

Linajes fantasma y correlación con variables ecológicas: el caso de la Subfamilia Caprinae

J. L. Cantalapiedra^{1,2}, M. Hernández Fernández^{1,3}, J. Morales²

RESUMEN

La integración de la sistemática filogenética con datos paleontológicos ha demostrado ser una eficaz metodología a la hora de estimar paleodiversidades mediante la identificación de periodos en la historia evolutiva de los clados sin representantes fósiles, a los que se denominan linajes fantasma. En este trabajo pretendemos estudiar la posible correlación con variables biométricas, biogeográficas o ecológicas con el fin de averiguar si la duración de los linajes fantasma puede ser relacionada con este tipo de variables. Este estudio está basado en la Subfamilia Caprinae (Bovidae, Mammalia). Las variables estudiadas fueron traducidas a caracteres binarios y se analizó su correlación mediante análisis de cambios concentrados. Nuestros resultados indican que las especies que aparecen en los biomas pluvisilva, laurisilva, taiga y desierto están ligadas a altos porcentajes de linajes fantasma, mientras que las que aparecen en el bioma estepa presentan porcentajes menores. Las zonas ocupadas por las especies de Caprinae en pluvisilva, laurisilva, taiga y desierto están ligadas a altitudes elevadas y con una topografía abrupta. Por tanto, interpretamos que la mayor o menor proporción de linaje fantasma en cada línea evolutiva podrá estar determinada por las posibilidades de sedimentación y formación de yacimientos.

Palabras clave: Filogenia, linajes fantasma, análisis de cambios concentrados, Artiodactyla, Mammalia, registro fósil.

ABSTRACT

Integration between systematic phylogenetics and palaeontological data has been probed to be an effective methodology to value palaeodiversities because it identifies periods in the evolutionary history of the clade without fossil representation. These are called ghost lineages. In this work we explore the possible relationship of ghost lineages duration with biometric, biogeographic or ecological variables in the Subfamily Caprinae (Bovidae, Mammalia). Variables were codified as binary characters and their relationship was examined using the concentrated-changes test. Our results indicate that species appearing in rainforest, warm temperate forest, taiga and desert biomes are related with high proportion of ghost lineages, while those from steppe biome present lower proportions. Zones inhabited by species of Caprinae in rainforest, warm temperate forest, taiga and desert are usually associated with high altitudes and a steep topography. Thus, we interpret that proportions in ghost lineages would be determined by probabilities of sedimentation and fossil site development.

Key words: Phylogeny, ghost lineages, concentrated-changes test, Artiodactyla, Mammalia, fossil record.

Introducción

La metodología cladista asume que los taxones evolucionan dando lugar a otros en una división dicotómica. Por tanto, la historia de los dos grupos

hermanos que comparten un ancestro común debe tener la misma duración (Paul, 1982). A partir de este principio, Norell (1992) define el concepto de linaje como «la historia completa de una rama filogenética desde que se separa de su taxón hermano»

¹ Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense de Madrid, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid. jlopezcant@gmail.com.

² Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid. jorge.morales@mncn.csic.es.

³ Unidad de Investigación de Paleontología. Instituto de Geología Económica. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. José Antonio Novais, 2, 28040 Madrid. hdezfdz@geo.ucm.es.

e introduce el concepto de «linaje fantasma» (Norell, 1992, 1993 1996) definido como los segmentos de historia evolutiva que sólo pueden ser descubiertos a través de análisis filogenéticos calibrados paleontológicamente. Los linajes fantasma son definidos por Smith (1994) como ramas completas de un árbol evolutivo para las cuales no existe registro fósil conocido, pero cuya existencia hipotética se deriva de la tipología del árbol establecido en un análisis filogenético. Por otro lado, Smith (1994) también define la «extensión de rango», que sería la extensión temporal que hay que añadir a los rangos estratigráficos conocidos de un taxón para construir un árbol evolutivo que encaje con las relaciones temporales deducidas de un análisis filogenético. Estas extensiones de rango se corresponden con lo que Norell (1992) denominaba rangos sin registro dentro de un grupo.

En el presente artículo, bajo el término linajes fantasma se ha incluido tanto los linajes fantasma propiamente dichos como las extensiones de rango. Por tanto, consideramos linaje fantasma la diferencia entre la edad del origen de cada rama del árbol filogenético y la edad del registro más antiguo conocido dentro de esa rama. Bajo esta definición, la existencia de los linajes fantasma queda patente tanto al ajustar una hipótesis cladista con el registro fósil conocido como cuando los análisis filogenéticos basados en datos moleculares generan fechas de origen de los diferentes grupos que son anteriores al primer registro fósil conocido de los mismos (por ejemplo, Hartenberger, 1998; Adkins *et al.*, 2001; Huchon *et al.*, 2002).

No obstante, siempre que se cumplan determinados requisitos, entre los que destaca la calidad de la muestra (Alroy, 1994; Pickford y Morales, 1994), el estudio de los linajes fantasma no implica la asunción de que el registro fósil conocido sea incompleto en general (Alba *et al.*, 2001), o que no existan alternativas a los análisis filogenéticos.

La inferencia de la existencia de rangos temporales no conocidos en determinadas líneas filogenéticas tiene consecuencias inmediatas en análisis de paleodiversidad, paleobiogeografía o patrones de evolución. De hecho, desde su definición, este concepto se ha aplicado tanto a estudios sobre la calidad del registro fósil conocido (Teeling *et al.*, 2005; Johnson *et al.*, 2006) y su correspondencia con datos filogenéticos (Norell y Novacek, 1992 a, b; Weishampel, 1996; O'Keefer y Sander, 1999; Wagner, 2000; Wills, 2002), como a estimas de paleodiversidades (Lane *et al.*, 2005) o inferencia de patro-

nes de adquisición de caracteres (Sidor y Hopson, 1998). Además, el estudio de estos linajes fantasma y sus patrones de duración y presencia a lo largo de diferentes filogenias puede ayudarnos a entender el sesgo que sufre el conocimiento del registro de determinados grupos.

La profundización en el estudio de los linajes fantasma se debe entender, no como un intento por subestimar la importancia del registro fósil conocido, sino como la clave para clarificar y organizar nuestra falta de conocimiento paleontológico sobre algunos grupos taxonómicos. En consecuencia, el papel de los fósiles como única evidencia de la antigüedad de un linaje es ahora compartido con las interpretaciones emanadas de los análisis filogenéticos y con los datos obtenidos de los relojes moleculares. Esta pérdida de exclusividad a la hora de avalar la antigüedad de los linajes no debería ser vista por los paleontólogos desde un punto de vista negativo, pues finalmente sólo el registro paleontológico podrá comprobar la validez de las propuestas filogenéticas.

Los linajes fantasma suministran un primer paso para la comprensión de posibles patrones relacionados con las ausencias de registro fósil. Entre los factores que podrían influir en la duración de los linajes fantasma pueden encontrarse diversos factores ecológicos de las especies que determinen la probabilidad de generar un registro fósil de las mismas.

En el presente trabajo se establece una metodología para estudiar la relación entre la duración de los linajes fantasma y diversas variables ecológicas (peso, biomas ocupados, región geográfica, latitud media, rango latitudinal). Como grupo taxonómico a analizar se ha escogido la subfamilia Caprinae, por su riqueza en especies y por estar presente en un amplio rango latitudinal y en multitud de ambientes, por lo que, en principio, se presenta como un grupo ideal para este tipo de análisis.

Material y métodos

Datos

La filogenia de la Subfamilia Caprinae se ha tomado del consenso de Adams del «supertree» publicado por Hernández Fernández y Vrba (2005). Las tres politomías presentes en este árbol se resolvieron aleatoriamente como se muestra en la figura 1. La duración de los linajes fantasma se expresa en porcentaje de la duración del período sin registro fósil en una rama respecto a la duración total de esa rama. Para el cálculo de este

Tabla 1.—Desglose de los caracteres binarios a partir de las variables estudiadas

Linajes Fantasma	Peso (kg)	Latitud máxima	Latitud mínima	Latitud media	Amplitud latitudinal	Biomás	Suma de Biomás Ocupados
>75%	10-30	0-20°	-20-0°	0-20°	< 20°	I	1
	30-65	20-40°	0-20°	20-40°		II	2
	65-90	40-60°	20-40°	40-60°		II/III	3
	90-250	60-80°	40-60°	60-80°		III	4
	> 250	80-90°				IV	5
						V	
						VI	
						VII	
						VIII	
						IX	

Biomás: I, pluvisilva; II, bosque tropical decíduo; II/III, sabana; III, desierto subtropical; IV, bosque y matorral mediterráneos; V, laurisilva; VI, bosque caducifolio templado; VII, estepa y desierto frío; VIII, taiga; IX, tundra.

porcentaje se compararon los fósiles más antiguos conocidos de cada rama con las edades de los nodos que marcan el inicio y el final de la rama. A cada especie actual se le asignó el valor resultante de hacer la media aritmética de los valores de porcentaje sin registro fósil de todas las ramas que llevan desde el origen de Caprinae hasta su rama terminal. Los valores de duración de los linajes fantasma se transformaron en un carácter binario: porcentajes mayores y menores de 75% (1 y 0 respectivamente).

Los pesos se dividieron en cinco caracteres binarios (cinco rangos: 10-30 kg, 30-65 kg, 65-29 kg, 90-250 kg y mayor de 250 kg) y de manera análoga se operó con los datos de presencia-ausencia en biomás (también teniendo en cuenta la zonación de pisos vegetales en montaña), número de biomás ocupados (reflejo de si la especie es especialista o generalista) y los rangos latitudinales (latitud máxima, mínima, media y amplitud latitudinal). El desglose en caracteres binarios de todas estas variables arrojó un total de 35 caracteres (tabla 1; apéndice).

Análisis

Para estudiar la relación de las diferentes variables ecológicas con la proporción de linajes fantasma, se realizaron análisis de cambios concentrados (Maddison, 1990) por medio del programa MacClade (Maddison & Maddison, 2002). MacClade permite analizar la evolución de caracteres relacionados de dos en dos, calculando la probabilidad de que por azar dichos caracteres aparezcan a lo largo del árbol en los mismos clados, o que la aparición del carácter dependiente, por ejemplo, tenga lugar cuando el independiente ya ha aparecido o al revés (analiza las apariciones y las pérdidas y las coincidencias entre ellas). De esta manera consideramos el porcentaje de linaje fantasma como dependiente y lo enfrentamos a todos los demás caracteres mencionados anteriormente. Si la probabilidad de que suceda por azar es muy baja queda patente la existencia de una relación entre ambos caracteres.

A partir de los valores de los caracteres binarios referentes a las especies actuales, el programa reconstruye los estados de dichos caracteres a lo largo del árbol filogenético. Existen dos algoritmos de parsimonia para realizar esta reconstrucción:

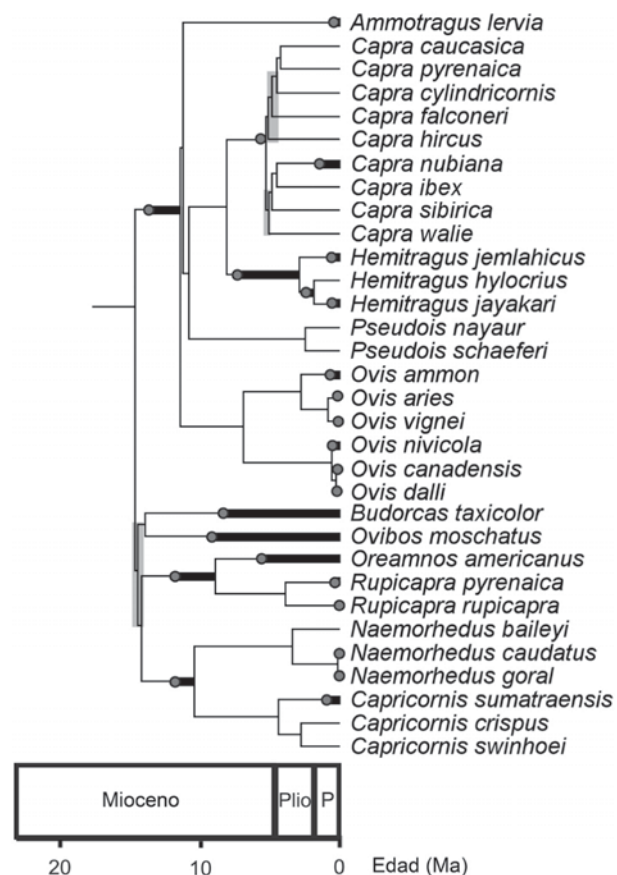


Fig. 1.—Filogenia de la subfamilia Caprinae utilizada en este trabajo (modificado de Hernández Fernández y Vrba, 2005). Las politomías resueltas en este árbol están marcadas con un cuadro sombreado. Los puntos marcan el registro fósil más antiguo en cada linaje; las barras negras el período con registro fósil.

DELTRAN, que retrasa los cambios hacia las ramas terminales, y ACCTRAN, que los acelera, es decir los adelanta hacia la raíz del árbol (Swofford y Maddison, 1987). Dado que la apari-

ción y pérdida de los caracteres se producirá en puntos diferentes del árbol según apliquemos uno u otro los análisis se han repetido para ambas reconstrucciones.

Una vez reconstruidos los estados de los caracteres, el análisis ofrece varias posibilidades sobre los cambios a considerar en el análisis (Madisson y Madisson, 2002). Se realizaron los cálculos para que se tuviesen en cuenta sólo las ganancias (aparición de un carácter), sólo las pérdidas y ambas conjuntamente. Finalmente, hemos calculado las probabilidades de las ganancias y las pérdidas del carácter dependiente en el área donde el independiente tome valor 1 o valor 0.

Por último, existen dos algoritmos de cálculo, MINSTATE y MAXSTATE, que resuelven las ambigüedades de estado del carácter que pueda haber en los nodos tras la reconstrucción, otorgando los menores o mayores valores del carácter posibles (en nuestro caso 0 y 1) en dicho nodo respectivamente. Todas las opciones han sido consideradas y analizadas.

Para establecer el modelo estadístico con el cual comparar los resultados observados en nuestros datos, se realizaron 10.000 simulaciones para cada análisis. Estas simulaciones realizan cambios aleatorios en los clados seleccionados. Esto fue necesario porque, dados los cambios observados y la topología del árbol, el límite del programa para el cálculo exacto de posibilidades es superado (Madisson y Madisson, 2002).

Resultados y discusión

En la tabla 2 se muestran los resultados de los análisis correspondientes a las diferentes combinaciones de los algoritmos mencionados y de las opciones de análisis que permite MacClade.

En nuestro caso en la reconstrucción con el algoritmo DELTRAN no aparecen pérdidas del carácter dependiente, por lo tanto en las reconstrucciones con dicho algoritmo las probabilidades totales son iguales a las de las ganancias y no se ha necesitado separar los valores como para los resultados con ACCTAN.

Los valores significativos son muy escasos y, en general, se reparten de manera poco consistente. Esto indica que pocos de los diferentes factores observados influyen sobre la calidad del registro fósil conocido de los clados que han dado lugar a las especies actuales, y ninguno de ellos resulta determinante.

Podría existir una relación entre el tamaño del animal y la facilidad en su conservación. Existe una relación significativa entre la elevada proporción de linajes fantasma y la pertenencia al rango de menor peso (entre 10 y 30 kg). Muchos son los factores que influyen en los procesos tafonómicos, y quizá el tamaño de los restos determina que éstos puedan dispersarse y disgregarse más fácilmente cuando son más pequeños, preservándose en peor estado, o simplemente desapareciendo.

En relación a las latitudes los únicos valores significativos son los relacionados con las latitudes máximas en 20-40° y 40-60°, y la mínima en 0-20° (tabla 2). Podrían estar indicando una relación entre la ausencia de registro fósil y las zonas de latitud intermedia. Realmente, estos rangos acaparan desde el Ecuador hasta los 60 grados norte (si bien la mayoría de las especies dentro de este rango no supera los 50°) lo que excluiría biomas como la tundra y la taiga. Son referencias muy generales que no aportan información demasiado esclarecedora. Las especies de Caprinae están más ligadas a una zonación altitudinal que latitudinal. Es posible que los datos nos estén indicando una distribución determinada por la presencia del Sistema Alpino-Himalayo, situado en este rango latitudinal, que vertebró Europa y el norte de África, desde la Cordillera Cantábrica y el Atlas hasta el Cáucaso, prolongándose en Asia hasta los Himalayas y el Tíbet. La expansión de Caprinae ha estado articulada por estas grandes cadenas montañosas y vinculada a climas asociados a latitudes y altitudes altas (Ropiquet y Hassanin, 2005). Una prueba de ello es que los Caprinae, a excepción de *Ovis*, comparten una reducción de los metacarpos, que se ha identificado como una clara adaptación a la escalada (Scott, 1985; Köler, 1993). Su historia biogeográfica ha estado ligada a esta adaptación y a su capacidad para ocupar nichos en ecosistemas montañosos.

De todos los resultados obtenidos, quizá los más claros sean los asociados con la presencia-ausencia en biomas. Cinco biomas aparecen relacionados en un sentido u otro con la duración de los linajes fantasma.

Existe una relación entre la mayor proporción de linajes fantasma y el bioma de pluvisilva (I). Es posible que la expansión de los Caprinae hacia este tipo de bioma sea relativamente reciente a partir de formas típicamente asociadas a zonas de transición subtropical-templada. Dos especies aparecen en este bioma: *Capricornis sumatraensis* y *Naemorhedus bailey*, cuyos linajes aparecieron en el Plioceno hace 4,3 y 3,3 ma respectivamente (Hernández Fernández y Vrba, 2005). Por tanto, es de esperar que esta reciente expansión no se vea reflejada en el registro fósil de manera continua.

Existe también una relación entre los biomas de taiga (VIII) y laurisilva (V) y altos porcentajes de linajes fantasma. La laurisilva es un bioma típico de zonas extremadamente húmedas y en el caso de la subfamilia Caprinae la presencia en este bioma suele estar asociada a áreas de montaña. Por tanto,

en el contexto de los Caprinae, este bioma está principalmente sujeto a erosión, y apenas se da la sedimentación requerida para la formación de yacimientos. En este trabajo, en el que el grupo considerado está ligado a zonas montañosas, la taiga se corresponde también con el piso de bosques de coníferas subalpino que de igual manera ofrece poca posibilidad de formación de yacimientos debido a su escasa sedimentación. Las excepciones a esta situación son yacimientos encontrados en cuevas.

Los desiertos (bioma III), según los datos derivados del análisis, son zonas aparentemente relacionadas con alta presencia de linajes fantasma. Muchas veces encontramos en los desiertos paleosuelos con mínima sedimentación. En este tipo de localizaciones los restos animales se mantienen expuestos durante años, tiempo suficiente para ser dispersados por los carroñeros antes de poder conformar yacimientos fosilíferos. Además, tan sólo seis de las treinta y dos especies de Caprinae aparecen en ecosistemas desérticos (*Ammotragus lervia*, *Capra nubiana*, *Hemitragus jayakari*, *Ovis ammon*, *Ovis vignei* y *Ovis canadensis*), las cuales están también ligadas a altitudes más o menos altas en estos parajes. *Ammotragus* aparece en zonas desérticas en la región del Sáhara donde hay elevaciones de entre 1.000 y 2.000 metros (Ansell, 1971). *Capra nubiana* se extiende por el Sáhara y la Península Arábiga en localidades donde la topografía es también muy abrupta. Además sus especies hermanas más cercanas (*C. ibex*, *C. sibirica* y *C. walie*) son típicas de zonas montañosas en diferentes y amplias zonas del planeta (Wilson y Reeder, 1993). *Ovis canadensis* presenta una distribución claramente articulada por las Montañas Rocosas, desde las que se ha extendido hacia planicies desérticas, pero muchas de ellas están todavía a una altitud por encima de los 1.200 metros, y siempre próximas a laderas y rocas para obtener ventaja en la huida de los depredadores (Hall, 1981). Algo similar ocurre con *Ovis ammon*, extendido por gran parte de las regiones montañosas de Asia y que se puede encontrar también en zonas desérticas situados en altiplanos y mesetas a gran altura (Wilson y Reeder, 1993).

Al igual que sucedía con los pisos alpinos y subalpinos, estas ecorregiones situadas a gran altura están sufriendo la acción de agentes erosivos (viento, cambios bruscos de temperatura, precipitaciones...) con más dureza de lo que sucede a cotas más bajas. Además, y de modo similar a lo observado en las especies de pluvisilva, la mayoría de las especies presentes en el desierto son relativamente nue-

vas (Hernández Fernández y Vrba, 2005). Esta reciente aparición también puede influir en que no se haya encontrado un registro paleontológico completo de estas especies.

Por último, existen bajos porcentajes de linajes fantasma en aquellas ramas del árbol que están asociadas al bioma de estepa (VII). Las estepas son generalmente zonas llanas, con más actividad sedimentaria que erosiva lo cual favorecería la conservación de los restos pertenecientes a especies de este bioma.

Conclusiones

Este trabajo es una aproximación a una nueva metodología en los estudios evolutivos. El estudio de los linajes fantasma en relación con diversos factores ambientales puede ayudar a explicar los sesgos en el registro fósil conocido de determinados grupos.

No obstante, el uso de medias para cada especie en referencia a los linajes fantasma implica una reducción considerable de la independencia de los datos en este estudio, lo cual puede haber tenido consecuencias en los resultados finales. El uso de otros métodos de análisis podrá aportar una mayor robustez a las conclusiones obtenidas aquí. Asimismo, aumentar el número de especies estudiadas permitirá que los datos reflejados sean más orientativos y clarificadores.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Gema Alcalde (Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid) sus comentarios sobre la adaptaciones locomotoras en Caprinae. Belén Luna (Universidad de Castilla-La Mancha, Toledo) nos proporcionó los datos de distribución de las especies europeas. Manuel Nieto (Instituto Cajal de Neurobiología, Madrid) y José A. Díaz (Universidad Complutense de Madrid) han proporcionado valiosos comentarios sobre el trabajo original. Este trabajo ha sido realizado dentro del marco de varios proyectos del Ministerio de Educación y Ciencia (CGL2006-01773/BTE, CGL2005-03900/BTE y BTE2003-03001) y de la Universidad Complutense de Madrid (PR1/06-14470-B). También agradecemos la financiación adicional por parte de la Universidad Complutense de Madrid y la Comunidad Autónoma de Madrid, proporcionada mediante una ayuda al grupo de investigación UCM-CAM 910607 sobre Evolución de Mamíferos y Paleoambientes Continentales Cenozoicos, dirigido por Marián Álvarez Sierra (UCM). J. L. C. disfruta de un contrato del CSIC dentro del programa I3P, cofinanciado por el Fondo Social Europeo. M. H. F. disfruta de un contrato de investigador de la UCM dentro del programa «Ramón y Cajal» del Ministerio de Educación y Ciencia.

Tabla 2.—Probabilidades para todas las opciones de reconstrucción de estados de caracteres y de análisis (negrita, relación significativa; negrita y cursiva, relación marginalmente significativa)

		Acctran							
		Deltran		Minstate				Maxstate	
		Minstate	Maxstate	Sólo ganancias	Sólo pérdidas	Sólo ganancias	Sólo pérdidas		
PESO 10-30	1	0,1240	0,1150	0,0000	0,0000	0,1280	0,0120	0,1422	0,0000
	0	0,4870	0,4620	0,6800	0,8440	0,8400	0,7060	0,7320	1,0000
PESO 30-65	1	0,6400	0,0570	0,0790	0,0790	—	0,0790	0,0790	—
	0	0,3530	0,3160	0,3170	1,0000	0,3150	0,4700	0,7193	0,7460
PESO 65-90	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,4970	0,4680	0,5480	0,6660	0,8590	0,5570	0,5706	1,0000
PESO 90-250	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,6310	0,6810	0,6100	0,8500	0,7320	0,5800	0,7235	0,9250
PESO >250	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,7200	0,6640	0,8280	0,8280	1,0000	0,8680	0,8167	0,8677
LAT MAX 0-20°	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,8033	0,8077	0,8356	0,9700	0,8520	0,8463	0,9490	0,9000
LAT MAX 20-40°	1	0,0208	0,0199	0,0580	0,1160	0,2980	0,0650	0,1350	0,3090
	0	0,3240	0,3375	0,1120	0,1450	0,7030	0,2690	0,4570	0,5280
LAT MAX 40-60°	1	0,2756	0,2881	0,0470	0,0450	0,5910	0,0780	0,1250	0,5400
	0	0,2290	0,1922	0,3750	0,8740	0,3800	0,3820	0,6980	0,5520
LAT MAX 60-80°	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,7178	0,7333	0,7230	0,7290	0,9750	0,6920	0,7540	0,9350
LAT MAX 80-90°	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,9016	0,8822	0,9460	0,9480	1,0000	0,9460	0,9400	0,9860
LAT MIN -20-0°	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,8820	0,9030	0,9130	0,9480	0,9760	0,9140	0,9610	0,9530
LAT MIN 0-20°	1	0,1660	0,1750	0,0090	0,0210	0,2860	0,0360	0,1020	0,2030
	0	0,3580	0,3780	0,6290	0,8350	0,7570	0,6370	0,7810	0,7900
LAT MIN 20-40°	1	0,2670	0,2490	0,2030	0,2030	—	0,2070	0,2070	—
	0	0,1060	0,1300	0,0860	0,7510	0,1240	0,1950	0,4690	0,3960
LAT MIN 40-60°	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,4850	0,4470	0,6730	0,7390	0,9150	0,6400	0,7130	0,8960
LAT MEDIA 0-20°	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,6450	0,6650	0,6980	0,9080	0,7720	0,7010	0,8920	0,7970
LAT MEDIA 20-40°	1	0,2230	0,2340	0,1770	0,3670	0,5100	0,1720	0,2880	0,5520
	0	0,2640	0,2490	—	—	—	—	—	—
LAT MEDIA 40-60°	1	0,1330	0,1150	—	—	—	—	—	—
	0	0,4930	0,4780	0,4770	0,6730	0,7140	0,4670	0,5980	0,7480
LAT MEDIA 60-80°	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,7450	0,6960	0,7100	0,7500	0,9590	0,6580	0,7050	0,9400
AMPLITUD LAT < 20°	1	0,1100	0,1390	0,7080	0,8530	0,8420	0,7040	0,8330	0,8500
	0	0,5260	0,5470	0,8710	0,8710	—	0,8740	0,8740	—

Tabla 2.—Probabilidades para todas las opciones de reconstrucción de estados de caracteres y de análisis (negrita, relación significativa; negrita y cursiva, relación marginalmente significativa) (continuación)

		Acctran							
		Deltran		Minstate			Maxstate		
		Minstate	Maxstate	Sólo ganancias	Sólo pérdidas	Sólo ganancias	Sólo pérdidas		
I PLUVISILVA	1	0,0390	0,0400	—	—	—	—	—	—
	0	0,8350	0,8560	0,8350	0,8877	0,9440	0,8560	0,9240	0,9340
II BOSQUE TROPICAL	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,3150	0,2910	0,3340	0,6410	0,5540	0,3350	0,6000	0,5850
II/III SABANA	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,8000	0,8140	0,8760	0,9440	0,9400	0,8450	0,8896	0,9720
III DESIERTO	1	0,0980	0,9700	0,0145	0,0145	—	0,0147	0,0147	—
	0	0,6080	0,5670	0,7282	1,0000	0,7450	0,8238	0,9280	0,8850
IV MEDITERRÁNEO	1	—	—	0,1125	0,1125	—	0,1106	0,1106	—
	0	0,5873	0,5879	0,6831	0,8872	0,7705	0,6891	0,8272	0,8346
V LAURISILVA	1	0,1470	0,1270	0,0190	0,0190	1,0000	0,0600	0,1150	0,1030
	0	0,4870	0,4270	0,5771	0,6521	0,8280	0,6010	0,7060	0,8280
VI B. CADUCIFOLIO	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,2630	0,2040	0,3179	0,6240	0,5580	0,3385	0,5550	0,6230
VII ESTEPA	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,0480	0,0530	0,0400	0,2900	0,1780	0,0352	0,1430	0,2770
VIII TAIGA	1	0,1240	0,1310	0,0000	0,0000	0,4440	0,0510	0,1240	0,3250
	0	0,2390	0,2030	0,3403	0,6100	0,5700	0,3220	0,5180	0,5680
IX TUNDRA	1	0,1900	0,1850	0,1776	0,1776	—	0,1883	0,1883	—
	0	0,4140	0,3690	0,4220	0,8180	0,5180	0,4663	0,7540	0,6370
1 BIOMA	1	0,0391	0,0429	0,2542	0,2542	—	0,2592	0,2592	—
	0	0,4561	0,4528	0,2313	0,4912	0,4545	0,2765	0,4503	0,5413
2 BIOMAS	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,2351	0,2168	0,3540	0,5500	0,6410	0,3576	0,5790	0,6440
3 BIOMAS	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,6673	0,6550	0,7165	0,8390	0,8590	0,6983	0,8350	0,8650
4 BIOMAS	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,6483	0,6666	0,6834	0,8880	0,7800	0,7064	0,8800	0,8080
5 BIOMAS	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	0,7459	0,7386	0,7523	0,8680	0,8570	0,7668	0,9070	0,8530

Nota: Existen varias situaciones en las que las celdas pueden aparecer vacías. La primera, cuando en la zona seleccionada del árbol (valor 0 o 1 del carácter independiente) no corresponde con ninguna ganancia ni pérdida del dependiente ya que no se puede realizar el análisis (aparece una fila entera vacía). Segunda, cuando en dicha zona sólo encontramos ganancias (la probabilidad del cálculo total y sólo teniendo en cuenta las ganancias es idéntica) la probabilidad de que aparezcan pérdidas no existe.

Referencias

- Adkins, R. M., Gelke, E.L., Rowe, D. y Honeycutt, R. L. (2001). Molecular phylogeny and divergence time estimates for major rodent groups: evidence from multiple genes. *Mol. Biol. Evol.*, 18: 777-791.
- Alba, D. M., Agustí, J. y Moyà-Solà, S. (2001). Completeness of the mammalian fossil record in the Iberian Neogene. *Paleobiology*, 21: 79-83.
- Answell, W. F. H. (1971). Order Artiodactyla. In *The mammals of Africa: an identification manual* (eds. J. Meester and H. W. Setzer), pp. 1-84. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Alroy, J. (1994). Appearance even ordination: a new biochronologic method. *Paleobiology*, 20: 191-207.
- Hall, E. R. (1981). *The mammals of North America*. John Wiley & Sons, New York, 1.271 págs.
- Hartenberger, J. L. (1998). Description de la radiation des Rodentia (Mammalia) du Paléocène supérieur au Miocène; incidences phylogénétiques. *C. R. Acad. Sci. Paris, IIA*, 326: 439-444.
- Hernández Fernández, M. y Vrba, E. S. (2005). A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: a dated species-level supertree of the extant ruminants. *Biol. Rev.*, 80: 269-302.
- Huchon, D., Madsen, O., Sibbald, M. J. J. B., Ament, K., Stanhope, M. J., Catzeflis, F., De Jongand, W. W. y Douzery, E. J. P. (2002). Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of glires: evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes. *Mol. Biol. Evol.*, 19: 1053-1065.
- Johnson, W. E., Eizirik, E., Pecon-Slatery, J., Murphy, W. J., Antunes, A., Teeling, E. y O'Brien, S. J., (2006). The late radiation of modern Felidae: a genetic assesment. *Science*, 311: 73-77.
- Köhler, M. (1993). Skeleton and Habitat of recent and fossil Ruminants. *Münchner Geowissens. Abh. Reihe A: Geol. Paläont.*, 25: 1-88.
- Lane, A., Janis, C. M., y Sepkoski, J. J. (2005). Estimating paleodiversities: a test of the taxic and phylogenetic methods. *Paleobiology*, 31: 21-34.
- Maddison, W. P. (1990). A method for testing the correlated evolution of two binary characters: Are gains or losses concentrated on certain branches of a phylogenetic tree? *Evolution*, 44: 539-557.
- Maddison W. P., Maddison D. R. (2002). MacClade, Version 4.05.
- Norell, A. M. (1992). Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny, in Novacek, M. J., and Wheeler, Q. D., editors, *Extinction and Phylogeny*. New York, Columbia University Press, 89-118.
- Norell, A.M. (1993). Tree-Based approaches to understanding history: comments on ranks, rules, and the quality of the fossil record. *Amer. J. Sci.*, 239-A: 407-417.
- Norell, A. M. (1996). Ghost taxa, ancestors and assumptions: a comment on Wagner. *Paleobiology*, 22: 453-455.
- Norell, M. A. and Novacek, M. J. (1992). The fossil record and evolution: Comparing cladistic and paleontologic evidence for vertebrate history. *Science*, 255: 1690-1693.
- Norell, M. A. and Novacek, M. J. (1992). Congruence between superpositional and phylogenetic patterns: comoparing caldistic patterns with fossil records. *Cladistics*. 8: 319-337.
- O'Keefe, F. R., y Sander, P. M. (1999). Paleontological paradigms and inferences of phylogenetic pattern: a case study. *Paleobiology*, 25: 518-533.
- Paul, C. R. C. (1982). The adequacy of the fossil record. En: S. Donovan y C. Paul (eds.), *The adequacy of the fossil record*, John Wiley and Sons, Chichester, págs. 75-117.
- Pickford, M., Morales, J. (1994). Biostratigraphy and paleobiogeography of East Africa and the Iberian Peninsula. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.*, 112: 297-322.
- Ropiquet, A. y Hassanin, A. (2004). Molecular phylogeny of caprines (Bovidae, Antilopinae): the question of their origin and diversification during the Miocene. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 43: 49-60.
- Scott, K. M. (1985). Allometric trends and locomotor adaptations in the bovidae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 179: 197-288.
- Sidor, C.A. y Hopson, J.A. (1998). Ghost lineages and «mammalness»: assesing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. *Paleobiology*, 24: 254-273.
- Smith, A. B. (1994). *Systematics and the fossil record*. Backwell Scientific Publications. Oxford, 223 págs.
- Swofford, D. L., and Maddison. W. P. (1987). Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Math. Biosci.*, 87: 199-229.
- Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, S. J. y Murphy, W. J. (2005). A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307: 580-584.
- Wagner, P. J. (1995). Stratigraphic tests of cladistic hypothesis. *Paleobiology*, 21: 153-178.
- Wagner, P. J. (2000). The Quality of fossil record and the accuracy of phylogenetic inferences about sampling and diversity. *Systematics Biol.*, 49: 65-86.
- Weishampel, D. B. (1996). Fossils, phylogeny and discovery: a cladistic study of the history of tree topologies and ghost lineages durations. *J. Vertebr. Paleont.*, 16: 191-197.
- Wills, M. A. (2002). The tree of life and the rock of ages: are we getting better at estimating phylogeny? *BioEssays*, 24: 203-207.
- Wilson, D. E. and Reeder, D. M. (1993). *Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, Washington, 1.207 págs.

Recibido el 26 de septiembre de 2006
Aceptado el 4 de noviembre de 2006

Apéndice.—Datos de % de linaje fantasma (%GL) y diversas variables ecológicas de las diferentes especies de Caprinae

Sp	%GL	Peso (Kg)	Lat. máx.	Lat. mín.	Lat. media	Rango latitudinal	Biomias									Biomias ocupados	
							I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII		IX
<i>Ammotragus lervia</i>	100	65	20-40	0-20	20-40	> 20	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Budorcas taxicolor</i>	50	400	20-40	20-40	20-40	< 20	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Capra caucasica</i>	75	65	40-60	40-60	40-60	< 20	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	3
<i>Capra cylindricornis</i>	75	65	40-60	20-40	40-60	< 20	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	4
<i>Capra falconeri</i>	75	65	20-40	20-40	20-40	< 20	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Capra hircus</i>	75	90	40-60	20-40	20-40	< 20	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Capra ibex</i>	75	90	40-60	40-60	40-60	< 20	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	4
<i>Capra nubiana</i>	75	65	20-40	0-20	0-20	< 20	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Capra pyrenaica</i>	75	65	40-60	20-40	20-40	< 20	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	5
<i>Capra sibirica</i>	75	250	40-60	0-20	20-40	> 20	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Capra walie</i>	75	250	0-20	0-20	0-20	< 20	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2
<i>Capricornis crispus</i>	100	90	40-60	20-40	20-40	< 20	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2
<i>Capricornis sumatrensis</i>	100	90	20-40	-20-0	0-20	> 20	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	5
<i>Capricornis swinhoei</i>	100	65	20-40	20-40	20-40	< 20	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Hemitragus hylocrius</i>	50	90	0-20	0-20	0-20	< 20	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hemitragus jayakari</i>	50	30	20-40	20-40	20-40	< 20	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Hemitragus jemlahicus</i>	75	65	20-40	20-40	20-40	< 20	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	4
<i>Naemorhedus baileyi</i>	100	30	20-40	20-40	20-40	< 20	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Naemorhedus caudatus</i>	75	30	20-40	0-20	20-40	< 20	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2
<i>Naemorhedus goral</i>	75	30	40-60	0-20	20-40	> 20	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	5
<i>Oreamnos americanus</i>	50	90	60-80	40-60	40-60	< 20	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Ovibos moschatus</i>	50	400	80-90	40-60	60-80	> 20	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2
<i>Ovis ammon</i>	75	250	40-60	20-40	20-40	> 20	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	3
<i>Ovis aries</i>	100	65	40-60	20-40	20-40	< 20	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Ovis canadensis</i>	75	90	40-60	20-40	20-40	> 20	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	3
<i>Ovis dali</i>	75	65	60-80	40-60	60-80	< 20	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Ovis nivicola</i>	75	250	60-80	40-60	60-80	< 20	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2
<i>Ovis vignei</i>	100	65	20-40	20-40	20-40	< 20	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Pseudois nayaur</i>	75	65	40-60	20-40	20-40	< 20	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Pseudois schaeferi</i>	75	30	20-40	20-40	20-40	< 20	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Rupicapra pyrenaica</i>	100	65	40-60	40-60	40-60	< 20	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	3
<i>Rupicapra rupicapra</i>	100	30	40-60	20-40	40-60	< 20	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	4

Lat, latitud