



VNIVERSIDAD
D SALAMANCA

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

**Patrones de distribución
de la biodiversidad de
mamíferos
de la Península Ibérica:
pasado, presente y futuro**

TESIS DOCTORAL

Jennifer Morales Barbero

SALAMANCA 2017



**VNiVERSiDAD
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

Departamento de Biología Animal, Parasitología,
Ecología, Edafología y Química Agrícola

Patrones de distribución de la biodiversidad de mamíferos de la Península Ibérica: pasado, presente y futuro

Memoria presentada por la Licenciada en Biología **Jennifer Morales Barbero** para optar al Título de Doctora en Biología por la Universidad de Salamanca bajo la dirección de la Dra. **Dolores Ferrer Castán**.

Salamanca, 2017

La Dra. Dolores Ferrer Castán, Profesora Contratada Doctora del Departamento de Biología Animal, Parasitología, Ecología, Edafología y Química Agrícola de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca

Certifica que:

La Tesis Doctoral titulada *Patrones de distribución de la biodiversidad de mamíferos en la Península Ibérica: pasado, presente y futuro* que presenta Dña. Jennifer Morales Barbero para optar al Título de Doctora en Biología por la Universidad de Salamanca, ha sido realizada bajo su dirección en el Área de Ecología de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca y reúne todos los requisitos científicos y formales necesarios para su defensa.

En Salamanca, a de Febrero de 2017

Fdo.: Dolores Ferrer Castán

A mi familia

Agradecimientos

He dedicado esta Tesis a mi familia y a mi familia entera dirijo estas primeras líneas, pues aunque suene a tópico, no lo habría logrado sin vosotros. Papá, mamá, Javier, gracias por todos los empujoncitos cuando las dudas vinieron a visitarme y por compartir conmigo la ilusión desde el minuto uno. A todos los demás, de manera muy especial a mis abuelos, agradeceros todas las facilidades que me habéis brindado para poder dedicarme a la Tesis, aunque quizás deba agradecer a la Tesis el tiempo que he pasado con vosotros.

Lola, el primer sí en esta aventura que es la carrera investigadora me lo diste tú, a partir de ahí todo ha sido posible. Por esa primera oportunidad, por el entusiasmo en todo lo compartido, por la confianza y el acierto para procurarme un carácter independiente, no puedo estar más que profundamente agradecida. ¡Empieza una nueva aventura!

Gracias a todos los miembros del laboratorio BIOMA y demás compañeros de la Universidad Rey Juan Carlos por la hospitalidad durante mi estancia. Mi especial agradecimiento en lo personal y profesional a mi supervisor Miguel Á. Olalla-Tárraga quien junto con Pablo A. Martínez han contribuido en la elaboración del cuarto capítulo de esta investigación. *I also thank Prof. Ole R. Vetaas for his contributions to the second chapter of this Thesis.*

Igualmente tengo que dar las gracias a los miembros del área de Ecología de mi Universidad, por sus consejos y palabras de apoyo. Especialmente recuerdo los momentos compartidos con mis compañeros ya amigos Julia, Patri, Teresa, y a los ‘vecinos de arriba’ Rubén, Sergio y Gonza. ¡Qué suerte la mía!

Por último, agradecer a todas aquellas personas ‘ajenas’ a este mundo que con su amistad me han acompañado y arropado a lo largo de todo el camino ¡Chicas, sabéis que hablo especialmente de vosotras!

Agradezco al Gobierno de Andorra las ayudas de tercer ciclo ATC0011-AND-2013/2014 y ATCR2014/2015-011-AND, las ayudas para el pago de matrículas de estudios de tercer ciclo AMTC042-AND/2014 y AMTC0056-AND/2016 y, la ayuda de movilidad AM026-AND-2015.

Índice

Lista de símbolos y abreviaturas	p. <i>i-ii</i>
Resumen	p. <i>iii-vi</i>
Capítulo 1	p. 1
Introducción general	
Patrones de biodiversidad	p. 4
Cuantificando la diversidad biológica	p. 6
Factores que afectan a la biodiversidad	p. 7
Modelar, predecir y proyectar la biodiversidad	p. 14
La macroecología al servicio de la conservación de la biodiversidad ...	p. 16
Objetivos y organización general de la Tesis Doctoral	p. 18
Referencias.....	p. 22
Capítulo 2	p. 31
Dinámica agua-energía, heterogeneidad de hábitat, historia y patrones de diversidad de mamíferos a gran escala.	
Resumen.....	p. 33
Introducción	p. 34
Material y métodos	
Fuentes de datos.....	p. 37
Análisis estadísticos.....	p. 39
Resultados	p. 43
Relaciones entre riqueza de mamíferos y predictores.....	p. 44
Modelos de regresión múltiple no espaciales y espaciales.....	p. 44
Relaciones funcionales e historia evolutiva	p. 48
Discusión.....	p. 50
Riqueza de mamíferos y dinámica agua-energía	p. 50
Heterogeneidad de hábitat y relaciones funcionales	p. 52
Riqueza de mamíferos e historia evolutiva	p. 53
Observaciones finales	p. 54
Referencias.....	p. 56
Apéndice A Diagnóstico de modelos.....	p. 63
Apéndice B Resultados suplementarios.....	p. 67

Capítulo 3	p. 75
Correspondencia entre nicho ecológico y espacio geográfico: la musaraña ibérica (<i>Sorex granarius</i>) como caso de estudio.	
Resumen.....	p. 77
Introducción	p. 79
Material y métodos	
Especie objeto de estudio y datos de ocurrencia.....	p. 83
Datos ambientales	p. 84
Modelos de distribución de especies (SDMs).....	p. 87
Evaluación de los modelos	p. 89
Resultados	
Relaciones con los predictores y curvas de respuesta	p. 91
Modelos multifactoriales	p. 91
Proyecciones geográficas: presente, pasado y futuro.....	p. 95
Discusión	
Nicho climático realizado y espacio geográfico actual	p. 98
Distribución en el pasado	p. 101
Cambio climático y riesgo de extinción	p. 103
Conclusiones y perspectivas	p. 104
Referencias.....	p. 106
Apéndice A Material suplementario	p. 115
Capítulo 4	p. 119
Los refugios Cuaternarios para mamíferos del Paléartico Occidental están asociados a mayores tasas de especiación.	
Resumen.....	p. 121
Introducción	p. 123
Material y métodos	
Modelos de distribución de especies	p. 128
Evaluación de los modelos.....	p. 130
Delimitación de refugios	p. 131
Estimación de las tasas de especiación.....	p. 131
Resultados	p. 133
Discusión.....	p. 137

Referencias.....	p. 145
Apéndice A Material Suplementario.....	p. 153
Capítulo 5	p. 163
Evaluación y diseño de áreas protegidas para la conservación de la biodiversidad de mamíferos de la Península Ibérica.	
Resumen.....	p. 165
Introducción	p. 167
Material y métodos	p. 170
Fuentes de datos.....	p. 171
Estableciendo prioridades entre áreas	p. 174
Resultados	p. 176
Discusión.....	p. 180
Referencias.....	p. 187
Apéndice A Datos Suplementarios	p. 193
Apéndice B Ampliación Matemática	p. 197
Capítulo 6	p. 201
Conclusiones generales	

Lista de símbolos y abreviaturas

AET	Annual actual evapotranspiration	BIO15	Estacionalidad de la precipitación/Precipitation seasonality
AIC	Akaike Information Criterion/Criterio de Información de Akaike	CCSM4	Community Climate System Model 4
AP	Área Prioritaria	CMIP5	Paleoclimate Modelling Intercomparison Project Phase 5
AUC	Area Under the Curve/Área bajo la curva	CR	Especie en peligro crítico de extinción
BAMM	Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures	DD	Especie con datos insuficientes
BEPAs	Áreas prioritarias para la conservación de patrones y procesos evolutivos, ecológicos e históricos de la biodiversidad	ELER	Elevation range
BIO1	Temperatura media anual/Annual mean temperature	EN	Especie en peligro de extinción
BIO2	Amplitud térmica diurna media/Mean diurnal range	ENP	Espacio Natural Protegido
BIO3	Isotermalidad/Isothermality	EPI	Índice de patrones y procesos ecológicos, evolutivos e históricos de la biodiversidad
BIO4	Estacionalidad de la temperatura/Temperature seasonality	GAM	Generalized Additive Model/Modelo Aditivo Generalizado
BIO5	Temperatura máxima del mes más cálido/Maximum temperature of warmest month	GBIF	Global Biodiversity Information Facility
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío/Minimum temperature of coldest month	GEI	Gases de Efecto Invernadero
BIO7	Amplitud térmica anual/Temperature annual range	GIS	Geographic Information System
BIO12	Precipitación anual media/Annual precipitation	GLM	Generalized Linear Model/Modelos Lineares Generalizados
BIO13	Precipitación del mes más húmedo/Precipitation of wettest month	H	Diversidad de familias
BIO14	Precipitación del mes más seco/Precipitation of driest month	IPCC	Panel Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático
		Ka	One thousand years (10 ³) before present
		LAT	Latitude
		LC	Especie de preocupación menor
		LGM	Last Glacial Maximum/Último Máximo Glacial

LIG	Last Interglacial	RN2000	Red Natura 2000
LON	Longitude	ROC	Característica Operativa del Receptor /Receiver Operating Characteristic
MAM_{nv}	Non-volant mammal species richness	S	Riqueza de especies
MAM_t	Total mammal species richness	SDM	Species Distribution Model/ Modelo de distribución de especies
MAP	Mean annual precipitation	SMA	Spatial Moving Average
MAT	Mean annual temperature	SMA_{nv}	Spatial Moving Average for non-volant mammal species richness
MCMC	Markov Chain Monte Carlo	SMA_{tm}	Spatial Moving Average for total mammal species richness
MGRS	Military Grid Reference System	SSE	State-Dependent Speciation and Extinction
MRD	Mean Root Distance	U	Unexplained variation
MRD_f	Mean root distance averaged by family richness	UTM	Universal Transverse Mercator
MRD_s	Mean root distance averaged by species richness	V	Grado de vulnerabilidad del conjunto de especies de una celda
MTE	Metabolic Theory of Ecology	VIF	Variance Inflation Factor
NT	Especie casi amenazada	VU	Especie vulnerable
nvOLS	Ordinary-Least-Squares for non-volant mammals	WOOD	Woody plant species richness
OLS	Ordinary-Least-Squares		
PCM	Phylogenetic Comparative Method		
PET_{an}	Thornthwaite's annual potential evapotranspiration		
PET_{min}	Minimum monthly potential evapotranspiration		
PI	Península Ibérica		
R	Grado de rareza del conjunto de especies de una celda		
RCP	Trayectoria representativa de concentración de gases de efecto invernadero		
RF	Random Forests		
RMR	Recurrent Massive Refugia/ Refugio Masivo Recurrente		
RMR	Presencia histórica de refugios		

Resumen general

Las biotas contemporáneas son el resultado acumulativo de una serie de complejas interacciones entre las propiedades de los organismos y las condiciones de su entorno sucedidas a lo largo del desarrollo de la vida en la Tierra. Por tanto, la distribución y evolución de las especies, incluidos los mamíferos de la Península Ibérica, no es azarosa, sino que sigue patrones que responden a diferentes factores contemporáneos y pasados. En un momento en que la comunidad científica se ha puesto de acuerdo en estudiar los mecanismos que determinan la biodiversidad desde una óptica ecológica, histórica y evolutiva complementaria y no excluyente, es necesario desarrollar y consensuar metodologías que permitan dicha integración. Por ello, este trabajo se aborda desde una triple perspectiva: macroecológica, filogenética y biogeográfica.

La Península Ibérica es un destacado punto caliente de biodiversidad europea, punto caliente de endemidad y además se ha sugerido su importante papel como refugio en diferentes eventos climáticos pasados. Con todo, no es un territorio libre de padecer las consecuencias de la actual crisis ambiental y se espera un fuerte impacto negativo de esta en la distribución y supervivencia de sus especies.

La Tesis Doctoral aquí presentada tiene como principal objetivo avanzar en el conocimiento de los mecanismos que subyacen en el origen y mantenimiento de los patrones y procesos de distribución de las especies, utilizando el caso particular de los mamíferos terrestres silvestres de la Península, para poner después ese conocimiento al servicio de la conservación de su biodiversidad. Comprender para proteger. Este es el hilo conductor de esta investigación.

La Tesis Doctoral se divide en tres bloques: uno relativo al presente, otro sobre pasado y futuro, y el último, que incluye una aplicación a la conservación de la biodiversidad. El bloque primero, presente, está dedicado a los patrones de distribución de los mamíferos observados (Capítulos 2). El objetivo principal es analizar las interrelaciones entre el clima actual, la heterogeneidad de hábitat, las interacciones bióticas y los componentes históricos, con la riqueza de mamíferos. Utilizando técnicas de partición de la varianza se determina la variación de cada

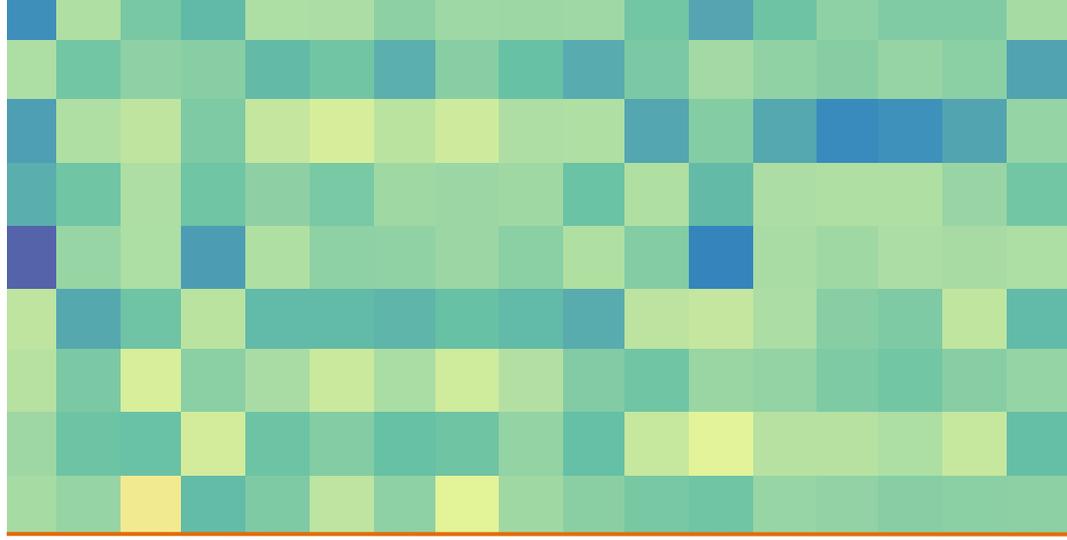
uno de los componentes no compartida por los otros así como sus solapamientos. Los capítulos del segundo bloque (Capítulos 3 y 4) comparten una aproximación basada en modelos de distribución de especies (SDMs). Como los SDMs caracterizan el espacio ambiental multidimensional que limita la distribución de una especie es posible proyectar este subconjunto del espacio ambiental sobre el espacio geográfico de diferentes escenarios presentes, pasados y futuros. Esto permite conocer las variaciones en la distribución que sufren las especies en escenarios de cambio y a partir de ahí es posible revelar la existencia procesos histórico-evolutivos que tuvieron lugar en el pasado. Tomando el caso concreto de un endemismo como la musaraña ibérica (*Sorex granarius*), en el Capítulo 3 se profundiza en el estudio de la relación entre el espacio ambiental y geográfico (fundamental para la comprensión del nicho ecológico de las especies); y adicionalmente, se reconstruye la distribución de la especie bajo diferentes escenarios con el fin de contribuir a la conservación de este endemismo ibérico. La congruencia en los resultados obtenidos por diferentes aproximaciones sirvió para generar un marco metodológico adecuado sobre el que fundamentar el capítulo siguiente. En el Capítulo 4 se comprueba hasta qué punto las fluctuaciones climáticas ocurridas en el pasado han condicionado la distribución de la riqueza de especies actual. Concretamente se explora la hipótesis de que los refugios, además de cruciales para la persistencia de muchas especies, actúan como centros de especiación. Para ello, desarrollamos un marco analítico que combina SDMs (para delimitar los refugios) con métodos filogenéticos comparativos (para estimar las tasas de especiación de la fauna de mamíferos del Paleártico occidental). El tercer y último bloque, priorizando áreas de conservación (Capítulo 5), parte de los resultados obtenidos a lo largo de esta memoria para aplicarlos a la conservación de la biodiversidad. El objetivo aquí es establecer un sistema de priorización de áreas protegidas y evaluar cómo de efectivas son y serán las actuales redes de espacios protegidos de la Península Ibérica. Para ello, se desarrolla un índice que considera en un solo valor aspectos ecológicos y evolutivos de la biodiversidad de mamíferos así como los aspectos de relevancia histórica de la Península.

La riqueza de mamíferos en la Península Ibérica se encuentra principalmente en las cadenas montañosas de la mitad Norte de la Península, mientras que el valle del Ebro, el Sur de España y gran parte de Portugal destacan por todo lo contrario. Los

modelos obtenidos en el Capítulo 2 sugieren que los patrones de riqueza actual reflejan la existencia de una señal historia significativa y que la dinámica agua-energía, la heterogeneidad del hábitat, y las interacciones bióticas desempeñan un papel importante en la distribución actual de los mamíferos. Todas las técnicas utilizadas en la construcción de SDMs en el Capítulo 3 revelan que la variación en términos de probabilidad de ocurrencia de la musaraña ibérica queda bien explicada por factores climáticos, que en todos los casos se logran altos grados de precisión en los valores de probabilidad de ocurrencia predichos y que las proyecciones de todos los modelos fueron congruentes entre sí. Tales congruencias indican que la distribución de la musaraña fue más amplia y continua en el pasado y se prevé que el cambio climático tenga un impacto muy negativo en su distribución futura. Los resultados del Capítulo 4 confirman la existencia de refugios en el Norte de la Península Ibérica y en el margen Atlántico de Francia. Se demuestra además el importante papel que juegan los refugios como centros de diversificación de las especies. Finalmente, de acuerdo con el índice propuesto en el Capítulo 5, las áreas de la Península Ibérica con mayor valor de conservación se localizan en el norte peninsular, en puntos montañosos del Sistema Central, Sistema Ibérico, algunos puntos de Sierra Morena y los Sistemas Béticos, así como en la depresión final de los ríos que desembocan en el Golfo de Cádiz. La superposición entre estas áreas destacadas y las actuales áreas protegidas muestra que la conservación de la biodiversidad de mamíferos es incompleta, tiene vacíos.

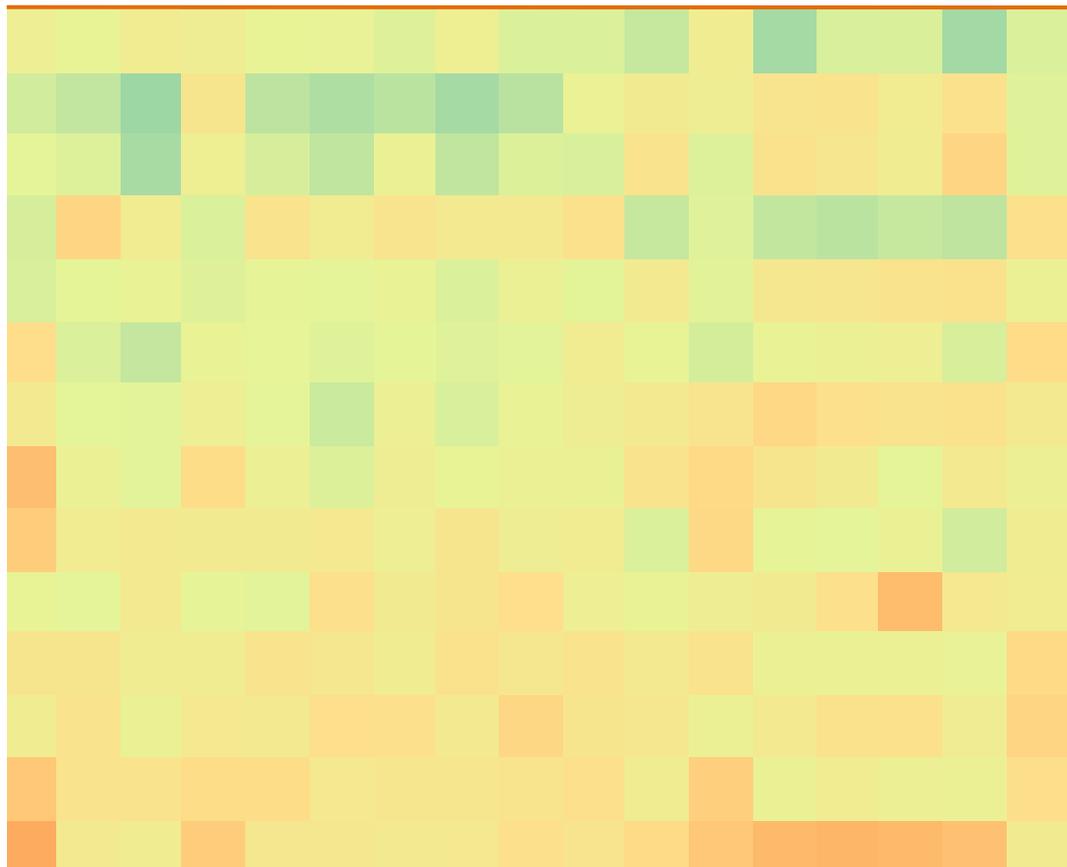
Consideramos que en este trabajo es relevante en el campo de la macroecología y la biología de la conservación ya que pone de manifiesto que la inclusión de procesos evolutivos e históricos es clave para entender los patrones biogeográficos de diversidad. En él demuestra cómo las fluctuaciones climáticas del pasado han dejado una huella detectable en los patrones geográficos observados de la riqueza de especies. Asimismo, en esta memoria se pone de manifiesto que la Península Ibérica ha tenido históricamente un papel fundamental en la configuración de la biota actual de mamíferos, actuando como refugio para la supervivencia de las especies en eventos climáticos pasados y sirviendo como motor generador de nuevas especies. Todo esto incrementa el valor biológico de la Península Ibérica. Teniendo en cuenta la relevancia de los componentes históricos y evolutivos, encontramos recomendable incluir este tipo de cuestiones en los planes de

conservación. El índice propuesto para establecer áreas prioritarias evidencia la existencia de vacíos en las actuales redes de áreas protegidas, por lo que sería conveniente una revisión de las mismas.



Capítulo 1

Introducción general



Basada en los mamíferos terrestres silvestres de la Península Ibérica, la presente Tesis Doctoral ha sido ideada para avanzar en el conocimiento de los mecanismos que subyacen en el origen y mantenimiento de los patrones y procesos de la distribución de las especies, para poner después ese conocimiento al servicio de la conservación de la biodiversidad. Comprender para proteger.

La comunidad científica se ha puesto de acuerdo en afirmar que la distribución y diversidad de la vida en la Tierra en última instancia está determinada por la acción conjunta de factores ecológicos (e.g. clima, heterogeneidad del hábitat, interacciones bióticas), evolutivos (la historia del linaje) e históricos (la historia del lugar) (véase e.g. Willig et al. 2003; Field et al. 2009). Examinar la relación entre la variación espacial de la riqueza y los factores ecológicos contemporáneos es posible mediante lo que se ha venido en llamar 'análisis de gradientes' (Whittaker 1956, 1967). La reconstrucción de aspectos histórico-evolutivos es posible siempre que los lazos que unen el pasado con el presente sean información que se haya preservado (Sober 1988 en Espinosa et al. 2002, p. 29). Pero, si esa información existe ¿dónde buscarla? A este respecto, es posible considerar la historia del lugar desde una aproximación biogeográfica y obtener la historia evolutiva de los linajes a partir de filogenias disponibles. En consecuencia, para entender los mecanismos que generan y mantienen la diversidad biológica es preciso realizar trabajos desde una triple perspectiva: macroecológica, macroevolutiva y biogeográfica valiéndose y combinando los conceptos y métodos que cada una de las aproximaciones proporciona.

La Tesis Doctoral puede dividirse en tres bloques fundamentales. El bloque primero (Capítulo 2) se centra en estudiar el grado de superposición e interdependencia de los factores ecológicos y los e histórico-evolutivos que subyacen en los patrones de riqueza de mamíferos observados en la Península Ibérica. El análisis de la contribución relativa de estos factores y de sus interrelaciones es fundamental para comprender el funcionamiento, dinámica, origen y mantenimiento de la biodiversidad. El segundo bloque (Capítulos 3 y 4), una vez definido el marco analítico sobre el que proyectar la distribución pasada, presente y futura de las

especies, está dedicado a entender cómo respondieron los mamíferos a las fluctuaciones climáticas pasadas. Comprender la historia evolutiva de los organismos puede ayudar a predecir las respuestas que estos tendrán frente a la actual situación de cambio climático. En el tercer y último bloque (Capítulo 5), evaluamos cómo de efectivas son y serán las actuales redes de espacios protegidos de la Península Ibérica en función de los componentes ecológicos, históricos y evolutivos que, de acuerdo con nuestros resultados, mejor definen la distribución de los mamíferos en ese territorio.

Patrones de biodiversidad

Toda la variedad y variabilidad de vida en la Tierra queda encerrada en el término 'biodiversidad'. Este neologismo fue acuñado por Walter G. Rosen en el *Foro Nacional de BioDiversidad* de 1985 como una contracción de 'diversidad biológica' (Wilson 1988). A partir de entonces se popularizó enormemente probablemente debido a que su magnitud conceptual recoge todos los tipos y niveles posibles de la diversidad (Purvis y Hector 2000): genética (dentro de las especies), taxonómica (entre especies) y de ecosistemas (Convenio sobre la Diversidad Biológica 1992, disponible en <https://www.cbd.int>; véase también Harper y Hawksworth 1995), así como los procesos ecológicos y evolutivos que se dan a esos niveles (Jeffries 1997; Solís et al. 1998). Sólo una evaluación multidimensional de la biodiversidad proporcionaría la visión más aproximada posible de los cambios que puedan producirse en esta (véase Capítulo 5).

La macroecología se ha definido como una disciplina observacional orientada al estudio estadístico de patrones y procesos, ecológicos y evolutivos, a escalas espaciales y temporales diversas (cf. Brown 1995; Gaston 2000; Kent 2005; Olalla-Tárraga 2014). En la década de los noventa del pasado siglo, paralelamente a la formulación y maduración del concepto de biodiversidad, los ecólogos Brown y Maurer (1989) introducían por primera vez el término macroecología para referirse al reparto del alimento y el espacio entre las especies, a escalas espaciales continentales. A partir de entonces y especialmente en los últimos años, la macroecología se ha convertido en una disciplina ecológica en auge fuertemente

vinculada a otras disciplinas científicas como la paleobiología, la biogeografía o la macroevolución (Kent 2005; Olalla-Tárraga 2014). Sin embargo, el pensamiento macroecológico contaba con un largo bagaje anterior a su reconocimiento oficial. Así, naturalistas de los siglos XVIII y XIX como Forster, de Buffon, von Humboldt, Darwin o Wallace ya especulaban sobre los mecanismos que podían estar detrás de la distribución de plantas y animales alrededor del mundo. El siglo XX se iniciaría con la llegada de las primeras formulaciones matemáticas de las relaciones observadas (e.g. Arrhenius 1921; Gause 1934) y culminaría con el asentamiento de pilares conceptuales y metodológicos que fundamentarían las bases del actual pensamiento ecológico en general y macroecológico en particular [e.g. concepto de nicho (Hutchinson 1957), aplicación ecológica de la teoría de la información para el estudio de la diversidad de especies (Margalef 1958), o desarrollo de la teoría de la biogeografía insular (MacArthur y Wilson 1963)].

El interés del estudio a escalas espaciales amplias –esto es, a escalas regionales, continentales y/o globales– reside en explicar propiedades emergentes de la estructura y funcionamiento de ecosistemas y biotas que pudieran no manifestarse a escalas más locales. La mayoría de problemas ambientales que se dan a escala mundial, como el calentamiento climático o la fragmentación y pérdida de hábitats (Ceballos et al. 2015; Barnosky et al. 2011), aunque se generan a escalas locales, por su magnitud, operan precisamente a escalas espaciales macroecológicas (Olalla-Tárraga 2014) y su estudio nos permitirá desarrollar medidas adecuadas para resolver problemas relativos a la conservación de la biodiversidad.

El creciente desarrollo de los sistemas de información geográfica (GIS), la disponibilidad de grandes bases de datos y la construcción de superárboles filogenéticos ha supuesto el punto de inflexión decisivo para que la comunidad científica pueda abordar estudios de macroecología, biogeografía y macroevolución desde una óptica complementaria e integrativa. Incluso es posible revisar preguntas ecológicas clásicas desde una serie de perspectivas nuevas. Esta Tesis Doctoral se enmarca en un momento de intenso debate y desarrollo teórico y metodológico para alcanzar la integración de aspectos contemporáneos, evolutivos e históricos que definan los patrones de distribución de la biodiversidad.

Cuantificando la diversidad biológica

En el momento en que aceptamos la multidimensionalidad de la diversidad biológica y reconocemos que esta es mucho más que el número de especies que coexisten en un lugar y un tiempo determinados, resulta necesario cuantificar las diferentes dimensiones y contar con aproximaciones metodológicas que resuelvan las preguntas relativas a la comprensión de la biodiversidad y los problemas de su conservación. Todos los capítulos aquí presentados tienen en común el uso de sistemas de celdas distribuidas uniformemente a lo largo del área de estudio, siendo la unidad de análisis cada una de las celdas. Aunque a lo largo de esta memoria trabajamos con diferentes niveles de resolución (50 km × 50 km para el Capítulo 2; 10 km × 10 km para los demás capítulos), en cualquiera de los casos se transforma la realidad continua que aparece en la naturaleza a por ejemplo, el conjunto de especies (real o potencial) de cada celda, los valores promedio de rasgos de las agrupaciones de especies (e.g. su grado de desarrollo evolutivo) o los de factores ambientales asociados a las celdas.

De entre los muchos métodos existentes para cuantificar la biodiversidad, la comunidad científica mayoritariamente ha trabajado con medidas de riqueza –número de elementos, e.g. especies o familias– y medidas de equitabilidad –cantidad y proporción de los elementos– (e.g. Margalef 1958; Hill 1973; Magurran 1988). Aunque la riqueza de especies es la forma más sencilla de cuantificar la diversidad (Capítulo 2), cuando a esta última se le incorpora el componente de equitabilidad se obtiene una idea del grado de heterogeneidad y complejidad del ecosistema (Margalef 1958). Estas medidas, a pesar de haber sido ampliamente utilizadas con éxito en muchos estudios para describir la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas tienen la limitación de asumir que todos los elementos (e.g. especies) tienen el mismo valor. No toman en cuenta la rareza, endemicidad, grado de vulnerabilidad o historia evolutiva del elemento, cuestiones fundamentales cuando, por ejemplo, se diseña una red de áreas prioritarias para la conservación (véase más abajo).

Trabajar con niveles taxonómicos superiores (e.g. familias) puede mostrar propiedades y funciones no presentes en el nivel anterior (e.g. especies). Bajo el

supuesto de incremento de la complejidad con los niveles taxonómicos, cabría esperar que a medida que aumenta el número de especies lo haga paralelamente el número de grupos taxonómicos de niveles superiores. De ser así, la diversidad de familias podría ser un buen indicador de la cantidad de información genética contenida en cada agrupación de especies y del grado de divergencia de ciertos linajes (véase Capítulo 5).

A pesar de que las disciplinas clásicamente evolutivas (sistemática o filogenia) tienen una larga tradición histórica, las medidas histórico-evolutivas son relativamente más recientes que las ecológicas como el índice de Shannon-Wiever (Margalef 1958, 1968; cf. Rabosky 2014). Para comprender la historia evolutiva de especies o linajes, la fuente de información ideal sería el registro fósil, pero el inventario de formas de vida del pasado es incompleto y sesgado. Afortunadamente, la revolución en las técnicas moleculares permite cuantificar la diversificación biológica a través de la información contenida en filogenias moleculares fiables. Tanto es así que todas las medidas evolutivas actuales se fundamentan en las relaciones ancestro-descendiente extraídas de diferentes filogenias. Así por ejemplo, podemos medir el grado de desarrollo evolutivo acumulado en una especie (o linaje) a partir del número de nodos que la separa de la raíz de su filogenia, ya que hay una correlación entre el número de estos y el de cambios o novedades evolutivas (Kerr y Currie 1999; Hawkins et al. 2005; Fritz y Rahbek 2012; Capítulo 2). Con medidas más sofisticadas es posible además cuantificar tasas de especiación, extinción o diversificación neta asociadas a cada especie, donde, por ejemplo, las tasas de especiación deben ser entendidas como una medida del ritmo al que se originan nuevas especies (Rabosky 2014; Capítulo 4).

Factores que afectan a la biodiversidad

Las variaciones en la diversidad biológica a lo largo de gradientes latitudinales han sido los patrones clásicos más generales y discutidos en ecología (e.g. von Humboldt y Bonpland 1807; Simpson 1964; Pianka 1966; Currie 1991; Rohde 1992; Hawkins et al. 2003; Willig et al. 2003; Brown et al. 2004; Wiens y Donoghue 2004; Mittelbach et al. 2007). Dicho patrón, documentado en sistemas terrestres y

marinos para una gran cantidad de animales, plantas y microorganismos, sugiere que la diversidad biológica sufre una reducción en el número de especies a medida que nos desplazamos del ecuador hacia los polos. El tiempo transcurrido desde su descubrimiento y la ausencia de una teoría definitiva explicaría el gran número de hipótesis propuestas para explicar este patrón general, más de 30 según recogen Willig et al. (2003; véase también Vetaas 2006). Sin embargo, es importante recordar que detrás de un patrón no necesariamente opera un sólo mecanismo, que los patrones observados varían con la escala espacial (Levin 1992), que los procesos a escala regional influyen en los patrones observados en escalas locales (Ricklefs 1987), y que ningún patrón está exento de excepciones (véase e.g. Morales-Castilla y García-Valdés 2014).

Las hipótesis más ampliamente aceptadas podrían agruparse en tres grandes familias: i) hipótesis ecológicas centradas en mecanismos de coexistencia de especies y mantenimiento de la diversidad de especies (e.g. Hawkins et al. 2003; Currie et al. 2004); ii) hipótesis evolutivas basadas en las tasas de diversificación (tasas de especiación y extinción) (e.g. Rohde 1992; Jablonski et al. 2006; Mittelbach et al. 2007; Marin y Hedges 2016), y iii) hipótesis históricas que se fundamentan generalmente en la duración y extensión de los ambientes tropicales con respecto a los extratropicales (e.g. Mittelbach et al. 2007; Marin y Hedges 2016). A pesar de que la consideración individual de factores ecológicos, históricos o evolutivos es insuficiente para explicar satisfactoriamente los patrones de diversidad observados (Whittaker et al. 2001), tradicionalmente el estudio de estos patrones se ha abordado desde una óptica reduccionista en lugar de plantear un análisis integral (véanse, por ejemplo, Currie 1991; Brown et al. 2004). A esto hay que añadir la dificultad para establecer relaciones causales, la ausencia de una falsificación rigurosa, y la complejidad para discernir la interdependencia de los efectos de los diferentes factores. Sin embargo, cada vez más autores sostienen que la acción conjunta de aspectos ecológico-contemporáneos e histórico-evolutivos es la clave para entender los patrones de diversidad (e.g. Whittaker et al. 2001; Hawkins y Porter 2003; Ricklefs 2004, 2007; Wiens y Donoghue 2004; Svenning y Skov 2005; Wiens y Graham 2005). Así, en el Capítulo 2 analizamos algunas de las principales hipótesis propuestas e investigamos de manera específica las interrelaciones entre

la dinámica agua-energía, la heterogeneidad de hábitat y la influencia de factores histórico-evolutivos en la riqueza de mamíferos de la Península Ibérica.

Factores ecológicos contemporáneos

Las hipótesis ecológicas están basadas en cómo la limitación o disponibilidad de determinados factores bióticos y abióticos afecta a los mecanismos de coexistencia de las especies y al mantenimiento de la diversidad (e.g. Hawkins et al. 2003; Currie et al. 2004). En este contexto, se reconoce el importante papel jugado por el clima en la distribución espacial de la biota (e.g. Hawkins et al. 2003; Currie et al. 2004), aunque esta relación se ha planteado desde diferentes perspectivas. Por un lado, encontramos los trabajos donde la energía disponible ha emergido como principal factor limitante de la biodiversidad en las regiones templadas y frías (e.g. Currie 1991; Grytnes et al. 1999). Su lógica reside en que ambientes más productivos pueden sostener más individuos y por tanto sostener más especies (Currie et al. 2004). Por otro lado, están los que han observado que la disponibilidad de agua es el principal factor limitante para los organismos de regiones tropicales, subtropicales y templado-cálidas (Givnish 1999; Bhattarai y Vetaas 2003). Sin embargo, para muchos investigadores el efecto de la energía sobre la riqueza de especies no podría ser entendido sin incluir el agua (Whittaker et al. 2001; Hawkins et al. 2003, 2007; O'Brien 2006)

Ampliamente aceptada también es la relación positiva que existe entre la riqueza de especies y la heterogeneidad del hábitat. Pianka (1966) apuntaba: *“Cuanto más heterogéneo y complejo llegue a ser el ambiente físico, más complejas y diversas serán las comunidades desarrolladas en ese ambiente”*. Como en el caso del clima, las hipótesis sobre heterogeneidad de hábitat también se han abordado desde diferentes enfoques, abióticos y bióticos. Por un lado, Simpson (1964) destacaba la importancia del papel jugado por el relieve topográfico, donde por ejemplo las regiones montañosas ofrecerían una gran diversidad de hábitats disponibles a lo largo de un rango altitudinal. Por otro lado, Robert MacArthur destacaba la importancia de la complejidad estructural de la vegetación para la diversidad de especies (MacArthur y MacArthur 1961), que además de relacionada con el número de hábitats disponibles podría entenderse como una dependencia interespecífica vía cascadas tróficas.

Factores histórico-evolutivos

Pese a que los padres de la teoría de la evolución (Darwin, Wallace) articularon hace más de un siglo los primeros razonamientos histórico-evolutivos en relación con los gradientes de diversidad, la falta de datos paleontológicos, biogeográficos y el embrionario estado de desarrollo de las filogenias (hechas “a olfato” o “a ojo” según Sanz 2005 p. 50; cf. Meredith et al. 2011; Rolland et al. 2014) provocó que los aspectos evolutivos e históricos recibieran escasa consideración en comparación con las cuestiones ecológicas hasta fechas recientes (e.g. Ricklefs 2004). La reciente y creciente disponibilidad de este tipo de información ha reavivado el interés y las oportunidades para poner a prueba las hipótesis evolutivas e históricas que expliquen los patrones de diversidad observados. Estos trabajos se apoyan en la influencia que han tenido la historia del lugar y la historia del linaje sobre las características de las especies y los ecosistemas, incluida su distribución y diversificación. Entendemos la historia del lugar como los cambios geológicos, tectónicos, geográficos y/o climáticos ocurridos en el pasado, mientras que la historia del linaje aludiría a los cambios evolutivos de las características intrínsecas de cada especie.

Las hipótesis evolutivas propuestas para explicar los patrones de diversidad mayoritariamente están centradas en las tasas de diversificación neta entre ambientes tropicales y templados (e.g. Stebbins 1974; Rohde 1992; Wiens y Donoghue 2004; Wiens y Graham 2005; Jablonski et al. 2006; Mittelbach et al. 2007; Arita y Vázquez-Domínguez 2008; Marin y Hedges 2016). Utilizando la metáfora de Stebbins (1974) de “*cunas*” y “*museos*” de biodiversidad (i.e. lugar donde se generan especies y lugar donde sobreviven las especies a lo largo del tiempo, respectivamente), un primer modelo sugeriría mayores tasas de especiación en los trópicos y similares tasas de especiación entre latitudes. Un segundo modelo sugeriría bajas tasas de extinción en ambientes tropicales e invariables tasas de especiación entre latitudes. Y un tercer modelo, que es una combinación de los anteriores, sugeriría que las regiones tropicales albergarían unas mayores tasas de especiación (atribuido a mayores oportunidades de aislamiento, tiempos generacionales más cortos, tasas de mutación más altas) y menores tasas de

extinción (atribuido a la estabilidad climática) que las áreas extratropicales (Jablonski et al. 2006; Mannion et al. 2014; Rolland et al. 2014).

Las hipótesis históricas se fundamentan en la duración y extensión de los ambientes tropicales. Estas hipótesis asumen que los clados originados en ambientes tropicales (más antiguos, amplios y estables) tuvieron más oportunidades para la diversificación ya que habrían disfrutado de mayor tiempo para de divergencia que los clados originados fuera de esos ambientes (e.g. Jablonski et al. 2006; Hawkins 2008; Mittelbach et al. 2007; Weir y Schluter 2007; Marin y Hedges 2016). Terborgh (1973) señalaba que la gran extensión históricamente ocupada por las regiones tropicales podía soportar más especies. Asimismo, mayores áreas permitirían rangos de distribución de las especies más amplios y, por consiguiente, poblaciones propensas a mantener tasas de extinción bajas y mayores probabilidades de aislamiento geográfico que aumentarían las oportunidades de especiación (Rosenzweig 2003). Por último, la estabilidad del clima y, sobre todo, la disponibilidad permanente de recursos en los trópicos en comparación con zonas de regímenes climáticos inestables (e.g. zonas templadas), habría promovido la aparición de especializaciones y adaptaciones de muchas especies (Pianka 1966; Rosenzweig 1995; Willig et al. 2003).

Las anteriores hipótesis histórico-evolutivas generales respaldarían el papel de los trópicos como fuentes de novedades evolutivas. Sin embargo, no son explícitas en cuanto a los cambios evolutivos impulsados en regiones templadas (véase Lister 2004). La consideración de las regiones extratropicales como cunas o museos de diversidad, o una combinación de ambas, puede arrojar luz sobre las dinámicas evolutivas que están detrás de los gradientes de diversidad observados. Para ello se requiere de investigaciones adicionales, como las llevadas a cabo en el Capítulo 4.

Los esfuerzos realizados para reconciliar las hipótesis ecológicas con las histórico-evolutivas han dado lugar a conceptos tan importantes como el del conservadurismo de nicho (Peterson et al. 1999; Martínez-Meyer et al. 2004; Wiens y Graham 2005; Losos 2008; véase además Capítulo 3). Según este concepto existe una retención evolutiva de los rasgos ancestrales relacionados con el nicho ecológico de las especies. Este concepto podría parecer contrario a la evolución ecológica del nicho –base del desarrollo de la vida– (e.g. Brown y Pavlovic 1992;

Lister 2004), gracias a la cual las poblaciones podrían adaptarse a nuevas condiciones como una de las alternativas a la extinción (Davis et al. 2005). Sin embargo, ambos conceptos (conservadurismo y evolución del nicho) no deben entenderse como opuestos, pues conservadurismo no es falta total de cambio, ni la retención de rasgos es falta total de plasticidad (Wiens 2004; Wiens y Graham 2005; Peterson 2011), más bien es una limitada capacidad de adaptación a las nuevas condiciones por ‘sutiles’ cambios en las dimensiones del nicho de las especies. Wiens (2004; véase también Wiens y Graham 2005) se refiere al conservadurismo como un agente que controlaría los rangos de distribución de las especies y, por tanto, el aislamiento, la divergencia, e incluso la especiación.

Factores antrópicos

En la medida en que tomamos conciencia del conflicto claramente abierto entre ser humano y vida silvestre y de la grave crisis ambiental que esto ha generado (Vitousek et al. 1997), el interés por la protección de la naturaleza se ha intensificado. Los científicos predicen que el ritmo de desaparición de especies desde el siglo XX es entre 100 y 1000 veces mayor que la tasa media de extinción natural (May 2007; Ceballos et al. 2015). La destrucción del hábitat, la sobreexplotación, la contaminación y el cambio climático encabezarían la lista de factores responsables de las actuales extinciones, todas ellas provocadas por la generalizada y creciente repercusión de las actividades humanas sobre la distribución y supervivencia de las biotas del planeta (e.g. Ceballos et al. 2005; Pautasso 2007). Tanto es así que el término Antropoceno (Crutzen 2006), término utilizado para referirse a la época actual, ha sido aceptado en el *35th International Geological Congress* celebrado en Sudáfrica en 2016. Combatir los efectos de los cambios ambientales pasa por minimizar o revertir las consecuencias negativas de la interacción entre ser humano y vida silvestre. Todos los modelos climáticos de circulación global recientemente elaborados, entre ellos los utilizados en los Capítulos 3 y 4, contemplan varios escenarios futuros que difieren en el tipo de políticas implementadas para mitigar el cambio climático.

Escala espacial y temporal

La importancia ejercida por la escala en el estudio de cualquier patrón ecológico es conocida desde hace décadas (Greig-Smith 1952, 1983; Legendre y Fortin 1989; Levin 1992; Whittaker et al. 2001). La riqueza de especies así como muchas medidas comúnmente utilizadas en estudios de diversidad (e.g. Margalef 1958; Hill 1973) son dependientes de la escala, y su 'buen uso' ha sido largamente discutido (Hill 1973, Jost 2006) con el propósito de alcanzar medidas comparables (e.g. muestras de tamaño estandarizado). Por lo tanto, es recomendable definir explícitamente atributos de la escala espacial como la extensión (área de estudio) y la resolución (tamaño de grano), además de la longitud de los gradientes (Vetaas y Ferrer–Castán 2008, y referencias) y encuadrar el lapso temporal.

La extensión geográfica principal de este estudio, la Península Ibérica (Capítulos 2, 3 y 5), es más pequeña que la que suele abarcarse en estudios macroecológicos [escala continental, subcontinental (Capítulo 4) o global]. Sin embargo, la Península Ibérica cuenta con unos gradientes ambientales que varían de condiciones áridas y cálidas a frías y húmedas, gradientes comparables a los que pueden encontrarse en extensiones como África o América del Norte (véase Vetaas y Ferrer–Castán 2008). La Península Ibérica es un territorio relativamente aislado por los Pirineos al norte, los cuales regulan el desplazamiento de plantas y animales hacia o desde el resto de Europa, y por el Mar Mediterráneo al sur, una barrera que limita la posibilidad de desplazamiento de las biotas hacia regiones más meridionales. Muchos trabajos otorgan a la Península Ibérica la condición de refugio (Hewitt 1996, 2000; Taberlet et al. 1998; Stewart et al. 2010; Schmitt y Varga 2012) y cierto "*fondo de saco*" para la vida (Pineda et al. 2001 p. xv). Paralelamente, se han encontrado numerosos ejemplos sobre cambios evolutivos impulsados durante el Cuaternario en mamíferos actuales y extintos (Lister 2004). ¿Cómo se distribuyó la biota en diferentes eventos climáticos cuaternarios? ¿Promovieron los repetidos ciclos climáticos cuaternarios la divergencia o especiación de las biotas? De ser así, ¿qué papel jugaron los refugios? No hay respuestas definitivas a estas preguntas y sobre ellas tratamos en el Capítulo 4.

El anterior planteamiento requiere encuadrar un contexto temporal amplio, en nuestro caso, desde el Pleistoceno Superior hasta el presente (de 130 a 0 ka). El

Pleistoceno estuvo caracterizado por múltiples episodios glaciales (con hielos sobre latitudes altas y medias y descenso del nivel marino) separados por periodos interglaciales más cálidos y cortos. El penúltimo período interglacial se conoce como Último Interglacial (LIG; ~ 130 ka; Lunt et al. 2013) y se caracteriza por un clima relativamente cálido y una cobertura de hielo terrestre reducida con respecto a los períodos glaciales. A este penúltimo interglacial le sucedió la época de máxima extensión de las capas de hielo del último período glacial, conocido como Último Máximo Glacial (LGM; ~ 21 ka; Mix et al. 2001). En ese tiempo, las capas de hielo en Europa cubrían hasta Alemania, y aunque la Península Ibérica contenía algunos sectores con glaciares (Pirineos, la Cordillera Cantábrica y Galicia, el Sistema Ibérico y el Central y Sierra Nevada), la máxima extensión de estos sectores no coincide con el LGM (Cacho et al. 2010). El clima de la meseta central era más extremo y lluvioso que el actual, parecido al de la Rusia que conocemos ahora; la costa cantábrica se asemejaba a la Escocia actual y el sur peninsular al sur de Francia de hoy día (Clark et al. 2009; Cacho et al. 2010). El periodo interglacial más reciente se ha venido denominando Holoceno (~ 12 a 0 ka) y comenzó con un incremento de las temperaturas que provocó la disolución de la capa de hielo con el subsiguiente ascenso del nivel del mar. Posteriormente, la región Mediterránea sufrió una fase de transición de condiciones húmedas a áridas (Jalut et al. 2009). Hay que tener en cuenta que la civilización humana se desarrolla a lo largo de este periodo y participó en los importantes cambios del medio ambiente.

Estas particularidades geográficas y biogeográficas convierten a la Península Ibérica en un lugar ideal para la supervivencia y la diversificación de las biotas Europeas, y fundamentan su interés desde el punto de vista de la conservación.

Modelar, predecir y proyectar la biodiversidad

Fundamentalmente existen dos aproximaciones diferentes para modelar y predecir la riqueza de especies: la primera, el modelado directo a partir del número de especies que coexisten en un determinado lugar (Capítulo 2); y la segunda y más reciente, a partir del apilamiento de las predicciones de las distribuciones individuales de las especies (Capítulo 4). La primera forma de modelar relaciona los

valores observados de riqueza de especies en las celdas con las variables predictoras obtenidas para esas mismas celdas, mientras que la segunda relaciona valores de riqueza potencial con esos mismos predictores. En el modelado por apilamiento primero se obtienen modelos de distribución de las especies consideradas individualmente (SDMs) y posteriormente se apilan sus proyecciones para obtener la agrupación de especies de cada celda.

Como el modelado directo y el modelado por apilamiento parten de una metodología y un fundamento teórico diferentes, cada uno de ellos está sujeto a distintas fortalezas y limitaciones que deben ser consideradas. El modelado directo tradicional no proporciona un listado de las especies predichas en un determinado lugar (sólo el valor de riqueza media), pero reproduce adecuadamente los patrones de riqueza observados a lo largo de un gradiente (Dubuis et al. 2011). En cambio, el modelado por apilamiento sí permite obtener listados de especies, aunque sin un número mínimo de presencias las especies raras no pueden modelarse, y por el hecho de partir del número potencial de especies que podrían vivir en determinadas condiciones ambientales, de manera general, da lugar a una sobrepredicción de los valores de riqueza (Dubuis et al. 2011). Asimismo, esta última aproximación permite generar valores de riqueza incluso en territorios escasamente muestreados. Considerados estos aspectos, parece aconsejable utilizar el modelado directo cuando se plantean estudios de patrones de distribución (como en el Capítulo 2), mientras que el modelado por apilamiento resultaría la opción más acertada cuando se desea localizar aquellos puntos que potencialmente pudieran albergar los valores más altos de riqueza. Esto último es útil para la identificación de *hotspots* o, como en nuestro caso, para la delimitación de refugios (Capítulo 4).

El desarrollo de GIS y la disponibilidad de grandes bases de datos ha estimulado el desarrollo de un grupo heterogéneo de técnicas estadísticas y de herramientas analíticas, los modelos de distribución de especies (SDMs; Guisan y Zimmermann 2000; Guisan y Thuiller 2005; Elith y Leathwick 2009), que han permitido relacionar la distribución geográfica de las especies con la distribución espacial de los factores que pueden explicar su presencia. Aunque es un campo que ha madurado mayoritariamente durante las últimas décadas, la base en la que se

fundamentan los SDMs se formalizó en el siglo pasado con el concepto de nicho fundamental de Hutchinson (1957). En el Capítulo 3 se presenta una aplicación de las principales metodologías involucradas en estos análisis tomando como caso de estudio la musaraña ibérica (*Sorex granarius* Miller 1910). La revisión conceptual y metodológica realizada, así como el ejemplo considerado, buscan clarificar la utilidad y el potencial que tienen los distintos SDMs para sustentar un modelado por apilamiento robusto (Capítulo 4).

Las predicciones de los modelos generados (los valores teóricos) pueden proyectarse en el espacio geográfico (Capítulos 2 y 3), lo mismo que los valores residuales (Capítulo 2). Además, esto puede llevarse a cabo considerando diferentes escenarios temporales (Capítulos 3 y 4), lo cual tiene un gran interés aplicado. La capacidad predictiva de los modelos y la proyección de los resultados obtenidos a partir de ellos se ha utilizado para simular los efectos del cambio climático sobre especies y ecosistemas en distintas ventanas de tiempo (Capítulo 3 y 4), identificar refugios biogeográficos (Capítulo 4), definir rutas migratorias (Williams et al. 2005), evaluar hipótesis ecológicas y evolutivas (Capítulos 2, 3 y 4) e identificar áreas con alto valor de conservación (Capítulo 5), entre muchas otras.

La macroecología al servicio de la conservación de la biodiversidad

La visión macro de la biodiversidad ha servido para responder a multitud de cuestiones, unas teóricas (e.g. teoría del conservadurismo del nicho, estudio de gradientes de riqueza), otras metodológicas (e.g. modelado de la distribución de especies) o a cuestiones de carácter aplicado (e.g. delimitación de *hotspots* o diseño de áreas protegidas). El Capítulo 5 es un ejemplo de la aplicación práctica de la visión macro específicamente dirigida a la conservación de la biodiversidad de mamíferos de la Península Ibérica aunque es potencialmente aplicable a otros grupos taxonómicos y escalas más locales.

La irreversible pérdida de diversidad biológica que ha provocado el conflicto entre ser humano y vida silvestre precisaría de un cambio en los modelos de desarrollo y consumo, en definitiva, un cambio en la conciencia política y social que nos condujera hacia un desarrollo sostenible (Pineda et al. 2001). Mientras se

‘consolida’ ese cambio, gestores y conservacionistas han considerado la delimitación de áreas protegidas como la piedra angular para la conservación de la biodiversidad (Rey Benayas y de la Montaña 2003; Abellán et al. 2011). Sin embargo, no deberíamos caer en el error de verlas como un remedio definitivo, sino más bien como una medida provisional útil en la transición hacia ese modelo sostenible. El criterio más utilizado en los últimos cincuenta años para designar áreas protegidas ha sido maximizar la conservación de la biodiversidad actual (Margules y Pressey 2000) al menor coste posible. Es decir, se ha priorizado la conservación de aquellas áreas que contenían el mayor número de especies/ecosistemas, ciertas poblaciones de especies raras o en riesgo (Ceballos et al. 1998, 2005; Rey Benayas y de la Montaña 2003; Grenyer et al. 2006) o incluso hábitats muy específicos (Margules y Usher 1981; Margules y Pressey 2000).

A pesar de los no pocos esfuerzos que se están realizando, las actuales redes de áreas protegidas no representan a todas las especies y ecosistemas (e.g. Margules y Pressey 2000; Rey Benayas y de la Montaña 2003; Araújo et al. 2011; Assunção–Albuquerque et al. 2012). Si además se consideran las múltiples dimensiones de la biodiversidad y los diferentes patrones y procesos que intervienen en su generación y mantenimiento, la conservación ‘completa’ de la biodiversidad y su continuidad a largo plazo estarían comprometidas. A este respecto, cuando se diseñan planes de conservación, igual que ocurre cuando se trata de explicar patrones (véase más arriba), los aspectos histórico-evolutivos son el “*componente ausente*” (Baquero y Tellería 2001). Incorporar en los planes de conservación regiones que favorecieron la supervivencia y evolución de los organismos en el pasado puede ser una manera indirecta de preservar la historia evolutiva de las especies y favorecer su potencial evolutivo futuro. En definitiva, sería necesario plantear metodologías que agregaran la información contenida en los componentes ecológicos, históricos y evolutivos de la biodiversidad para no limitar la futura persistencia de especies y procesos. Miguel Araújo en una entrevista recogía la esencia de ese argumento recordando que: “*La historia no se repite, pero puede rimar... como matizaba Mark Twain*” (www.mncn.csic.es).

Objetivos y organización general de la Tesis Doctoral

El objetivo general de esta Tesis Doctoral se centra en analizar los patrones de distribución de la diversidad de mamíferos terrestres nativos de la Península Ibérica, examinando su relación con factores ambientales actuales e históricos, y con la historia evolutiva de este grupo taxonómico para contribuir a la preservación de especies así como los lugares clave donde tienen lugar procesos que acumulan y generan más diversidad.

Esta memoria se divide en tres bloques: uno relativo al presente, otro sobre pasado y futuro, y el último con una aplicación a la conservación de la biodiversidad. El bloque primero, presente, está dedicado a los patrones de distribución de mamíferos observados (Capítulos 2). Su objetivo principal se centra en analizar las interrelaciones entre el clima actual, la heterogeneidad de hábitat, las interacciones bióticas y los componentes históricos, con la actual riqueza de mamíferos de la Península Ibérica. Los capítulos del segundo bloque, pasado y futuro (Capítulos 3 y 4), tienen en común el uso de una aproximación basada en SDMs para conocer las variaciones en la distribución que sufren las especies en escenarios de cambio. Tomando el caso concreto de un endemismo como la musaraña ibérica (*Sorex granarius*), en el Capítulo 3 se profundiza en el estudio de la relación entre la espacio ambiental y geográfico y adicionalmente, se reconstruye la distribución de la especie bajo diferentes escenarios con el fin de contribuir a la conservación de este endemismo ibérico. La congruencia en los resultados obtenidos por diferentes aproximaciones sirvió para generar un marco metodológico adecuado sobre el que fundamentar el Capítulo 4. En este, se comprueba hasta qué punto las fluctuaciones climáticas ocurridas en el pasado han condicionado la distribución de la riqueza de especies actual. El tercer y último bloque, priorizando áreas de conservación (Capítulo 5), parte de los resultados obtenidos a lo largo de la Tesis para ponerlos al servicio de la conservación de la biodiversidad. Finalmente, el Capítulo 6 recoge las conclusiones generales de la Tesis Doctoral.

Estos capítulos reproducen los contenidos de artículos publicados (Capítulo 2), en revisión (Capítulo 4) o preparados para ser enviados a revistas científicas (Capítulos 3 y 5). A continuación se presentan los objetivos concretos de cada uno

de los capítulos de investigación. El orden de los capítulos y su contenido resumido se presenta también en la Tabla 1.

BLOQUE 1 Presente

Capítulo 2:

Objetivos generales:

- I) Analizar la variación espacial actual de la riqueza específica de mamíferos totales y mamíferos no voladores de la Península Ibérica.
- II) Examinar las interrelaciones entre los factores que explican la variación de mamíferos, siendo los factores: dinámica agua-energía, heterogeneidad del hábitat (relieve topográfico y complejidad estructural de la vegetación) y la historia evolutiva.
- III) Determinar cuánta de la estructura espacial de la riqueza de mamíferos se explica con los factores considerados.

Objetivos específicos:

- i) Probar que en zonas templado-cálidas, un pequeño aumento en la energía disponible tiene fuertes efectos negativos sobre la riqueza de mamíferos cuando la disponibilidad de agua es limitante.
- ii) Testar si existen relaciones funcionales entre la riqueza de mamíferos y la riqueza de plantas leñosas.
- iii) Comprobar la existencia de una señal de histórico-evolutiva en los patrones contemporáneos de diversidad de mamíferos.
- iv) Examinar si la riqueza de mamíferos y el grado de desarrollo evolutivo de las agrupaciones de especies responden a los mismos factores.

BLOQUE 2 Pasado y Futuro

Capítulo 3:

Objetivo general:

- I) Testar la congruencia en las proyecciones obtenidas mediante diferentes técnicas de modelado de distribución de especies.

Objetivos específicos:

- i) Analizar las relaciones entre la distribución de *Sorex granarius* y factores macroclimáticos mediante modelos de distribución de especies correlativos, y poner a prueba lo que en este trabajo denominamos ‘hipótesis de las curvas de respuesta asimétricas’.
- ii) Determinar la distribución geográfica potencial de la especie mediante distintas aproximaciones metodológicas y comprobar si lo proyectado por los modelos de distribución de especies es congruente con la forma de las curvas de respuesta obtenidas.
- iii) Comparar la distribución potencial actual de la especie con la distribución proyectada en escenarios climáticos tanto del pasado como del futuro, y evaluar el impacto que podría tener el cambio climático sobre esta especie en el futuro.

Capítulo 4:

Objetivos generales:

- I) Explorar si la riqueza de especies es el resultado acumulativo de diversos procesos históricos.
- II) Analizar si los lugares que históricamente han acumulado una alta diversidad de especies acumulan también las tasas de especiación más elevadas.

BLOQUE 3 Priorizando áreas de conservación

Capítulo 5:

Objetivos generales:

- I) Diseñar y detectar áreas prioritarias para la conservación de mamíferos de la Península Ibérica, de acuerdo con los componentes ecológicos, evolutivos e históricos que definen la biodiversidad de mamíferos.
- II) Evaluar si las áreas más merecedoras de conservación detectadas están adecuadamente representadas en las actuales áreas prioritarias de conservación.

Tabla 1 Resumen del objeto, taxón o grupo taxonómico de estudio, contexto geográfico y temporal de cada capítulo de investigación.

	Objeto de estudio	Contexto geográfico	Contexto temporal	Taxón o grupo taxonómico
Capítulo 2	Riqueza de especies	Península Ibérica	Presente	Mamíferos de la Península Ibérica
Capítulo 3	Nicho ecológico y distribución geográfica	Península Ibérica	Pleistoceno Tardío–año 2070	<i>Sorex granarius</i>
Capítulo 4	Refugios y especiación	Paleártico occidental	Pleistoceno Tardío–presente	Mamíferos del oeste Paleártico
Capítulo 5	Áreas prioritarias para la conservación	Península Ibérica	Escenarios pasados y presente	Mamíferos de la Península Ibérica
Capítulo 6	Conclusiones generales			

Referencias

- Abellán, M.D., Martínez, J.E., Palazón, J.A., Esteve, M.A. y Calvo, J. F.** (2011). Efficiency of a protected-area network in a Mediterranean region: a multispecies assessment with raptors. – *Environmental management* 47: 983-991.
- Araújo, M.B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D. y Thuiller, W.** (2011). Climate change threatens European conservation areas. – *Ecology Letters* 14: 484–492.
- Arita, H.T. y Vázquez-Domínguez, E.** (2008). The tropics: cradle, museum or casino? A dynamic null model for latitudinal gradients of species diversity. – *Ecology Letters* 11: 653–663.
- Arrhenius, O.** (1921). Species and area. – *Journal of Ecology* 9: 95–99.
- Assunção-Albuquerque, M.J.T., Benayas, J.M.R., Rodríguez, M.Á. y Albuquerque, F.S.** (2012). Geographic patterns of vertebrate diversity and identification of relevant areas for conservation in Europe. – *Animal biodiversity and conservation* 35: 1–11.
- Baquero, R.A. y Tellería, J.L.** (2001). Species richness, rarity and endemism of European mammals: a biogeographical approach. – *Biodiversity and Conservation* 10: 29–44.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B. y Ferrer, E.A.** (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? – *Nature* 471: 51–57.
- Bhattacharai, K.R., y Vetaas, O.R.** (2003). Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. – *Global Ecology and Biogeography* 12: 327–340.
- Brown, J.H.** (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press.
- Brown, J.H. y Maurer, B.A.** (1989). Macroecology: the division of food and space among species on continents. – *Science* 243: 1145–1150.
- Brown, J.S. y Pavlovic, N.B.** (1992). Evolution in heterogeneous environments: effects of migration on habitat specialization. – *Evolutionary Ecology* 6: 360–382.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. y West, G.B.** (2004). Toward a metabolic theory of ecology. – *Ecology* 85: 1771–1789.
- Cacho I., Valero Garcés B. y González Sampériz, P.** (2010). Revisión de las reconstrucciones paleoclimáticas en la Península Ibérica desde el último periodo glacial. En F. F. Pérez y R. Boscolo (Eds.), *Clima en España: pasado, presente y futuro*. Informe de Evaluación del Cambio Climático Regional (pp. 9-24). – Red Temática Clivar-España. [http://www.clivar.es/files/informe_clivar_final.pdf]

- Ceballos, G., Rodríguez, P. y Medellín, R.A.** (1998). Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism, and endangerment. – *Ecological Applications* 8: 8–17.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Soberón, J., Salazar, I. y Fay, J.P.** (2005). Global mammal conservation: what must we manage? – *Science* 309: 603–607.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M. y Palmer, T.M.** (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. – *Science advances* 1: e1400253.
- Clark, P.U., Dyke, A. S., Shakun, J.D., Carlson, A.E., Clark, J., Wohlfarth, B., Mitrovica, J.X., Hostetler, S.W. y McCabe, A.M.** (2009). The last glacial maximum. – *Science* 325: 710–714.
- Crutzen, P.J.** (2006). The “anthropocene”. En Ehlers, E. y Krafft, T. (Eds.), *Earth system science in the anthropocene* (pp. 13-18) – Springer Berlin Heidelberg.
- Currie, D.J.** (1991). Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. – *The American Naturalist* 137: 27–49.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guégan, J.F., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O'Brien, E. y Turner, J. R.G.** (2004). Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. – *Ecology Letters* 7: 1121–1134.
- Davis, M.B., Shaw, R.G. y Etterson, J.R.** (2005). Evolutionary responses to changing climate. – *Ecology* 86: 1704–1714.
- Dubuis, A., Pottier, J., Rion, V., Pellissier, L., Theurillat, J.P. y Guisan, A.** (2011). Predicting spatial patterns of plant species richness: a comparison of direct macroecological and species stacking modelling approaches. – *Diversity and Distributions* 17: 1122–1131.
- Elith, J. y Leathwick, J.R.** (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 677.
- Espinosa, O.D., Morrone, J.J., Bousquets J.LL. y Villela, O.F.** (2002). *Introducción al análisis de patrones de biogeografía histórica*. México, D.F.: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H.V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Guégan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M. y Turner, J.R.G.** (2009). Spatial species–richness gradients across scales: a meta–analysis. – *Journal of Biogeography* 36: 132–147.
- Fritz, S.A. y Rahbek, C.** (2012). Global patterns of amphibian phylogenetic diversity. – *Journal of Biogeography* 39: 1373–1382.
- Gaston, K.J.** (2000). Global patterns in biodiversity. – *Nature* 405: 220–227.

- Gause, G.F.** (1934). The struggle for existence. Mineola, NY: Dover Publications
- Givnish, T.J.** (1999). On the causes of gradients in tropical tree diversity. – *Journal of Ecology* 87: 193–210.
- Greig-Smith, P.** (1952). The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. – *Annals of Botany* 16: 293–316.
- Greig-Smith, P.** (1983). *Quantitative Plant Ecology* 3rd ed. Londres: Blackwell Scientific Publishers.
- Grenyer, R., Orme, C.D.L., Jackson, S.F., Thomas, G.H., Davies, R.G., Davies, Kate, T.J., Jones, E., Olson V.A., Ridgely, R.S., Rasmussen, P.C., Ding, T.S., Bennett, P.M., Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Gittleman, J.L. y Owens, I.P.F.** (2006). Global distribution and conservation of rare and threatened vertebrates. – *Nature* 444: 93–96.
- Grytnes, J.A., Birks, H.J.B. y Peglar, S.M.** (1999). Plant species richness in Fennoscandia: evaluating the relative importance of climate and history. – *Nordic Journal of Botany* 19: 489–503.
- Guisan, A. y Thuiller, W.** (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. – *Ecology Letters* 8: 993–1009.
- Guisan, A., y Zimmermann, N.E.** (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. – *Ecological Modelling* 135:147–86.
- Harper, J.L. y Hawksworth, D.L.** (1995). Preface D.L. Hawksworth (Ed.), *Biodiversity, Measurement and Estimation*, (pp. 5–12). – Londres: Chapman and Hall.
- Hawkins, B.A.** (2008). Perspectives in biogeography: Recent progress to–ward understanding the global diver–sity gradient. – *IBS Newsletter* 6: 5–7.
- Hawkins, B.A. y Porter, E.E.** (2003). Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciaded North America. – *Global Ecology and Biogeography* 12: 475–481.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.F., Kaufman, D.M, Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. y Turner, J.R.G.** (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. – *Ecology* 84: 3105–3117.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J. A. F. y Soeller, S.A.** (2005). Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. – *Journal of Biogeography* 32: 1035–1042.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A. F., Bini, L.M., Araújo, M.B., Field, R., Hortal, J., Kerr, J.T., Rahbek, C., Rodríguez, M.Á y Sanders, N. J.** (2007). Metabolic theory and diversity gradients: where do we go from here? – *Ecology* 88: 1898–1902.
- Hewitt, G.** (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 58: 247–276.

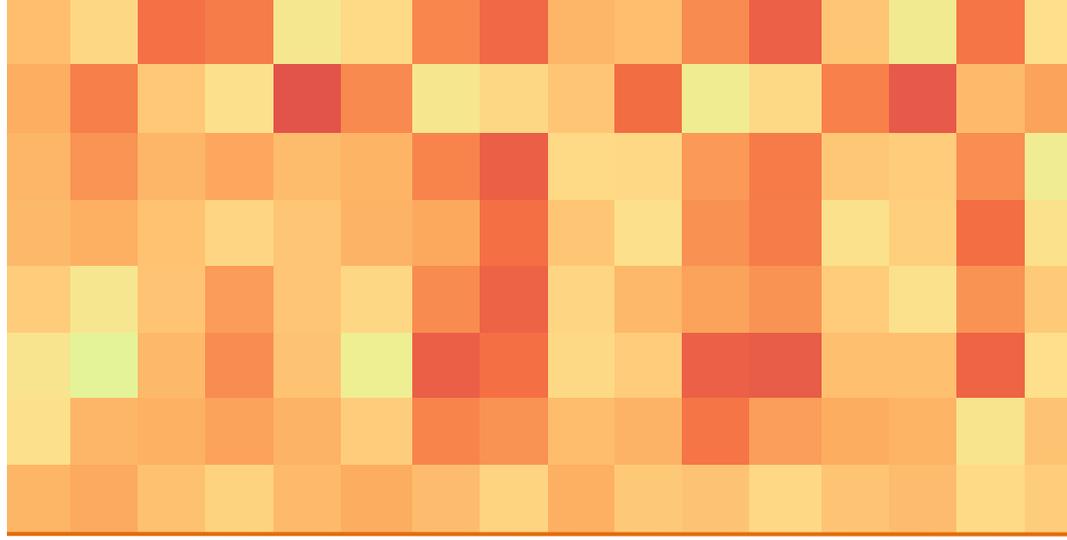
- Hewitt, G.** (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. – *Nature* 405: 907–913.
- Hill, M.O.** (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. – *Ecology* 54: 427–432.
- Hutchinson, G.E.** (1957). Concluding remarks. – *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* 22: 415–427.
- Jablonski, D., Roy, K. y Valentine, J.W.** (2006). Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. – *Science* 314: 102–106.
- Jalut, G., Dedoubat, J.J., Fontugne, M. y Otto, T.** (2009). Holocene circum-Mediterranean vegetation changes: climate forcing and human impact. – *Quaternary international* 200: 4–18.
- Kent, M.** (2005). Biogeography and macroecology. – *Progress in Physical Geography* 29: 256
- Kerr, J.T. y Currie, D.J.** (1999). The relative importance of evolutionary and environmental controls on broad-scale patterns of species richness in North America. – *Ecoscience* 6: 329–337.
- Jeffries, M.** (1997). Biodiversity and conservation. Routledge (pp. 4-6). Londres, Inglaterra.
- Jost, L.** (2006). Entropy and diversity. – *Oikos* 113: 363–375.
- Legendre, P. y Fortin, M.J.** (1989) Spatial pattern and ecological analysis. – *Vegetatio* 80: 107–138.
- Levin, S.A.** (1992). The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. – *Ecology* 73: 1943–1967.
- Lister, A.M.** (2004). The impact of Quaternary Ice Ages on mammalian evolution. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359: 221–241.
- Losos, J.B.** (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. – *Ecology Letters* 11: 995–1003.
- Lunt, D.J., Abe-Ouchi, A., Bakker, P., Berger, A., Braconnot, P., Charbit, S., Fischer, N., Herold, N., Jungclauss, J.H., Khon, V.C., Krebs-Kanzow, U., Langebroek, P.M., Lohmann, G., Nisancioglu, K.H., Otto-Bliesner, B.L., Park, W., Pfeiffer, M., Phipps, S.J. Prange, M., Rachmayani, R., Renssen, H., Rosenbloom, N., Schneider, B., Stone, E.J. Takahashi, K., Wei, W., Yin, Q. y Zhang, Z.S.** (2013). A multi-model assessment of last interglacial temperatures. – *Climate of the Past* 9: 699–717.
- MacArthur, R.H. y MacArthur, J.W.** (1961). On bird species diversity. – *Ecology* 42: 594–598.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O.** (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. – *Evolution* 17:373–87.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Benson, R.B. y Goswami, A.** (2014). The latitudinal biodiversity gradient through deep time. – *Trends in ecology and evolution* 29: 42–50.
- Margalef, R.** (1958). Information theory in ecology. – *General Systematics*. 3: 36–71.

- MacArthur, R.H. y MacArthur, J.W.** (1961). On bird species diversity. – *Ecology* 42: 594–598.
- Margalef, R.** (1968). *Perspectives in ecological theory*. Chicago: University of Chicago Press.
- Martínez-Meyer, E., Townsend Peterson, A. y Hargrove, W.W.** (2004). Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. – *Global Ecology and Biogeography* 13: 305–314.
- Magurran, A.E.** (1988). Why diversity? En *Ecological diversity and its measurement* (pp. 1–5). Springer Netherlands.
- Margules, C. y Usher, M.B.** (1981). Criteria used in assessing wildlife conservation potential: a review. – *Biological conservation* 21: 79–109.
- Margules, C.R. y Pressey, R.L.** (2000). Systematic conservation planning. – *Nature* 405: 243–253.
- Marin, J. y Hedges, S.B.** (2016). Time best explains global variation in species richness of amphibians, birds and mammals. – *Journal of Biogeography* 43: 1069–1079
- May, R.** (2007). Answered questions and why they matter en May, R. y McLean, A.R (Eds). *Theoretical ecology: principles and applications*, 3rd ed. Oxford: Oxford University Press.
- Meredith, R.W., Janečka, J.E., Gatesy, J., Ryder, O.A., Fisher, C.A., Teeling, E.C., Goodbla, A., Eizirik, E., Simão, T.L., Stadler, T., Rabosky, D.L., Honeycutt, R.L., Flynn, J.J., Ingram, C.M., Steiner, C., Williams, T.L., Robinson, T.J., Burk–Herrick, A., Westerman, M., Ayoub, N.A., Springer, M.S. y Murphy, W.J.** (2011). Impacts of the Cretaceous terrestrial revolution and KPg extinction on mammal diversification. – *Science* 334: 521–524.
- Mittelbach, G.G., D.W. Schemske, H.V. Cornell, A.P. Allen, J.M. Brown, M.B. Bush, S.P. Harrison, A.H. Hurlbert, N. Knowlton, H.A. Lessios, C. McCain, A.R. McCune, L.A. McDade, M.A. McPeck, T.J. Near, T.D. Price, R. Ricklefs, K. Roy, D.F. Sax, D. Schluter, J.M. Sobel y M. Turelli.** (2007). Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. – *Ecology Letters* 10: 315–331.
- Mix, A.C., Bard, E. y Schneider, R.** (2001), Environmental processes of the ice age: land, oceans, glaciers (epilog), – *Quaternary Science Reviews* 20: 627–657.
- Morales-Castilla, I. y García-Valdés, R.** (2014). Gradientes latitudinales de diversidad inversos, ¿excepciones que prueban la regla? – *Ecosistemas* 23: 4–12.
- O'Brien, E.M.** (2006). Biological relativity to water–energy dynamics. – *Journal of Biogeography* 33: 1868–1888.
- Olalla–Tárraga, M.Á.** (2014) Macroecología: una disciplina de investigación en auge. – *Revista Ecosistemas* 23: 1–3
- Pautasso, M.** (2007) Scale–dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. – *Ecology Letters* 10:16–24.

- Peterson, A.T.** (2011). Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. – *Journal of Biogeography* 38: 817–827
- Peterson, A.T., Soberón, J. y Sánchez-Cordero, V.** (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. – *Science* 285: 1265–1267.
- Pianka, E.R.** (1966). Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. – *American Naturalist* 100: 33–46.
- Pineda, F.D., de Miguel, J.M., Casado, M.A. y Montalvo, J.** (Eds.) (2001). *La diversidad biológica de España*. Madrid: Prentice Hall.
- Purvis, A. y Hector, A.** (2000). Getting the measure of biodiversity. – *Nature* 405: 212–219
- Rabosky, D.L.** (2014). Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity-dependence on phylogenetic trees. – *PloS ONE* 9:e89543.
- Rey Benayas, J. M. y de la Montaña, E.** (2003). Identifying areas of high-value vertebrate diversity for strengthening conservation. – *Biological Conservation* 114: 357–370.
- Ricklefs, R.E.** (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. – *Ecology Letters* 7: 1–15.
- Ricklefs, R.E.** (2007). History and diversity: explorations at the intersection of ecology and evolution. – *The American Naturalist* 170: S56–S70.
- Ricklefs, R. E.** (1987). Community diversity: relative roles of local and regional processes. – *Science* 235: 167–171.
- Rohde, K.** (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. – *Oikos* 65: 514–527.
- Rolland, J., Condamine, F.L., Jiguet, F. y Morlon, H.** (2014). Faster speciation and reduced extinction in the tropics contribute to the mammalian latitudinal diversity gradient. – *PLoS Biology* 12: e1001775.
- Rosenzweig, M.L.** (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Rosenzweig, M.L.** (2003). Reconciliation ecology and the future of species diversity. – *Oryx* 37: 194–205.
- Sanz, M.M.** (2005). De la taxonomía tradicional a las filogenias moleculares. – *Real Sociedad Española de Historia Natural*, 1–4.
- Schmitt, T. y Varga, Z.** (2012). Extra-Mediterranean refugia: The rule and not the exception?. – *Frontiers in Zoology* 9: 22.
- Simpson, G.G.** (1964). Species density of North American recent mammals. – *Systematic Zoology* 13: 57–73.

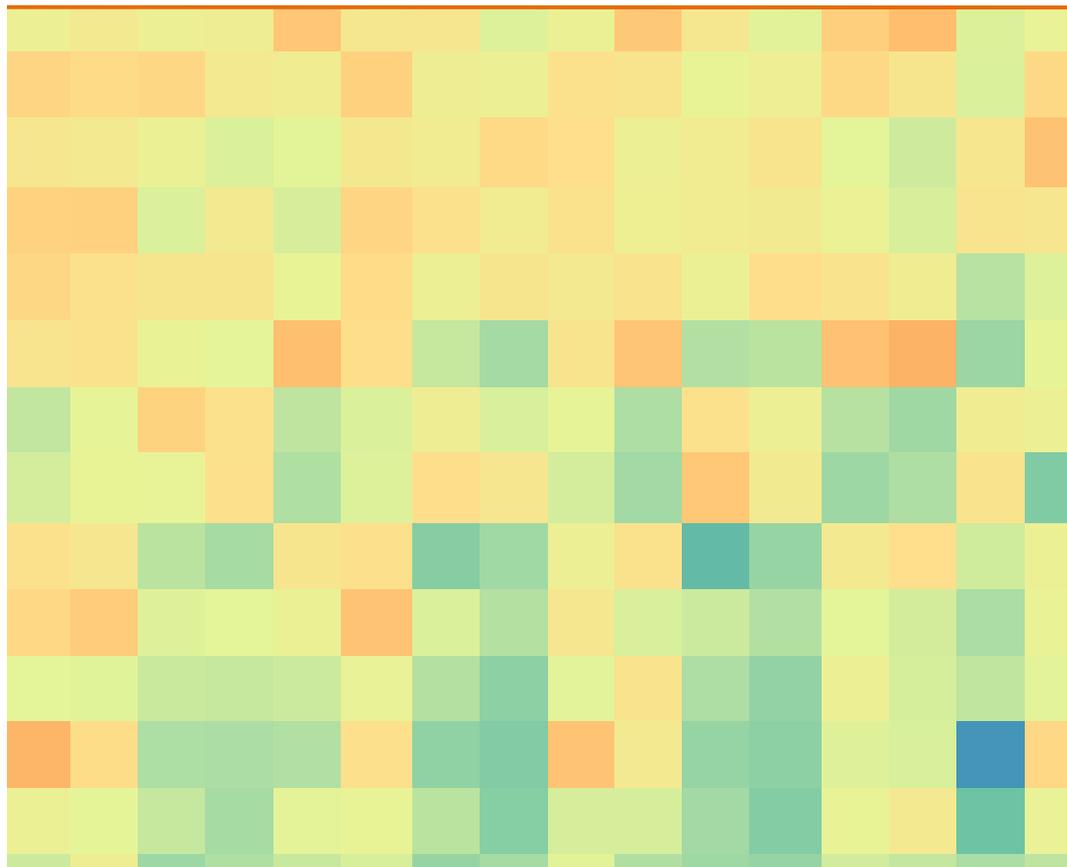
- Solís, V., Madrigal, P. y Ayales, I.** (1998). Convenio sobre la diversidad biológica. Un texto para todos. Convention on Biological Diversity Secretariat. UICN, FES, FAO, FARBEN. San José, Costa Rica.
- Stebbins, G.L.** (1974). Flowering plants: evolution above the species level. London: Arnold.
- Stewart, J.R., Lister, A.M., Barnes, I. y Dalén, L.** (2010) Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 661–671.
- Svenning, J.C. y Skov, F.** (2005). The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe. – *Journal of Biogeography* 32: 1019–1033.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.G. y Cosson, J.F.** (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. – *Molecular Ecology* 7: 453–464.
- Terborgh, J.** (1973). On the notion of favorableness in plant ecology. – *The American Naturalist* 107: 481–501.
- Vetaas, O.R.** (2006). Biological relativity to water–energy dynamics: a potential unifying theory? – *Journal of Biogeography* 33: 1866–1867.
- Vetaas, O.R. y Ferrer-Castán, D.** (2008). Patterns of woody plant species richness in the Iberian Peninsula: environmental range and spatial scale. – *Journal of Biogeography* 35: 1863–1878.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. y Melillo, J.M.** (1997). Human domination of Earth's ecosystems. – *Science* 277: 494–499.
- von Humboldt, A. y Bonpland, A.** (1807). *Essai sur la géographie des plantes*. Paris: Fr. Schoell – Tübinge: J. G. Cotta.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. y Field, R.** (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. – *Journal of Biogeography* 28: 453–470.
- Weir, J.T. y Schluter, D.** (2007). The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. – *Science* 315: 1574–1576.
- Wiens, J.J.** (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. – *Evolution* 58: 193–197.
- Wiens, J.J. y Donoghue, M.J.** (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. – *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639–644.
- Wiens, J.J. y Graham, C.H.** (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. – *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 36: 519–539.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M. y Stevens, R.D.** (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 273–309.

- Whittaker, R.H.** (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*, 26, 1–80.
- Whittaker, R.H.** (1967). Gradient analysis of vegetation. – *Biological Reviews* 42: 207–264.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. y Field, R.** (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. – *Journal of Biogeography* 28: 453–470.
- Wilson, E.O.** (1988). The current state of biological diversity. – *Biodiversity* 521: 3–18.
- Williams, P., Hannah, L.E.E., Andelman, S., Midgley, G.U.Y., Araújo, Hughes, G., Manne, L., Martinez-Meyer, E. y Pearson, R.** (2005). Planning for climate change: identifying minimum-dispersal corridors for the Cape proteaceae. *Conservation Biology* 19: 1063–1074.



Capítulo 6

Conclusiones generales



La variación geográfica de la riqueza de mamíferos terrestres silvestres de la Península Ibérica está determinada, en gran medida, por factores climáticos relacionados con la energía y la precipitación, así como por la heterogeneidad del hábitat y la historia evolutiva.

Nuestros resultados confirman la hipótesis derivada de la dinámica agua-energía, donde un pequeño aumento en la energía disponible tiene fuertes efectos negativos sobre la riqueza de mamíferos cuando la disponibilidad de agua es limitante. Se confirma la hipótesis de que existen relaciones funcionales entre la riqueza de mamíferos y la complejidad estructural de la vegetación, que además de relacionado con el número de hábitats disponibles puede entenderse como una dependencia interespecífica vía cascadas tróficas. Además se confirma la existencia de una señal puramente histórica que indica la importante contribución de determinados procesos histórico-evolutivos en la configuración y generación de la biodiversidad actual. El solapamiento entre los factores que explican la distribución de los mamíferos sugiere que la dinámica agua-energía ha sido probablemente un conductor activo a lo largo de la historia evolutiva, junto con la heterogeneidad del hábitat y las interacciones bióticas.

Distintas técnicas para modelar la distribución de especies individuales revelan que la variación en términos de probabilidad de ocurrencia, para el caso particular de *Sorex granarius*, está bien explicada por los factores climáticos actuales, llegándose a explicar la mayor parte de la estructura espacial de los datos. Esto apoya la idea de que son los factores climáticos los que determinan la respuesta individual de las especies a grandes escalas espaciales. A nivel predictivo comprobamos que las diferentes técnicas fueron congruentes en sus proyecciones y que con todas ellas alcanzamos altos grados de precisión en los valores de probabilidad de ocurrencia predichos.

Las curvas de respuesta no gaussianas de *Sorex granarius* en relación con diferentes factores climáticos apoyan la hipótesis de las curvas asimétricas. Observamos también una reciprocidad entre la forma de las curvas de respuesta y el espacio

geográfico proyectado por diferentes modelos de distribución de especies, lo cual sustenta la llamada dualidad de Hutchinson.

Las proyecciones de los modelos indican que la distribución de *Sorex granarius* fue más amplia, e incluso continua, en el Último Máximo Glacial, y que sus poblaciones debieron estar ya fragmentadas en el Holoceno Medio. Las proyecciones hacia el futuro apuntan hacia un impacto muy negativo del cambio climático sobre la especie si no se adoptan medidas drásticas para mitigarlo.

Las continuas retracciones y expansiones en los rangos de distribución de los mamíferos como respuesta a las oscilaciones climáticas del Cuaternario contribuyeron a aumentar el número de especies en el suroeste europeo. Nuestros hallazgos destacan el papel de las áreas recurrentemente utilizados durante distintas oscilaciones climáticas pasadas en la supervivencia de las especies. Esos refugios, localizados al norte de la Península Ibérica y en el margen Atlántico francés, albergan los conjuntos de especies con el mayor nivel de divergencia y cambios evolutivos acumulados de los mamíferos europeos, por lo que pueden además considerarse centros de especiación y endemismo.

Hasta aquí, todos los resultados confirman que la conjunción de procesos ecológicos, evolutivos e históricos es la responsable de mantener y generar biodiversidad. Por ello, una planificación estratégica integral dirigida a mitigar el declive de la biodiversidad que no comprometa su continuidad a largo plazo, debe tener en cuenta valores ecológicos, evolutivos y cuestiones históricas relevantes. En este sentido, el uso de técnicas de decisión multicriterio es adecuado para recoger en un único valor los componentes clave de la biodiversidad, antes mencionados, y establecer una red de áreas prioritarias para la conservación.

La propuesta de índice de biodiversidad que presentamos revela la existencia de áreas con importante valor de conservación fuera de los límites de las actuales redes de áreas protegidas. Esto significa que ciertos componentes ecológicos, evolutivos y/o históricos que condicionan la distribución de los mamíferos de la Península Ibérica, no están siendo considerados.

Más allá de su valor científico en lo que a la distribución de mamíferos terrestres de la Península Ibérica y Europa se refiere, la Tesis Doctoral aquí presentada

contribuye a avanzar en el conocimiento de los mecanismos que subyacen en el origen y mantenimiento de los patrones y procesos de la distribución de la biodiversidad global. Asimismo, el conjunto de herramientas y técnicas utilizadas a lo largo de esta investigación tiene un gran interés para la comprensión y conservación de la biodiversidad, ampliable a otros grupos taxonómicos y escalas. Sin embargo, el éxito de esta Tesis residirá en conseguir que parte de ella pueda tener alguna aplicación en el mundo real.