

Dinámicas de diversidad del grupo decápoda en el neotrópico durante los últimos 135 millones de años

Autor: Santiago León Contreras Vera

Director: Andrés Leonardo Cárdenas

Abstract

This study evaluates statistically the relation between the dynamics associated to diversity for decapods during the last 135 Ma. Analyzing their relationship with global patterns and their geological context. Our results indicate a strong correlation between the extinction and origination rates, with a maximum during the climate period known as “Green House” (100 – 37.5 Ma), which indicates an increase in the effects from biotic factors such as interspecies competition. Furthermore, we observed extinction events overlapping with global climatic events (OAEs), which in turn indicates a control from abiotic factors in these dynamics. Moreover, we observe a relation between intervals of reef development during the Cretaceous and origination events during the same periods. These patterns can be interpreted as a result of the complicated logistic growth model, in which both biotic and abiotic factor play a fundamental role in evolutionary process across time.

Resumen

Este estudio evalúa estadísticamente la relación entre las dinámicas asociadas a la diversidad para los decápodos durante los últimos 135 Ma. Analizar su relación con los patrones a nivel global y con su contexto geológico. Nuestros resultados sugieren la existencia de una fuerte correlación entre la extinción y la originación con un máximo durante el periodo climático de “Green House” (100 – 37.5 Ma), lo que indica un aumento en los efectos de factores bióticos como la competencia interespecífica. Adicionalmente se observó que los eventos de extinción coinciden en muchos casos con eventos climáticos globales (OAEs), lo que parece indicar

controles abióticos fuertes en las dinámicas de diversidad. Por otro lado, se evidencia la relación que existe entre los periodos de crecimiento arrecifal durante el Cretácico con los eventos de originación durante los mismos periodos. Estos patrones han sido interpretados como el reflejo del modelo de crecimiento logístico complejo, en el que factores bióticos y abióticos juegan un papel fundamental en procesos evolutivos a lo largo del tiempo.

1. Introducción.

En términos paleontológicos, diversidad se define como el número de taxones únicos dentro de una muestra (Riqueza Taxonómica) (Whittaker, 1972) y la manera de representar este parámetro a lo largo del tiempo es a través de la construcción de curvas de diversidad. A partir de estas, es posible probar hipótesis acerca de las posibles variables abióticas y bióticas que controlan su aumento y disminución (Foote y Miller, 2007). Asociados a los cálculos de diversidad en el tiempo geológico, existen varios problemas los cuales alejan estas curvas de las señales biológicas reales (Foote y Miller, 2007). El más importante entre estos es el conocido “Pull of the Recent” (Foote y Miller, 2007). Este consiste en la inflación artificial de la diversidad a medida que se acerca al presente debido a que la biota reciente cuenta con un muestreo más completo asociado al aumento en la conservación del registro geológico (Raup, 1979). Esto se traduce a que géneros jóvenes cuenten con rangos estratigráficos más extensos y por ende incrementos en la diversidad calculada; por el contrario, géneros más antiguos no cuentan con esta ventaja y tienen rangos estratigráficos menores y como resultado una baja diversidad artificial (Jablonsky, 2003). Afortunadamente existen métodos como “First Differences” y “Generalized Differences” que minimizan este efecto, como lo ha mostrado McKinney y Oyen (1989).

Adicionalmente dentro de estos intervalos de tiempo en donde se determina la diversidad, es posible calcular tasas tanto de originación como de extinción. Estas se construyen a partir de la clasificación y conteo de los taxones que existen dentro de un intervalo (Foote, 2000a). A partir del análisis de estas tasas, es posible calcular la diversidad dentro de un intervalo (Bambach, 1999). Al igual que con las

curvas de diversidad; existen problemas asociados a estas tasas los cuales distorsionan señales biológicas reales (Pease, 1992). Utilizando el método de “Cross-Boundary”, el cual consiste en calcular el número de taxones que cruzan un intervalo, se elimina el problema asociado al “Lazarus-effect” (Bambach, 1999). Esto se logra restando el número de taxones que no cruzan un intervalo al número total de taxones.

El registro fósil de crustáceos decápodos ha sido previamente reportado tanto en las Américas tropicales como subtropicales. Aunque existen trabajos previos en áreas más localizadas, Golfo de México (Schweitzer, Feldmann, Gonzales-Barba, & Vega, 2002), Sur América (Feldmann et al., 1995; Feldmann et al., 1996; Feldmann et al., 1999), no se había realizado un estudio que comprendiera una región tan amplia. La base de datos utilizada para este trabajo consta de 170 géneros de decápodos, los cuales se encuentran distribuidos desde Brasil hasta México (Fig. 1). La base de datos se extiende desde el Cretácico Inferior hasta el presente (135 – 0 Ma).

El presente trabajo busca examinar las dinámicas asociadas a la diversidad en decápodos a través de una parte de su historia fósil (135 - 0 Ma) y describir de manera analítica sus patrones de diversidad (Cárdenas y Harries, 2010). La base del estudio consiste en utilizar análisis de series de tiempo sobre las dinámicas de diversidad (i.e. diversidad, tasas de extinción y originación) con el fin de encontrar relaciones estadísticas significativas (Cárdenas y Harries, 2016).

2. Métodos

2.1 Datos

El presente trabajo fue construido a partir de una compilación de 170 géneros de decápodos localizados entre los 29 grados de latitud norte y sur de América durante un intervalo temporal que comprende los últimos 135 millones de años (Tabla 1). Los datos fueron obtenidos a partir de una recopilación de Decápodos Luque et al. (2017). Además, antes de cualquier cálculo en las dinámicas de diversidad (i.e. diversidad, tasas de extinción y tasas de originación) los rangos estratigráficos de

los 170 géneros fueron divididos en intervalos de tiempo de 0.1 millones de años para poder calcular intervalos de confianza cada millón de años (Fig. 1).

2.2 Cálculos de la Diversidad

Debido a que el número total de especímenes en un intervalo no representa adecuadamente la diversidad presente en este. El cálculo de la diversidad utilizado en este estudio fue con base en el método “*boundary-crosser*” (BC) (Bambach, 1999). Además, este método permite reducir los efectos monográfico y *laggerstatten*, los cuales son producidos por el reporte de una gran cantidad de taxa no registrada en otras localidades y estas, incrementan el número de géneros en los intervalos excepcionalmente muestreados (Bambach, 1999). Por otro lado, considerar el número total de géneros en un intervalo como la diversidad presente supone que todas las originaciones de nuevos géneros ocurrieron antes que cualquier extinción. Con esto en mente, una representación válida de la diversidad presente consiste en contar el número de géneros que cruzan un intervalo de tiempo dado. Así, esta es calculada restando el número de géneros que terminan dentro del intervalo, del total del intervalo, el restante consiste en el número de géneros que “cruzara” el intervalo (Bambach, 1999). De esta forma se evita el problema del efecto Lázaro causado por la falta de información en el registro geológico asociado a intervalos individuales. Finalmente, el método BC fue preferido para estos cálculos por sobre procedimientos de submuestreo (i.e. “shareholder quorum subsampling”; Alroy, 2010), principalmente porque estas metodologías requieren información relacionada a la abundancia de los géneros, la cual no está disponible para los decápodos utilizados en este estudio.

2.3 Tasas de extinción y originación

Para el cálculo de las tasas de originación y extinción se utilizó el método “*per-capita*” (Foote, 2000). Según esta técnica, el cálculo de tasas comienza con una tabulación del número de eventos ocurridos dentro de un intervalo dado y estos son normalizados por una media de diversidad y la duración temporal del intervalo de tiempo escogido. (Foote, 2000). El cálculo de las tasas utilizado en esta

metodología proviene más de la teoría de ramas que de una normalización. Hay que tener en cuenta que debido a que no todos los taxones presentes en un intervalo de tiempo dado lo cruzan; quizás la diversidad total de un intervalo probablemente sobre estima el número de especies en riesgo de extinción (Cárdenas y Harries, 2016). El método “*per-capita rates*” solucionan este inconveniente debido a que realizan censos en estos momentos críticos (i.e. techo y base del intervalo) (Foote, 2000) (Cárdenas y Harries, 2016). Adicionalmente, debido a que los datos de originación y extinción están dados con base en la primera y última ocurrencia de la taxa, se decidió optar por el método “*per-capita-rate*” (Foote, 2000), sobre otras técnicas como el “*three timers*”, debido a que este último requiere la ocurrencia fósil para su cálculo (Cárdenas y Harries, 2016).

2.3 Paleocoordenadas

Con el fin de separar las ocurrencias fósiles entre tropicales y extra tropicales, se determinaron paleo-latitudes y longitudes aproximadas a partir de la ocurrencia geográfica actual de las localidades fosilíferas mediante las reconstrucciones paleogeográficas globales de Scotese (1997). Luego, se dividieron los datos entre los que se ubicaban entre las latitudes 23.5 N y 23.5 S como tropicales y las muestras fuera de este intervalo se clasificaron como extra tropicales.

2.4 Correlaciones

Con el fin de evitar falsas correlaciones como resultado de autocorrelación serial y tendencias seculares “ruidosas” (McKinney y Oyen, 1989), se utilizó primero el método de “*First differences*” en donde se compara la serie con el siguiente dato ($y_t - y_{t-1}$). Después se utilizó el método “*Generalized differences*” sobre los datos antes de aplicar cualquier método de autocorrelación. El método de “*Generalized differences*” utiliza el coeficiente serial en conjunto con el método “*First differences*” para estandarizar los efectos de la contingencia comparando ambas variables en el mismo periodo de tiempo (McKinney y Oyen, 1989).

Con el objetivo de examinar las relaciones entre las dinámicas de diversidad (tasa de extinción y originación) y los cambios de riqueza de especies (diversidad

presente), teniendo en cuenta la distribución no normal de las variables, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman. Adicionalmente, se examinó si estas dinámicas presentaban cambios en función de la latitud donde se encontraban estos organismos (i.e. tropicales y extra tropicales). Por último, se examinaron los cambios en estas dinámicas cuando se almacenaban en intervalos de modelos climáticos, los cuales incluyen “*Mixed House*”, caracterizado tanto por periodos de temperaturas cálidas (Littler et al., 2011) como de temperaturas templadas (Frakes et al., 1992; Veizer et al, 2000) el cual tuvo lugar entre ~170 a ~100 Ma (Bajociense - Albiense), una fase “*Green House*” (Miller et al,2005) caracterizada por temperaturas cálidas, la cual tuvo lugar entre ~100 a 37.5 Ma (Cenomaniense tardío – Eoceno temprano) y una fase “*Ice House*” (Miller et al, 2005) caracterizada por temperaturas templadas, la cual tuvo lugar entre ~37.5 a 0 Ma (Eoceno tardío al presente).

Para evaluar los tiempos de respuesta de las variables se utilizó el método de “*cross correlation*” (Davies,1986), con un *lag* variable de hasta 20 posiciones (-10 a 10). Conceptualmente, una serie de tiempo se mantiene en una posición fija mientras que la otra se mueve con el fin de encontrar el mayor valor de correlación. Este método fue utilizado para los diferentes conjuntos (completos, tropicales, extra tropicales) y además sobre los distintos modelos climáticos (Mixed House, Green House, Ice House).

2.4 Factores bióticos

Finalmente, para determinar la relación que existe entre la presencia de arrecifes y los eventos de extinción y originación en el grupo decápoda neotropical, se utilizó la tabla propuesta por Jhonson y Kauffman (1988) para compararla con los eventos de extinción y originación. En esta se analiza la historia y el desarrollo de los arrecifes en la provincia Caribe de Tethys durante el Cretácico y se muestran los periodos de desarrollo arrecifal, representados por símbolos de calizas y “mounds”. Adicionalmente, se muestran los periodos de tectónica intensa y actividad volcánica, los cuales inhiben el desarrollo de arrecifes; estos están representados por conglomerados.

3. Resultados

3.1 Diversidad

Al examinar los patrones de diversidad para los decápodos se observó, que en general, la diversidad presenta una tendencia positiva con un gran número de géneros hacia el presente (Fig. 2). Al principio de la serie (135-120 Ma) se observa un valor bajo en cuanto a la diversidad (DP = 2). Después desde los 120 Ma (DP = 5) hasta los 113 Ma (DP = 11) se observan aumentos en la diversidad con un aumento intermedio a los 115 Ma (DP = 7) .A los 110 Ma se observa una caída en la diversidad (DP = 7) seguido de un aumento a los 105 Ma (DP = 9). A los 100 Ma, se observa una caída abrupta en la diversidad (DP = 2) (Fig. 2).Posterior a esto, la diversidad se mantiene relativamente baja (DP = 4) hasta los ~72 Ma donde se observa un incremento en la diversidad (Diversidad = 14). Después, a los ~66 Ma, (Limite K/Pg) se observa una caída abrupta en la diversidad (DP = 4). En 61 Ma y en 55 Ma se observan aumentos en la diversidad (DP = 6, DP = 13) (Fig. 2). Entre 54 y 47 Ma la diversidad se mantiene igual. A 47 Ma se observa un incremento en la diversidad (DP = 20) y a 41 se observa una disminución (DP = 18). A 33 Ma se observa una caída en la diversidad (DP = 15). Posteriormente, la diversidad se mantiene hasta los 24 Ma en donde se observa un gran incremento en la diversidad (DP = 50), el mayor valor para la diversidad en toda la serie. A 15 Ma se observa una caída en la diversidad (DP = 26). A los 11 Ma se observa un aumento en la diversidad (DP = 32) (Fig. 2). Después a los 5 Ma se observa una caída en la diversidad (DP = 29). A 3 y 2 Ma se observa un incremento en la diversidad (DP = 40, DP = 41).

El patrón de diversidad para los organismos tropicales tiene un comportamiento muy similar en cuanto a las tendencias con la curva para el set de datos completo, compartiendo intervalos similares de aumentos y disminuciones (Fig. 2). En comparación, la curva de diversidad para los organismos extra tropicales presenta una magnitud mucho menor que las otras dos debido al menor número de géneros dentro de este set de datos (62 géneros). De 135 Ma hasta los 114 la diversidad se

mantiene en 0. En 113 Ma y en 105 Ma aumenta (DP = 1, DP = 2). En 100 Ma esta disminuye a 0 y se mantiene así hasta 93 Ma donde aumenta (DP = 1). Luego a 90 Ma disminuye nuevamente a 0 y se mantiene así hasta 72 Ma donde aumenta (DP = 5). A ~66 (Limite K/Pg) disminuye la diversidad (DP = 2). A 61 Ma y 56 Ma se observan aumentos en la diversidad (DP = 5, DP = 8) . De 55 Ma hasta 42 Ma la diversidad se mantiene constante. A 41 Ma se observa un incremento en la diversidad (DP = 10) y luego a 33 Ma se observa una disminución (DP = 1). Después la diversidad se mantiene igual hasta los 23 Ma donde se observa un aumento (DP = 6) y se mantiene hasta 16 Ma. A 15 Ma se observa una disminución (DP = 1) y esta se mantiene hasta los 3 Ma. A 2 Ma y 1 Ma se observan incrementos en la diversidad (DP = 2, DP = 8)(Fig. 2).

3.2 Tasa de Extinción y Originación

En general los eventos en las tasas de originación y extinción se presentan de forma esporádica con amplios intervalos en donde ambos valores son iguales a cero, para todos los sets de datos(Fig. 2). Para el set de datos completos se observa el primer evento a 135 Ma (TO = 2), después a 133 se presenta un evento de extinción (TE = 0.68). De 132 Ma a 121 Ma solo se observa un evento de extinción a 126 Ma (TO = 0.73). A 119 Ma se observan un evento de extinción (TE = 1.59) y un evento de originación (TO = 0.69). A 114 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.34) y a 112 se observa otro evento de originación (TO = 1.02) y uno de extinción (TE = 0.57). A 109 Ma se observa un evento de extinción (TE = 0.45). A 104 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.4) y un evento de extinción(TE = 0.15). A 100 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.68) y un evento de extinción (TE = 2.15). Después a 93 Ma se observa un evento de extinción (TE = 0.72) seguido de otro evento de originación a 92 Ma (TO = 0.67). Después se observa un evento de extinción a 89 Ma (TE = 0.7). A 84 Ma se observa un evento de originación (TO = 1.56). A 72 Ma se observa un evento de originación (TO = 1.94) y un evento de extinción (TE = 0.85). A 68 Ma se observa un evento de extinción (TE = 0.22). A 65 Ma (Limite K/Pg) se observa un gran evento de extinción (TE = 1.87) acompañado de un evento de originación (TO = 0.92). A 60 Ma se observa un evento de

originación (TO = 0.79) y un evento de extinción (TE = 0.22). A 58 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.16) y un evento de extinción (TE = 0.42). A 55 Ma se observa un evento de originación (TO = 1.55) y un evento de extinción (TE = 0.58). A 47 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.72) y uno de extinción (TE = 0.48). A 41 Ma se observa un evento de originación (TE = 0.14) y uno de extinción (TE = 0.09). A 33 Ma se observa un evento de extinción (TE = 0.32). A 22 Ma se observa un evento de originación (TO = 1.64) y un evento de extinción (TE = 0.33). A 15 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.04) y en evento de extinción (TE = 0.71). A 11 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.03). A 5 Ma se observa un evento de originación (TE = 0.16) y un evento de extinción (TE = 0.19). Para 3 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.32) y un evento de extinción (TE = 0.06). Para 2 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.23)(Fig. 2).

El patrón de las tasas de originación y extinción para los organismos tropicales tiene un comportamiento muy similar en cuanto a las tendencias con la curva para el set de datos completo, compartiendo la mayoría de los eventos, aunque con magnitudes ligeramente diferentes (Fig. 2). En comparación, las tasas de originación y extinción para los organismos extra tropicales presentan menos eventos que el set de datos completos debido al menor número de géneros dentro de este set de datos (62 géneros). A 104 Ma se observa el primer evento de originación (TO = 0.70). A 68 Ma se registra un evento de originación (TO = 0.22) y un evento de extinción (TE = 0.22). A 60 Ma se registra un evento de originación (TO = 0.70). A 58 Ma se registra un evento de extinción (TE = 0.68). A 55 Ma se observa un evento de originación (TO = 2.14) y un evento de extinción (TE = 1.07). A 47 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.98) y un evento de extinción (TE = 0.98). A 41 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.24) y un evento de extinción (TE = 0.08). A 37 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.70) y un evento de extinción (TE = 0.86). A 33 Ma se observa un evento de extinción (TE = 0.76). A 22 Ma se observa un evento de originación (TO = 0.53). A 15 Ma se observa un evento de extinción (TE = 0.57). A 5 Ma se presenta un evento de originación (TO = 0.16) y un evento de extinción (TE = 0.19). A 3 Ma se presenta un

evento de originación (TO = 0.31) y un evento de extinción (TE = 0.06). A 2 Ma se presenta un evento de originación (TO = 0.23) y un evento de extinción (TE = 0.209).

En cuanto a los intervalos de confianza calculados para las tasas de originación y extinción se observó que en el límite superior (I.C = 97.5%) se presentan valores elevados para todos los eventos, casi tres veces mayores que el valor original (23 Ma TO = 1.63 I.C._{97.5%} = 4.66, 15 Ma TE = 0.71 I.C._{97.5%} = 2.19). Para el límite inferior (I.C = 2.5 %) se obtuvieron valores de 0 (Fig. 2).

3.3 Coeficientes de Correlación

El método de correlación de Spearman, el cual fue aplicado tanto para las tasas de originación y extinción de los decápodos como para la diversidad, en cada uno de los grupos (i.e. completos, tropicales y extra tropicales). Revelo una relación positiva significativa para las comparaciones entre cambios de originación y extinción ($\rho = 0.696$, $p = 6.09 \times 10^{-21}$)(Fig. 5)(Tabla. 2). Cuando se analizaron estas dinámicas para los tropicales y extra tropicales se observan datos muy similares para ambos grupos (tropicales: $\rho = 0.704$, $p = 1.40 \times 10^{-21}$ extra tropicales: $\rho = 0.574$, $p = 3.14 \times 10^{-13}$)(Tabla 2). En cuanto a los resultados por modelos climáticos (i.e. Mixed House, Green House, Ice House) se observaron los valores más altos para el modelo Green House, para la correlación entre cambios en originación y cambios en extinción ($\rho = 0.839$ $p = 8.38 \times 10^{-18}$)(Tabla 2).

Para las comparaciones entre ,cambios en diversidad y cambios en originación y cambios en diversidad y cambios en extinción no se observaron valores estadísticamente significativos ($\rho = 0.019$ $p = 0.819$, $\rho = -0.072$ $p = 0.401$) (Fig. 3 y Fig. 4)(Tabla. 2). Esta tendencia se repite para los tropicales y extra tropicales en donde el único valor significativo se presenta para cambios en diversidad y cambios en originación utilizando el método de "First Differences" ($\rho = 0.244$ $p = 4.34 \times 10^{-3}$). Para los modelos climáticos no se presentan valores estadísticamente significativos (Tabla 2).

3.4 Correlación Cruzada

El método de correlación cruzada fue aplicado tanto para los cambios las tasas per-capita de originación y extinción, así como los cambios en diversidad, en cada uno de los grupos i.e. (tropicales y extra tropicales). Para las relaciones entre, cambios de diversidad y cambios de originación y cambios de diversidad y cambios extinción se encontró que el ρ máximo correspondía al lag = 1 ($\rho = -0.099$ $p = 0.254$ (N.S), $\rho = 0.124$ $p = 0.152$) (Fig. 5)(Tabla. 3). Mientras que para la relación entre cambios de originación y cambios de extinción se observó un ρ máximo para el lag = 0 ($\rho = 0.696$ $p = 6.094 \times 10^{-21}$)(Tabla 3). Para los tropicales y extra tropicales se encontraron resultados similares donde la relación entre cambios de diversidad y cambios de originación y cambios de originación y cambios de extinción tienen sus ρ máximos en el lag = 0. Mientras que la relación entre cambios de diversidad y cambios de extinción, su ρ máximo se encuentra más cercano a lag = 1(Tabla 3). Estas dinámicas se repiten para los distintos modelos climáticos(i.e. Mixed House, Green House, Ice House)(Fig. 5)(Tabla. 3).

3.5 Arrecifes vs tasas de extinción y originación

Después de comparar los eventos de originación para los decápodos con los períodos de formación de arrecifes en el Caribe reportados por Johnson y Kauffman (1990)(Fig. 6). Se observó que los eventos de mayor magnitud 72 Ma (TO = 1.94), 119 Ma (TO = 1.59) y 84 Ma (TO = 1.56) coinciden con los períodos de formación de arrecifes (Fig. 6). Sin embargo, no todos los eventos de originación coinciden con estos intervalos (112 Ma TO = 1.02, 126 Ma TO = 0.72)(Fig. 6). Inclusive se observa un evento a 92 Ma (TO = 0.67) el cual coincide con un intervalo caracterizado por actividad tectónica y vulcanismo en donde el crecimiento de los arrecifes se ve inhibido (Johnson y Kauffman, 1990)(Fig. 6).

4. Discusión

4.1 Sesgos del Muestreo

Después de analizar las series de tiempo de los organismos estudiados en este trabajo se encontraron varios fenómenos que podrían ser explicados a través de

sesgo de muestreo. En primer lugar, los intervalos de confianza calculados para las tasas de originación y extinción que presentan valores elevados podrían deberse a que en intervalos muy cortos de tiempo (0.1 Ma), se presentan altos números de “First Occurrences” y “Last Occurrences” como en el caso de los intervalos, 23.0 Ma (N org. = 41) y 16.0 Ma (N ext. = 27)(Fig. 2). Debido a la naturaleza de los datos, lo más probable es que estas ocurrencias no se hayan originado o extinguido en ese intervalo, sino que por el contrario provengan de intervalos anteriores o se extiendan a intervalos posteriores, pero por diferencias tafonómicas sea la primera vez que aparecen en el muestreo. Este tipo de sesgo se conoce como efecto Jaanusson, en donde el primer registro de un individuo falla en representar la verdadera aparición del organismo (Heads, 2012, Signor y Lipps, 1982). Otra posibilidad es la propuesta por Foote (2000) en donde incrementos en la tasa de preservación generan intervalos excepcionalmente conservados (lagerstatten), los cuales distorsionan las señales biológicas reales (i.e. diversidad, tasas de extinción y originación). En este caso Foote afirma que las “First Occurrences” y las “Last Occurrences” se ven incrementadas debido a que, en periodos anteriores, donde un organismo hubiera tenido su última aparición se ve afectado por un intervalo excepcionalmente conservado. Esto mismo ocurre para la primera ocurrencia de los organismos. Foote también afirma que el método per-capita se ve afectado por este tipo de evento, en donde la tasa de originación se ve afectada durante el intervalo y en intervalos posteriores, mientras que la tasa de extinción se ve afectada durante el intervalo y en intervalos anteriores(Foote, 2000).

Esta concentración de ocurrencias dentro de los intervalos tiene como resultado una inflación sobre las tasas calculadas para originación y extinción y al aplicar métodos de reemplazamiento como el “Bootstrapping” este fenómeno se ve fuertemente reflejado en los valores calculados para los intervalos de confianza (I.C = 97.5 % y I.C. = 2.5 %)(Apendice).

Por otro lado, la superposición observada en las series de tiempo del presente estudio, en donde eventos de originación y extinción se presentan dentro del mismo intervalo de tiempo; puede ser explicada a partir de la relación entre los picos de

extinción y los eventos climáticos (OAEs). En donde estos eventos climáticos tengan un efecto sobre la tasa de conservación y no sobre las dinámicas de diversidad. En este caso habría que evaluar las tasas de conservación en relación con estos eventos climáticos para identificar posibles relaciones (Foote 2000).

4.2 Extinción

Los eventos de extinción se pueden diferenciar, de acuerdo con su magnitud, en dos grupos. Los primeros corresponden a los eventos de mayor magnitud con $TE > 0.6$ (100 Ma (2.15), 65 Ma (1.86), 72 Ma (0.85), 93 Ma (0.71), 15 Ma (0.71), 89 Ma (0.69), 119 Ma (0.68), 132 Ma (0.68)) y los de baja magnitud $TE < 0.6$ los cuales se observan a través de todo el registro y pertenecen a la extinción de fondo.

Los eventos anóxicos globales (OAEs) son intervalos durante el Cretácico (entre dos y siete eventos OAEs, el OAE1 que incluye el, OAE1a (~120 Ma), OAE1b(113–109Ma), OAE1c (102 Ma) y el OAE1d (99.2 Ma) con otro evento posterior conocido como OAE2 (93Ma) (Leckie, 2002)) en donde porciones de los océanos, ven reducida en gran medida su contenido de oxígeno. Se genera una capa de muy baja concentración de O_2 , la cual impide el intercambio de oxígeno entre las capas superiores e inferiores (Schlanger y Jenkyns, 1976). Las causas de estos están relacionadas a períodos de trasgresión (i.e. subidas relativas eustáticas) y cambios en las dinámicas de circulación oceánica (Schlanger y Jenkyns, 1976). Esta circulación se ve afectada por factores como, aumentos en la temperatura, aumento en la actividad tectónica y aumento de CO_2 en la atmósfera asociado a vulcanismo (Leckie et al., 2002).

En la mayoría de los casos es posible asociar los eventos de mayor magnitud ($TE > 0.6$), a eventos climáticos globales como los OAEs, y el límite K/Pg. Los eventos a 119 Ma (0.68), 93 Ma (0.71), 100 Ma (2.15) y 65 Ma (1.86) con el OAE1a, el OAE2, el OAE1d y el límite K/Pg respectivamente (Fig. 2). El evento a 100 Ma también corresponde con el cambio en modelo climático de Mixed House a Green House.

4.3 Eventos de Extinción Masiva

La existencia de eventos de extinción en masa ha sido motivo de debate durante gran parte de la historia de la paleontología moderna (Alroy, 2008). En el momento los eventos aceptados por la comunidad paleontológica son Ordovícico - Silúrico, Devónico - Carbonífero, Pérmico - Triásico, Triásico - Jurásico y Cretácico - Paleógeno (Raup y Sepkoski, 1982). Estos eventos se caracterizaron por salir del intervalo de confianza a 95% de una regresión lineal que describía la disminución de las tasas de extinción durante el Fanerozoico (Raup y Sepkoski, 1982). En el registro de decápodos estudiados solo se puede apreciar el evento de finales del Cretácico debido al intervalo de tiempo (i.e. 135 Ma al Reciente). Sin embargo, dos intervalos en esta serie de tiempo se destacan por su elevada magnitud con respecto al resto. El primero se registra a ~100 Ma con una magnitud 2.15, asociado al evento OAE1d este presenta la mayor magnitud de todo el registro. Este resultado se puede interpretar dos formas, la primera consiste en que este evento, asociado al colapso de la columna de agua (Leckie et al., 2002), haya sido particularmente intenso para estos organismos evidenciado por la presencia de este pico tanto en los organismos tropicales como extra tropicales. La segunda consiste en una inflación de la tasa de extinción en este intervalo asociado a el bajo número de géneros registrado para este intervalo (10 géneros en la base y 2 en el tope), en donde la desaparición de una pequeña fracción de los géneros tiene como resultado un gran impacto en el valor de extinción. El segundo evento se registra a ~66 Ma y está asociado al evento extinción en masa (K/Pg), en donde el impacto de un asteroide fue el detonador de este evento. Con una magnitud de 1.86 es el segundo valor más alto en todo el registro y a diferencia del evento anterior (~100 Ma) en este punto la diversidad está conformada por un número mayor de géneros (16 géneros en la base y 5 en el tope) así que el efecto de inflación es menos probable.

4.4 Eventos de Originación

Los eventos de originación se pueden diferenciar, de acuerdo con su magnitud en dos grupos. Los eventos de mayor magnitud $TO > 0.9$ (72 Ma (1.94), 22 Ma (1.63), 119 Ma (1.59), 84 Ma (1.54), 55 Ma (1.54), 112 Ma (1.02), 65 Ma (0.91)) y los

eventos con $TO < 0.9$ (17). Todos estos eventos con excepción del pico a 84 (Ma) se encuentran acompañados de un evento de extinción, esto podría estar relacionado a varios factores como dinámicas internas (factores bióticos) que actúan sobre la originación y la extinción o podrían ser causados por sesgos en el registro (Foote, 2000). En este caso Foote propone que en intervalos donde coinciden tasas elevadas de extinción y originación pueden estar influenciados por aumentos en las tasas de preservación.

Otra posible explicación para estos intervalos de originación alta ($TO > 0.9$) está relacionada con los intervalos de desarrollo arrecifal durante el Cretácico. Los picos a 119 Ma, 112 Ma, 84 Ma y 72 Ma coinciden con los intervalos de desarrollo arrecifal propuestos por Johnson y Kauffman (1988). Esto puede estar relacionado al aumento en comida y refugio que brindan los arrecifes (Bambach, 1999). La aparición y extensión de estos ambientes marinos carbonatados parece tener una relación con los eventos de originación para los invertebrados marinos (Kiessling et al, 2010; Alroy, 2010).

4.5 Correlación

En cuanto a los resultados obtenidos a partir de las correlaciones entre los cambios en las tasas de originación y extinción, los cuales muestran una correlación positiva indican que, cuando el aumento en la originación incrementa la diversidad, las tasas de extinción aumentan y disminuyen el valor de la diversidad; similarmente cuando las tasas de extinción aumentan, las tasas de originación aumentan para aumentar la diversidad. Esto sugiere que existe una relación de retroalimentación en un sentido ecológico (Alroy, 2010). Adicionalmente esta correlación positiva entre la originación y la extinción indican una alta competencia (Cárdenas y Harries, 2016). Asimismo, al analizar cómo cambia esta relación entre la originación en los diferentes modelos climáticos (i.e. Mixed House, Green House, Ice House) se observó que del periodo Mixed House (135 – 100 Ma) a el periodo de Green House (100 – 37.5 Ma) hay un aumento en la correlación, lo que indica una intensificación en la competencia interespecífica para estos organismos (Cárdenas y Harries, 2016). Al analizar los resultados obtenidos a partir de las correlaciones entre los

cambios en las tasas de diversidad y originación y en las tasas de diversidad y extinción ($\rho = 0.019$ $p = 0.819$, $\rho = -0.072$ $p = 0.401$) se observó que no existe una relación estadísticamente significativa entre estas variables.

Los resultados anteriores concuerdan con el modelo propuesto para la diversificación por Alroy (2010a), conocido como “crecimiento logístico complejo” en donde este, propone límites para la diversidad impuestos por factores extrínsecos. Según este modelo la diversidad debería alcanzar una capacidad de carga que a su vez es controlada por factores externos (e.g. abundancia de recursos, disponibilidad de nichos, etc.)(Cárdenas y Harries, 2016). Adicionalmente, la competencia presente debería ser suficiente para mantener el nivel de diversidad cercano al de saturación frente a los cambios ambientales; si los factores extrínsecos se mantienen el patrón de diversidad debería presentarse en forma de “plateau”(Alroy 2010).

5. Conclusiones

6. Bibliografía

Alroy, J. (2008). Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (Supplement 1), 11536–11542. doi: 10.1073/pnas.0802597105

Alroy, J. (2010a). Fair Sampling of Taxonomic Richness and Unbiased Estimation of Origination and Extinction Rates. *The Paleontological Society Papers*, 16, 55–80. doi: 10.1017/s1089332600001819

Alroy, J. (2010). Geographical, environmental and intrinsic biotic controls on Phanerozoic marine diversification. *Palaeontology*, 53(6), 1211-1235. doi:10.1111/j.1475-4983.2010.01011.x

Bambach, R. K. (1999). Energetics in the global marine fauna: A connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere. *Geobios*, 32(2), 131–144. doi: 10.1016/s0016-6995(99)80025-4

Boyajian, G. F. (1986). Phanerozoic trends in background extinction: Consequence of an aging fauna. *Geology*, 14(11), 955. doi: 10.1130/0091-7613(1986)14<955:ptibec>2.0.co;2

Cárdenas, A. L., & Harries, P. J. (2010). Effect of nutrient availability on marine origination rates throughout the Phanerozoic eon. *Nature Geoscience*, 3(6), 430–434. doi: 10.1038/ngeo869

Cárdenas-Rozo, A. L., & Harries, P. J. (2016). Planktic foraminiferal diversity: logistic growth overprinted by a varying environment. *Acta Biológica Colombiana*, 21(3), 501. doi: 10.15446/abc.v21n3.54218

Davis, J. C. (1986). *Statistics and data analysis in geology*. New York: Wiley.

Feldmann, R. M., Casadío, S., Chirino-Gálvez, L., & Aguirre-Urreta, M. (1995). Fossil Decapod Crustaceans from the Jagüel and Roca Formations (Maastrichtian–Danian) of the Neuquén Basin, Argentina. *Journal of Paleontology*, 69(S43), 1–22. doi: 10.1017/s0022336000061060

Feldmann, R. M., Vega, F., Tucker, A. B., Garcia-Barrera, P., & Avendaño, J. (1996). The oldest record of Lophoranina (Decapoda: Raninidae) from the Late Cretaceous of Chiapas, Southeastern Mexico. *Journal of Paleontology*, 70(2), 296–303. doi: 10.1017/s0022336000023386

Feldmann, R. M., Villamil, T., & Kauffman, E. G. (1999). Decapod and stomatopod crustaceans from mass mortality Lagerstätten: Turonian (Cretaceous) of Colombia. *Journal of Paleontology*, 73(1), 91–101. doi: 10.1017/s0022336000027578

Foote, M., & Miller, A. I. (2007). *Principles of paleontology*. New York: Freeman.

Foote, M. (2000). Origination and extinction components of taxonomic diversity: General problems. *Paleobiology*, 26(S4), 74–102. doi: 10.1017/s0094837300026890

Foote, M. (2000a). Origination and extinction components of taxonomic diversity: Paleozoic and post-Paleozoic dynamics. *Paleobiology*, 26(4), 578–605. doi: 10.1666/0094-8373(2000)026<0578: oaecot>2.0.co;2

- Frakes, L. A., Francis, J. E., & Syktus, J. L. (1993). *Climate modes of the phanerozoic*. Cambridge: Univ. Press.
- Gilinsky, N. L. (1994). Volatility and the Phanerozoic decline of background extinction intensity. *Paleobiology*, 20(4), 445–458. doi: 10.1017/s0094837300012926
- Heads, M. (2012). Bayesian transmogrification of clade divergence dates: a critique. *Journal of Biogeography*, 39(10), 1749–1756. doi: 10.1111/j.1365-2699.2012.02784.x
- Jablonski, D. (2003). The Impact of the Pull of the Recent on the History of Marine Diversity. *Science*, 300(5622), 1133–1135. doi: 10.1126/science.1083246
- Johnson C.C., Kauffman E.G. (1990) Originations, radiations and extinctions of Cretaceous rudistid bivalve species in the Caribbean Province. In: Kauffman E.G., Kauffman, E. G., & Johnson, C. C. (1988). The Morphological and Ecological Evolution of Middle and Upper Cretaceous Reef-Building Rudistids. *Palaios*, 3(2), 194. doi: 10.2307/3514530
- Kiessling, W. Simpson, C. & Foote, M. (2010). Reefs as cradles of evolution and sources of biodiversity in the Phanerozoic. *Science*, 327, 196–198.
- Leckie, R. M., Bralower, T. J., & Cashman, R. (2002). Oceanic anoxic events and plankton evolution: Biotic response to tectonic forcing during the mid-Cretaceous. *Paleoceanography*, 17(3). doi: 10.1029/2001pa000623
- Littler, K., Robinson, S. A., Bown, P. R., Nederbragt, A. J., & Pancost, R. D. (2011). High sea-surface temperatures during the Early Cretaceous Epoch. *Nature Geoscience*, 4(3), 169–172. doi: 10.1038/ngeo1081
- Mckinney, M. L., & Oyen, C. W. (1989). Causation and nonrandomness in biological and geological time series: Temperature as a proximal control of extinction and diversity. *Palaios*, 4(1), 3. doi: 10.2307/3514729

- Miller, K. G., Wright, J. D., Katz, M. E., Wade, B. S., Browning, J. V., Cramer, B. S., & Rosenthal, Y. (2009). Climate threshold at the Eocene-Oligocene transition: Antarctic ice sheet influence on ocean circulation. *The Late Eocene Earth—Hothouse, Icehouse, and Impacts*. doi: 10.1130/2009.2452(11)
- Pease, C. M. (1992). On the declining extinction and origination rates of fossil taxa. *Paleobiology*, 18(1), 89–92. doi: 10.1017/s0094837300012239
- Raup D. M. (1979). "Biases in the fossil record of species and genera". *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*. 13: 85–91.
- Raup, D. M., & Sepkoski, J. J. (1982). Mass Extinctions in the Marine Fossil Record. *Science*, 215(4539), 1501–1503. doi: 10.1126/science.215.4539.1501
- Schlanger, S. O., & Jenkyns, H. C. (1976). Cretaceous Oceanic Anoxic Events: Causes and Consequences. *Geologie En Mijnbouw*, 55(3-4), 179–184.
- Schweitzer, C. E., Feldmann, R. M., González-Barba, G., & Vega, F. J. (2002). New crabs from the Eocene and Oligocene of Baja California Sur, Mexico and an assessment of the evolutionary and paleobiogeographic implications of mexican fossil Decapods. *Journal of Paleontology*, 76(sp59), 1–43. doi: 10.1666/0022-3360(2002)76[1:ncftea]2.0.co;2
- Luque, J. (2017). Checklist of fossil decapod crustaceans from tropical America. Part I: Anomura and Brachyura. *Nauplius* [online]. 2017, vol.25
- Scotese, C. R. (1997). *Paleogeographic atlas*. Arlington, TX: University of Texas.
- Signor, P. W., & Lipps, J. H. (1982). Sampling bias, gradual extinction patterns and catastrophes in the fossil record. *Geological Society of America Special Papers Geological Implications of Impacts of Large Asteroids and Comets on the Earth*, 291–296. doi: 10.1130/spe190-p291
- Veizer, J., Godderis, Y., & François, L. M. (2000). Evidence for decoupling of atmospheric CO₂ and global climate during the Phanerozoic eon. *Nature*, 408(6813), 698–701. doi: 10.1038/35047044

Walliser O.H. (1990) Extinction Events in Earth History. *Lecture Notes in Earth Sciences*, vol 30. Springer, Berlin, Heidelberg

Whittaker, R.H. (1972), *Evolution and measurement of species diversity*, *Taxon*, 21, 213–251