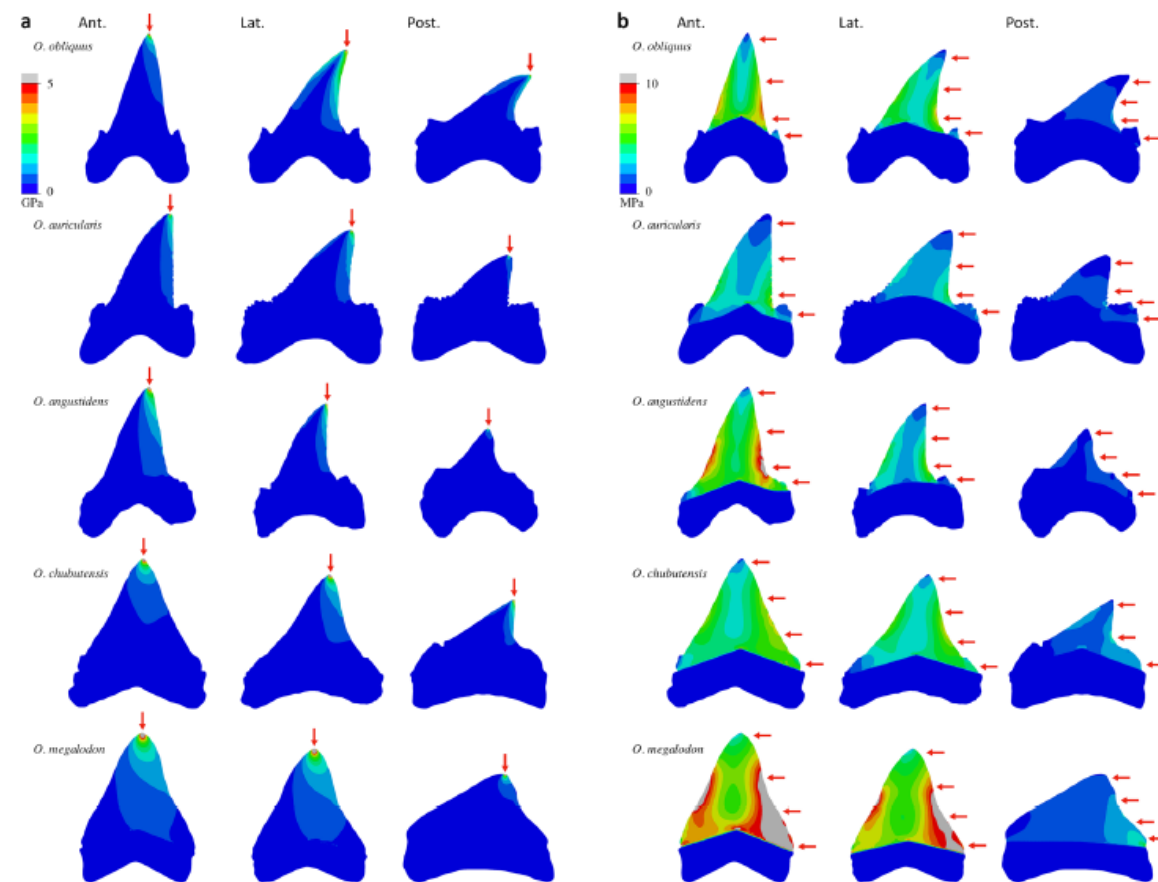
Ballell & Ferrón (2021)





Propiedades biomecánicas de los dientes de tiburones otodóntidos.

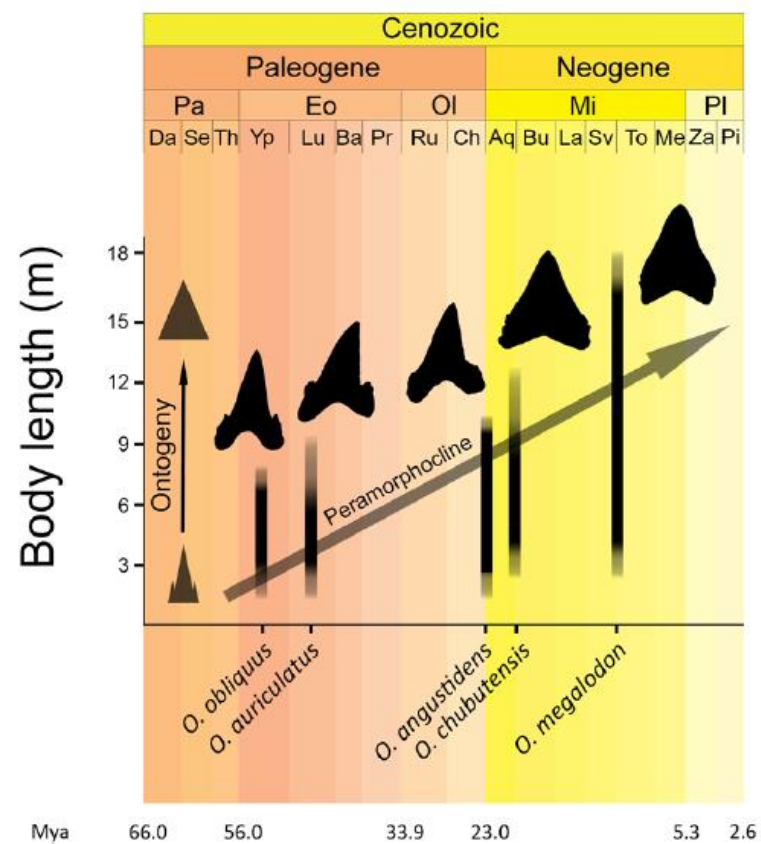
Ballell & Ferrón (2021)





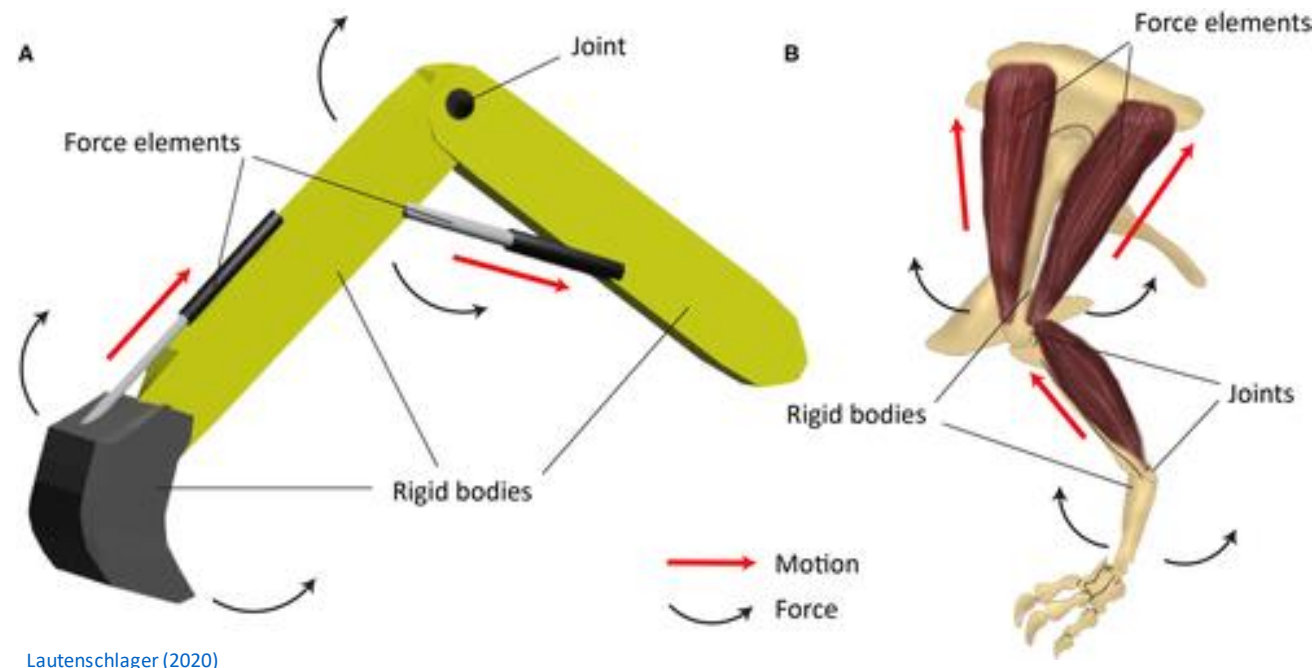
Propiedades biomecánicas de los dientes de tiburones otodóntidos.

[Ballell & Ferrón \(2021\)](#)





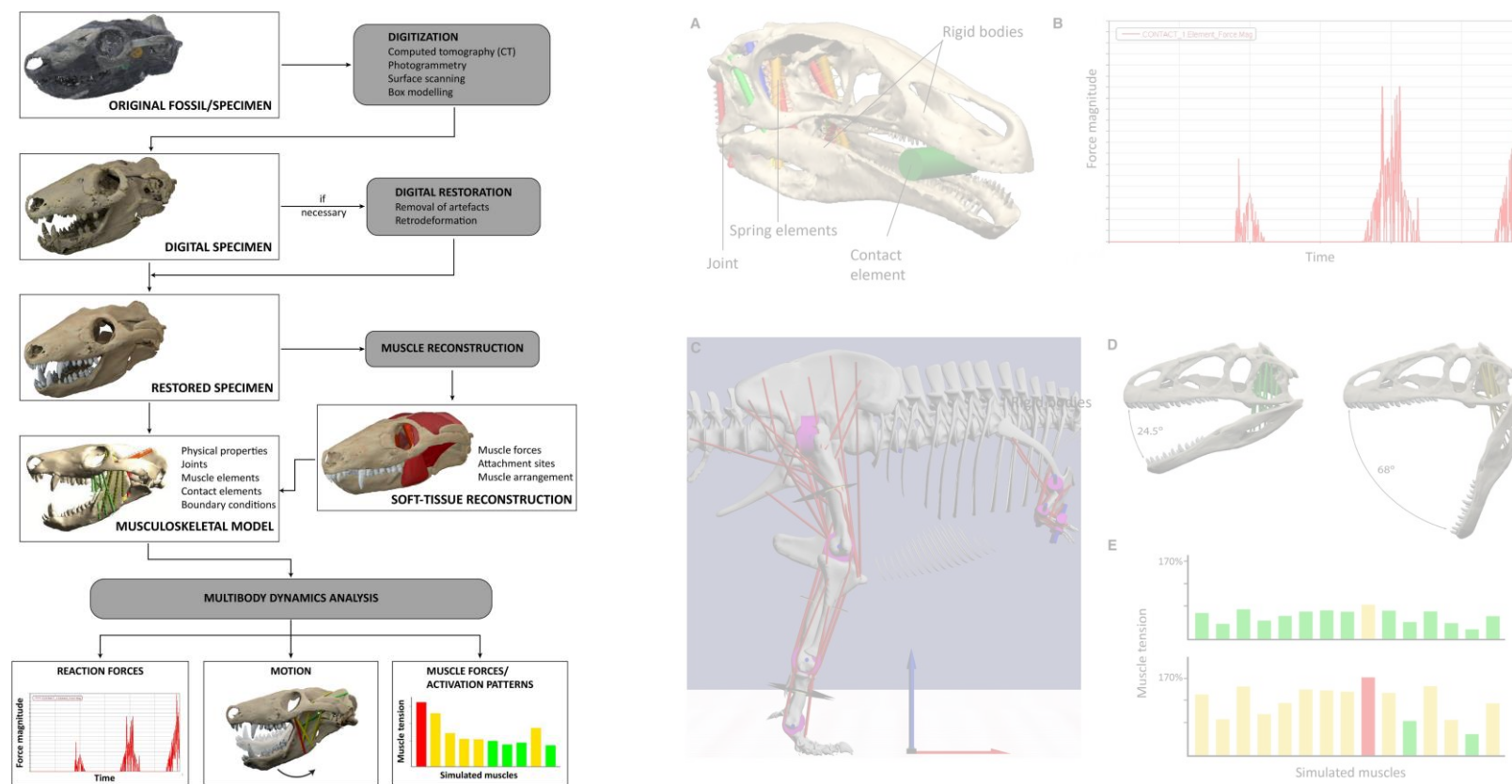
El **análisis dinámico de sistemas multicuerpo** (“Multibody Dynamics Analysis”, MDA) es una técnica que se originó como una herramienta utilizada en la industria de la ingeniería y la automoción y tiene un gran potencial para abordar cuestiones paleontológicas. MDA permite la simulación de movimientos dinámicos en objetos complejos que constan de múltiples componentes vinculados. Ver [Lautenschlager \(2020\)](#).



[Lautenschlager \(2020\)](#)



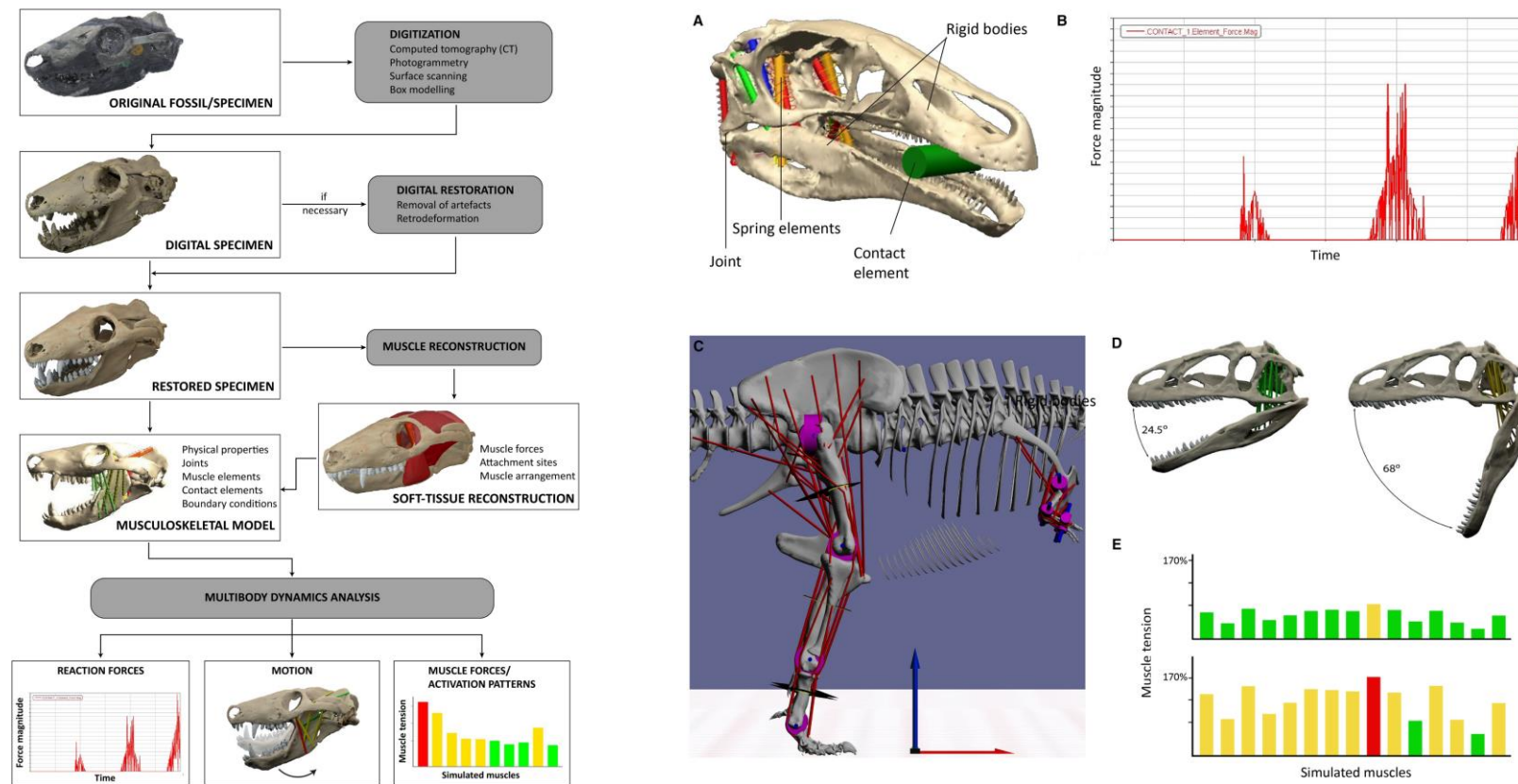
El **MDA** permite la simulación de movimientos dinámicos en objetos complejos que constan de múltiples componentes vinculados.



[Lautenschlager \(2020\)](#)



El **MDA** permite la simulación de movimientos dinámicos en objetos complejos que constan de múltiples componentes vinculados.

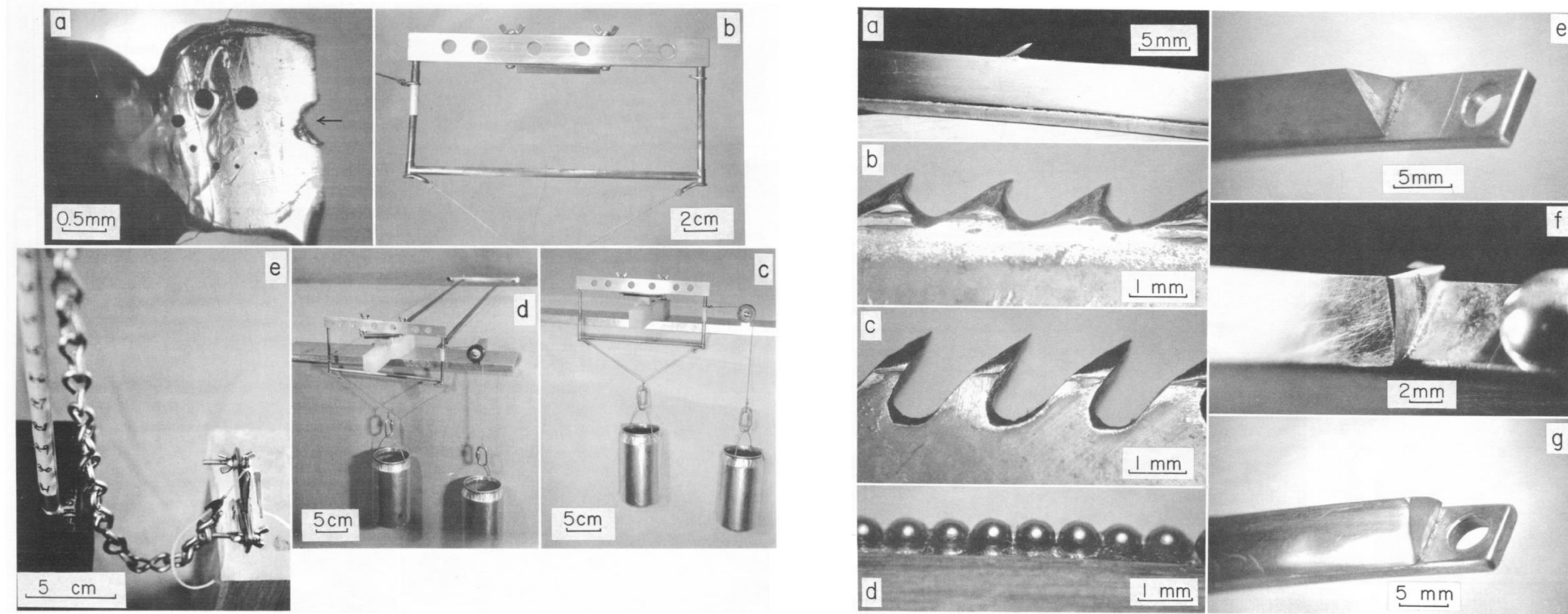


[Lautenschlager \(2020\)](#)



Los **ensayos de eficiencia de corte** de ejes cortantes serrados y lisos aplicados a la morfología dental de animales extintos pueden ofrecer información relevante sobre su ecología trófica.

[Abler \(1992\)](#)





El **método de análisis de huellas dactilares oclusales** (“Occlusal Fingerprint Analysis”, OFA) describe y cuantifica el patrón de desgaste oclusal de las superficies dentales en función de dos ángulos, el área y el perímetro de las facetas de desgaste y permite conocerlas las principales vías de los movimientos oclusales. Ver [Kullmer et al. \(2009\)](#).

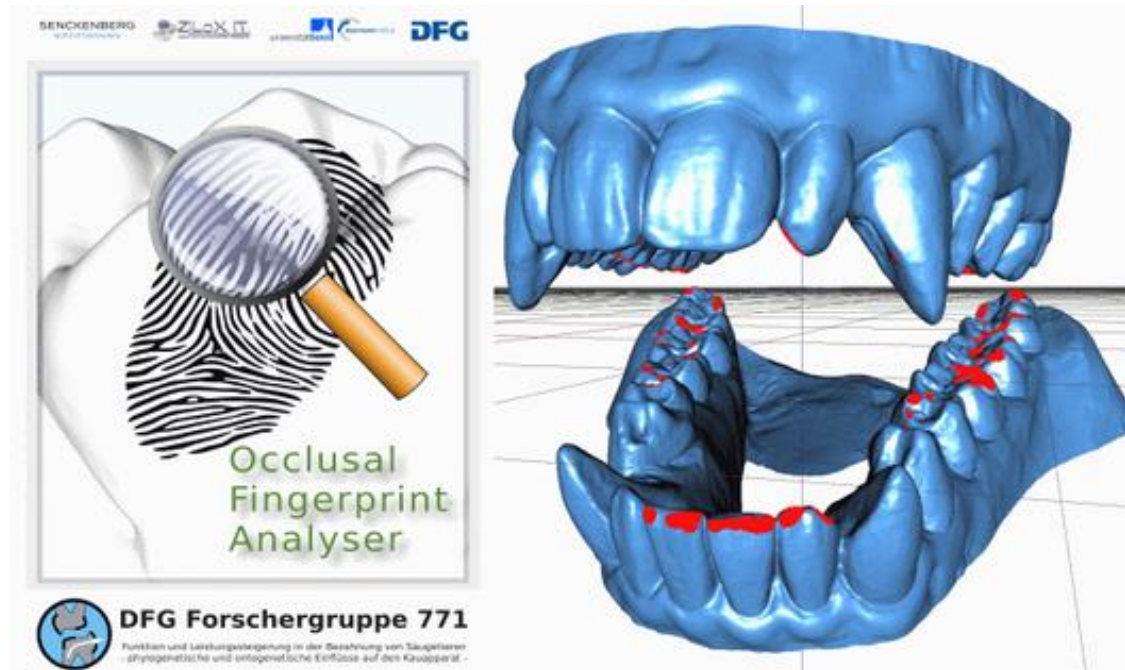
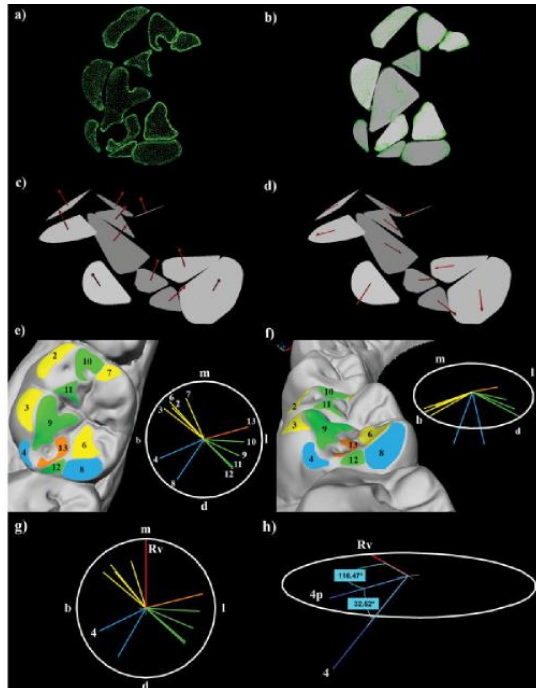


Image credit: © [DFG 771](#)



El **método de análisis de huellas dactilares oclusales** (“Occlusal Fingerprint Analysis”, OFA) describe y cuantifica el patrón de desgaste oclusal de las superficies dentales en función de dos ángulos, el área y el perímetro de las facetas de desgaste y permite conocerlas las principales vías de los movimientos oclusales.



[Kullmer et al. \(2009\)](#)

Dynamic Modelling of Tooth
 Deformation Using Occlusal
 Kinematics and Finite
 Element Analysis



El **método de análisis de huellas dactilares oclusales** (“Oclussal Fingerprint Analysis”, OFA) describe y cuantifica el patrón de desgaste oclusal de las superficies dentales en función de dos ángulos, el área y el perímetro de las facetas de desgaste y permite conocerlas las principales vías de los movimientos oclusales.

Los patrones de oclusión inferidos por pueden:

- Corroborarse con patrones de micro y mesodesgaste observados en los fósiles.
- Informar sobre posiciones de carga y dirección de fuerzas en estudios de FEA.

Los patrones de oclusión pueden determinarse en algunas ocasiones y de forma alternativa imprimiendo y manejando modelos escalados de los fósiles.



El **método de análisis de huellas dactilares oclusales** (“Oclussal Fingerprint Analysis”, OFA) describe y cuantifica el patrón de desgaste oclusal de las superficies dentales en función de dos ángulos, el área y el perímetro de las facetas de desgaste y permite conocerlas las principales vías de los movimientos oclusales.

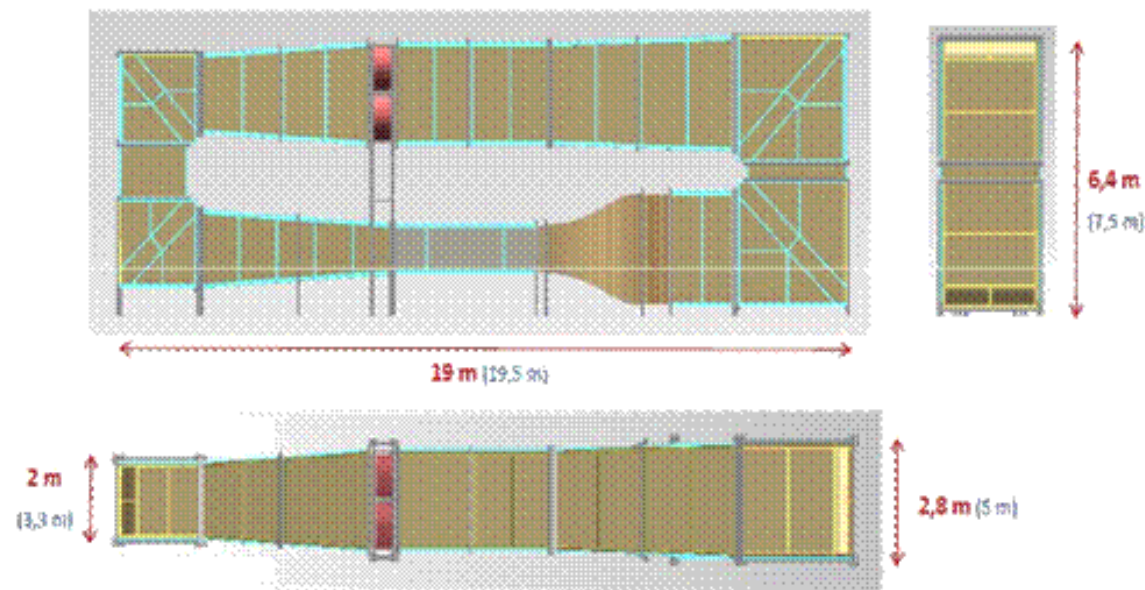
Los patrones de oclusión inferidos por pueden:

- Corroborarse con patrones de micro y mesodesgaste observados en los fósiles.
- Informar sobre posiciones de carga y dirección de fuerzas en estudios de FEA.

Los patrones de oclusión pueden determinarse en algunas ocasiones y de forma alternativa imprimiendo y manejando modelos escalados de los fósiles.



Los ensayos aero/hidrodinámicos en túneles de viento y agua permiten inferir aspectos funcionales modelos de taxones extintos.



Credito imagen: © UMA



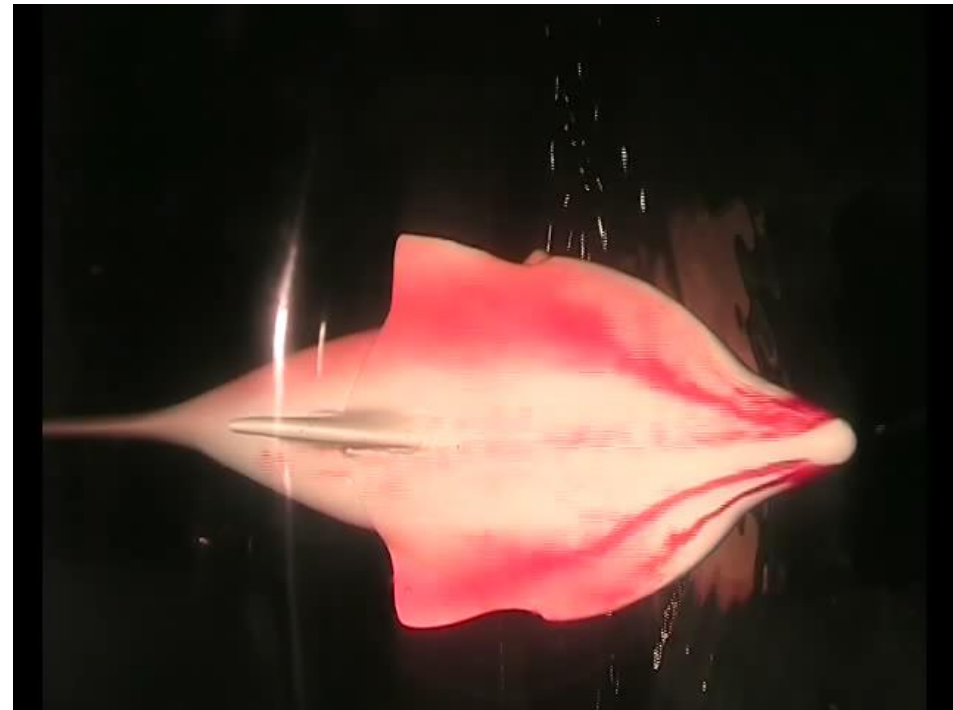


Los ensayos aero/hidrodinámicos en túneles de viento y agua permiten inferir aspectos funcionales modelos de taxones extintos.

Credito imagen: [Creative commons](#)



Credito imagen: © Hector Botella





La **dinámica de fluidos computacional** (“Computational Fluid Dynamics”, CFD) es una técnica que simula el flujo de fluidos y su interacción con superficies sólidas en un entorno virtual. Permite estudios comparativos a gran escala al ser mas rápida y económica que los estudios tradicionales en túneles de agua y viento (pero sacrificando precisión).



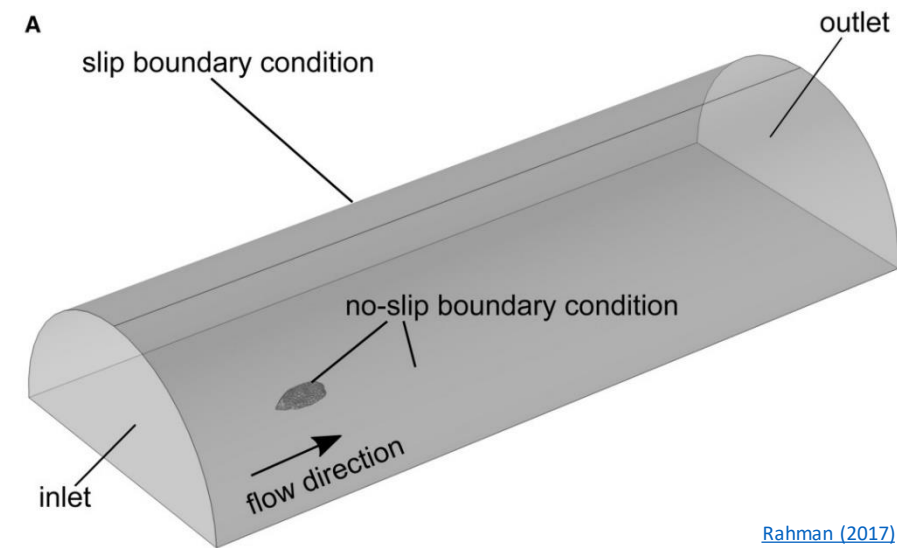
La **dinámica de fluidos computacional** (“Computational Fluid Dynamics”, CFD) es una técnica que simula el flujo de fluidos y su interacción con superficies sólidas en un entorno virtual. Permite estudios comparativos a gran escala al ser mas rápida y económica que los estudios tradicionales en túneles de agua y viento (pero sacrificando precisión).

Dominio computacional: cualquier objeto alrededor/a través del cual fluirá el fluido.

Propiedades del material y modelo de flujo.

Condiciones de borde: Las variables de flujo en los límites del dominio deben agregarse al modelo.

Discretization: in most cases, the computational domain is divided into a finite number of discrete cells (i.e. a mesh).



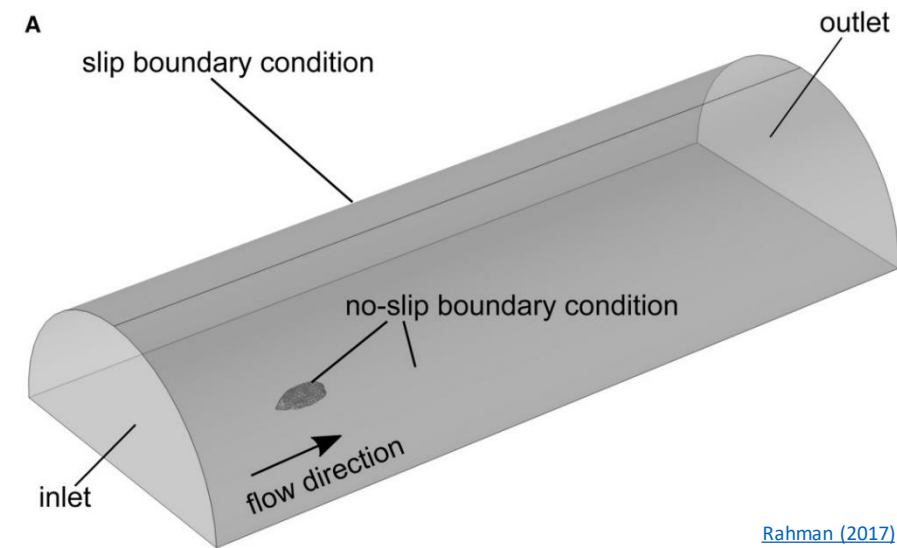
[Rahman \(2017\)](#)



La **dinámica de fluidos computacional** (“Computational Fluid Dynamics”, CFD) es una técnica que simula el flujo de fluidos y su interacción con superficies sólidas en un entorno virtual. Permite estudios comparativos a gran escala al ser mas rápida y económica que los estudios tradicionales en túneles de agua y viento (pero sacrificando precisión).

Solver: stationary (steady flow) or time-dependant (non-stationary flow).

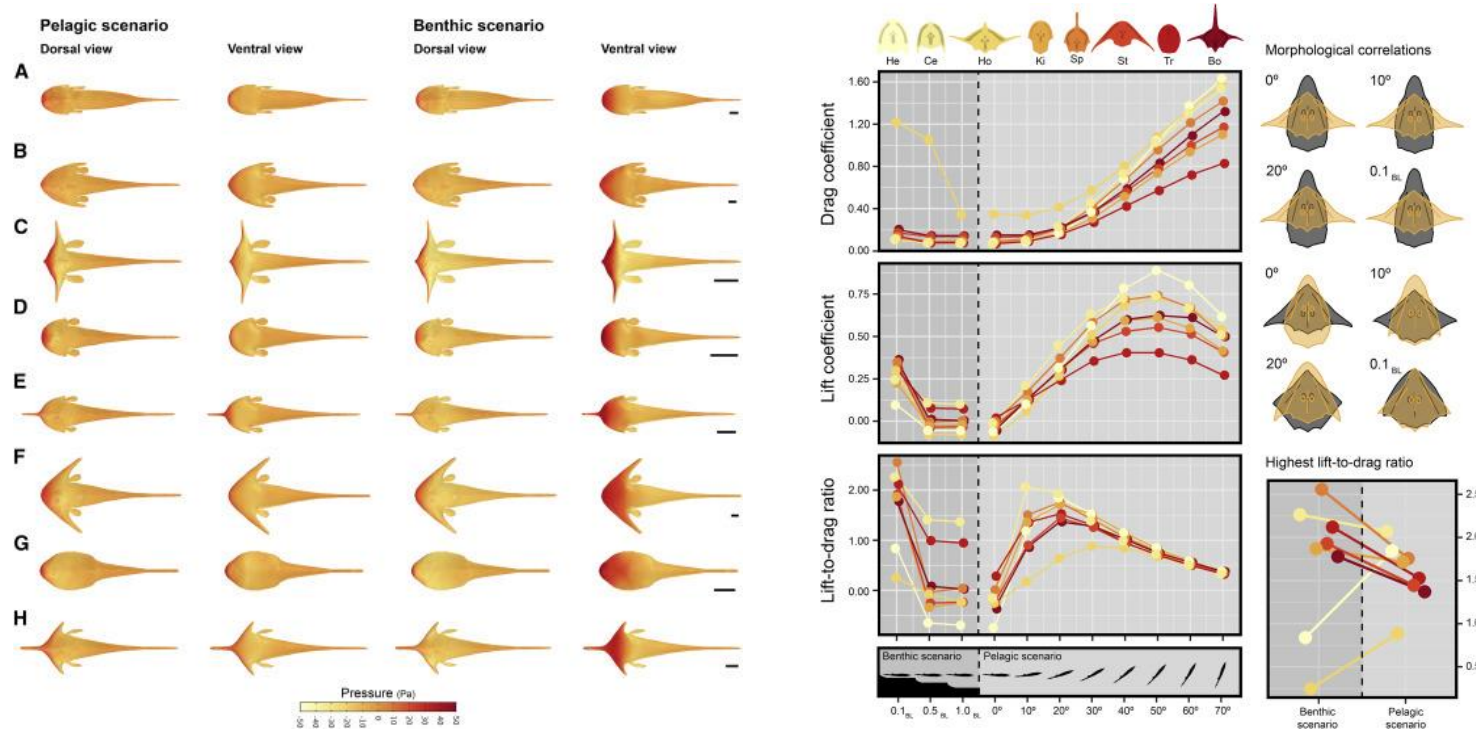
Visualization and post-processing: The results of CFD simulations can be visualized in a variety of different ways. Commonly, plots of flow velocity, pressure or vorticity are created. It is also possible to evaluate the forces exerted by the fluid on the fossil, such as the drag (parallel to flow direction) and lift (perpendicular to flow direction) forces.



[Rahman \(2017\)](#)



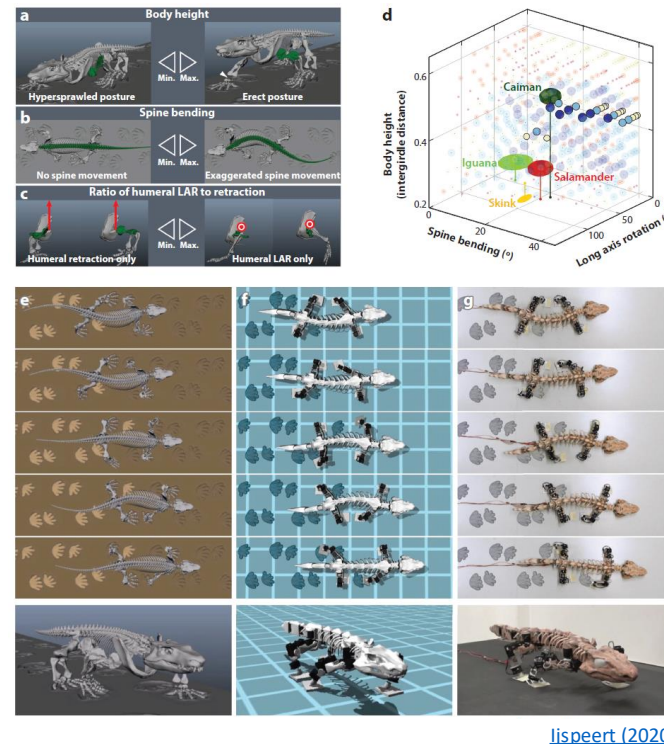
La **dinámica de fluidos computacional** (“Computational Fluid Dynamics”, CFD) es una técnica que simula el flujo de fluidos y su interacción con superficies sólidas en un entorno virtual. Permite estudios comparativos a gran escala al ser más rápida y económica que los estudios tradicionales en túneles de agua y viento (pero sacrificando precisión).



[Ferrón et al. \(2020\)](#)

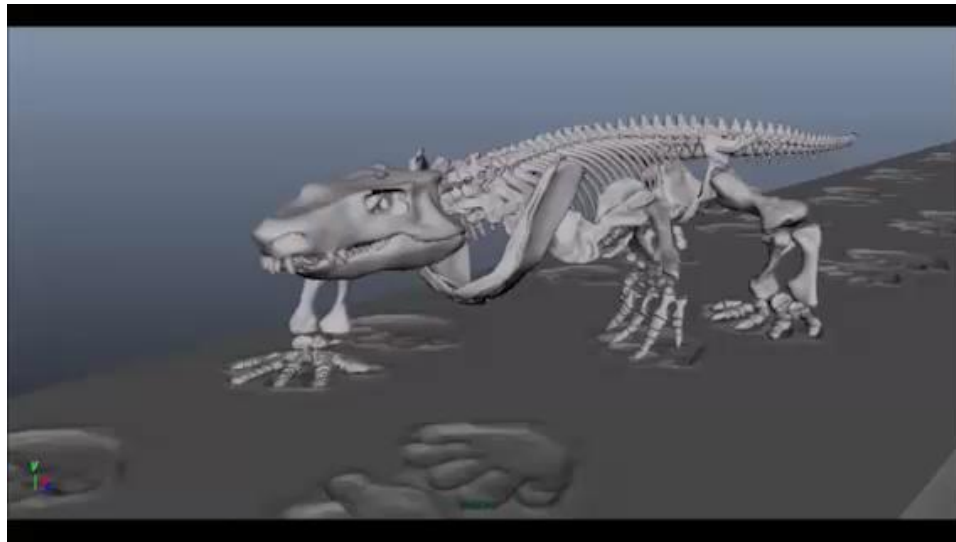


La **robótica** puede ofrecer herramientas interesantes para la paleontología, por ejemplo, para investigar posibles patrones de locomoción y proporcionar una metodología cuantitativa para evaluar las probabilidades de los modos de andar de animales extintos (ver Ijspeert, 2020)





La **robótica** puede ofrecer herramientas interesantes para la paleontología, por ejemplo, para investigar posibles formas de andar sistemáticamente y proporcionar una metodología cuantitativa para evaluar las probabilidades de los modos de andar de animales extintos (ver Ijspeert, 2020)



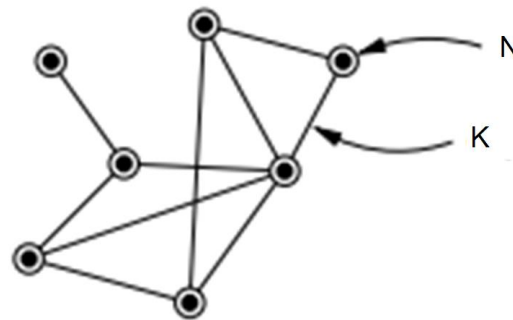
[Ijspeert \(2020\)](#)



2.7. Análisis de redes



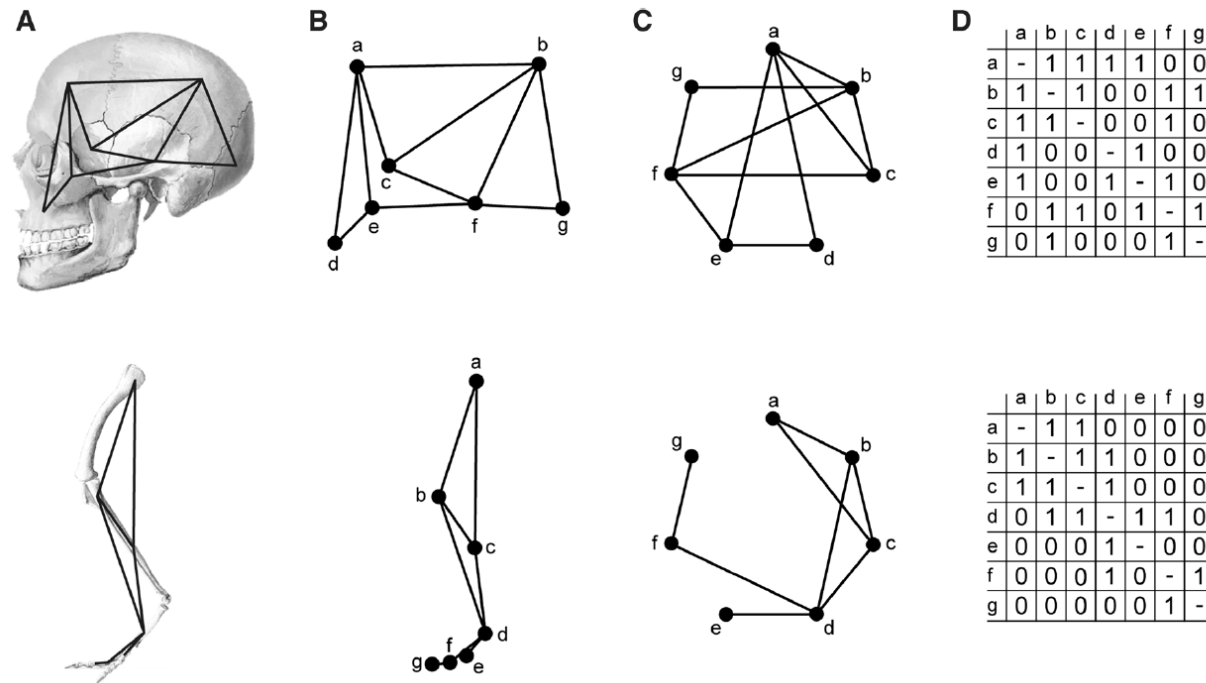
La **teoría de redes** es el estudio de los gráficos como una representación de relaciones simétricas o relaciones asimétricas entre objetos discretos. Una **red** es una combinación de dos conjuntos de elementos: el conjunto de nodos (N) y el conjunto de conexiones (K), en el que cada conexión tiene dos extremos que simbolizan una relación entre dos nodos. Las conexiones pueden ser dirigidas, denotando una relación causal entre los nodos, o no dirigidas, denotando simplemente que existe una relación. La representación más común de una red es un diagrama de puntos unidos por línea.





El **análisis anatómico de redes** (“Anatomical Network Analysis”, AnNA) es un nuevo enfoque centrado en patrones de conectividad formados por partes anatómicas, con sus propios conceptos y herramientas diseñadas específicamente para el estudio de cuestiones morfológicas de EvoDevo.

[Rasskin-Gutman & Esteve-Altava \(2014\)](#)



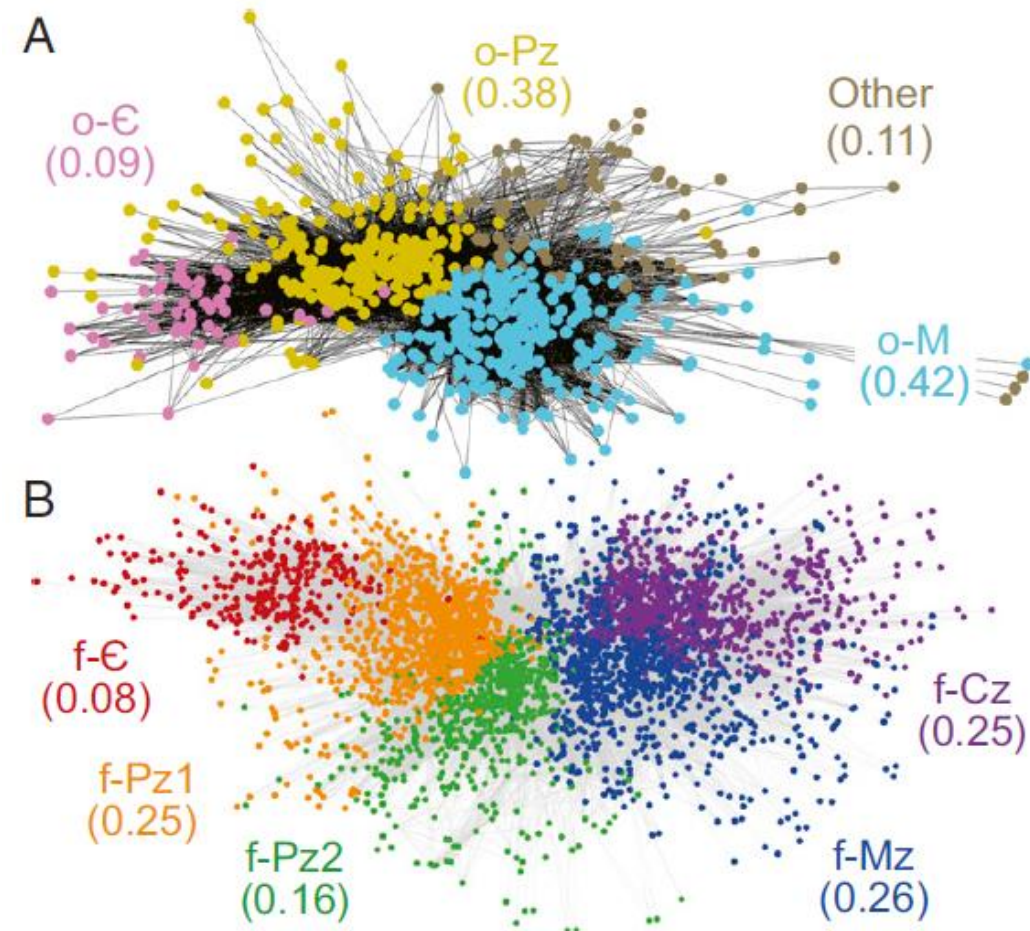


La **paleoecología de redes** es el estudio de los cambios a largo plazo en la estructura, función y evolución de la biosfera utilizando análisis de redes, modelos computacionales y datos empíricos del registro fósil. El análisis de redes de datos de coocurrencia de fósiles nos permite detectar grupos de paleocomunidades y tipos de paleocomunidades que aparecieron y desaparecieron en masa a lo largo de transiciones críticas

[Muscente et al. \(2018\)](#)



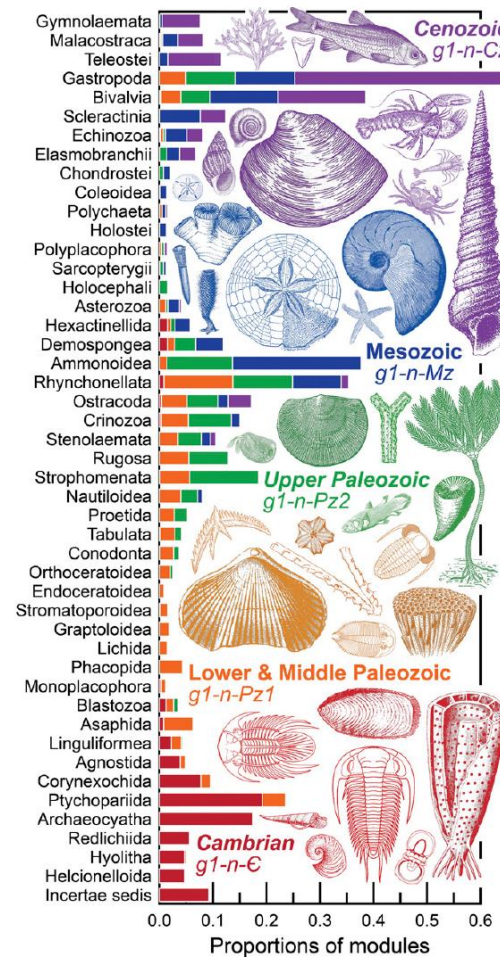
La **paleoecología de redes** es el estudio de los cambios a largo plazo en la estructura, función y evolución de la biosfera utilizando análisis de redes, modelos computacionales y datos empíricos del registro fósil. El análisis de redes de datos de coocurrencia de fósiles nos permite detectar grupos de paleocomunidades y tipos de paleocomunidades que aparecieron y desaparecieron en masa a lo largo de transiciones críticas



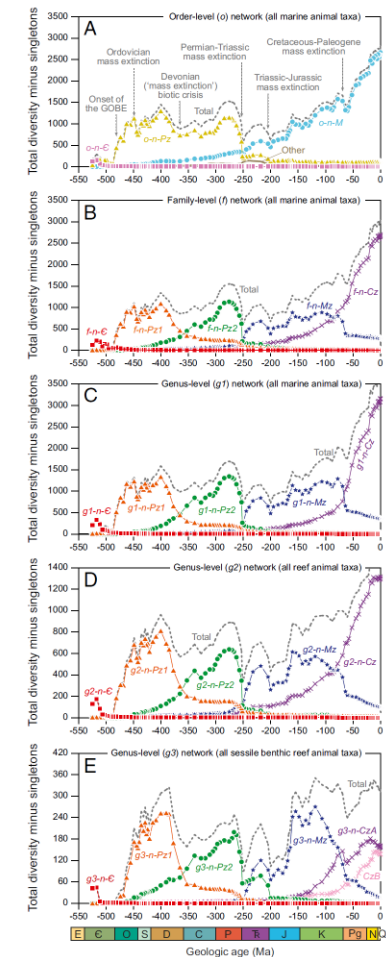
[Muscente et al. \(2018\)](#)



La **paleoecología de redes** es el estudio de los cambios a largo plazo en la estructura, función y evolución de la biosfera utilizando análisis de redes, modelos computacionales y datos empíricos del registro fósil. El análisis de redes de datos de coocurrencia de fósiles nos permite detectar grupos de paleocomunidades y tipos de paleocomunidades que aparecieron y desaparecieron en masa a lo largo de transiciones críticas

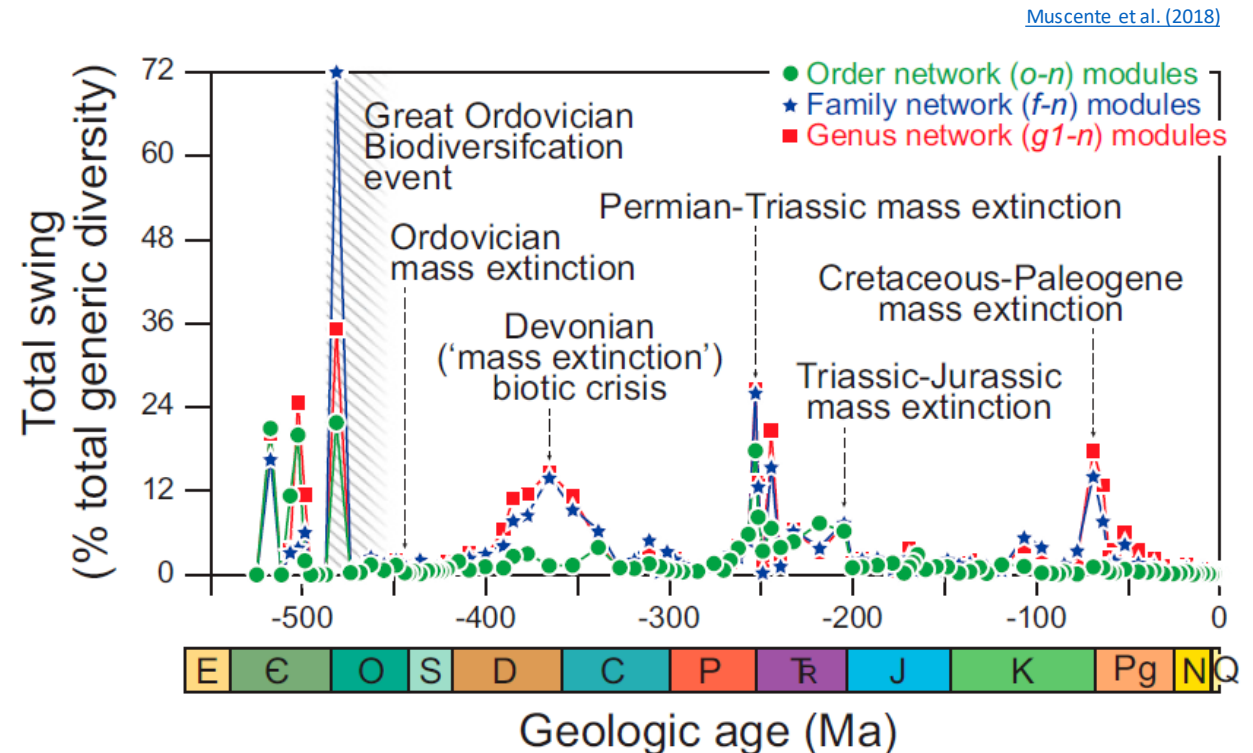


Muscente et al. (2018)



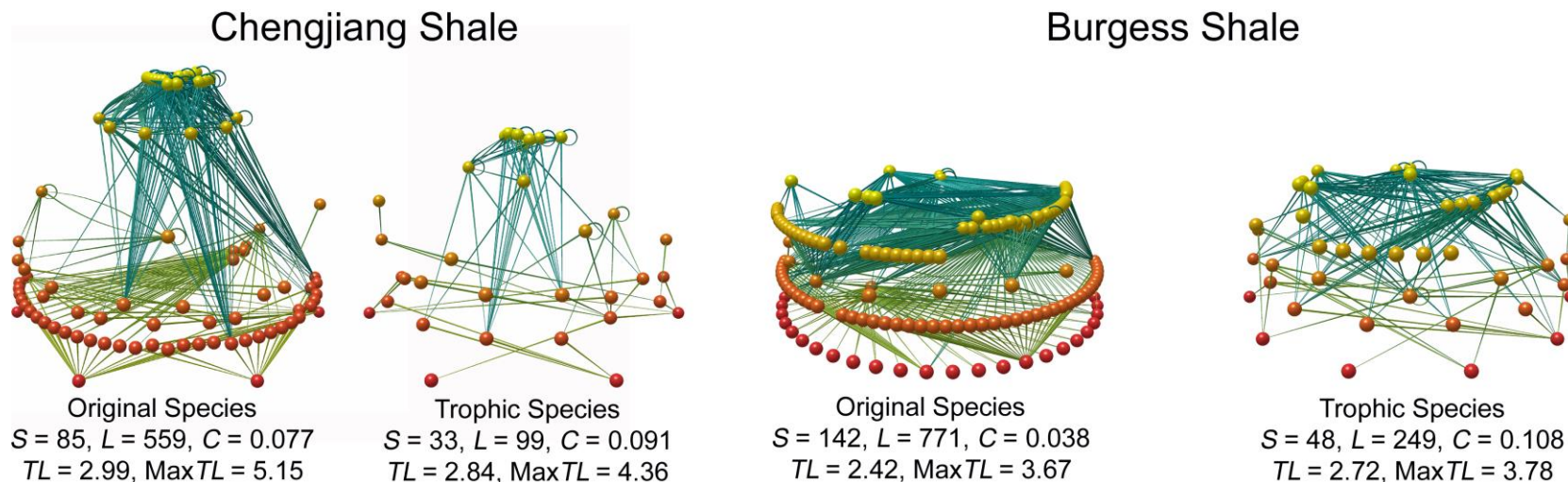


La **paleoecología de redes** es el estudio de los cambios a largo plazo en la estructura, función y evolución de la biosfera utilizando análisis de redes, modelos computacionales y datos empíricos del registro fósil. El análisis de redes de datos de coocurrencia de fósiles nos permite detectar grupos de paleocomunidades y tipos de paleocomunidades que aparecieron y desaparecieron en masa a lo largo de transiciones críticas





El análisis de redes puede utilizarse para estudiar las propiedades de las **redes tróficas** en el registro fósil, que representan las redes de interacciones de alimentación entre especies concurrentes, incluyendo aspectos como la distribución de conexiones hacia las presas y conexiones desde depredadores, los porcentajes de omnívoros y herbívoros, y el nivel trófico medio de las especies, así como el cambio de estas variables con el número de taxones y conexiones tróficas en una red.



[Dunne et al. \(2008\)](#)

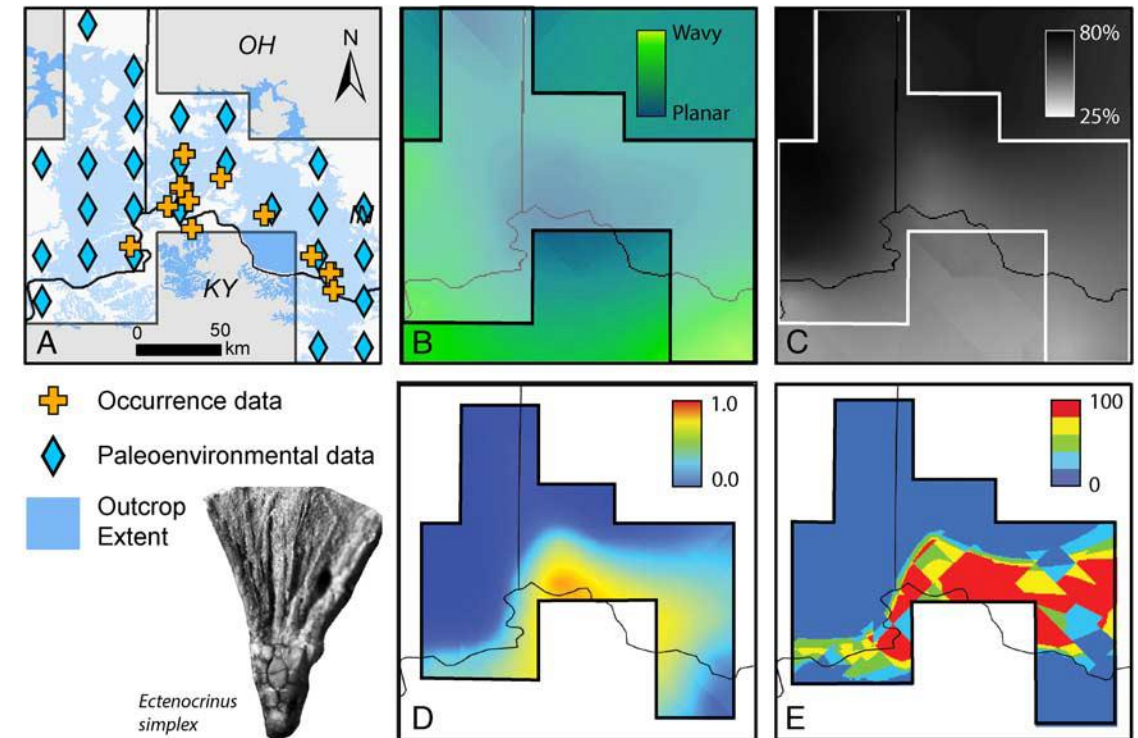


2.8. Modelado de nicho ecológico



El **modelado de nicho ecológico** (“Ecological Niche Modelling”, ENM) es una técnica ampliamente utilizada por biólogos para estimar los requisitos ambientales de las especies (es decir, los atributos del nicho abiótico) mediante la correlación de las ocurrencias de especies conocidas con características ambientales espacialmente explícitas. Este método permite a los biólogos probar hipótesis cuantitativas de las interacciones de las especies con su entorno a través del espacio o en el futuro cercano o en el pasado reciente.

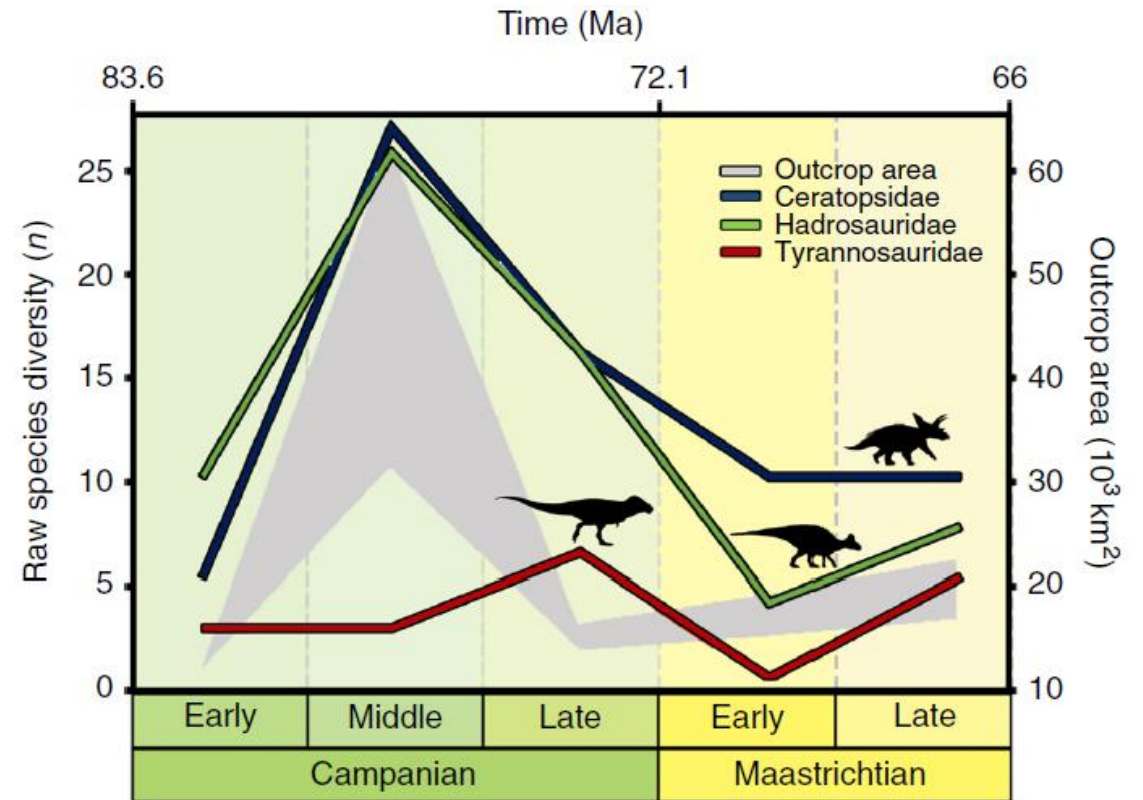
[Myers et al. \(2015\)](#)





El **modelado de nicho ecológico** (“Ecological Niche Modelling”, ENM) es una técnica ampliamente utilizada por biólogos para estimar los requisitos ambientales de las especies (es decir, los atributos del nicho abiótico) mediante la correlación de las ocurrencias de especies conocidas con características ambientales espacialmente explícitas. Este método permite a los biólogos probar hipótesis cuantitativas de las interacciones de las especies con su entorno a través del espacio o en el futuro cercano o en el pasado reciente.

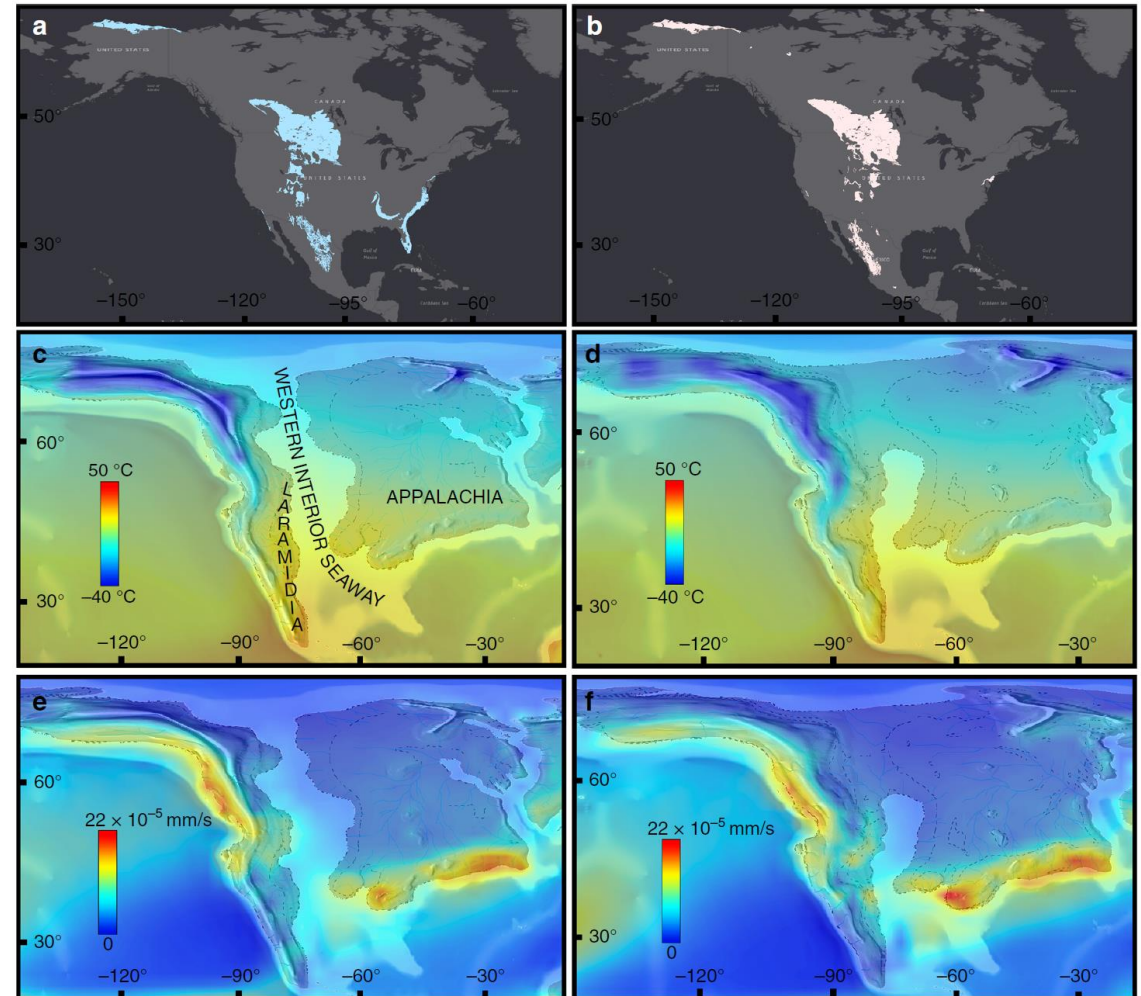
[Chiarenza et al. \(2019\)](#)





El **modelado de nicho ecológico** (“Ecological Niche Modelling”, ENM) es una técnica ampliamente utilizada por biólogos para estimar los requisitos ambientales de las especies (es decir, los atributos del nicho abiótico) mediante la correlación de las ocurrencias de especies conocidas con características ambientales espacialmente explícitas. Este método permite a los biólogos probar hipótesis cuantitativas de las interacciones de las especies con su entorno a través del espacio o en el futuro cercano o en el pasado reciente.

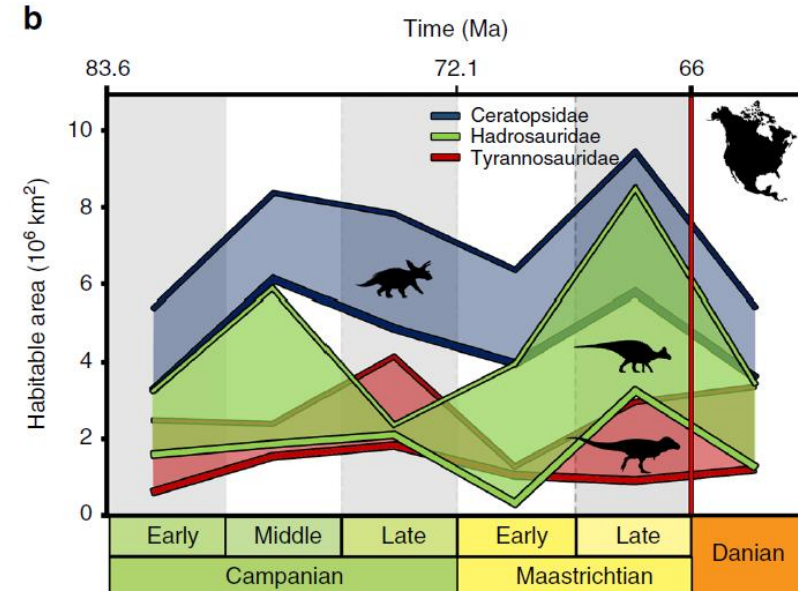
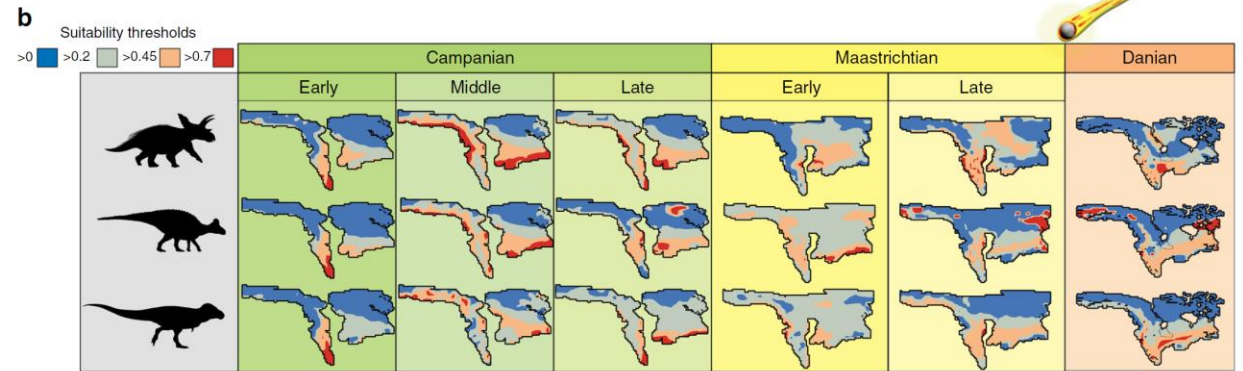
[Chiarenza et al. \(2019\)](#)





El **modelado de nicho ecológico** (“Ecological Niche Modelling”, ENM) es una técnica ampliamente utilizada por biólogos para estimar los requisitos ambientales de las especies (es decir, los atributos del nicho abiótico) mediante la correlación de las ocurrencias de especies conocidas con características ambientales espacialmente explícitas. Este método permite a los biólogos probar hipótesis cuantitativas de las interacciones de las especies con su entorno a través del espacio o en el futuro cercano o en el pasado reciente.

[Chiarenza et al. \(2019\)](#)





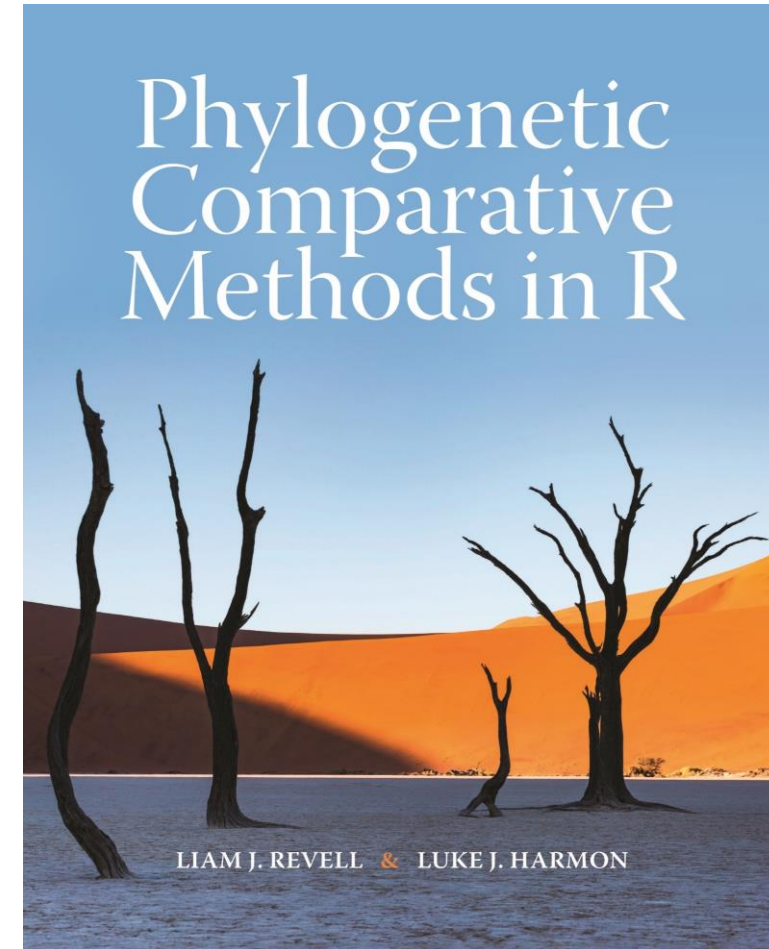
2.9. Métodos comparativos filogenéticos



Los **métodos comparativos filogenéticos** (PCM) utilizan información sobre las relaciones históricas de los linajes (filogenias) para probar hipótesis evolutivas. Los PMC pueden definirse en términos generales como enfoques estadísticos que incorporan información sobre la historia evolutiva compartida de los taxones (es decir, su falta de independencia) para identificar patrones macroevolutivos o probar hipótesis sobre cómo esos patrones se relacionan con impulsores de cambio macroevolutivo como el clima o las interacciones bióticas.

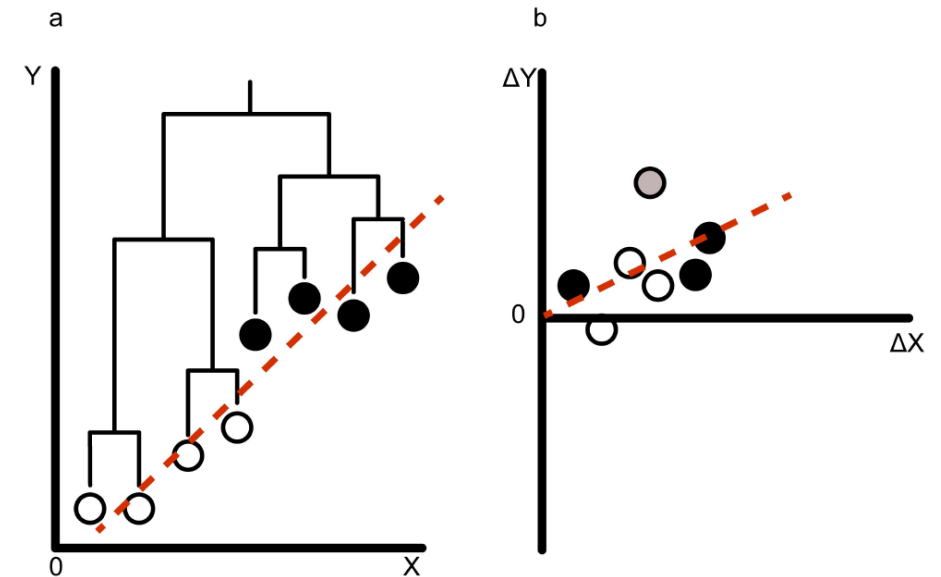
Ver [Soul & Wright \(2021\)](#).

[Revell & Harmon \(2022\)](#)





Los **mínimos cuadrados filogenéticos** (PGLS) es uno de los métodos comparativos filogenéticos más empleados. La técnica, una modificación de los mínimos cuadrados generalizados, utiliza el conocimiento de las relaciones filogenéticas para producir una estimación de la covarianza esperada en los datos de especies cruzadas. Se supone que las especies estrechamente relacionadas tienen rasgos más similares debido a su ascendencia compartida y, por lo tanto, producen residuos más similares de la línea de regresión de mínimos cuadrados. Al tener en cuenta la estructura de covarianza esperada de estos residuos, se generan estimaciones modificadas de pendiente e intercepción que pueden explicar la autocorrelación interespecífica debida a la filogenia.



[Soul & Wright \(2021\)](#)



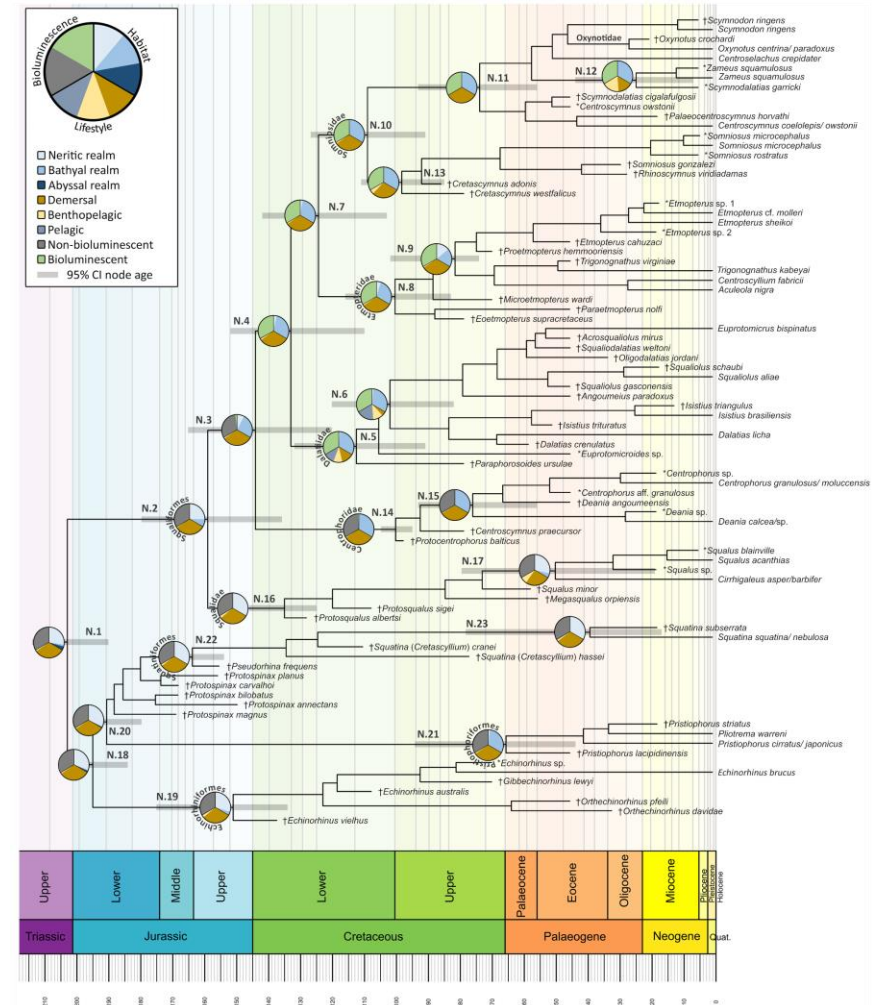
La estimación de estados de carácter ancestral predice los estados de carácter ancestral para cada nodo en un árbol filogenético, asumiendo algún modelo de evolución para el carácter en cuestión:

Caracteres continuos (modelo de evolución browniana, EB, OU, etc.).
Caracteres discretos (Mk).

Métodos de estimación:

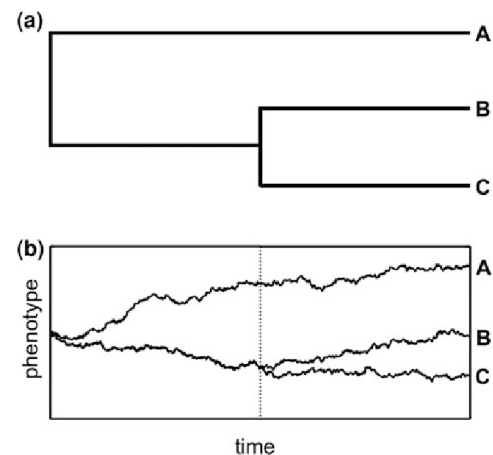
Máxima parsimonia.
Máxima verosimilitud.
Bayesiano (mapeo de caracteres estocásticos).

Ferrón (in rev.)





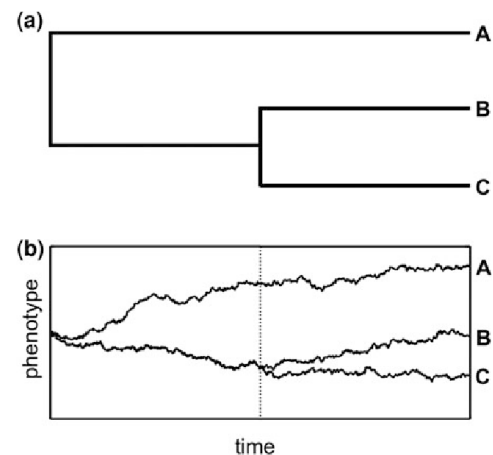
El **ajuste de modelos evolutivos** permite determinar las distribuciones de fenotipos más probables bajo diferentes modelos evolutivos (e.g. selección estabilizante, evolución al azar o Browniana, estallido temprano y tendencia evolutiva) y determinar que modelo se ajusta mejor a la distribución de nuestros datos empíricos.



[Revell et al. \(2008\)](#)

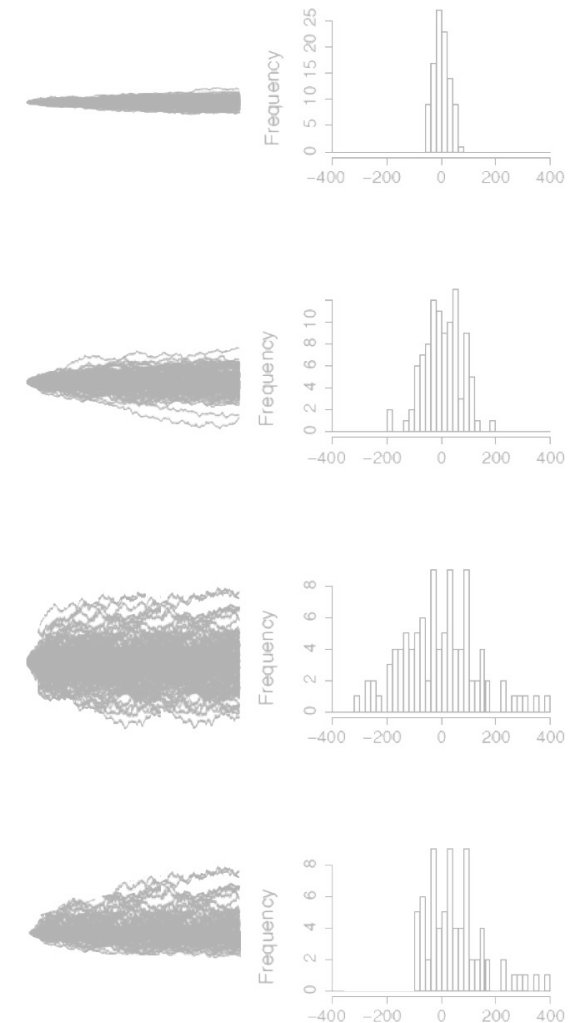


El **ajuste de modelos evolutivos** permite determinar las distribuciones de fenotipos más probables bajo diferentes modelos evolutivos (e.g. selección estabilizante, evolución al azar o Browniana, estallido temprano y tendencia evolutiva) y determinar que modelo se ajusta mejor a la distribución de nuestros datos empíricos.



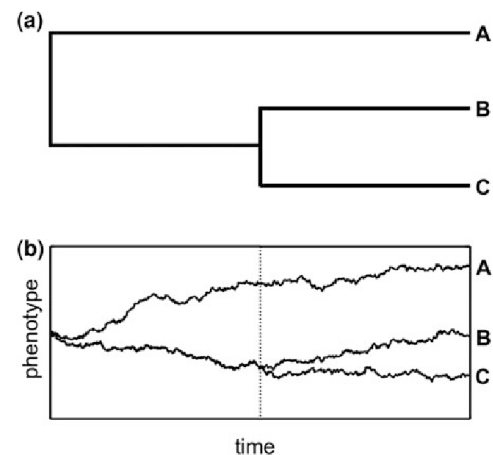
[Revell et al. \(2008\)](#)

Image credit: [Creative Commons](#)



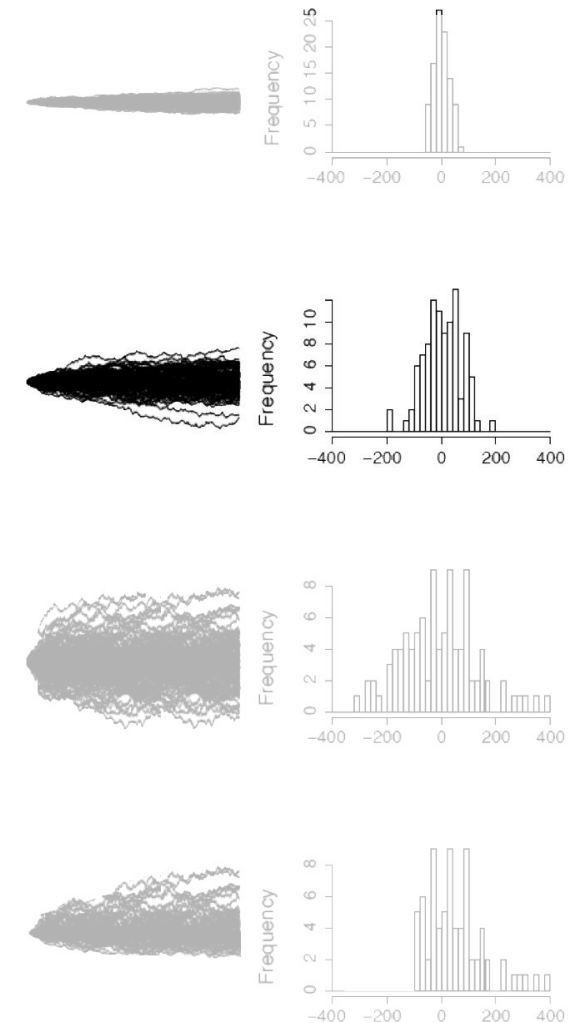


El **ajuste de modelos evolutivos** permite determinar las distribuciones de fenotipos más probables bajo diferentes modelos evolutivos (e.g. selección estabilizante, evolución al azar o Browniana, estallido temprano y tendencia evolutiva) y determinar que modelo se ajusta mejor a la distribución de nuestros datos empíricos.



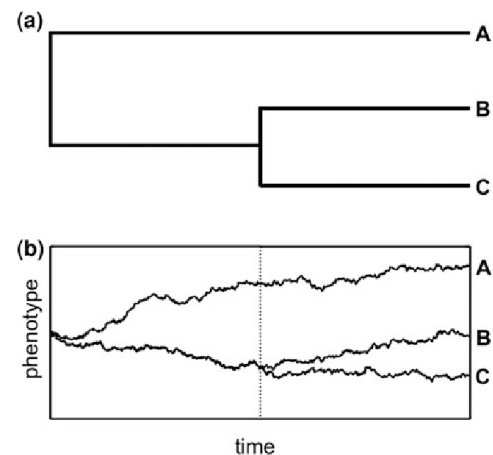
[Revell et al. \(2008\)](#)

Image credit: [Creative Commons](#)



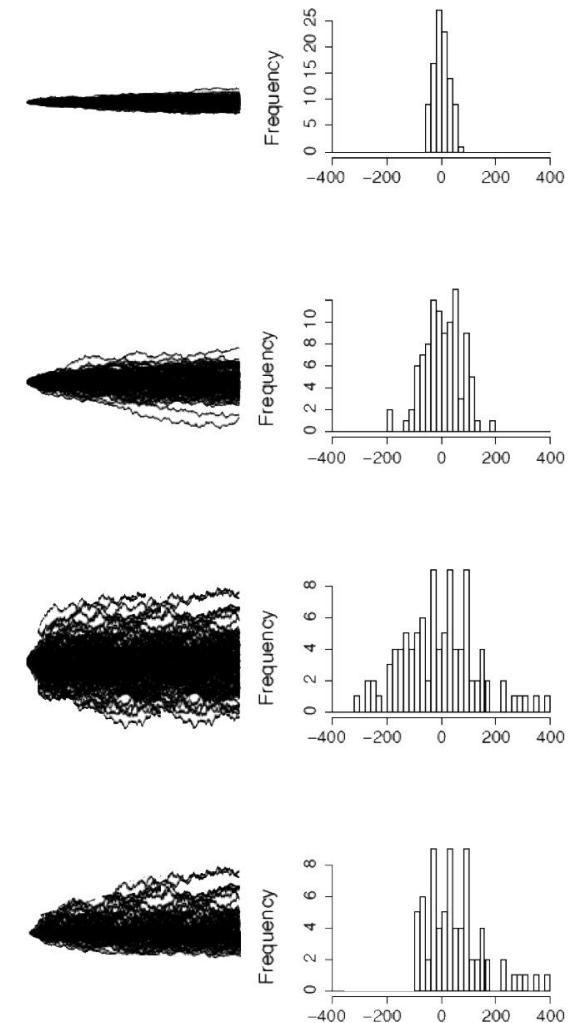


El **ajuste de modelos evolutivos** permite determinar las distribuciones de fenotipos más probables bajo diferentes modelos evolutivos (e.g. selección estabilizante, evolución al azar o Browniana, estallido temprano y tendencia evolutiva) y determinar que modelo se ajusta mejor a la distribución de nuestros datos empíricos.



[Revell et al. \(2008\)](#)

Image credit: [Creative Commons](#)





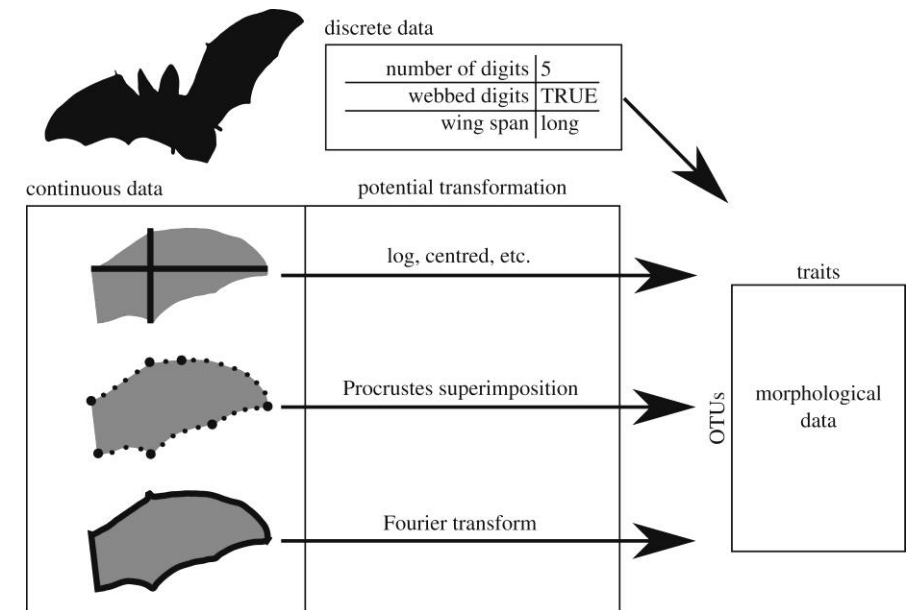
2.10. Análisis de disparidad y (filo)morfoespacio



La **disparidad morfológica**, la medida de la variación morfológica entre especies y taxones superiores, ha sido el núcleo de un importante programa de investigación en paleobiología durante los últimos 25 años. Su cuantificación se basa en la construcción y exploración de morfoespacios, espacios multidimensionales atravesados por un conjunto de descriptores morfológicos, y se beneficia de un protocolo analítico bien establecido.

Ver [Hopkins & Gerber \(2017\)](#) y [Guillerme et al. \(2020\)](#) para una discusión detallada sobre los análisis de disparidad morfológica.

[Guillerme et al. \(2020\)](#)





Un **morfoespacio** se puede considerar como un tipo de espacio de configuración, en el que los objetos (en este caso, los organismos) se colocan en puntos dentro del espacio de acuerdo con un conjunto particular de propiedades morfológicas.

Ver [Budd \(2021\)](#) para una discusión detallada del concepto de morfoespacio.

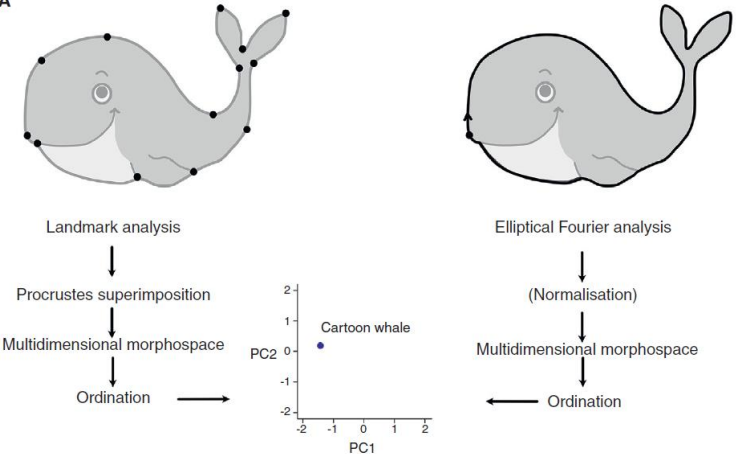
Dos tipos de morfoespacio:

- Empírico.
- Teórico.

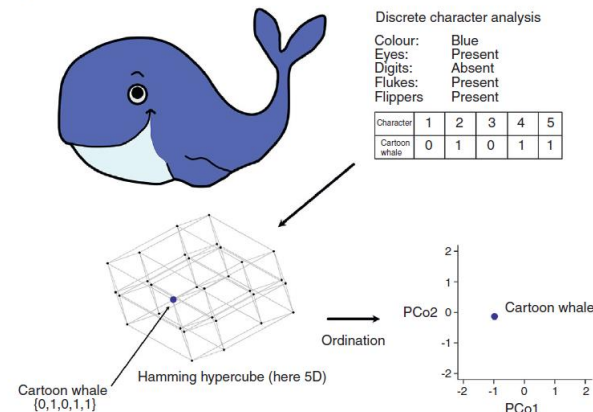
[Budd \(2021\)](#)

Continuous morphological analysis

A



B





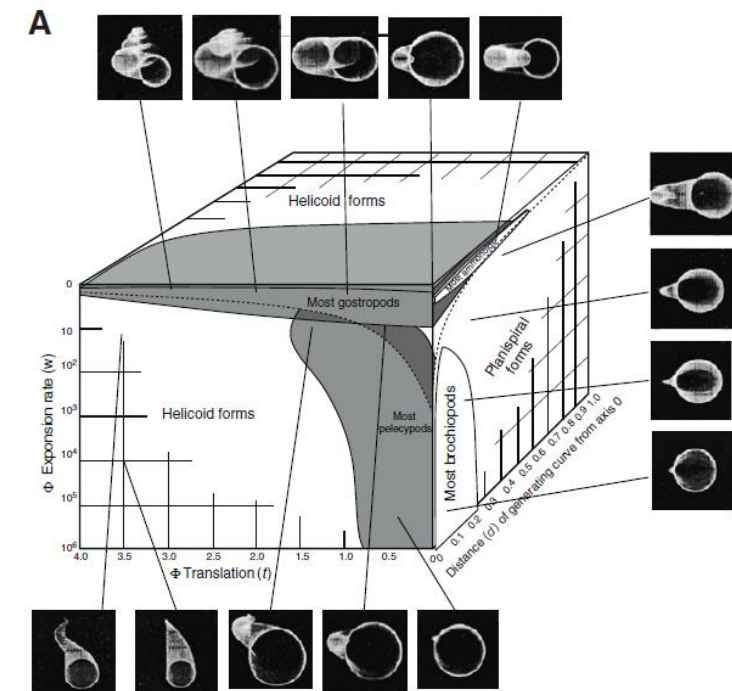
Un **morfoespacio** se puede considerar como un tipo de espacio de configuración, en el que los objetos (en este caso, los organismos) se colocan en puntos dentro del espacio de acuerdo con un conjunto particular de propiedades morfológicas.

Ver [Budd \(2021\)](#) para una discusión detallada del concepto de morfoespacio.

Dos tipos de morfoespacio:

- Empírico.
- Teórico.

[Budd \(2021\)](#)





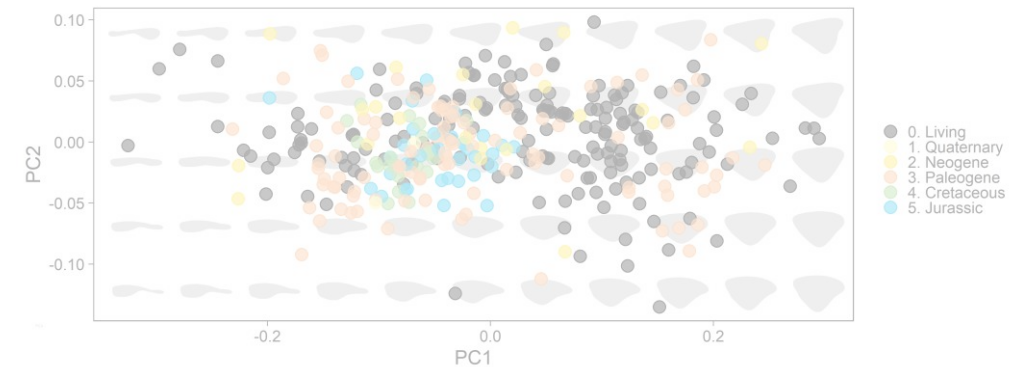
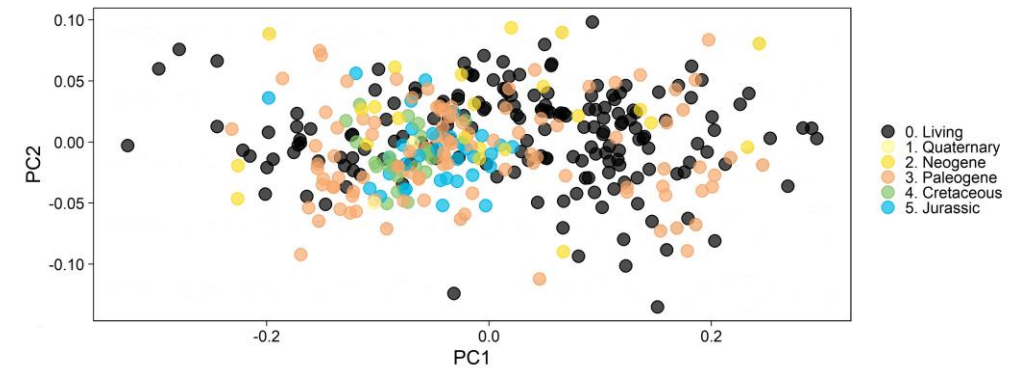
Un **morfoespacio** se puede considerar como un tipo de espacio de configuración, en el que los objetos (en este caso, los organismos) se colocan en puntos dentro del espacio de acuerdo con un conjunto particular de propiedades morfológicas.

Ver [Budd \(2021\)](#) para una discusión detallada del concepto de morfoespacio.

Dos tipos de morfoespacio:

- Empírico.
- Teórico.

Crédito imagen: Humberto G. Ferrón





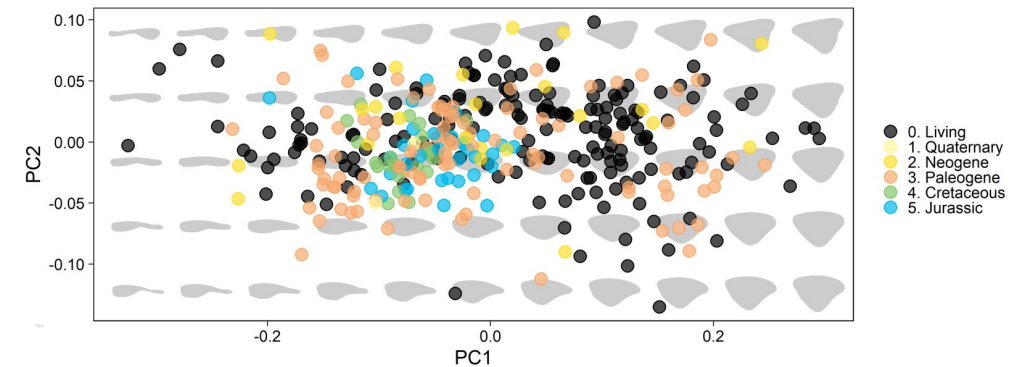
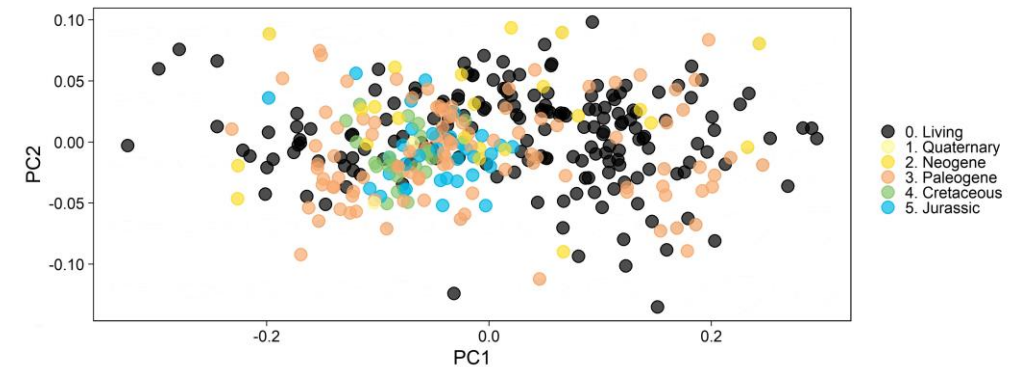
Un **morfoespacio** se puede considerar como un tipo de espacio de configuración, en el que los objetos (en este caso, los organismos) se colocan en puntos dentro del espacio de acuerdo con un conjunto particular de propiedades morfológicas.

Ver [Budd \(2021\)](#) para una discusión detallada del concepto de morfoespacio.

Dos tipos de morfoespacio:

- Empírico.
- Teórico.

Crédito imagen: Humberto G. Ferrón



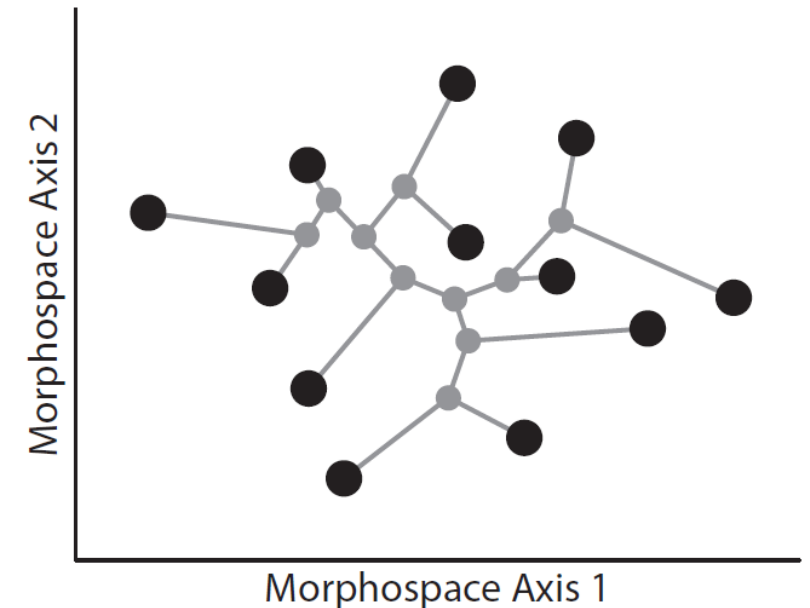


Un **filomorfoespacio** es la proyección de la filogenia (incluyendo los nodos ancestrales) en el morfoespacio.

La posición de los nodos ancestrales en el morfoespacio puede inferirse antes o después de la ordenación en el espacio de las especies terminales mediante reconstrucción de estados de carácter ancestral.

Ver [Stone \(2003\)](#) y [Lloyd \(2018\)](#) para una discusión detallada del concepto de filomorfoespacio.

[Budd \(2021\)](#)





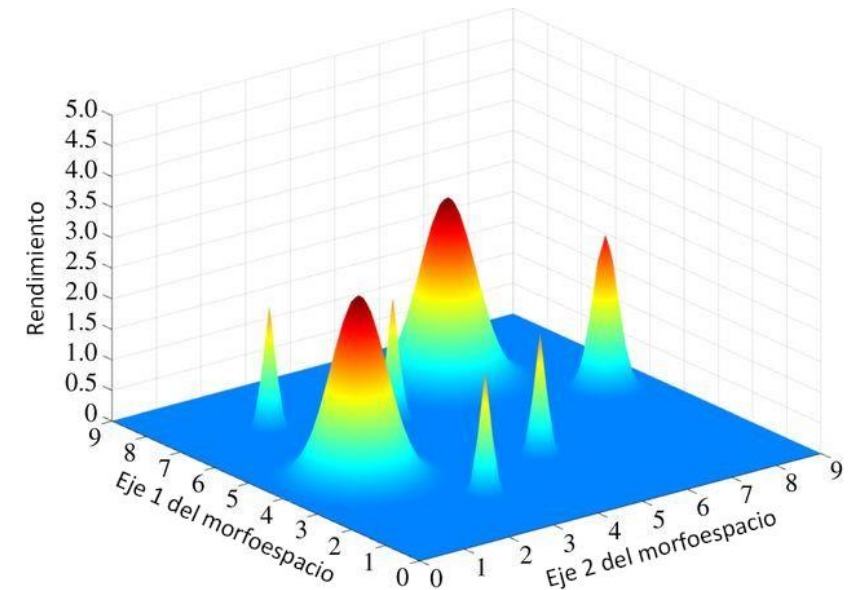
2.11. Mapas de rendimiento y eficiencia de Pareto



Un **paisaje adaptativo** un paisaje adaptativo es una forma muy simple, pero poderosa, de visualizar la evolución de la vida en términos de la geometría de las relaciones espaciales, es decir, las relaciones espaciales que uno encuentra en un paisaje. Considere un paisaje imaginario en el que ve montañas de gran altura en una región, montañas altísimas separadas por valles profundos con pendientes escarpadas. En otra región, estas montañas dan paso a colinas onduladas de menor elevación separadas por amplios valles de suave pendiente, y estos dan paso a amplias llanuras en la distancia. Ahora reemplacemos el concepto de 'elevación' (altura sobre el nivel del mar) con 'grado de adaptación' y tendremos un paisaje adaptativo.

Ver [McGhee \(2016\)](#) para una discusión detallada del concepto de paisaje adaptativo.

[Jordan & Ryan \(2015\)](#)

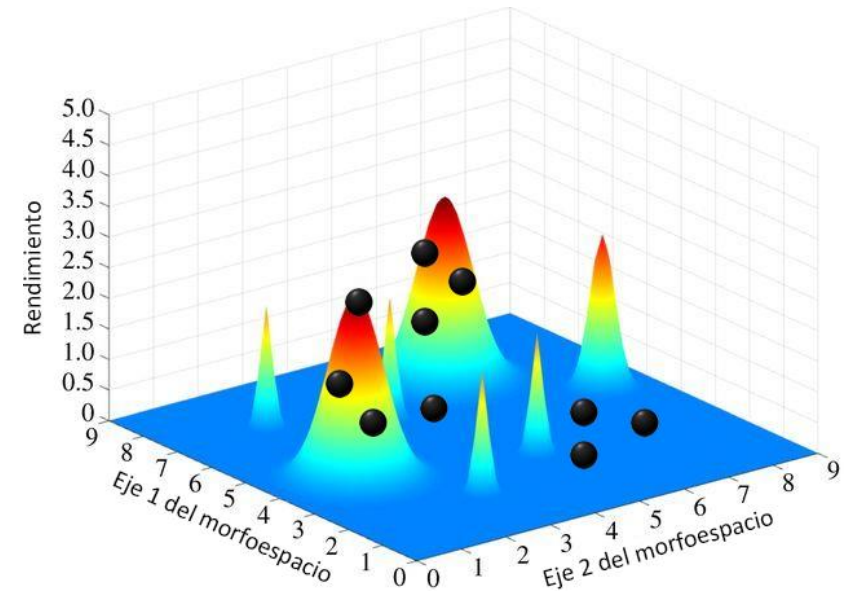




Los **mapas de rendimiento** donde se representan de esta forma variables con peso funcional a lo largo de un morfoespacio, pueden funcionar como aproximaciones a paisajes adaptativos.

Ver [McGhee \(2016\)](#) para una discusión detallada del concepto de paisaje adaptativo.

[Jordan & Ryan \(2015\)](#)

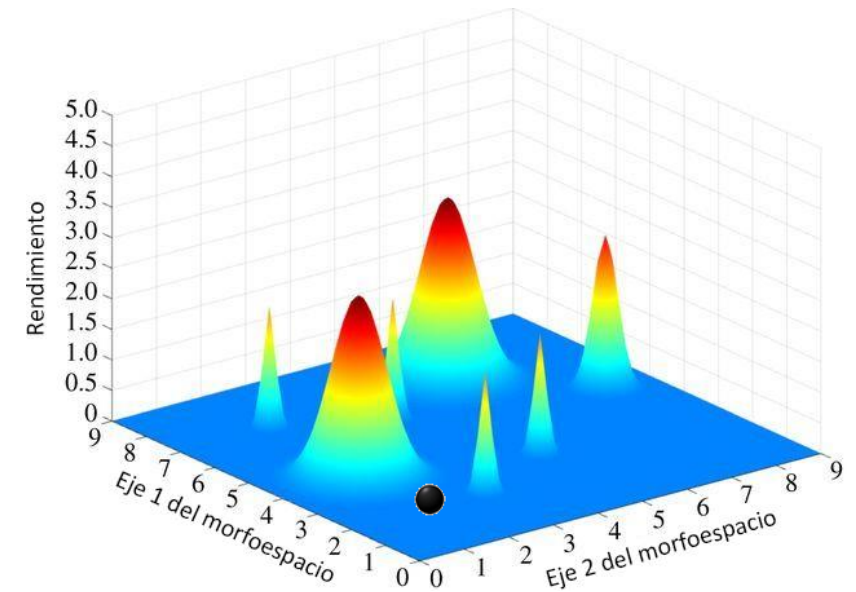




Los **mapas de rendimiento** donde se representan de esta forma variables con peso funcional a lo largo de un morfoespacio, pueden funcionar como aproximaciones a paisajes adaptativos.

Ver [McGhee \(2016\)](#) para una discusión detallada del concepto de paisaje adaptativo.

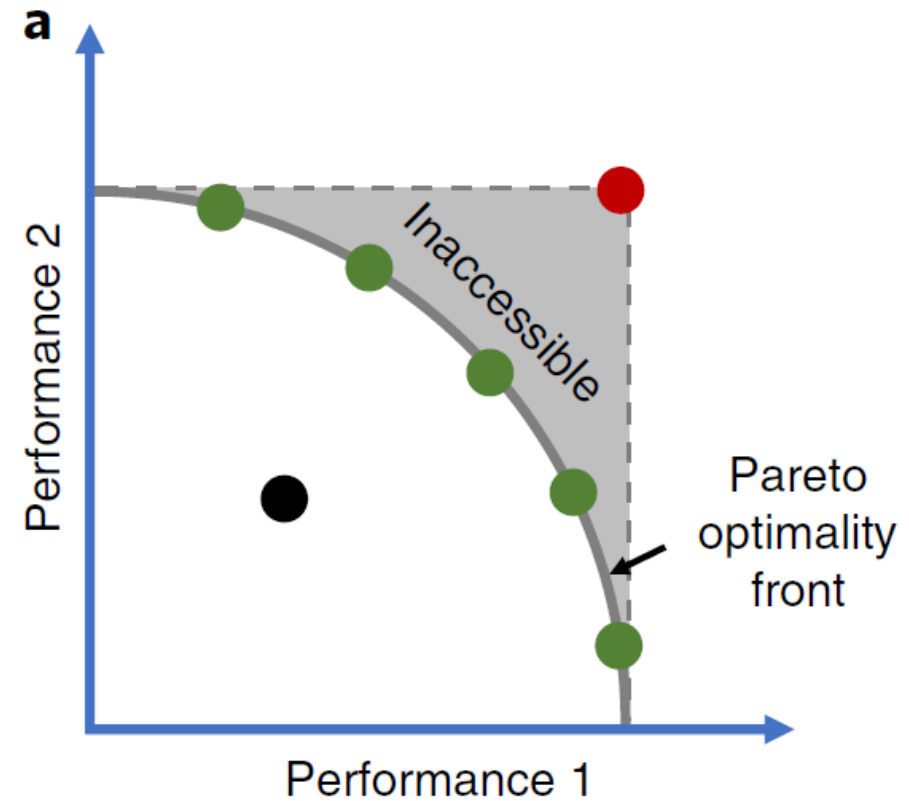
[Jordan & Ryan \(2015\)](#)





La **teoría de Pareto** permite evaluar compromisos que limitan la mejora simultánea de dos o más tareas. Tales compromisos definen lo que se conoce como frentes de Pareto, que representan un conjunto de individuos óptimos que no se pueden mejorar en ninguna tarea sin reducir el eficiencia de otra tarea. Por lo tanto esta línea de estructuras óptimas separa el espacio ocupado por morfologías subóptimas y el espacio inaccesible dada la presencia de “trade-offs” o compromisos. Ver [Sheftel et al. \(2013\)](#) para una revisión sobre teoría de Pareto en biología y manual y web de [“Uri Alon lab”](#) para más recursos.

[Li et al. \(2009\)](#)





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 Paleoecología, paleoclimatología y paleobiogeografía del Máster en Paleontología Aplicada, Curso 2022-2023
Cualquier otro uso requerirá la autorización por escrito del autor.