

**Memoria de Tesis Doctoral:**

**BIOCRONOLOGÍA, PALEOBIOGEOGRAFÍA Y PALEOECOLOGÍA DE  
MACROMAMÍFEROS DEL NEÓGENO TARDÍO DE NORTEAMÉRICA MERIDIONAL**



**Por:**

**ROBERTO EMMANUEL HERNÁNDEZ JASSO**

**Directores:**

**Dr. Manuel Hernández Fernández**

**Dr. Jorge Morales Romero**

Departamento de Paleobiología Universidad Autónoma de Madrid





**BIOCRONOLOGÍA, PALEOBIOGEOGRAFÍA Y PALEOECOLOGÍA DE  
MACROMAMÍFEROS DE NORTEAMÉRICA MERIDIONAL DEL NEÓGENO  
TARDÍO.**

**Memoria Tesis para la obtención del grado de Doctor en Paleontología presentada  
por:**

**ROBERTO EMMANUEL HERNÁNDEZ JASSO**

**Bajo la dirección de**

**DR. MANUEL HERNÁNDEZ FERNÁNDEZ y DR. JORGE MORALES  
ROMERO**

**V° B° de los directores:**

Manuel Hernández Fernández

Jorge Morales Romero

**V° B° del Tutor:**

Angela Delgado Buscalioni

**Madrid**

**Mayo de 2015**

# **BIOCRONOLOGÍA, PALEOBIOGEOGRAFÍA Y PALEOECOLOGÍA DE MACROMAMÍFEROS DE NORTEAMÉRICA MERIDIONAL DEL NEÓGENO TARDÍO.**

**Memoria de Tesis Doctoral presentada por:**

**Roberto Emmanuel Hernández Jasso**

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid.

**Bajo la dirección de los Doctores:**

**Manuel Hernández Fernández**

Departamento de Paleontología, Facultad de Geología, Universidad Complutense de Madrid

**Jorge Morales Romero**

Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales



**Bajo la Tutoría de la Doctora:**

**Angela Delgado Buscalioni**

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales,  
Universidad Autónoma de Madrid.



**Programa Doctorado interuniversitario en Paleontología: Universidad Autónoma de Madrid, Universidad Complutense de Madrid, Universidad de Alcalá de Henares**





**A MIS PADRES.**

*Por su incondicional apoyo.*

“Hay grandeza en esta concepción de la vida,... que mientras este planeta ha ido girando según la constante ley de la gravitación, se han desarrollado y se están desarrollando, a partir de un comienzo tan sencillo, infinidad de formas cada vez más bellas y maravillosas”.

Charles Darwin (1859)  
*El origen de las especies*

“El presente es la viviente suma total del pasado.”

Thomas Carlyle (1843)  
*Pasado y Presente*

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a numerosas personas el apoyo generoso brindado durante el proceso de la investigación doctoral. Hago hincapié que la ausencia de algunos nombres, no es de ningún modo a causa del olvido, sino por la imposibilidad de agregar mayor espacio a este texto.

Agradezco de manera muy especial a mi familia, quien desde México me ha brindado siempre su apoyo incondicional. En especial a mis padres Roberto y Aracely quienes me brindaron una educación muy esmerada desde época temprana, despertando en mí una gran pasión hacia el mundo de la ciencia; y un inagotable deseo de conocer y admirar a la naturaleza, especialmente el mundo animal. También estoy profundamente agradecido con mi hermana Karel, quien desde pequeño me ha dado su apoyo y motivación.

Estoy en deuda moral con los doctores Manuel Hernández Fernández y Jorge Morales Romero, mis directores de tesis. Sus inestimables aportaciones teóricas y metodológicas y las atenciones brindadas a mi persona tuvieron central importancia en el desarrollo de la investigación. A ellos les debo prácticamente todo lo que sé del mundo de la paleontología de macromamíferos.

De igual forma externo mi agradecimiento a todos los profesores del Programa del Doctorado en Paleontología; y de manera especial, a la Dra. Ángela Delgado Buscaleoni, mi tutora y amiga; quien me tendió la mano desde mi llegada a España. Recuerdo también con beneplácito y amistad a mis compañeros del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas.

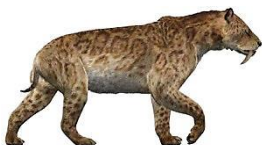
Varios investigadores me proporcionaron valiosa información sobre sus publicaciones personales, enriqueciendo el fondo bibliográfico de esta investigación. Agradezco a María del Mar Peinado Cortés, por facilitarme los listados faunísticos actuales de las localidades del Suroeste de Estados Unidos y México. A los Doctores Ana Fabiola Guzmán del laboratorio de Zooarqueología del INAH. A Richard H. Madden, del Departamento de Antropología Biológica y Anatomía de la Duke University Medical Center, por facilitarme referencias bibliográficas imprescindibles para el desarrollo de este trabajo. Hago mención especial a mis compañeras de despacho y amigas Blanca A. García Yelo por facilitarme los listados de faunas actuales y Ana R. Gómez Cano por ayudarme con los resultados preliminares del análisis de Alroy. A mis compañeras Ana Gómez Cano y Blanca García Yelo por proporcionarme la información

climática de las faunas actuales. También no me podría olvidar del resto de mis compañeros de despacho, que compartimos momentos increíbles. Igualmente tengo un grato agradecimiento a todos los miembros del Investigación UCM-CAM 910607 sobre Evolución de Mamíferos y Paleoaambientes Continentales Cenozoicos, dirigido por María Ángeles Álvarez Sierra.

Mi oportunidad de estudiar en el extranjero no se hubiera logrado sin el apoyo del Ing. José María Leal Gutiérrez, rector de la Universidad Autónoma de Tamaulipas (México). Quien gracias a su confianza se me brindo la beca de manutención del programa PROMEP-UAT. Igualmente al Profesor M.C. Pedro Espinoza Baca, director de la Unidad Académica Multidisciplinaria de Ciencias, quien brindó todo su respaldo y confianza para realizar mi estudio doctoral; y a la Dra. María Teresa de Jesús Guzmán Acuña, representante institucional ante PROMEP-UAT, por su ayuda y orientación durante los mencionados estudios.

Dedico además un espacio para reconocer a las instituciones y centros de investigación mexicanos que me abrieron las puertas durante mis indagaciones paleontológicas. En particular al MC. Daniel Romero Méndez y al Ing. Cristóbal Rosales, encargados del Museo de Ciencias de la Tierra del Instituto Tecnológico de Ciudad Madero, por permitirme el acceso al material paleontológico bajo su resguardo. Igualmente a la Dra. María del Carmen Perrillat Montoya, del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la ayuda que me brindó para revisar el material de la Colección Nacional de Paleontología. Por último, al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales y al Biol. Oscar Polaco por su generoso permiso para revisar la colección paleontología del Laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Dedico también una mención a todos los profesores de la licenciatura en Biología del Instituto de Tecnológico de Ciudad Victoria que participaron en mi formación como biólogo y naturalista. Tengo gratos recuerdos de las frecuentes experiencias en campo y laboratorio que compartí con ellos durante mis estudios de Licenciatura; y las amables invitaciones que me hicieron durante mis visitas a México, para organizar excavaciones, exploraciones y seminarios con los alumnos de la carrera de Biología.



*A todos muchas gracias*

**Roberto Hernández.**

## TABLA DE CONTENIDO

---

<b>AGRADECIMIENTOS</b> .....	8
<b>RESUMEN</b> .....	11
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	13
1. BIOCROLOGIA DE MAMÍFEROS DE NORTEAMÉRICA: SISTEMA NALMA'S .....	17
Edades NALMA's del Neógeno tardío: Henfiliano, Blancano, Irvingtoniano y Rancholabreano. ....	19
2. PALEOBIOGEOGRAFÍA DE LAS FAUNAS DE MAMÍFEROS DE NORTEAMÉRICA DURANTE EL NEÓGENO TARDÍO.....	26
3. PALEOECOLOGÍA DE LA ESTRUCTURA DE COMUNIDADES.....	28
i. Espectros de Diversidad Ecológica.....	30
II. Patrones de Diversidad: Dinámica de Comunidades.....	32
<b>ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	35
<b>HIPÓTESIS Y OBJETIVOS</b> .....	38
 <b>CAPÍTULO 1</b>	
<b>BIOCRONOLOGÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA DE MAMÍFEROS DEL NEÓGENO TARDÍO DE NORTEAMÉRICA MERIDIONAL</b> .....	42
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	43
<b>METODOLOGÍA</b> .....	44
<b>RESULTADOS Y DISCUSIONES:</b> .....	50
<b>CONCLUSIONES</b> .....	140

## **CAPÍTULO 2**

<b>PALEOECOLOGÍA DE LA ESTRUCTURA DE COMUNIDADES DE MAMÍFEROS DEL NEÓGENO TARDÍO DE NORTEAMÉRICA MERIDIONAL .....</b>	<b>146</b>
<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>146</b>
<b>METODOLOGÍA .....</b>	<b>148</b>
<b>RESULTADOS Y DISCUSIONES .....</b>	<b>161</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>221</b>

## **CAPÍTULO 3**

<b>PATRONES DE DIVERSIDAD: RECAMBIOS Y CRONOFANAS .....</b>	<b>224</b>
<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>225</b>
<b>METODOLOGÍA .....</b>	<b>227</b>
<b>RESULTADOS Y DISCUSIONES .....</b>	<b>230</b>
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>245</b>

<b>SINTESIS FINAL .....</b>	<b>249</b>
-----------------------------	------------

<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>260</b>
---------------------------	------------

<b>ANEXOS .....</b>	<b>297</b>
---------------------	------------



## RESUMEN

Desde principios del Cenozoico temprano comienzan a percibirse dos entidades biogeográficas distintas en Norteamérica, la Proto-Neártica al norte y la Mesoamericana al sur. El grado de diferenciación entre ambas se da a medida que se incrementa la distancia latitudinal, y desde luego, con las condiciones ambientales locales. Pero, es a partir del Neógeno tardío que sus contrastes se hacen más evidentes a causa de grandes cambios climáticos, tectónicos y migratorios. En este trabajo se hace una profunda revisión las faunas de grandes mamíferos del sur de Estados Unidos y México durante los últimos 9 millones de años (del Mioceno tardío al Holoceno) con la finalidad de establecer una mejor caracterización biocronológica, paleobiogeográfica y paleoecológica entre ambas entidades biogeográficas de Norteamérica.

Mediante métodos multivariantes (similitudes y parsimonia biocronológica) se reconocen y replantear las unidades biocronológicas de las Edades de los Mamíferos Terrestres de Norteamérica. En particular, el Neógeno tardío es dividido en dos “Superedades” que se correlacionan con los ciclos climáticos fanerozoicos Greenhouse e Icehouse Fischer, y no con las cronofaunas conocidas. Estas dos “superedades” incluyen las últimas tres edades del sistema NALMA’s: Henfiliano, Blancano e Irvingtoniano. Se consideró a la edad Rancholabreano sólo como una subedad (siendo estimado como una extensión del Irvingtoniano). Los límites temporales de cada unidad temporal fueron ajustados en fusión del indicador biocronológico “especies compartidas”. Esta nueva propuesta permitió reducir hasta cierta medida los sesgos estadístico introducido por las diferencias zoogeográficas y ecológicas existentes entre las entidades biogeográficas Proto-Neártica y Mesoamericana. Asimismo, mediante el análisis de similitud se logró establecer un regionalismo biogeográfico entre ambas entidades biogeográficas. Además se pudo reconocer las variaciones latitudinales del límite o zona de transición entre ellas a través del Neógeno tardío, con una tendencia gradual de desplazamiento hacia el sur.

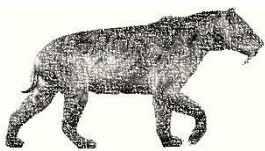
Por otro lado, se analizó la paleoecología de la estructura comunidades de estas faunas desde dos enfoques distintos. El primero de ellos, se centró en la reconstrucción paleoambiental de cada una de las localidades fosilíferas analizadas infiriendo el tipo de bioma y las condiciones paleoclimáticas mediante el método de diversidad ecológica de

Andrews *et al.*, (1978) modificado. Podemos afirmar que el clima de Norteamérica meridional tendió gradualmente hacia la aridez, la estacionalidad y el enfriamiento desde finales del Henfiliano temprano, con un moderado repunte de las condiciones cálidas y húmedas durante el Blancano temprano y medio. Pero, que a partir del Blancano tardío se da nuevamente una recaída de las temperaturas invernales y la humedad sin llegar a ser tan extremas como tradicionalmente se propone, incluso durante episodio del máximo glacial Wisconsinense. Sin embargo, esta tendencia climática no se percibe por igual en toda Norteamérica meridional. En los episodios glaciales, la entidad biogeográfica Mesoamericana (Neotropical) siempre mantuvo condiciones más benévolas que su contraparte, lo que permitió la subsistencia de ambientes subtropicales como las sabanas y algunos bosques tropicales en el centro y sur de México. Mientras que en la región Neártica, se fueron configurando biomas con estructuras de comunidades "dísarmónicas" o "conjuntos no análogos"; en Florida se reconocen biomas con taxones de sabanas subtropicales mezclado con formas boreales; en las Grandes Llanuras se registran biomas de estepa mezclados con elementos de taiga.

El segundo enfoque abordó la dinámica de la estructura de comunidades mediante el análisis de la riqueza genérica máxima, % de primeros y últimos registros, recambio neto y otras propiedades de las comunidades. A lo largo de Neógeno tardío la riqueza genérica máxima osciló con una tendencia moderada hacia la pérdida de diversidad, aunque se reconocen tres picos o episodios con las tasas más altas (Henfiliano temprano, Blancano tardío e Irvingtoniano tardío) en los que se da un recambio intenso de faunas. A partir de cada recambio comienzan a percibirse taxones morfológicamente distintos que con el paso del tiempo tomaran un papel dominante. La persistencia de los nuevos ecomorfos y su dominio, se ajusta con la propuesta de estasis morfológico, pero no con la continuidad taxonómica. Este patrón se ajusta adecuadamente al concepto de Cronofauna, por lo que podemos deducir que durante el Neógeno tardío se reconocen cuatro cronofaunas: los últimos bestigios de la cronofauna del Clarendoniano (expansión de sabanas); la cronofauna del Blancano (expansión de las estepas y pastizales); cronofauna del Irvingtoniano (expansión de los biomas "no análogos") y el inicio de la cronofauna del Holoceno.

# INTRODUCCIÓN

---



## Contexto y marco teórico

Los vertebrados son a menudo la principal fuente de información paleoecológica, paleogeográfica y biocronológica en series sedimentarias continentales. Siendo el registro de mamíferos la principal fuente y la más completa entre los vertebrados del Cenozoico, junto al hecho de que muchos de estos géneros siguen viviendo en el presente, lo que da la oportunidad de disponer de una amplia reserva de conocimientos. El abundante registro fósil que existe actualmente de mamíferos terrestres del Cenozoico norteamericano, proporciona no sólo una excelente panorámica de los procesos evolutivos, sino que también permite valorar la historia de los cambios faunísticos en la región, como respuesta a variaciones climáticas, eventos tectónicos o derivados de las propias interacciones biológicas (Graham *et al.* 1996; Barnosky, 2005). En particular el registro de mamíferos terrestres del Neógeno tardío es muy extenso en gran parte de Norteamérica, siendo Estados Unidos el país con mayor número de localidades fosilíferas (Hunt 2004). Cifra menos amplia, pero con igual importancia, en México y Canadá; y casi ausente en Centroamérica. Las sucesiones de faunas de mamíferos de los últimos 9 millones de años, permiten evidenciar una enigmática crónica de las dispersiones transcontinentales, extinciones, radiación adaptativa y los cambios climáticos ocurridos hacia finales del superciclo fanerozoico de “Invernadero” (Greenhouse) y durante el superciclo de “Enfriamiento” (Icehouse) (Webb & Opdyke, 1995).

Durante el Neógeno tardío la fauna norteamericana experimentó distintos pulsos de dispersión, especiación y extinción (Potts & Behrensmeyer, 1992). El registro de mamíferos se caracterizó a lo largo de este intervalo por la alternación de oleadas de inmigración con periodos de elevado endemismo (Tedford *et al.*, 1987). Antiguas comunidades fueron invadidas por taxones exóticos inmigrantes, que con el tiempo desarrollaron su propio carácter endémico, causado por una evolución local. Cerca de un 20% de los taxones modernos de Norteamérica pueden ser ligados a antecesores endémicos del Eoceno; la mayor parte de las familias de mamíferos de hoy en día son en gran parte una fauna “expatriada” de origen foráneo (Potts & Behrensmeyer, 1992). Esta mezcla de fauna endémica y no endémica no es algo fortuito en el registro fósil, sino que es el resultado del intermitente contacto terrestre con otras masas continentales. La conexión de Norteamérica con Europa y Asia ha sido discontinua y por zonas muy septentrionales

(Rodríguez, 2005): con Europa se dio muy tempranamente, durante el Paleoceno cuando aún ambas formaban parte del supercontinente Laurasia, y con Asia en varias ocasiones a través del puente terrestre de Beringia. Finalmente se conecta con Sudamérica, luego de la emersión del Istmo de Panamá en el principio del Plioceno (Laurito & Valerio, 2012). Dichas conexiones han funcionado como corredores faunísticos intercontinentales, que por su situación geográfica con el paso del tiempo geológico, han actuado como filtro ecológico para que la fauna que potencialmente pudo haberse trasladado desde y hacia Norteamérica. Estos corredores faunísticos se han establecido de manera intermitente y en extremos latitudinales del subcontinente, permitiendo que las faunas de afinidades boreales y templadas se desplacen hacia la zona septentrional de Norteamérica, y las tropicales y subtropical a los territorios australes del subcontinente. Esto condujo a través del Cenozoico a la coexistencia y la interacción de dos entidades biogeográficas distintas, la Proto-Neártica (= Norteamericana) y la Mesoamericana (= Peninsular) (Ferrusquia-Villafranca, 1984). El grado de diferencia aumenta entre estas regiones con la distancia latitudinal y desde luego con las diversas condiciones ambientales locales. A ello se ha de añadir el papel que han jugado los eventos tectónicos, como la elevación de las montañas de la costa oeste de Estados Unidos (Sierra Nevada, Cascade Mountain y las Montañas Rocosas) (Posst & Behrensmeier, 1992; Riddle & Hafner, 2006) y de las cordilleras de México y Centroamérica (la Sierra Madre Oriental, Occidental y del Sur, la Faja Neovolcánica Transmexicana) (Demant, 1982; Eguiluz *et al.*, 2000).

Las entidades biogeográficas Proto-Neártica y Mesoamericana comenzaron a configurarse desde principios del Cenozoico, pero es hasta el Neógeno tardío que se distinguen con mayor claridad (Ferrusquia-Villafranca, 1984). El norte de México y sur de Estados Unidos constituyen una amplia zona de transición entre ambas entidades en las que interactúan y conviven taxones de ambas regiones (Ferrusquia-Villafranca, 1984; Carranza-Castañeda & Miller, 2004). Mesoamérica probablemente funcionó como un centro importante de evolución y diferenciación tanto para mamíferos de origen norteño como sureños, que se perciben en el registro fósil de Norteamérica septentrional como inmigrantes tropicales (Ferrusquia-Villafranca, 1984). Sin embargo, es a partir del Gran Intercambio Biótico Americano que ambas entidades biogeográficas se asemeja a la

disposición actual. Por ello su nominación cambia de Proto-Neártica a Neártica y la Mesoamericana, al fusionarse con la fauna Neotropical, adopta este último nombre.

Las similitudes faunísticas existentes entre ambas entidades biogeográficas pudieron variar entre un periodo y otro de tiempo, teniendo en algunos momentos una semejanza relativamente grande (mayor número de especies en común), y en otros hasta cierto punto débiles (bajo número de especies en común). Por lo que al querer correlacionar ambas entidades biogeográficas en dos o más periodos de tiempo, las debilidades pueden aparecer en los análisis de correlaciones como sesgo o ruido estadístico. No es de extrañar que en las últimas décadas este contexto biogeográfico haya tendido a divergir de los análisis biocronológicos y paleoecológicos de Norteamérica (Alroy, 1994; 1996; 2000). Sin embargo, un sistema biocronológico como es el NALMA's (siglas en ingles de *North American Land Mammals age' sistem*) no puede estar divorciado de la biogeografía histórica, ambas disciplinas se eslabonan entre sí no sólo por el hecho de utilizar los mismos datos paleobiológicos, sino que para poder definir los límites de las unidades biocronológicas sucesivas, los criterios de primera y última aparición de un taxón denotan la dispersión en un espacio geográfico. Si esta dispersión sólo se da de manera limitada conducirá a una diacronía significativa si el área de estudio es muy extensa (Alroy *et al.*, 2000). Lo mismo puede ocurrir cuando se reconoce la unidad biocronológica y se quiere extender hacia latitudes más bajas del subcontinente, debemos extremar precauciones por aquellas diferencias zoogeográficas que puedan existir.

La paleoecología, es otra disciplina que esta intrínsecamente ligada con la biogeografía histórica. Ambas tienen mucho que ofrecerse mutuamente, pero los intercambios entre estos campos han sido limitados. La biogeografía histórica se ha enfocado prácticamente en el uso de las filogenias para descubrir la historia de las conexiones entre las regiones geológicas (Espinosa-Organista *et al.*, 2005). Por el contrario, los paleoecólogos suelen ignorar la biogeografía histórica, aun cuando puede ser crucial. Tanto los biogeógrafos históricos y los paleoecólogos han intentado comprender los procesos que determinan la distribución a gran escala de los grupos taxonómicos más conocidos. Sin embargo, sin la conexión de ambas aproximaciones no podríamos responder a las siguientes cuestiones: ¿Qué da forma a los patrones de biodiversidad y a las distribuciones de los organismos? ¿De qué manera los sistemas ecológicos responden a los



cambios a largo plazo y a gran escala en el medio ambiente (la glaciación, el cambio climático global, la tectónica de placas, los impactos de meteoritos y otras catástrofes globales...)? ¿Cuáles son los mecanismos y patrones de la macroevolución (especiación, radiación adaptativa)? ¿Cómo estudiamos y entendemos las grandes tendencias y patrones de la historia evolutiva (del origen de la vida, las extinciones masivas...) y la historia macroevolutiva particular de nuestro o de cualquier linaje?

## **1. BIOCRONOLOGIA DE MAMÍFEROS DE NORTEAMÉRICA: SISTEMA NALMA'S.**

El sistema NALMA's se origina por primera vez cuando la Sección de Vertebrados de la Sociedad Paleontológica en 1937, propone que se formara un comité que desarrollara una “serie de edades provinciales de los mamíferos terrestres de Norteamérica” que clarificara las confusiones de las correlaciones y usara terminologías apropiadas (Walsh, S., 2005). Conocido como el comité de Wood (Wood *et al.*, 1941), éste fue presidido por Horace E. Wood II, e incluyó a otros paleontólogos (Edwin H. Colbert, John Clark, Gleen L. Jepsen, y Chester Stock, Ralph Chaney, y J. B. Reside).

El informe de Wood *et al.*, (1941) se orientó prácticamente a nombrar, caracterizar, y describir los cambios de fauna de mamíferos continentales más evidentes en los registros del Terciario, y algunas localidades del Cretácico tardío y Pleistoceno que se habían colectado desde el siglo XIX. La nomenclatura de Wood *et al.* (1941) utilizó los nombres litográficos como base para bautizar las edades provinciales. Así, la formación fosilífera se convierte en referencia o “formación tipo” de la nueva edad, y le asigna su nombre, esto lo hace fundamental para el concepto de la edad de mamíferos de la misma manera que el holotipo es relacionado con el concepto de especie biológica. Lo que proporciona una referencia objetiva a la fauna de la edad, pero en ningún momento define los límites de la edad en el tiempo (Walsh, 2005). Por lo que catorce de sus dieciocho edades fueron tipificadas en base a las unidades litoestratigráficas donde se encontraron (ej. la edad Hemingfordiano en el Grupo Hemingford, la edad Barstoviano en la Formación Barstow).

Hasta la fecha el campo de la biogeografía histórica (regionalismo biogeográfico) y la biocronología de mamíferos de Norteamérica (sistema de edades NALMA's) se han mantenido muy divergentes el uno del otro. Son menos de cuatro décadas que apenas se

propuso la idea de que la mastofauna del Neógeno de Centroamérica y México contiene ejemplos de una evolución endémica (Webb, 1974; Ferrusquía-Villafranca, 1984; Lindsay, 1984; Webb & Perrigo, 1984). Estos descubrimientos permitieron nuevas revisiones del sistema NALMA's con diferentes enfoques y métodos (Woodburne, 1987; Prothero, 1995; Woodburne & Swisher, 1995; Alroy, 1992, 1994; Woodburne, 2004) (Ver esquema e Fig. 1). La incorporación de nuevas localidades fósiles de regiones apartadas de Norteamérica (Alaska y Centroamérica), el desarrollo revisiones sistemáticas, estratigráficas, y el uso de dataciones radiométricas y paleomagnéticas condujeron a que en las últimas décadas se dieran importantes avances en la calibración del sistema NALMA's (MacFadden, 2005) lo que ha permitido que las edades del sistema sean el principal estándar cronológico para los depósitos terrestres del Cenozoico norteamericano (Alroy, 2000; Walsh, 2005).

Estas revisiones al sistema han generado métodos sólidos, con resultados muy robustos cuantitativamente que se ajustan adecuadamente a las faunas de la región Neártica (Lundelius *et al.*, 1987; Tedford *et al.*, 1987; Woodburne & Swisher, 1995; Bell *et al.*, 2004). Sin embargo, en ocasiones no resultan tan útiles para reconocer las unidades biocronológicas en faunas de latitudes bajas de Norteamérica. Algunos de los indicadores biocronológicos seguían acarreando problemas zoogeográficos y de muestreo en su definición (Alroy, 2000).

Tras varias décadas de esfuerzos por transformar NALMA's en un sistema cronoestratigráfico formal. Podemos considerar que las edades de mamíferos de NALMA's están basados en varios principios, incluyendo:

I) Cada edad de los mamíferos esta definen por tres indicadores biocronológicos diferentes: 1) fósiles índice (lista de taxones guía); 2) eventos de primeras y/o últimas apariciones; 3) conjuntos de faunas individuales (ligado a localidades de referencia).

II) Cada NALMA es un biocrón temporal único, es decir, que no coincida en el tiempo con el siguiente de edad más joven o con el anterior de mayor edad.

III) Las edades de los mamíferos terrestres son de aproximadamente la misma duración (este apartado fue modificado en Woodburne 1987).

IV) Las edades no fueron propuestas para colocarse por encima de los límites de las épocas del Cenozoico.

De los cinco principios anteriores, el primero de ellos se debe tomar con precaución a la hora de definir una edad. En teoría, los indicadores biocronológicos deben establecer un criterio que promueva y facilite su interpretación, pero no todos resultan útiles y en ocasiones no se pueden verificar. Los indicadores biocronológicos suelen acarrear dos inconvenientes, los ocasionados por el muestreo y los biogeográficos. El primero se refiere a que el primer dato de aparición (First Appearance Datum o FAD) y el último dato de aparición (Last Appearance Datum o LAD) del taxón indicador siempre serán empujados en el tiempo en una dirección u otra entre más descubrimientos fósiles se haga de él. Estos nuevos descubrimientos solamente conducirán al aumento de su rango temporal y nunca se tornara a la inversa. Además, los propios conceptos de primer dato de aparición y el último dato de aparición de un taxón, son a menudo inapropiados, pues los términos “Aparición”, “Desaparición” y “Dato” implican una precisión eficaz que rara vez se puede confirmar, pero que resultan a menudo inexactas (Pickford & Morales, 1994).

El segundo inconveniente se da cuando el taxón que define la unidad biocronológica tiene una distribución biogeográfica limitada a en una provincia o región biogeográfica particular. Esto puede ocasionar problemas si queremos estandarizar la distribución de los organismos entre ambas regiones en un mismo marco temporal, pues puede haber casos en que su primer registro se de en forma diacrónica entre una zona y otra. Incluso la fauna que se distribuye por primera vez una región lo haga en forma extemporal en la otra región o incluso no se registre nunca.

Los problemas biogeográficos también afectan a la interpretación de los indicadores biocronológicos basados en localidades de referencia. Pues la propuesta de una unidad biocronológica basada únicamente en localidades de referencia se auto-debilita sí estas sólo pertenecen a una de las dos entidades biográficas de Norteamérica, porque los criterios utilizados de ellas para la identificación de la edad podrían no ser tan semejantes en otros sitios del continente (Alroy, 2000).

***EDADES NALMA'S DEL NEÓGENO TARDÍO: HENFILIANO, BLANCANO, IRVINGTONIANO Y RANCHOLABREANO.***

Dentro del Neógeno tardío se reconocen las cuatro últimas edades de los mamíferos del sistema NALMA's: Henfiliano, Blancano, Irvingtoniano y Rancholabreano (fig. 1). A pesar

de ser una temporalidad con un registro de mamíferos ampliamente diverso, estas edades y subedades siguen acarreando ciertos problemas en su definición y reconocimiento. La primera de estas edades es el Henfiliano, caracterizada por Wood *et al.*, (1941), basándose en las faunas de la secuencia de Hemphill Ogalla, que incluye las localidades de Coffee Ranch y Higgins, en el condado de Henphill, Texas. Esta edad es marcada por una continua pérdida de taxones autóctonos y un incremento de la inmigración intercontinental con Eurasia, así como de los primeros inmigrantes de origen sudamericano (Tedford *et al.*, 1987). Las faunas del Henfiliano tienen una composición más homogénea en comparación con otras edades pretéritas del sistema NALMA (Tedford *et al.*, 2004). Por lo que esta edad ha sido convencionalmente dividida por sus eventos de recambio faunístico en 3 o 4 subedades.

Tedford *et al.* (1987), dividieron la edad de los mamíferos Henfiliano en dos partes: Henfiliano temprano y Henfiliano tardío. Pero, asumieron que ambas se pueden dividir a su vez en dos secciones distintas: Henfiliano temprano-inicial, H. temprano-final; y Henfiliano tardío-inicial, H. tardío-final. Estas cuatro subedades se mantuvieron en las propuestas de Voorhies (1990), Woodburne & Swisher (1995) y Tedford *et al.* (2004). Pero esta idea fue cambiada por Alroy *et al.*, (1994), quienes consideran que el recambio faunístico entre el Henfiliano temprano-inicial y Henfiliano temprano-final fue poco significativo, por lo que debería tratarse como una única unidad temporal a la que bautizan como Henfiliano temprano. Las otras dos restantes subedades las nombran como Henfiliano medio y Henfiliano tardío respectivamente.

El problema que acarrea la edad del Henfiliano no sólo radica en el reconocimiento de los eventos de recambio faunístico que se dan en ella, sino en los indicadores biocronológicos que definen cada una de sus subdivisiones, pues al parecer no son siempre útiles para las faunas de latitudes meridionales. Por ejemplo, los xenartros *Pliometanastes* y *Thinobadistes* que definen el Henfiliano temprano-inicial y el Henfiliano temprano-final respectivamente, tienen un registro muy empobrecido en Mesoamérica, pues a pesar que esta región fue un paso obligado para poder alcanzar el sur de Estados Unidos desde Sudamérica, sólo se conocen en dos localidades, la de Nuevo León, México y San Gerardito de Limoncitos, Costa Rica (Laurito & Valerio, 2012). Otro problema que podemos citar de ambos taxones es su distribución biogeográfica, ya que es posible que

*Pliometanastes* y *Thinobadistes* no avanzaran al norte de Estados Unidos por algún limitante paleoambiental. Ahora se sabe que ambos géneros ocuparon Norteamérica desde principios del Henfiliano temprano-inicial (Laurito & Valerio, 2012), al igual que los otros taxones que definen el Henfiliano temprano-final, como *Enhydratherium*, *Indarctos*, *Lutravus*, *Machairodus*, y *Neotragocerus* (Tedford *et al.*, 2004).

Por otro lado, el Henfiliano tardío-final, que es definido por la primera aparición en Norteamérica de los inmigrantes del Viejo Mundo *Trigonictis*, *Mustela*, *Lutra*, *Sminthosinis*, *Megantereon*, y *Odocoileini* (Eocoileus; Webb 2000). Pero la mayor parte de estos géneros tienen su primer registro en intervalos previos, son de taxonomía confusa, y/o tienen un registro muy empobrecido (Tedford *et al.*, 1987; 2004). Como se mencionó previamente el Henfiliano tiene ciertas dificultades para calibrar los límites de cada una de sus subdivisiones, pues es un intervalo en el que se generan eventos de dispersión y extinción diacrónicos. Por ejemplo: En la Gran Cuenca y la Costa Oeste se da una particular reducción de la diversidad de caballos del Mioceno (Webb & Opdyke, 1995; Tedford *et al.*, 2004). Mientras que en la Costa del Golfo persisten algunos taxones relictos del Clarendoniano, y en las Grandes Llanuras (incluyendo México y Centroamérica) se registra una mayor diversidad de ungulados (Tedford *et al.*, 1987). Un número de linajes de herbívoros extendieron su rango temporal hasta finales del Henfiliano, pero limitaron su rango geográfico al sur de las Grandes Llanuras, Planicies de la Costa del Golfo y México (Webb, 1977; Webb & Opdyke, 1995; Tedford *et al.*, 2004). Todo ello ha dificultado el establecimiento de los límites y definiciones de cada una de sus subedades.

La siguiente edad de los mamíferos es el Blancano, que comprende principalmente las faunas del Plioceno y se caracteriza por dos eventos de intercambio intercontinental. El primero, atañe al intercambio de fauna entre las Américas o ‘Gran Intercambio Biótico Americano’ (Marshall *et al.* 1979), y el otro es el intercambio faunístico con Eurasia a través de Beringia (Woodburne & Swisher, 1995). La edad Blancano fue originalmente propuesta por Wood *et al.*, (1941), en base a las faunas de Mt. Blanco en Crosby County, Texas. Ellos definieron y caracterizaron esta edad por la presencia de *Borophagus*, *Ceratometryx*, *Ischyrosmilus* (= *Homotherium*) y *Pliohippus*. No obstante, algunos de estos taxones ahora son conocidos en las faunas del Henfiliano, por lo que décadas más tarde, se propuso una nueva definición para esta edad. Repenning (1987) definió al Blancano con la

TIEMPO (Ma)	CRONO	POLARIDAN	EPOCA	EDAD	Schultz et al., 1987 Lundelius et al. 1987	Zonas de Arvicolinos (Martin 1979)	Zona de Arvicolinos Repenning 1987	Alroy 2000	Resultados biocronológicos
1	C1	n	PLEISTOCENO	TEMPORANO	Rancholabreano	Zona VII	RLB II	Rancholabreano	Irvingtoniano tardío
	C1r	n			Sheridanianense Ir3	Zona VI	RLB I		
2	C2	n	PLIOCENO	TARDIO	Cudahyanense Ir2	Zona V	Irvingtoniano II	Irvingtoniano tardío	Irvingtoniano temprano
	C2r	n			Sappanense Ir1	Zona IV	Irvingtoniano I		
3	C2A	n1	PIACENCIANO	TEMPORANO	Senecanense B12	Zona III	Blancano V	Blancano tardío	Límite Blancano/Irvingtoniano
	C2A	n2			Rexroadianense B11	Zona II	Blancano IV	Blancano medio	Blancano tardío
4	C3	n3	ZANCLIANO	TEMPORANO			Henfiliano tardío final H4	Zona I	Blancano III
	C3A	n1			Blancano II	Blancano temprano			Blancano temprano
5	C3A	n2	MESIINANO	TEMPORANO	Henfiliano tardío inicial H3	Zona I	Blancano I	Henfiliano tardío	Blancano temprano
	C3A	n3					Henfiliano tardío	Henfiliano tardío	Henfiliano tardío
6	C3B	n4	MIOCENO	TARDIO	Henfiliano temprano final H2	Zona I	Henfiliano tardío	Henfiliano medio	Henfiliano medio
	C3B	n1			Henfiliano temprano inicial H1		Henfiliano temprano	Henfiliano temprano	
7	C4	n	TORTONIANO	TEMPORANO	Henfiliano temprano final H2	Zona I	Henfiliano temprano	Henfiliano temprano	Henfiliano temprano
	C4r	n1			Henfiliano temprano inicial H1		Henfiliano temprano	Henfiliano temprano	
8	C4A	n2	MIOCENO	TEMPORANO	Henfiliano temprano inicial H1	Zona I	Henfiliano temprano	Henfiliano temprano	Henfiliano temprano
	C4A	n					Henfiliano temprano	Henfiliano temprano	Henfiliano temprano
9	C4Ar	n1	MIOCENO	TEMPORANO	Henfiliano temprano inicial H1	Zona I	Henfiliano temprano	Henfiliano temprano	Henfiliano temprano
	C4Ar	n2					Henfiliano temprano	Henfiliano temprano	Henfiliano temprano
10	C5	n1	MIOCENO	TEMPORANO	Henfiliano temprano inicial H1	Zona I	Henfiliano temprano	Henfiliano temprano	Henfiliano temprano
	C5	n2					Henfiliano temprano	Henfiliano temprano	Henfiliano temprano

Figura 1, Escala de Tiempo del Neógeno tardío, basada en Woodburne & Swisher (1995) y modificada según los resultados de este trabajo. Se incluyen las edades norteamericanas de mamíferos terrestres, sus subdivisiones, y la aparición de taxones característicos.



primera aparición en Norteamérica (al sur de los 55° de latitud norte) de los roedores arvicolinos (*Mimomys*, *Ogmodontomys sawrockensis* y *Ophiomys mcknighti*).

Varios esfuerzos se han hecho en las últimas tres décadas por establecer una resolución temporal en el Blancano. Sin embargo, las propuestas de su rango cronológico y sus divisiones temporales han sido muy heterogéneas. Esto ha provocado problemas incluso al momento de establecer el límite Henfiliano/Blancano (Lindsay *et al.*, 1984; Lundelius *et al.*, 1987; Woodburne & Swisher 1995; Bell *et al.* 2004). Uno de los primeros intentos de subdividir el Blancano fue propuesto por Martin (1979), quien separó el Blancano en dos zonas (II y III) basado en la composición taxonómica y estado evolutivo de roedores arvicolinos. Otra propuesta biocronológica mediante éstos roedores fue presentada por Reppening (1977-2001), que dividió el Blancano en 5 divisiones temporales (Blancano I-V). Tedford (1981), dividió al Blancano en tres intervalos: Blancano temprano (4.5 – 3.7 Ma.), Blancano medio (3.7 – 2.5 Ma.), Blancano tardío (2.5 – 1.7 Ma.). Quizás la propuesta más conocida para dividir el Blancano se base en grandes mamíferos, Schultz *et al.*, (1987) separaron el Blancano en dos subedades, el Rexroadianense o Blancano temprano (parte inferior) y Senecanense o Blancano tardío (parte superior). Woodburne & Swisher (1995), también reconocieron únicamente dos divisiones del Blancano, el Blancano temprano (4.9 – 2.7 Ma.) y Blancano tardío (2.7 – 1.8 Ma.), con un límite entre ambos, que coincide con el Gran Intercambio Biótico Americano. Por otro lado, en la biocronología de Alroy (2000) se propone dividir el Blancano en tres unidades temporales, considerando que la unidad Rexroadiano (B11) es divisible en dos subedades. La primera representa la unida más temprana (Blancano temprano o B11A) y se ajusta la fauna de White Bluffs. La segunda representa el Blancano medio (B11B) e incluye las faunas de referencia Red Quarry y Rexroad KU loc. 3. El Senecano en cambio no es divisible, y se mantiene igual como Blancano tardío (B12), recayendo sobre la localidad de referencia Seneca.

Varias de estas propuestas pueden verse obstaculizadas por problemas de provincianismo latitudinal o regional, junto a la falta de un control radiométrico, paleomagnético o por definiciones que no concuerdan con su rango temporal. Además, gran parte de los géneros de macromamíferos, aves y reptiles que se registran al inicio del Plioceno temprano, persisten a los largo de él o incluso en intervalos temporales posteriores

(Feduccia, 1968; Preston, 1979; Bell *et al.*, 2004). Por ejemplo, el Blancano temprano o Rexroadianense es caracterizado por la primera aparición en Norteamérica de *Megantereon*, *Ursus*, *Chasmaporthetes*, *Trigonictis*, *Satherium*, *Stegomastodon*, *Mammut*, *Bretzia*, *Glyptotherium* y *Odoicoileus*. No obstante, la mayor parte de estos taxones ahora son conocidos en las faunas del Henfiliano temprano (Lindsay *et al.*, 1984; Bell *et al.*, 2004); los taxones *Glyptotherium* y *Odoicoileus* se registran por primera vez hasta el Blancano medio.

Lo mismo ocurre en la edad Senecanense o Blancano tardío de Lundelius *et al.*, (1987), la cual es definida por la llegada de los primeros inmigrantes neotropicales a Norteamérica: el perezoso terrestre, *Glossotherium*, el gliptodonte, *Glyptotherium* y los roedores *Nechoerus* y *Erethizon*. Sin embargo, la mayoría de estos géneros sudamericanos tienen su primer registro conocido en Norteamérica meridional desde el comienzo del Plioceno temprano. En total tres familias de inmigrantes neotropicales alcanzan la Faja Volcánica Transmexicana desde el Plioceno temprano: Mylodontidae (*Glossotherium*), Glyptotheridae (*Glyptotherium*, *Pampatherium*, *Plaina*), e Hydrochoeridae (*Nechoerus*) (Miller & Carranza-Castañeda, 2002; Carranza Castañeda *et al.*, 2003, Flynn *et al.*, 2005, Laurito & Valerio, 2012). Este hecho evidencia que el Gran Intercambio Biótico Americano se inició en Mesoamérica por lo menos un millón y medio de años antes de la fecha estimada por Marshall *et al.*, (1979), por lo tanto el Blancano tardío se consideraría diacrónico (“time-transgressive”) entre ambas regiones biogeográficas de Norteamérica.

La antepenúltima edad de los mamíferos es el Irvingtoniano, que comprende gran parte del Pleistoceno. Esta edad fue originalmente definida por Savage (1951), mediante la fauna de Gravel Pits sureste de Irvington, Alameda County, California. Savage consideró que el principal indicador del Irvingtoniano es la usencia del género *Bison* y la presencia de mamíferos menos avanzados que las formas del Rancholabreano y del Holoceno. Esta definición ambigua provocó que en poco tiempo varios autores propusieran definiciones alternativas basadas en la composición de la fauna de Irvington (Bell *et al.*, 2004). La mayoría de las decisiones coincidieron que la edad Irvingtoniano se define mejor por la llegada del género *Mammuthus* a Norteamérica por debajo de los 55° de latitud norte.

La edad de mamíferos Irvingtoniano es comúnmente dividida en dos o tres subedades convencionales. Schultz *et al.* (1977, 1978) propusieron dividir el Irvingtoniano

en Sappanense (más antiguo) y Sheridanianense (más joven), basados en ambos casos en las faunas de las Grandes Llanuras. Una tercera subedad intermedia entre el Sappanense y Sheridanianense, fue propuesta por Lundelius *et al.*, (1987), el Cudahyanense, incluyendo las faunas de microtininos de Cudahy, Ash Pit, Sunbright Ash Pit, Tobin y Wilson Valley (en Kansas) y la Vera, Gilliland, Woody Draw, Bull (Texas). Otra propuesta alternativa de dividir el Irvingtoniano fue establecida por Alroy (2000), que considera que la subedad Sappanense debe ser dividida en dos intervalos: Irvingtoniano temprano e Irvingtoniano medio, mientras que Cudahyanense, Sheridanianense y Rancholabreano son agrupados en una única subedad (Irvingtoniano tardío), al considerar que los recambios faunísticos entre ellos son poco significativos.

El Irvingtoniano temprano o Sappanense tiene hasta cierto punto algunas dificultades para definirse ya que es un intervalo que se caracteriza por una escasez de taxones que se limitan exclusivamente a él, la mayoría de su fauna se registra desde edades más tempranas (Bell *et al.*, 2004). Aunque el número de taxones que aparecen por primera vez en este intervalo es elevado, persiste a lo largo del Pleistoceno y muchos de ellos sólo tienen una distribución biogeográfica muy restringida (Lundelius *et al.*, 1987; Behrensmeyer *et al.*, 1992; Bell *et al.*, 2004). Tradicionalmente se propone que el Irvingtoniano temprano inició hace 1,8 millones de años en base a la llegada del género *Mammuthus* a Norteamérica por debajo de los 55° de latitud norte (Savage, 1951; Lundelius *et al.*, 1987). Sin embargo, los registros más tempranos de *Mammuthus* en Norteamérica son por lo menos entre 400 y 500 mil años más tardíos a esta fecha (Bell *et al.*, 2004).

Finalmente, el Rancholabreano es considerado como la última edad norteamericana de mamíferos terrestres, indicada por la llegada del género *Bison* (Lundelius *et al.*, 1987). Sin embargo, no se ha logrado reconocer ninguna subdivisión temporal dentro del Rancholabreano (Bell *et al.*, 2004), e incluso es complicado distinguir entre las faunas del Irvingtoniano tardío y del Rancholabreano (Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004; Morgan & White 2005). Martin (1995) consideró que el Rancholabreano debe tratarse como una prolongación del Irvingtoniano tardío. Ambas edades están dentro del mismo Cron Brunhes (C1n) (Lundelius *et al.*, 1987), y no hay casos conocidos de polaridad magnética invertida para suponer marcadores de límite Irvingtoniano/Rancholabreano (Bell *et al.*, 2004).

## **2. PALEOBIOGEOGRAFÍA DE LAS FAUNAS DE MAMÍFEROS DE NORTEAMÉRICA DURANTE EL NEÓGENO TARDÍO.**

A lo largo de estas edades o subdivisiones temporales la fauna no se ha distribuido uniformemente en la superficie de Norteamérica. Han existido regiones biogeográficas diferenciadas cuyos límites se repiten en diferentes taxones (Escalantes & Morrone 2004). Esto conlleva la formación de un patrón biogeográfico que permite el reconocimiento de componentes bióticos, definidos por Morrone (2005) “como conjuntos de taxones integrados espacio temporalmente debido a una historia común, que caracterizan áreas geográficas”. Dichos componentes bióticos constituyen parte de un sistema jerarquizado formado por otros componentes mayores, y a su vez incluyen otros menores, que pueden ser ordenados en reinos, regiones, subregiones, dominios y provincias (Smith 1960; Espinosa-Organista et al. 2001). Las provincias y componentes bióticos actuales son los que mayormente se conocen y han sido los más analizados, principalmente por diferentes enfoques metodológicos como los índices de similitud biogeográficas, análisis panbiogeográficos y análisis biogeográficos cladísticos (Espinosa-Organista & Llorente 1993). En Norteamérica meridional se han caracterizado tres componentes bióticos principales. El Componente Neártico se distribuye por Estados Unidos, exceptuando Florida (Escalantes et al. 2007) e incluye las áreas áridas subtropicales del norte de México, en las provincias de California, Baja California, Sonora, Altiplano Mexicano y Tamaulipas. Este se considera el elemento original de la fauna norteamericana, denominado Septentrional Antiguo por Savage (1982) y Paleoamericano de Halffter (1987). El Componente Transicional abarca especies distribuidas principalmente las zonas montañosas de México (Zona de Transición Mexicana), en las provincias de la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Eje Volcánico Transmexicano, provincia de Chiapas y Sierra Madre del Sur (Escalantes et al. 2004), siendo la provincia de la Sierra Madre Occidental la que posee la mayor influencia Neártica, mientras que la provincia de Chiapas pertenece a la región Neotropical (Escalantes et al. 2005). En este Componente Transicional coexisten los elementos Neártico, Paleoamericano, Mesoamericano, Mesoamericano de Montaña y Tropical (Morrone 2005). Finalmente, el Componente Neotropical incluye especies de las áreas tropicales húmedas y subhúmedas del sur de México, asignadas a las provincias de la

Costa Pacífica Mexicana, del Golfo de México, de Chiapas y de la Península de Yucatán (Morrone et al. 2002; Morrone 2005).

Sin embargo, los límites biogeográficos que definen estos componentes no se han mantenido fijos a lo largo del tiempo y diferentes trabajos han estudiado el provincialismo biogeográfico dentro de las cuatro últimas edades norteamericanas de mamíferos terrestres. Webb (1977) menciona que durante el Henfiliano tardío y Blancano temprano (Plioceno) las principales barreras empezaron surgir, separando las faunas, y el provincialismo comenzó a ser más evidente. En el Pacífico Noroeste de Estados Unidos, persistieron los bosques méxicos del Mioceno. En la Gran Cuenca predominaron las sabanas semiáridas, mientras que en los Grandes Llanos y en la costa del Golfo del México prosperaron las sabanas semitropicales (Weeb & Opdyke 1995). Hacia el Blancano tardío, las condiciones climáticas se fueron tornando más secas y frías, como consecuencia de la glaciación Nebraskense (Berggren 1972; Lundelius et al. 1987). En éste episodio oleadas de fauna inmigrante de Eurasia llegaron a Norteamérica vía Beringia (Weeb & Opdyke 1995; Woodburne & Swisher, 1995). Asimismo, de Sudamérica arribaron varias formas de edentados y roedores, asociados al establecimiento del Istmo de Panamá (Weeb 1976; Marshall et al. 1979). Las provincias bióticas del Pleistoceno fueron estudiadas por Fejfar & Repenning (1992), quienes propusieron cinco regiones bióticas en Norteamérica mediante la fauna de roedores arvicólidos: 1) Beringia, al extremo norte del continente; 2) Canadá; 3) el Este de Estados Unidos; 4) la zona Oeste; y 5) México. El grupo de trabajo FAUNMAP (Graham *et al.* 1996) describió las provincias bióticas del Wisconsinense tardío y del Holoceno de Norteamérica en tres niveles jerárquicos. El primero de éstos, es utilizado para ambas edades, divide a Estados Unidos en dos componentes (Este y Oeste) a lo largo del meridiano 100° W, marcando una importante separación a ambos lados de las Rocosas. En el segundo nivel, la fauna se divide principalmente a lo largo de un límite latitudinal en el Oeste de Estados Unidos, mientras que en la mitad Este la división se dio a largo de la frontera forestal de las praderas, conforme al gradiente de humedad de Este a Oeste. El tercer nivel, los grupos resultantes de los conglomerados son asignados para ambas edades, debido a que las distribuciones de la mayoría de las especies de mamíferos han cambiado poco desde finales del Holoceno. A pesar de haber cierta similitud biogeográfica de la fauna ente el Pleistoceno tardío al del Holoceno tardío, existen

interesantes diferencias. Por ejemplo discrepancias en la composición de especies indicando diferentes gradientes para estos dos periodos de tiempo, así como fluctuaciones climáticas.

### **3. PALEOECOLOGÍA DE LA ESTRUCTURA DE COMUNIDADES**

Diferentes métodos paleoecológicos se han aplicado en la fauna del Neógeno tardío norteamericano con el fin de documentar cuando y como influyeron los cambios climáticos en el ambiente a lo largo del tiempo. Estos objetivos han sido abordados tradicionalmente en la paleoecología desde dos aproximaciones que difieren tanto en la metodología como en los sujetos de estudio: paleoautoecología y paleosinecológica. La primera de ellos se basa en inferir las asociaciones ecológicas del pasado relacionadas con los estilos de vida y el hábitat preferido de cada una de las especies fósiles. Su enfoque es el más utilizado entre la escuela paleontológica norteamericana, basándose en análisis bioquímicos (Connin *et al.*, 1997; MacFadden, 1998, 2006; MacFadden *et al.*, 1999; Stömberg, 2002; Fox & Fisher, 2003; Koch *et al.*, 2004; Coltrain *et al.*, 2004; Feranec, 2007), taxonómicos (Lyman, 2008) y morfofuncionales (Martin & Barnosky, 1993; Lambert, 2006; Mandujano & Naranjo, 2010). Sin embargo, el inconveniente que tienen algunos de estos trabajos no sólo radica en los limitantes que los propios métodos autoecológicos, sino que gran parte de ellos están basados en regiones muy particulares de Norteamérica, alguno con escalas temporales de corto alcance, con resultados paleoambientales poco informativos o caracterizaciones ambiguas como fresco-cálido, húmedo-seco, templado-subtropical-tropical.

Por otra parte, los estudios paleosinecológicos analizan las propiedades significativas (riqueza de especie, categorías de alimentación, locomoción y distribución de la masa corporal) de todos los diferentes niveles de organización (población, comunidad y ecosistema). En general, la mayor parte de los trabajos paleosinecológicos basan su objetivo en una reconstrucción paleoambiental fundamentada en la estructura de la paleocomunidad y su extrapolación con la de comunidades actuales. Esta idea se justifica mediante la “convergencia en la estructura de las comunidades”, un principio según el cual las comunidades que han evolucionado en ambientes similares tienen estructuras semejantes (Crowder, 1980). Es decir, que la estructura de comunidades de mamíferos del pasado sigue mecanismos muy semejantes que las comunidades actuales. Entendiendo por



estructura de la comunidad al conjunto de nichos ecológicos ocupados por todas las especies que componen dicha comunidad (Andrews, 1996), aunque parte de las faunas fósiles se constituyen de especies extintas, de modo que no hay una información directa de su nicho ecológico (Andrews *et al.* 1979).

No es de extrañar que diversos autores se hayan encaminado en tratar de comprender las comunidades de mamíferos y su importancia desde el punto de vista cualitativo y cuantitativo representadas en el registro fósil continental (Andrews *et al.*, 1979; Andrews, 1996, 2006; Hernández-Fernández, 2001; Hernández-Fernández, 2003; Hernández-Fernández & Peláez-Campomanes, 2005; Fortelius *et al.*, 2002; Gómez-Cano-Hernández-Fernández, 2007; Perez-Crespo *et al.*, 2013). Los métodos empleados para comparar la estructura de comunidades actuales con las del pasado, pueden variar desde una simple comparación visual de gráficas, hasta estadística univariante y multivariante (Andrews, 1992, 1996). Una de las formas más comunes de interpretar paleoambientes, se basa en atribuir características ecológicas de las especies que aparecen de un yacimiento a tipos de habitat determinados. Estas características se infieren a su vez a partir de estudios ecomorfológicos o por extrapolación a partir de especies próximas actuales (Nieto & Rodríguez, 2003). Sin embargo, pese al amplio margen de posibilidades que en teoría tiene este enfoque, no se ha aplicado con profundidad en el registro fósil norteamericano como en otras partes del mundo, siendo inferior el número de publicaciones y métodos que se han empleado: cenogramas (Gingerich, 1989; Behrensmeyer *et al.*, 1992); diversidad morfológica (Shepherd, 1998); dinámica de la diversidad (Rose, 1981; Webb, 1977; Webb & Opdyke, 1995; Alroy 1996, 1998).

Hasta la fecha la mayor parte de los estudios paleosinecológicos del Cenozoico tardío de Norteamérica han estado divorciados del campo de la biogeografía histórica, en particular de las diferencias biogeográficas existentes entre las entidades Proto-Neártica (Neártica) y la Mesoamericana (Neotropical). Estos trabajos se han enfocado en describir las paleocomunidades de Norteamérica septentrional, dando particular énfasis a algunas provincias de Estados Unidos como las Grandes Llanuras, La Gran Cuenca, o Las Montañas Rocosas (Webb, 1977; Post & Behresmayer, 1992; Webb & Opdyke, 1995). Sin embargo, son escasos los estudios que se han orientado en la región biogeográfica

Mesoamericana, siendo las publicaciones de paleoecología de comunidades vegetales las más numerosas (Weber & Ceballos-Ferris, 1994; Velasco-De León, 1999; Aguilar & Velasco-De León, 2002; Castañeda & Ceballos, 2006); mientras que la cifra menos extensa, es la enfocada a la paleoecología de comunidades de mamíferos (Webb, 1977; Graham, 1986; Post & Behresmayer, 1992; Webb & Opdyke, 1995; Ceballos *et al.*, 2010). En ambos casos, algunas de estas obras se han basado únicamente en la presencia o ausencia de taxones indicadores de ciertos ambientes (Webb, 1977; Leyden, 1984; Webb & Opdyke, 1995), o en los requerimientos ecológicos de las especies de flora o fauna que aparecen en cada asociación fosilífera, sin que se le diera algún tratamiento numérico o estadístico (Martin & Harrell 1957; Leyden, 1984; Aguilar & Velasco-De León, 2002; Castañeda & Ceballos, 2006; Bernal & Roy, 2010). Otra de las principales limitaciones para generar registros paleoclimáticos es su datación. Ante la falta de un control cronológico, los registros son meramente especulativos (Bernal & Roy, 2010). Por ello, hace menos de dos décadas que comenzaron a analizar la paleoecología de Mesoamerica de manera independiente a Norteamérica septentrional (Badgely, & Fox, 2000; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2007; Caballero *et al.*, 2010).

Dentro de la gama de métodos paleosinecológicos que existen, los modelos de espectro de diversidad ecológica de Andrews *et al.* (1979) y la dinámica de los parámetros de diversidad taxonómica están entre los sistemas más efectivos para reconocer la estructura y funcionamiento de las comunidades, así como para inferir las tendencias paleoclimáticas donde se desarrollaron. La aplicación de ambos métodos a las comunidades del Neógeno tardío de Norteamérica, no sólo permitiría ver la organización y diferenciación entre las comunidades de mamíferos septentrionales (Proto-Neárticas) y tropicales (Mesoamericanas) en los últimos 10 millones de años; sino que posibilita ver las tendencias climáticas y su influencia en los intercambios faunísticos entre ambas regiones.

### ***I. ESPECTROS DE DIVERSIDAD ECOLÓGICA.***

Entre los métodos paleosinecológicos, más efectivos para describir la organización y diferenciación de las comunidades de mamíferos, están los denominados espectros de diversidad ecológica de Fleming (1973), introducido en la paleontología por Andrews *et al.*

(1979); Este método demuestra que la diversidad ecológica de las comunidades de mamíferos cambian significativamente en relación con el tipo de hábitat. Asume que las diferencias y semejanzas en la estructura ecológica de una comunidad depende más de las características del nicho ecológico, que de la composición faunística. De esta manera, analizando ciertas variables ecológicas, se pueden caracterizar una serie de hábitats actuales, lo que permite su comparación con paleocomunidades e inferir el medio en que éstas se desarrollaron. Las variables empleadas en este modelo son las adaptaciones ecológicas que definen el nicho de la especie: grupos taxonómicos, adaptaciones tróficas, masa corporal y locomoción.

El modelo de Andrews *et al.*, (1979) se ha empleado con éxito en las comunidades tropicales, donde ha dado buenos resultados, permitiendo distinguir entre comunidades de sabana, de bosque tropical, pluvisilva, desiertos, etc. (Andrews 1992; Reed, 1998). Sin embargo, la extrapolación directa de los resultados a comunidades holárticas requiere cierta precaución, pues los patrones observados en la estructura de comunidades actuales no son los mismos que se observan en comunidades tropicales (Nieto & Rodríguez, 2003). No es de extrañar que diversos autores propusieran modificaciones al modelo original, incorporando diversos análisis univariantes y multivariantes con la finalidad de describir a las comunidades de mamíferos holárticos, y a la vez inferir su paleoclima. Esto permitió que en las últimas décadas se elaboraran estudios detallados de la paleoecología de las comunidades del Neógeno tardío europeo (Artemiou, 1984; Pérez & Soria, 1989, 1990; Hernández Fernández *et al.*, 2003; 2006; Rodríguez *et al.*, 2004; Hernández Fernández & Peláez-Campomanes, 2005; Garcia Yelo *et al.*, 2014). Hasta la fecha el método de espectros diversidad ecológica no ha sido utilizado en las faunas fósiles de Norteamérica a pesar de las ventajas que el modelo ofrece. La aplicación de este modelo en las comunidades de mamíferos del Neógeno tardío norteamericano, podría brindar una excelente descripción de como las comunidades de mamíferos y su paleoambiente se han organizado entre las entidades biogeográficas Proto-Neárticas y Mesoamericanas en los últimos 10 millones de años.

## ***II. PATRONES DE DIVERSIDAD, DINÁMICA DE COMUNIDADES***

Simpson (1944) fue uno de los primeros trabajos en cuantificar las tendencias de diversidad usando datos paleoecológicos. En posteriores décadas, se hicieron mejoras en la metodología de los estudios sobre de la dinámica de la diversidad (MacArthur, 1969; Sepkoski, 1978; Walker & Valentine, 1984; Vrba, 1985; Maurer, 1989; Barry *et al.*, 1990; Alroy 1996; 1998; Prothero, 1999; Smith *et al.*, 2005). A pesar de estos incommensurables avances se siguen acarreado ciertas dificultades prácticas, que podrían en ciertos casos agravar la confianza en los resultados estadísticos. En primer lugar, los datos a menudo no logran mantener la coherencia en los usos taxonómicos y pueden basarse en identificaciones espurias (Alroy, 1998). En segundo lugar, es común que los trabajos de diversidad se basen en escalas de tiempo tradicionales. Algunas de estas escalas de tiempo podrían estar estructuradas en intervalos de tiempo poco precisos, ya sea con diferente dimensión o incluso diacrónicos (Webb & Opdyke, 1995; Alroy 1996; 1998). Por lo que se debe de tener precaución a la hora seleccionar la escala de tiempo. En tercer lugar, es cada vez más frecuente la separación entre los análisis de diversidad y la biogeografía histórica (Smith *et al.*, 2005). En gran parte de los estudios de patrones de diversidad continental o global, no se ha tomado en cuenta el control de la variación del tiempo en el ámbito geográfico de localidades fósiles. En general, los estudios de diversidad que han considerado los patrones a gran escala de la riqueza de especies se han centrado en tratar las variables ambientales (por ejemplo, la temperatura, la precipitación, la energía, la productividad), sin abordar los procesos que realmente aumentan o disminuyen la riqueza de especies en una región (como la especiación *in situ*, la extinción y la dispersión de las especies dentro y fuera de la región) (Godfray & Lawton, 2001; Smith *et al.*, 2005).

Durante el Cenozoico tardío de Norteamérica se registra una mezcla de taxones nativos y no nativos producto de numerosos cambios faunísticos (eventos de dispersión intercontinental con Eurasia y Sudamérica, extinciones y endemismos) que permitieron a través del tiempo la configuración e interacción de dos entidades biogeográficas distintas (Proto-Neártica y Mesoamericana) (Ferrusquia-Villafranca, 1984). Sin embargo, estos recambios no siempre se expresaron con la misma intensidad. En ocasiones estos fueron poco intensos con tasas exiguas de dispersión, endemismo y extinción; pero esporádicamente pudieron ser muy intensos, articulándose como breves episodios de

reorganización de las comunidades, caracterizados por la extinción generalizada, rápida especiación entre los sobrevivientes, y el establecimiento de los inmigrantes. Aunque en general los episodios de cambio de fauna se han reconocido y estudiado durante los últimos diez años, tras el establecimiento de métodos geocronométricos precisos (Webb Opdyke, 1995), aún existen varias propuestas sobre la génesis de estos sucesos. Algunos consideran que los patrones de rotación rápida están sujetos en términos de forzamiento climático (Webb, 1983; Martin, 1984; Vrba, 1985; Wing & Tiffney, 1987; Barry *et al.*, 1990; Figueirido *et al.*, 2012; Bidgley *et al.*, 2008). Por contraparte otros proponen que la evolución de los mamíferos no siempre responde rigurosamente a los cambios de hábitat y que los controles bióticos pueden ser más importantes que los controles intrínsecos medioambientales (Prothero & Heaton, 1996; Prothero, 1999; Kerr, 1996; Tomiya, 2013). Una tercera propuesta formula que incluso durante una rotación rápida de fauna se mantiene la correlación entre el número de primeras apariciones y últimas apariciones, lo que indica un proceso de equilibrio en el que la interacción de la fauna mantiene un equilibrio entre ganancias y pérdidas (Gingerich, 1984; Webb, 1989; Stucky, 1990; Martin & Meehan, 2005).

La combinación de caracteres de estas tres propuestas puede ser compatible para responder hipotéticamente los patrones de la cronofauna. Dado que el concepto original de Cronofauna de Olson (1952) se refiere a “un conjunto natural de poblaciones que interactúan y han mantenido su estructura básica durante un periodo significativo de tiempo, en una región limitada geográficamente”, entonces podríamos decir que transición entre una cronofauna y otra es el episodio de ajuste abrupto de comunidades o pulso faunístico de Vrba (1985), siendo el motor principal de cambio los grandes reajustes climáticos. Aunque podrá haber algunos eventos climáticos que no tengan un impacto significativo entre las comunidades, influyendo otros factores no abióticos (Kerr, 1996; Prothero, 1999). Las nuevas apariciones (por inmigración y/o especiación) que genera de este cambio faunístico incluirá taxones morfológicamente distintos que poco a poco asumirán el papel dominante y los ecomorfos que en un principio eran raros o ausentes pueden llegar a prevalecer. Esta constante se ajusta a la idea de estasis coordinada (estasis morfológica) de Brett & Baird (1995).

En términos ecológicos, la cronofaunas representan conjuntos coadaptados estables de especies, y sus historias detalladas (bajo diversas perturbaciones) arrojan luz sobre la teoría de cómo las comunidades están estructuradas (Olson, 1983; Webb, 1987). Sin embargo, no se debe confundir con el concepto de edades de mamíferos que es principalmente biocronológico, representando el intervalo de tiempo sobre el cual las comunidades de mamíferos mantienen cierta homogeneidad taxonómica (Webb, 1984).

Actualmente se reconocen de cinco a seis cronofaunas para el Cenozoico de Norteamérica: la cronofauna del Paleoceno (Janis *et al.*, 1998); cronofauna del Eoceno o de bosque subtropical (Rose, 1981; Krause & Maas, 1990; Janis *et al.*, 1998); cronofauna es la White River o Bosque semiabierto (Emry, 1981; Krishtalka *et al.*, 1987), cronofauna Sheep Creek o de sabanas arboladas (Webb, 1983; Tedford *et al.*, 1987); y por la cronofauna del Clarendoniano o de sabana de pastizales (Webb, 1983; Tedford *et al.*, 1987). Tradicionalmente se ha argumentado que durante el superciclo Fanerozoico “Icehouse” (Plioceno y el Pleistoceno), no se perciben con claridad los episodios de estabilidad y persistencia de las comunidades de mamíferos debido a las constantes fluctuaciones climáticas (Webb & Opdyke, 1995). Sin embargo, el control climático en la evolución de los mamíferos es mucho más complejo de lo que se suponía (Prothero, 1999). Al parecer las especies no siempre responden rigurosamente a los cambios de hábitat (Barnosky 1987, 1994; Barnosky *et al.*, 1996). Por lo tanto es necesario que se revise bajo un concepto más amplio de cronofauna el registro de mamíferos del Plioceno y Pleistoceno. En él se muestran episodios relativamente estables entre las comunidades mamíferos, interrumpidos por abruptos cambios faunísticos.

## ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio (fig. 2) circunscribe el sur de Estados Unidos (Arizona, California, Florida, Colorado, Kansas, Nebraska, Nevada, Nuevo México, Oklahoma, Texas y Utah) y México, abarcando un amplio gradiente latitudinal, que va desde los 43,1° N, hasta los 16°N en el Istmo de Tehuantepec. La selección de esta área se hizo con la finalidad de poder establecer una mayor representatividad de Norteamérica, en particular de las dos entidades biogeográficas que convergen en ella: la región Neártica (= Septentrional o Proto-Neártica) en latitudes septentrionales y, la región Neotropical (= Tropical o Mesoamericana) en las meridionales, junto con su componente transicional (Escalantes & Morrone, 2004; Escalantes *et al.* 2007).

En la región Neártica predomina el elemento original (Septentrional Antiguo o Paleoamericano), junto con otro de dispersión más reciente (Neártico) y un tercero Neotropical Antiguo (Morrone, 2005). El área transicional abarca principalmente las zonas montañosas de México (Zona de Transición Mexicana), en las provincias de la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Faja Volcánica Transmexicana, provincia de Chiapas y Sierra Madre del Sur (Escalantes & Morrone, 2004), siendo la provincia de la Sierra Madre Occidental la que posee la mayor influencia Neártica, mientras que la provincia de Chiapas pertenece a la región Neotropical (Escalantes *et al.* 2005). En este Componente Transicional coexisten los elementos Neártico, Paleoamericano, Mesoamericano, Mesoamericano de Montaña y Tropical (Morrone 2005). Finalmente, la región Neotropical incluye especies de las áreas tropicales húmedas y subhúmedas del sur de México, asignadas a las provincias de la Costa Pacífica Mexicana, del Golfo de México, de Chiapas y de la Península de Yucatán (Morrone *et al.* 2002; Morrone 2005). En éste predomina el elemento mesoamericano tropical, aunque también presenta los elementos neártico y antillano (Morrone, 2005).



Figura. 2, Mapa del área de estudio. La línea amarilla señala el área de muestreo de este trabajo, las iniciales indican los siguiente: (A) Arizona, (C) California, (Co) Colorado, (K) Kansas, (N) Nevada, (NM) Nuevo México, (Ok) Oklahoma, (Tx), Texas (Ut) Utah y Florida (Fl).

### ***RELIEVE DE LA ZONA DE ESTUDIO***

La orografía del subcontinente norteamericano actual es variada, lo que influye sobre los tipos de clima, hidrografía y la distribución de la flora y faunas. Al observar el mapa, se pueden ver que nuestra área de estudio abarca 4 unidades estructurales de relieve (fig. 3): La primera unidad representa las cadenas montañosas occidentales, que abarcan el oeste de Estados Unidos (Rocosas, Costeras, Sierra Nevada, cordillera de las Cascadas) y el norte de México (incluyen las cordilleras de las Sierras Madres occidental y oriental) hasta limitar con la Faja Neovolcánica Transmexicana.

La segunda unidad es llamada Llanuras centrales o Las Grandes Llanuras norteamericanas. Al oeste, justo a continuación de las Rocosas, aparecen mesetas y un relieve de cuesta muy característico. Desde aquí el conjunto desciende en una suave pendiente hasta el Misisipi, en donde se forma una amplia llanura fluvial que se extiende por gran parte de la costa del Golfo de México, en la que se enlaza cuencas de diversos ríos.



La tercera unidad es la altiplanicie Mexicana o el Altiplano. A pesar de su nombre de planicie no es una llanura, sino que se resuelve en una serie de elevaciones transversales que tienen una dirección general de este a oeste. Esta unidad se encuentra enmarcada por elevadas alineaciones de sistemas montañosos, como la Sierra Madre Occidental al Oeste, la Sierra Madre Occidental al Este, y el Sistema Volcánico Transversal al sur.

La cuarta unidad es el eje o faja Neovolcánica Transmexicana, es un sistema montañoso no del todo continuo que atraviesa el país cerca del paralelo 19°. Incluye las cumbres más elevadas de México: Pico de Orizaba, Popocatepetl, Ixtaccihuatl, La Malinche, Nevado de Toluca (Rzedowski, J., 2006). Tal sistema montañoso forma prácticamente el límite meridional de la placa tectónica norteamericana, y tiene inmediatamente al sur la zona de subducción, que constituye la falla del río Balsas, que atraviesa el país de este a oeste.



Figura 3. Mapa de las unidades estructurales de relieve de Estados Unidos y México. Basado en el mapa de Planet Observer (2014).

Por razones tafonómicas y/o de muestreo, los fósiles de grandes y pequeños mamíferos no se registran a menudo juntos en un mismo sitio. Por ello, dado que los grandes mamíferos terrestres son los más abundantes y mejor conocidos en el registro norteamericano, este trabajo se centró exclusivamente en las especies de macromamíferos del Neógeno tardío. La ventaja que ofrece el estudio de grandes mamíferos en este intervalo, se basan en que contiene uno de los registros fósiles más completos y ricos que cualquier otro grupo de vertebrados, además muchos de los géneros y especies que aparecen en diferentes intervalos siguen viviendo en la actualidad.

## **HIPÓTESIS Y OBJETIVOS**

A partir del Neógeno tardío, las entidades biogeográficas Proto-Neártica y Mesoamericana comenzaron a diferenciarse con mayor claridad a causa de grandes cambios climáticos, tectónicos y migratorios (Webb, 1977; Webb & Opdyke, 1995). El grado de diferencia entre ambas regiones se incrementó con la distancia latitudinal, y desde luego, con las condiciones ambientales locales (Ferrusquia-Villafranca, 1984). Dicho condicionamiento latitudinal puede provocar que las similitudes faunísticas existentes entre ambas entidades biogeográficas pudieron variar en entre un periodo y otro de tiempo, teniendo en algunos momentos una semejanza relativamente grande (mayor número de especies en común), y en otros hasta cierto punto débiles (bajo número de especies en común) hasta tomar la configuración actual. Por lo que si queremos correlacionar ambas entidades biogeográficas en las cuatro últimas edades de los mamíferos las debilidades pueden aparecer en los análisis biocronológicos y paleoecológicos como sesgo o ruido estadístico. El problema no sólo radica en el posible sesgo o ruido que se origina por el debilitamiento de las similitudes faunísticas, sino cuando se seleccionan como criterios biocronológicos o eventos paleoambientales de índole local o regional, que al quererlo extender a otras latitudes aparecerá en el registro fósil en forma diacrónica. No es de extrañar que en las últimas décadas este contexto biogeográfico haya tendido a divergir de los análisis biocronológicos y paleoecológicos de Norteamérica (Alroy, 1994; 1996; 2000).

Esta tesis doctoral, se estructura en tres capítulos distintos con objetivos complementarios:

Capítulo I. Biocronología y Paleobiogeografía de la fauna de macromamíferos del Neógeno tardío de Norteamérica. Este capítulo afronta los problemas Biocronológicos tradicionales (reconocimiento y ordenación de conjuntos faunísticos) y aspectos paleobiogeográficos (regionalización biogeográfica y sus elementos bióticos).

Sus principales objetivos son:

1. Establecer una escala biocronológica de las faunas de mamíferos del Neógeno tardío compatible entre las faunas de las regiones biogeográficas Proto-Neártica (= Neárticas) y Mesoamericana (= Neotropical), mediante:
  - El establecimiento de una ordenación temporal de los eventos y localidades permitiendo fijar una fecha numérica en cada una de ellas.
  - La definición de las unidades biocronológicas y las diacronías existentes entre las regiones biogeográficas Proto-Neártica (= Neárticas) y Mesoamericana (= Neotropical).
2. Reconocer la variación latitudinal del límite o zona de transición entre las dos regiones biogeográficas Proto-Neártica y Mesoamericana en los últimos 9 millones de años (finales del Mioceno al Holoceno).
3. Establecer una regionalización biogeográfica en cada unidad biocronológica que permita dar una clasificación jerarquizada y nominal.

Capítulo II. Paleoecología de la estructura paleoecológica de comunidades de macromamíferos del Neógeno tardío de Norteamérica. En este capítulo se pretende reconstruir el paleoambiente que imperó en las regiones biogeográficas Proto-Neártica (= Neárticas) y Mesoamericana (= Neotropical) durante el Neógeno tardío mediante la comparación de la estructuras de comunidades fósiles con las comunidades actuales.

Los principales objetivos son:

1. Reconocer las condiciones paleoambientales que se dieron en cada unidad biocronológica de los últimos 9 millones de años, a través de la inferencia (1) del

bioma y (2) las condiciones paleoclimáticas que imperaron en cada una de las localidades fosilíferas analizadas.

2. Ver si las variaciones en estas condiciones ambientales se expresaron por igual en ambas regiones biogeográficas de Norteamérica en cada unidad biocronológica analizada o si se manifestaron diacrónicamente entre ellas.

Capítulo III. Análisis de los patrones de diversidad y las Cronofaunas. En este último capítulo se revisa la dinámica de la estructura de comunidades de macromamíferos, así como los patrones de las cronofaunas.

Sus principales objetivos son:

1. Determinar las tendencias de diversidad tanto taxonómica y morfológica de grandes mamíferos de Norteamérica a lo largo del Neógeno tardío.
2. Reconocer si se dan un patrón que asemeja a la idea de “estasis coordinado” o “estasis morfológico” y que pueda ajustarse al concepto de Cronofauna de Olson (1952).
3. Reconocer los fenómenos abióticos o bióticos que afectaron los cambios de diversidad en cada intervalo temporal estudiado, sobre todo en los episodios de cambios faunísticos.

# CAPÍTULO 1



# CAPÍTULO I

## BIOCRONOLOGÍA Y PALEOBIOGEOGRAFÍA DE MAMÍFEROS DEL NEÓGENO TARDÍO DE NORTEAMÉRICA MERIDIONAL

*“La historia de la evolución es que la vida escapa a todas las barreras. La vida evade los encierros. La vida se expande a nuevos territorios. De manera dolorosa, quizás hasta peligrosa, pero la vida encuentra el modo. No pretendo filosofar, pero así son las cosas”.*

-Michael Crichton-

## **BIOCRONOLOGÍA Y PALEOBIOGEOGRÁFICA DE MAMÍFEROS DEL NEÓGENO TARDÍO DE NORTEAMERICA MERIDIONAL.**

### **INTRODUCCIÓN**

La diversificación de los mamíferos en Norteamérica tanto en el sentido ecológico, como taxonómico se incrementó bruscamente a principios del Neógeno tardío (Webb & Opdyke, 1995; Bell *et al.*, 2004). A tal efecto, las asociaciones faunísticas del Cenozoico tardío proporcionan antecedentes esenciales a la hora de entender este auge de diversidad. Los procesos de radiación evolutiva, inmigración y extinción que explican este fenómeno sólo se pueden entender a través del sistema de Edades de Mamíferos Terrestres de Norteamérica (NALMA's) (Post & Beheresmeyer, 1992). En particular las cuatro últimas edades de los mamíferos nos permite evidenciar las sucesiones de fauna como respuesta a las oscilaciones climáticas, eventos tectónicos o derivados de las propias interacciones biológicas (Graham et al. 1996; Barnosky, 2005).

En este capítulo se pretende examinar las similitudes faunísticas entre el sur de Estados Unidos y México durante los últimos 9 millones de años (finales del Mioceno al Holoceno), con el fin de establecer una nueva escala biocronológica del Neógeno tardío compatible entre las faunas de las regiones Proto-Neártica (= Neárticas) y Mesoamericana (= Neotropical). Mediante métodos multivariantes (similitudes y parsimonia biocronológica) se propone delimitar y calibrar con mayor precisión las cuatro últimas edades y subdivisiones del sistema NALMA's, en base a un indicador biocronológico que reduzca en la medida de lo posible los sesgos y errores de calibración introducidos por las diferencias zoogeográficas y ecológicas entre ambas regiones.

## **METODOLOGÍA**

### **Datos faunísticos**

Se compiló una base de datos de 164 localidades de mamíferos del Henfiliano, Blancano, Irvingtoniano, Rancholabreano, y se comparó con 29 localidades de mamíferos actuales (Hall, 1981), lo que equivale un total de 303 unidades taxonómicas (apéndice 4). Este listado de fauna, engloba tan sólo los sitios con mejor representación de Norteamérica septentrional (Estados Unidos) y tropical (México) de los últimos 9 millones de años. Incluso algunas de estas localidades fosilíferas fueron propuestas por el Comité de Wood (1941), para definir y bautizar varias de sus edades de los mamíferos NALMA's. Además algunas de estas localidades han sido datadas por métodos radiométricos y de paleomagnetismo en diferentes trabajos. Los datos de las asociaciones paleobiológicas han sido seleccionados de una extensa y diversa revisión de fuentes bibliográficas que albergan alrededor de 400 publicaciones, así como bases de datos de colecciones de instituciones y museos de varios países.

Los análisis biocronológicos fueron realizados a nivel de especie. Para ello se ignoraron los taxones indeterminados (indet.), así como las determinaciones de identidad incierta (?), taxones “afinis” (aff.) y “confer” (cf.) que fueron asignados a la especie nominada (Alroy, 1992; Azanza *et al.*, 1997; Hernández-Fernández *et al.*, 2004; Domingo *et al.*, 2007; Gómez-Cano *et al.*, 2011). No obstante, en numerosos listados un cierto número de géneros no pudieron identificarse a nivel de especie. Por ello, para no perder la información biocronológica que estos taxones pudieran aportar, en el caso de los géneros monoespecíficos de Norteamérica durante el periodo estudiado se combinaron los registros de género y especie (Alroy, 1992). Del mismo modo, los registros de un género cuya especie aparece en todos los listados como indeterminada también fueron incluidos en el análisis como una única unidad taxonómica de estudio adicional.

La falta de datos numéricos sobre la riqueza taxonómica, se consideró representativas las localidades que registraran por lo menos seis taxones de macromamíferos de los cuales tres deberían ser de los órdenes Carnívora, Perissodactyla y Artiodactyla. En total se compiló un listado faunístico de 303 unidades taxonómica provenientes de 164 localidades fósiles y 29 localidades actuales (Hall, 1981) (ver anexos en cuadro 31). Este listado de fauna, englobó tan sólo los sitios con mejor representación de



Norteamérica septentrional (Estados Unidos) y tropical (México) de los últimos 9 millones de años. Incluso algunas de estas localidades fosilíferas fueron propuestas por el Comité de Wood (1941), para definir y bautizar varias de sus edades de los mamíferos NALMA's. Además algunas de estas localidades han sido datadas por métodos radiométricos y de paleomagnetismo en diferentes trabajos.

### **Reconocimiento de la sucesión de conjuntos faunísticos homogéneos:**

Como primer paso, se buscó el reconocimiento de una sucesión de conjuntos faunísticos homogéneos, sin solapamientos. Las unidades biocronológicas fueron establecidas mediante la agrupación y ordenación de las asociaciones de mamíferos del Neógeno tardío en base a dos tipos de métodos multivariantes: (1) los basados en las similitudes y (2) los métodos de parsimonia biocronológica.

#### ***1) Métodos basados en las similitudes***

Este conjunto de métodos permiten reconocer asociaciones o grupos de faunas locales, basados en la mayor o menor similitud entre ellas en función de la presencia/ausencia compartida de los taxones. Se le considera una herramienta ideal para el reconocimiento de unidades biocronológicas, ya que permite establecer conjuntos fáusticos (agrupamiento de las faunas locales); ayuda a seleccionar los eventos de aparición que definen los límites; y permite establecer correlaciones (Azanza *et al.* 1997).

Los listados taxonómicos fueron analizados mediante el programa estadístico SPSS (*Statistical Package for the Social Sciences*). El método empleado en este análisis fue el de conglomerados jerárquicos (cluster). Los conglomerados se empiezan a formar al agrupar los listados que se asemejan más y así sucesivamente se van haciendo grupos cada vez más grandes y el número de clústeres va disminuyendo hasta que se abarca a todas las observaciones en un sólo conglomerado.

El método de agrupación utilizado fue el UPGMA (Unweighted Pair-Group Method, Arithmetic). Con éste método, el nivel al que se sumará un miembro existente del grupo, se basa en el promedio de todas las similitudes existentes entre los miembros calculados a partir de la matriz original de coeficientes. Así cada fauna mantiene el mismo peso en todos los niveles de agrupamiento de manera que la distorsión con relación a la

matriz de similitud es menor (Shi, 1993). Como índice de similitud se escogió el coeficiente de Jaccard, ya que tiene únicamente valores positivos entre 0 y 1, es métrico, simétrico, poco afectado por las diferencias en el tamaño de la muestra, y sobre todo que no considera las ausencias compartidas (Shi 1993), las cuales pueden implicar una semejanza más alta entre las faunas, pero pueden estar causadas por sesgos tafonómicos, ecológicos o geográficos (Azanza *et al.*, 1997; Peláez-Campomanes *et al.* 2003).

El índice de Jaccard se expresa de la siguiente manera:

$$S_j = \frac{N \cdot B \cdot C}{N \cdot T.C + N \cdot T.N.C}$$

Dónde:

S<sub>j</sub>: Coeficiente de similitud de Jaccard entre dos tratamientos a comparar.

Nº T.C: Número de taxones comunes entre los listados a comparar.

Nº T.N.C: Número de taxones no comunes entre los listados a comparar.

## **2. Métodos basados en la parsimonia**

Esta metodología multivariante utiliza como datos básicos las diferentes relaciones temporales existentes entre los taxones. Estos datos son compilados por medio de la búsqueda de asociaciones de taxones en listados faunísticos de yacimientos, o por asociación virtual por superposición de rangos estratigráficos (Azanza *et al.*, 1997). Que en este caso fueron los mismos listados taxonómicos del Neógeno tardío del análisis de semejanza.

El método seleccionado aquí fue el de *Ordenación de Eventos de Aparición* (OEA, “Appearance Ordination Event” de Alroy 1994), mediante el programa informático CONJUNCTION OS 10.4.6. Este método al igual que su predecesor (Disjunction Distribution Ordinations, DDO) se basa en la información cronológica que se infiere de la constatación de que la aparición de un taxón precede de la extinción de otro. Es decir, la disyunción temporal puede ser inferida siempre que dos taxones no se encuentran nunca en la misma lista aunque este hecho también podría ser debido a que son raros, difíciles de recolectar o sólo cohabitaban en áreas aún poco muestreadas (Azanza *et al.*, 1997). Esta

incertidumbre en las conjunciones sólo se soluciona cuando se aumenta el número de listados taxonómicos. Pues cualquier estudio que incluya suficientes muestras demostrará finalmente todas las conjunciones y, por tanto, todas las disyunciones. Esto es debido a que nuevas listas pueden sólo demostrar conjunciones adicionales, y existe un número finito de conjunciones que demostrar (Hernández Fernández *et al.*, 2004). Sin embargo, la ventaja que ofrece el método OEA es que incorpora el conocimiento de la ordenación temporal de algunas localidades deducidos de sus relaciones estratigráficas, lo que puede llegar a reducir e incluso eliminar el componente ecológico o biogeográfico y/o incluso el sesgo tafonómico (Alroy, 1994; Azanza *et al.*, 1997; Domingo *et al.*, 2007; Gómez-Cano *et al.*, 2011).

Los pasos que prosiguen dentro del método de Ordenación de Eventos de Aparición son muy extensos y se encuentran desarrollados en las publicaciones de Alroy (1992; 1994) y Alroy & Kosnik (1996).

Una vez que las localidades fosilíferas fueron ordenadas se utilizaron 31 dataciones geocronológicas disponibles para calibrar temporalmente la escala relativa de distribución de las mismas (apéndice 1). Siguiendo a Hernández-Fernández *et al.*, (2004) se hizo con una regresión lineal entre el máximo y el mínimo de edades numéricas obtenido de las dataciones geocronológicas y la media de la zona temporal concurrente de la especie de cada sitio fósil.

### **Definición de los límites temporales**

Aunque los métodos de similitud permitieron reconocer las unidades temporales en diferentes niveles jerárquicos y los métodos de parsimonia proporcionaron un orden temporal de las localidades, las unidades biocronológicas (edades y subedades) fueron definidas mediante un criterio biocronológico que permitiera reducir la diacronía que se da al correlacionar las faunas de las regiones biogeográficas Proto-Neártica (=Neártica) y Mesoamericana (= Neotropical septentrional). Se trata del “género compartido”, ya que los géneros son indicadores de tiempo más adecuados que las propias especies al ser menos diacrónicos (Alroy, 1998). Los “géneros compartidos” ya sea inmigrantes (euroasiáticos o Sudamericanos) o nativos (norteamericano) han de ocupar ambas regiones biogeográficas en la unidad tiempo en que tienen su primer registro (FA). Este criterio a diferencia del

“dato de primera aparición” (FAD), no está a expensas únicamente del “dato” más antiguo del taxón, sino que por el contrario se enriquece con los descubrimientos de nuevos fósiles. Otra ventaja que ofrece este criterio es que se extiende a todo el subcontinente como una zona estándar, evitando la introducción significativa de los sesgos zoogeográficos y ecológicos en las unidades de tiempo, ya que se impiden los FAD de taxones que tienen un registro muy empobrecido y/o sólo se distribuyeron en regiones muy restringidas. Esto permite el reconocimiento de una temporalidad sin importar la posición latitudinal de las localidades fosilíferas correlacionadas. El criterio de “géneros compartidos” no contradice las propuestas basadas en los códigos internacionales de estratigrafía (ejemplo, Hedberg, 1976), basados en los datos de primeras apariciones o registros de especies individuales (FA First Appearance).

Los “géneros compartidos” fueron inferidos de los listados taxonómicos de cada unidad biocronológica reconocida y ordenada por los análisis multivariantes. Pero, para evitar que hubiera un error temporal en el registro de las especies seleccionadas, se hizo una profunda revisión bibliográfica y se descartaron aquellas que tuvieran registros temporales dudosos en otras localidades no analizadas.

### ***Aspectos Paleobiogeográficos.***

Puesto que la similitud biogeográfica se mide a través de los componentes bióticos. La regionalización biogeográfica se basa en el mismo análisis similitud utilizado en la biocronología. Las categorías biogeográficas fueron inferidas mediante el criterio de optimización en el dendograma (Szumik *et al.*, 2002; Escalantes, 2009). La distancia entre los conjuntos de fauna (clústeres), fue fundamental para el reconocimiento de los niveles jerárquicos espaciales. El nivel más alto, representa las regiones o entidades biogeográficas. Tales áreas fueron separadas en un mapa por una línea estática dibujada sobre la superficie a la que llamamos zona de transición. Estas áreas de transición se comportan como una gradación de ambientes y aspectos geográficos, donde entran en contacto biotas con historias diferentes. La categoría de segundo nivel es el dominio, que agrupa a varias provincias con características en común, desafortunadamente no siempre se percibe en el análisis con claridad por falta de muestras. La tercera categoría o nivel más bajo se refiere a

la provincia biogeográfica, considerada como la unidad o nivel básico de la jerarquía biogeográfica (Espinosa-Organista *et al.*, 1999; Escalantes, 2009).

La propuesta de un sistema jerárquico de regionalización no sólo involucra el reconocimiento de unidades biogeográficas homólogas, sino también la asignación de un nombre a cada una. La denominación de los diferentes niveles jerárquicos a menudo ha causado confusión, ya que un mismo nombre puede corresponder a diferentes niveles y conceptos, y a una misma entidad se le puede nombrar de diferentes formas (Espinosa-Organista *et al.*, 2001; Escalantes, 2009). Por lo que, la nominalización de las regiones biogeográficas pre-cuaternarias, se basaron en las entidades biogeográficas de Ferrusquia-Villafranca (1984). Mientras que las cuaternarias fueron nombradas de acuerdo a las regiones biogeográficas de Wallace (2011). Algunos nombres de las provincias biogeográficas se nombraron de acuerdo las obras de Smith (1941), Dice (1943), Martin & Neuner (1978) y Martin (2010).

En cada una de las categorías biogeográficas analizadas se realizó una breve caracterización de los elementos bióticos que la integran. Hemos categorizado estos elementos bióticos en dos grupos según su origen geográfico y temporal. El primero agrupa los elementos según su origen geográfico latitudinal en Septentrionales y Mesoamericanos (tropicales). Los elementos Septentrionales incluyeron aquellos taxones de origen eurasiático y nativos norteamericanos que han restringido su área de distribución a latitudes septentrionales de Norteamérica. Mientras que los Mesoamericanos, agrupan taxones inmigrantes de origen sudamericano y nativos norteamericanos que se han confinado a latitudes tropicales del subcontinente. La segunda agrupación, se divide en dos variantes según su aparición temporal en Norteamérica: los de origen “temprano” incluyen aquellas formas que aparecen antes del intervalo temporal estudiado, mientras que los de origen “tardío” conjunta a los taxones que se registran por primera vez durante el Neógeno tardío.

## RESULTADOS Y DISCUSIONES

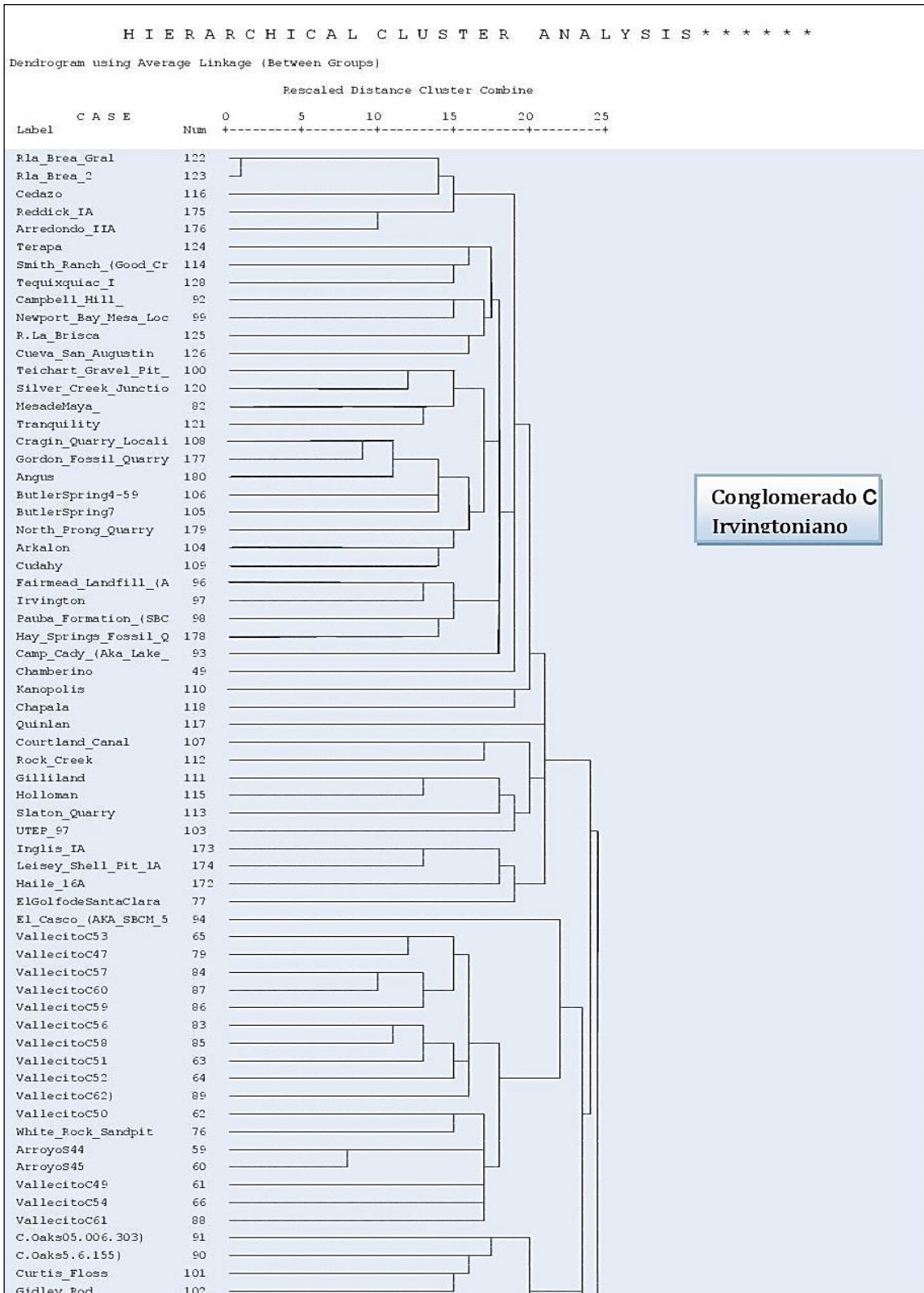
---

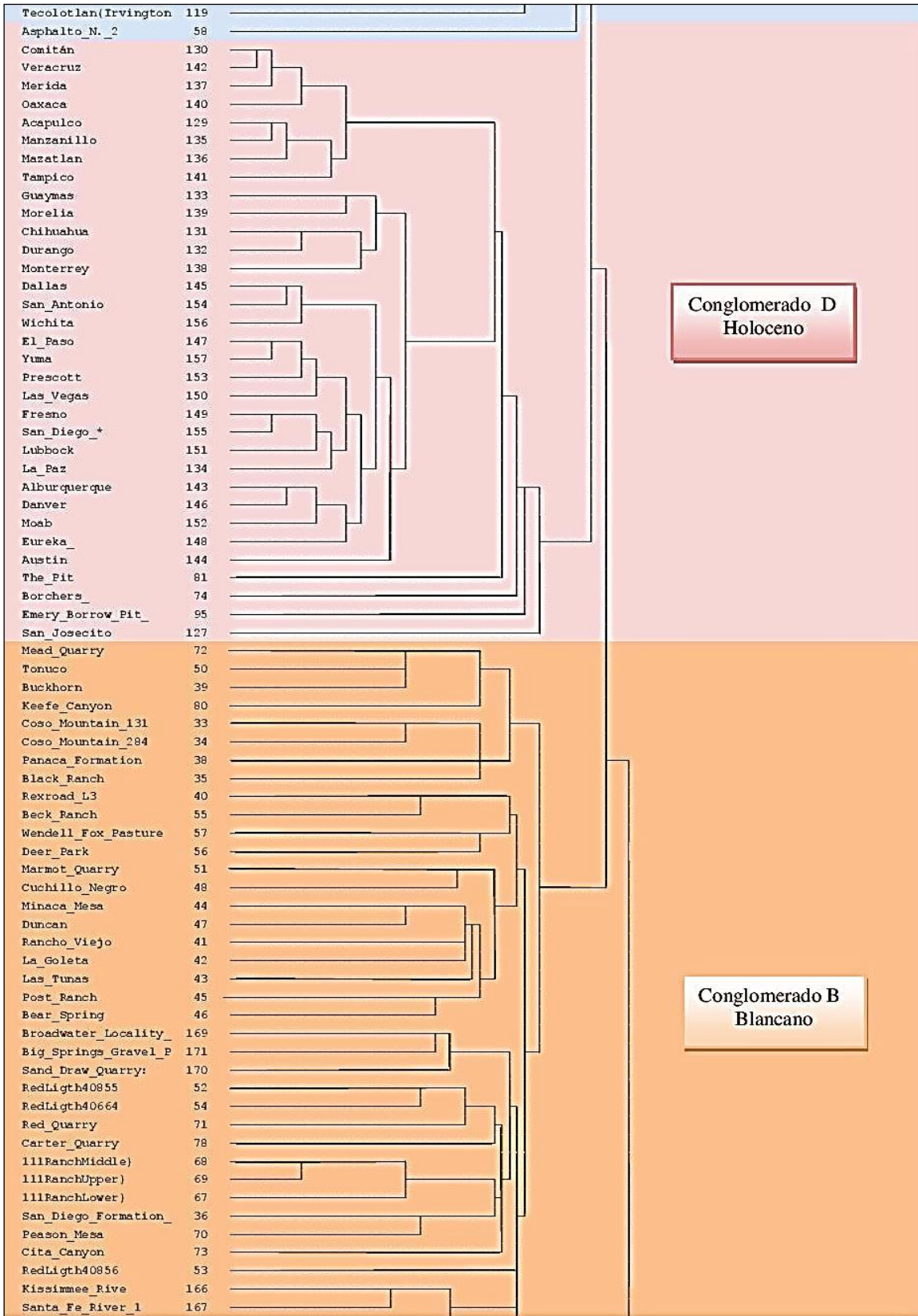
El análisis de conglomerado jerárquico proporcionó una excelente herramienta como primer paso para el reconocimiento de las unidades biocronológicas y biogeográficas de acuerdo a sus semejanzas (fig. 4). Los rasgos característicos y semejanzas de las faunas permitieron que estas unidades se dividieran en seis niveles jerárquicos informales: los tres primeros niveles representan a unidades temporales (“superedades”, “edades” y “subedades”); mientras que los tres últimos constituyen categorías biogeográficas (“regiones biogeográficas”, “dominios biogeográficos” y “provincias biogeográficas”).

El dendograma (fig. 4) se estructura en 2 conglomerados de primer nivel jerárquico. Este primer nivel no es muy claro, parece estar asociado a las sucesiones de fauna de los superciclos climáticos fanerozoicos de Fischer (1983), y no a los episodios de cronofauna conocida. El segundo nivel jerárquico o “edades” corresponde básicamente las edades del sistema NALMA’s de diferentes autores (Wood *et al.*, 1941; Lundelius *et al.*, 1987; Tedford *et al.*, 1987, 2004; Woodburne & Swisher, 1995; Bell *et al.*, 2004). El tercer nivel se refiere a las subedades informales. Su nombramiento va de acuerdo a su aparición temporal en: temprano, medio y tardío. Cada subedad, integra varias categorías jerárquicas inferiores que representan niveles biogeográficos, pero no temporales.

Cada conglomerado de primer nivel refleja un episodio ecológicamente ajustado de fauna con específicos límites geográficos y rango cronológico. La fractura entre ambos representa un desequilibrio o reajuste en la composición taxonómica, pero no necesariamente en la estructura de comunidades. Incluso no coincide con ninguna cronofauna conocida para el sistema NALMA’s. Al parecer, se asocia más a los superciclos climáticos de Fisher (1983), por lo que no podríamos considerarlos equivalentes a las “superedades” de Alberdi (1997). El primer periodo (“superedad I”) agrupa sólo al conglomerado “A”, que incluye exclusivamente a las unidades biocronológicas de la edad Henfiliano (subedades Henfiliano temprano “conglomerado A.1”; Henfiliano medio “A.2”; y Henfiliano tardío “A.3”). Este rango temporal probablemente represente la fase tardía del superciclo fanerozoico “Invernadero” (Greenhouse) de Fisher (1983). De igual manera, el segundo periodo o “superedad II” agrupa los conglomerados B+C+D, que conforman a las edades Blancano, Irvingtoniano y Holoceno, respectivamente. Este lapso temporal no se correlaciona con ninguna Cronofauna hasta ahora conocida. Al parecer este lapso temporal

está igualmente relacionado con el superciclo climático fanerozoico, etapa de enfriamiento o “Icehouse” de Fisher (1983).







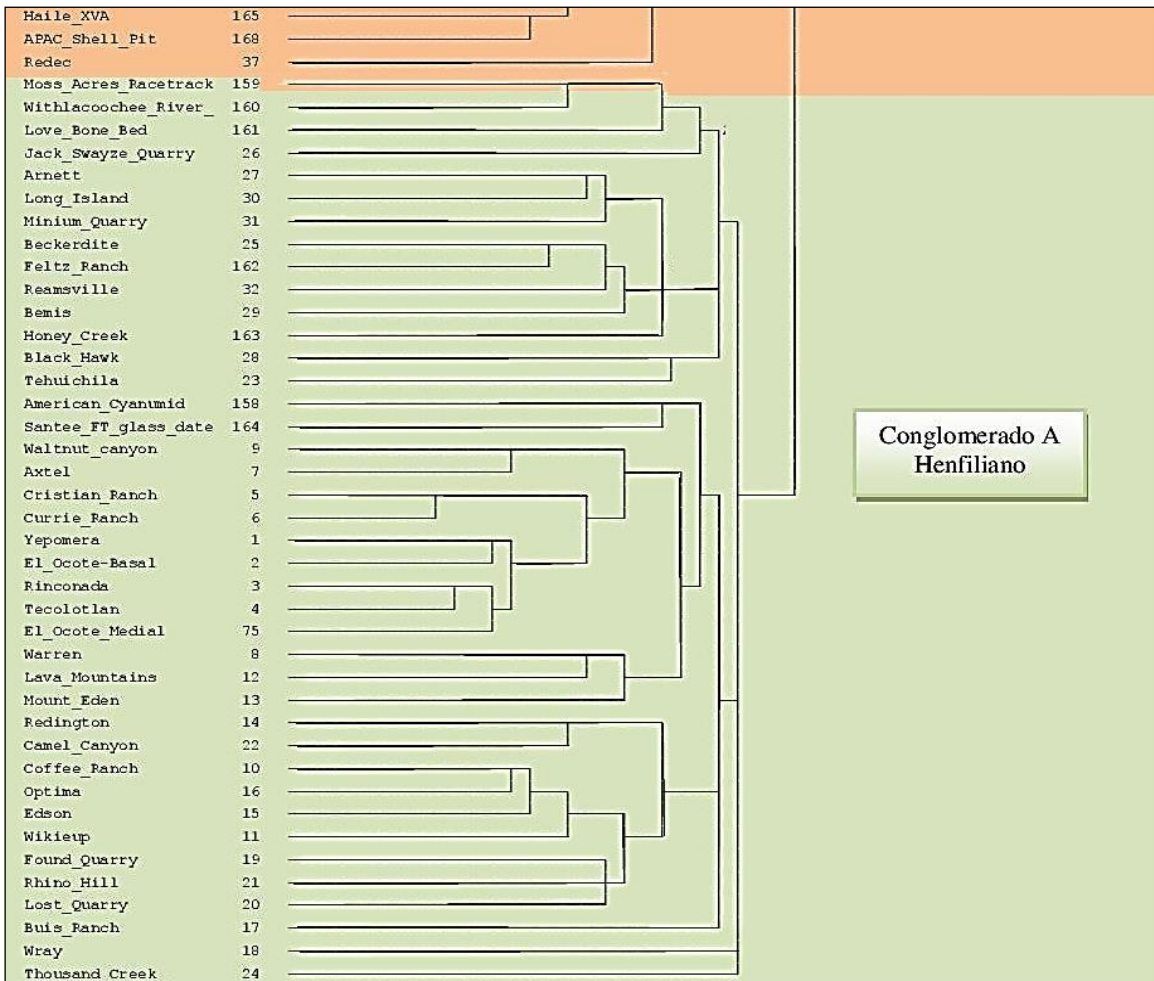


Figura 4. Dendrograma de semejanza obtenido para las localidades estudiadas del Neógeno tardío de Norteamérica meridional. Las letras de cada conglomerado se refieren a la secuencia de periodos temporales explicada en el texto.

La calibración temporal de las dataciones numéricas de la secuencia de yacimientos analizados se realizó por medio de una regresión lineal (fig. 5) de la fecha numérica obtenida en cada localidad contra su respectivo valor medio. Este valor es el punto medio de la zona concurrente de la zona de rango de cada lista, es decir (el promedio entre el más joven FAE + LAE más antiguo). Esta regresión tiene un coeficiente significativo de  $R^2$  de 0,873,  $p= 0.0001$ .

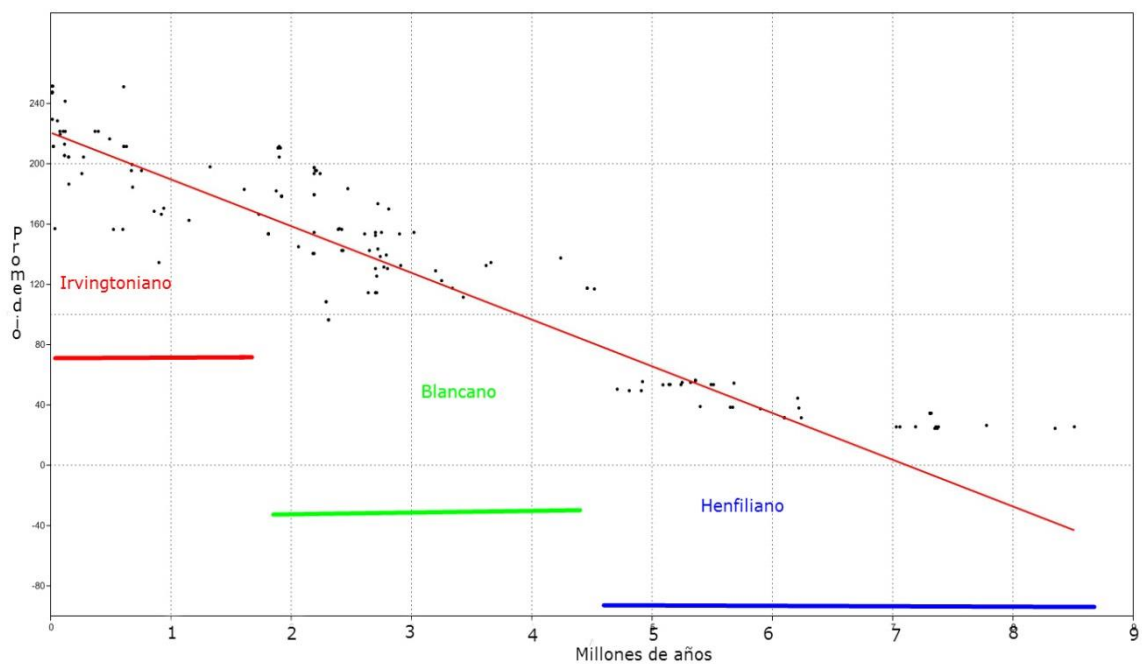
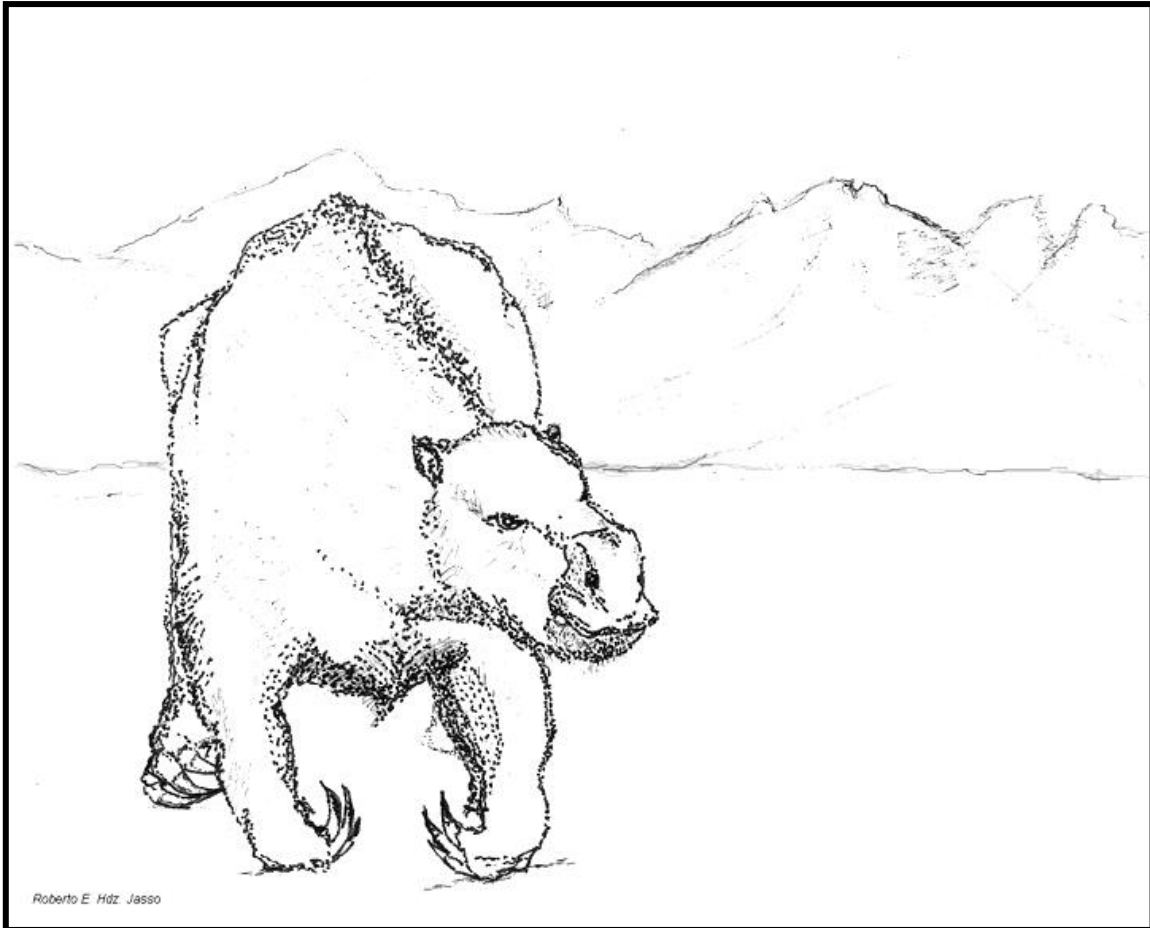


Figura 5. Regresión lineal de las localidades analizadas del Neógeno tardío, entre la fecha nuerica del yacimiento contra su respectivo valor medio.

*EDAD DE LOS MAMÍFEROS HENFILIANO*



Representación de *Thinobadistes*, es uno de los primeros géneros en llegar a Norteamérica.

## CONGLOMERADO A

### *Equivalencia biocronológica:* Henfiliano

Las faunas del conglomerado “A” representan el Henfiliano del sistema NALMA’s. Esta edad abarcó parte del Mioceno tardío y Plioceno temprano, con una duración cercana a los 5 millones de años. Los cuales son marcados por una continua pérdida de fauna autóctona y una creciente inmigración de Eurasia y Sudamérica (Tedford, *et al.* 2004).

Tradicionalmente esta edad se divide en 4 intervalos biocronológicos o subedades: Henfiliano temprano-inicial (Hf1) Henfiliano temprano-final (Hf2), Henfiliano tardío-inicial (Hf3) y Henfiliano tardío-final (Hf4) (Tedford *et al.*, 1987; Woodburne & Swisher, 1995; Tedford *et al.*, 2004). Sin embargo, en nuestro análisis de semejanza, se reconocen tres divisiones temporales. Se propone tratar el Henfiliano temprano-final como una extensión del Henfiliano temprano-inicial, y sólo nombrarlo únicamente como Henfiliano temprano. Mientras que las subedades Henfiliano tardío-inicial y H. tardío-final si se reconocen en nuestro análisis, pero los nombres compuestos “tardío-inicial” y “tardío-final” de Tedford *et al.*, (1987; 2004) resultan muy confusos y poco prácticos, por lo que recomendamos nombrarlos como Henfiliano medio y Henfiliano tardío respectivamente.

Durante el Henfiliano se gestaron dos episodios importantes en la dinámica o evolución de la estructura de comunidades del Mioceno tardío. El primero comprende el episodio recambio drástico fauna que abarcó el Henfiliano temprano. Desde el inicio de esta temporalidad, comienzan a percibirse taxones morfológicamente distintos, adaptados a entornos más abiertos y áridos (Post & Behrensmeyer, 1992; Webb & Opdyke, 1995). Sin embargo, alrededor de los 6 millones de años, desaparece un gran número de ungulados braquiodontos miembros de la cronofauna del Clarendoniano (Webb 1969). El segundo episodio, comprende la parte inicial de la cronofauna del Blancano o expansión de estepas. A partir del Henfiliano medio, se da una continuidad o persistencia de los ecomorfos de estepas. Los taxones adaptados a entornos abiertos, secos y templados, que al inicio del Henfiliano era raros o ausentes, comienzan a tomar un papel dominante. Mientras que las formas relictas de la cronofauna del Clarendoniano comienzan a desaparecer.

## CONGLOMERADO A.1

**Equivalencias biocronológicas:** Henfiliano temprano

**Discusiones:** El conglomerado A.1 (figura 6) incluye principalmente faunas locales del Henfiliano temprano propuestas por Tedford *et al.* (1987; 2004) y Woodburne & Swisher (1995). Sin embargo, no se reconoce en el análisis las subdivisiones o fases: Henfiliano temprano-inicial y Henfiliano temprano-final. Al parecer, el cambio faunístico entre estas dos divisiones fue poco significativo, prácticamente imperceptible en el registro fósil de macromamíferos. El principal problema que sostiene el Henfiliano temprano-final es que la mayor parte de los taxones que lo definen (*Thinobadistes*, *Enhydratherium*, *Indarctos*, *Lutravus*, *Machairodus*, y *Neotragocerus*), tiene su primer registro conocido en faunas del Henfiliano temprano-inicial. Ejemplo, *Thinobadistes* es conocido en la localidad de McGehee, Florida, estimada en 9,0 ma. (Morgan, 2005); el oso *Indarctos* se registra por primera vez en Smith Valley Fauna, Nevada (datada en 9,55 ma.) (Tedford *et al.*, 2004); el mustélido *Lutravus* en las localidades de Roma, Oregón y Thousand Creek, Nevada; *Machairodus* en Greenwood Canyon Quarry, Nebraska, (9,3 +/- 0,8 ma.) (Marshall *et al.*, 1979); el bóvido *Neotragocerus*, es encontrado en la localidad de Aphelops Draw, Nebraska; y *Enhydratherium* en Withlacoochee 4A, Florida (Woodburne & Swisher, 1995).

Tedford *et al.* (1987), indicaron que el Henfiliano temprano (Hh1) comenzó con la llegada de inmigrantes provenientes de dos regiones zoogeográficas diferentes. El primer contingente corresponde al intercambio con Eurasia a través del puente de Beringia, en el que llegan los roedores arvicolinos *Microtoscopes*, *Paramicrotoscopes* y el cricetodontino *Pliomotodon* (Woodburne & Swisher, 1995). El segundo evento migratorio se da con Sudamérica de forma muy reducida, aun cuando no estaba completo el Istmo de Panamá. Llegan por primera vez los xenartros *Pliometanastes* y *Thinobadistes*. La propuesta original consideró que *Pliometanastes* llegó en el Henfiliano temprano-inicial y *Thinobadistes* hasta más tarde. Sin embargo, ahora se sabe que ambos taxones invadieron Norteamérica desde principios del Henfiliano, mientras que otros dos géneros de edentados (*Megalonyx* y *Pampatherium*) llegaron un poco más tarde (Laurito & Valerio, 2012). Los registros más tempranos de edentados en Norteamérica se dan en Estados Unidos en la localidad de Oshkosh Quarry, Nebraska, Estados Unidos, estimada entre los 9-9,5 ma. (Marshall *et al.*,

1979) y McGehee, Florida calculada entre 8 y 9 ma. (Morgan, 2005). En nuestro análisis, sólo las localidades de Florida, Withlacoochee River Site 4 A y Moss Acres Racetrack registran los endentados *Thinobadistes* y *Pliometanastes*; ambas faunas locales están entre las más tempranas del conglomerado A.1, datadas por el análisis de parsimonia biocronológica “AOE” en  $8.37 \pm 0.49$  y  $8.35 \pm 0.515$  ma. respectivamente (tabla 1).

El final del Henfiliano temprano se caracterizó por una pérdida significativa de diversidad producto de una serie de extinciones. Un número importante de taxones llegan al límite de su rango cronológico en Norteamérica. Siendo gran parte de ellos miembros de la cronofauna del Clarendoniano (Tedford *et al.*, 1987, Woodburne & Swisher, 1995). Durante este evento se extingue la subfamilia Merycodontidae, así como se reduce la diversidad de los camélidos, équidos, jabalíes, dromomerycidos, protocéridos, gelócidos y gonfotéridos. La fecha en que ocurre esta extinción sigue siendo discutida entre la comunidad científica. De acuerdo a nuestros datos, este evento de pérdida de diversidad ocurrió hace 7- 6,9 millones de años, semejante a la fecha propuesta por McFadden (1998). Otros trabajos biocronológicos presumen que dicho evento se dio próximo al límite Mio-Plioceno, cercano a los 5 millones de años (Webb, 1983, 1977; Webb & Opdyke, 1995).

### ***Definición alternativa***

La definición del Henfiliano temprano basada en los xenartros *Pliometanastes* y *Thinobadistes* resulta muy útil cuando se correlacionan las faunas meridionales de Estados Unidos, pues ambos taxones tienen un importante registro en California, Nuevo México, Texas, Nebraska y Florida. Sin embargo, esta definición puede acarrear dos tipos de inconvenientes. El primero se relaciona con los problemas tafonómicos y/o de muestreo, pues ambos taxones tienen un registro muy empobrecido en Mesoamérica. A pesar de que esta región fue un paso obligado para poder alcanzar el sur de Estados Unidos desde Sudamérica, *Pliometanastes* solamente es conocido en tres localidades: San Gerardo de Limoncito, Costa Rica; Nuevo León y Zacatecas, México (Laurito & Valerio, 2012). En segundo lugar, podemos citar los problemas biogeográficos, ya que es posible que *Pliometanastes* y *Thinobadistes* no avanzaran hacia el norte de Estados Unidos por algún limitante ambiental.

En ausencia de los taxones *Pliometanastes* y *Thinobadistes* se propone identificar el Henfiliano temprano mediante el indicador biocronológico de “taxón compartido”. En este caso definiremos este intervalo con los primeros registros conocidos en Norteamérica de *Aphelops malacorhinus* y *Teleoceras fossiger*. Ambas especies de rinocerontes cumplen con los requisitos para esta propuesta, ya que además de tener su primer registro conocido al inicio del Henfiliano, tienen una amplia distribución geográfica en el subcontinente durante esta temporalidad, abarcando las entidades biogeográficas Proto-Neártica y la Mesoamericana (Norteamérica tropical). *Aphelops malacorhinus* ocupa el 50 % de las localidades consideradas como Henfiliano temprano en nuestro análisis y *Teleoceras fossiger* el 71.4 %.

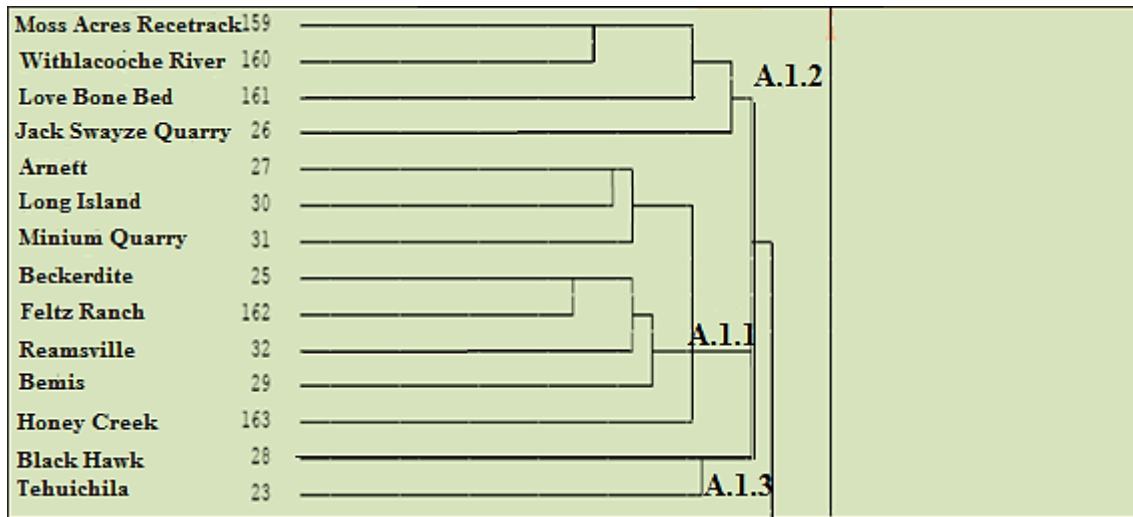


Figura. 6. Conglomerado A1 corresponde a localidades fosilíferas del Henfiliano temprano representadas en el dendrograma de semejanza en la Fig. 4. No se percibe ninguna separación significativa que indique la presencia del Henfiliano temprano-inicial y el Henfiliano temprano-final.

**Tabla 1.** Localidades del Henfiliano temprano basadas en el conglomerado A1. Cada lista se define por la media entre su LAE más antigua y su FAE más joven, pero también se proporciona la desviación ( $\pm$  Ma.) de esta edad media.

Congl	Localidad	País	FAE	LAE	Prom	Fecha numérica	Otras dataciones
A.1.2	Moss Acres	Florida, E.U.A.	24	25	24.51	7.35 $\pm$ 0.515	
A.1.2	Withlacoochee	Florida, E.U.A.	21	22	21.52	8.37 $\pm$ 0.49	
A.1.2	Love Bone Bed	Florida, E.U.A.	21	22	21.53	8.35 $\pm$ 0.45	
A.1.1	Jack Swayze	Kansas, E.U.A.	24	25	25.51	7.06 $\pm$ 0.220	
A.1.1	Arnett	Oklahoma, E.U.A.	24	25	25.52	7.36 $\pm$ 0.11	

A.1.1	Long Island	Kansas, E.U.A.	24	25	25.59	7.19±0.30	
A.1.1	Minium Quarry	Kansas, E.U.A.	24	25	25.51	7.38±0.09	
A.1.1	Beckerdite	Kansas, E.U.A.	20	22	25.57	8.515±0.73	
A.1.1	Feltz Ranch	Nebraska, E.U.A.	44	45	44.56	7.31±0.05	8,0 ± 0,7 F-T. de cristales (Vorries, 1990)
A.1.1	Reamsville	Kansas, E.U.A.	44	45	44.55	7.32±0.06	
A.1.1	Bemis	Kansas, E.U.A.	44	45	44.56	7.31±0.055	
A.1.1	Honey Creek	Nebraska, E.U.A.	44	45	44.57	7.31±0.05	
A.1.3	Black Hawk R.	California, E.U.A.	24	25	25.51	7.03±0.23	5,9 ± 0,6 y 6,3 ± 0,1 Tedford <i>et al.</i> , 2004
A.1.3	Tehuichila	Hidalgo, México	66	67	66.5	7.78±0.445	

### *Aspectos paleobiogeográficos*

La diferenciación latitudinal entre las entidades biogeográficas norteamericanas comenzó a ser más evidente a partir del Terciario temprano y medio (Ferrusquia-Villafranca, 1984). La tendencia gradual hacia el enfriamiento y la aridez, condujo con el tiempo a una mayor fragmentación del hábitat en latitudes medias y altas de Norteamérica (Webb & Opdyke, 1995). Las sabanas arboladas empezaron a reducirse y dividirse, quedando poblaciones disyuntas entre un mar de biomas abiertos. El aislamiento de estas poblaciones condujo poco a poco a la especiación en varios grupos taxonómicos. Por lo que el Henfiliano temprano se caracteriza por incremento en la diversidad taxonómica y un provincialismo más evidente.

Este incremento del provincialismo se observa en el análisis en las faunas del conglomerado A.1. En donde la distancia entre los tres pequeños racimos que lo conforman, reflejan la ruptura de tres entidades o regiones biogeográficas distintas en Norteamérica durante el Henfiliano temprano (figura 7): la Proto-Neártica (= Norteamérica septentrional); Llanura Costera del Golfo de México (Sureste de Estados Unidos) y la Mesoamericana (= Norteamérica tropical). Sin embargo, la distancia en el conglomerado entre estos grupos no es tan amplia como en episodios ulteriores, lo que denota que el provincialismo biótico aun no es tan marcado.





Figura 7. Ubicación paleogeográfica de los yacimientos del conglomerado A (Henfiliano temprano). Las localidades en color café representan la región biogeográfica Proto-Neártica; las de color rojo a la región biogeográfica de la Llanura Costera del Golfo de México; y las de color verde a la región biogeográfica Mesoamericana. Reconstrucción paleogeográfica de Blakey (2006), Neogene Miocene.

### *Región biogeográfica Proto-Neártica*

El racimo o subconglomerado A.1.1 representan las faunas del extremo sur de la entidad biogeográfica Proto-Neártica (= Norteamérica septentrional), que comprende las localidades fósiles del centro de Estados Unidos a partir de los 35° a 37° Latitud norte. Sin embargo, este subconglomerado es divisible en dos pequeños grupos de faunas, que representan posiblemente a dos provincias biogeográficas distintas, pero también el factor temporal puede estar influyendo ahí.

El elemento dominante en esta región es Septentrional, que incluye básicamente a taxones de origen eurasiático y autóctonos norteamericanos de afinidades septentrionales. Algunas de las formas de origen o estirpe en el Viejo Mundo son supervivientes de edades

pretéritas (*Leptocyon vafer*, *Pliogale*, *Mammot matthewi*, *Aelurodon taxoides*, *Epiacyon saevus*) (Tedford *et al.*, 1987; 2004) o de reciente colonización como los carnívoros *Vulpes stenognathus*, *Nimravides thinobates*, *Indarctos*, *Machairodus* (Tedford *et al.*, 1987; Woodburne & Swisher 1995). Estos taxones son morfológicamente distintos al resto de las formas de la cronofauna del Clarendoniano. La mayoría de estos presenta adaptaciones cursoriales diseñadas para entornos abiertos y áridos, como estepas y sabanas templadas (Webb & Opdyke, 1995; Baskin, 2005).

El elemento nativo norteamericano de afinidades septentrionales lo formaron taxones de linajes oriundos del subcontinente que se han aferrado a latitudes septentrionales de Norteamérica. También incluye a mamíferos del Viejo Mundo que han colonizado con éxito a Norteamérica desde edades muy antiguas (equivalente al elemento paleoamericano descritos por Reyes-Castillo, 2003). Durante el Henfiliano temprano este elemento está representado esencialmente por ungulados que tienen su origen en la cronofauna del Clarendoniano (*Pseudhipparion*, *Aphelops malacorhinus*, *Aepycamelus major*, *Procamelus grandis*, *Hipparion tehoense*, *Protohippus gidleyi*) (Webb, S. D. 1983). La fragmentación del habitat que caracterizó este intervalo (Webb, 1977; Webb & Opdyke, 1995), provocó mayor especiación en los grupos nativos, apareciendo por primera vez conocida los perisodáctilos *Neohipparion leptode*, *Teleoceras fossiger* y los antilocápridos *Texoceros*, *Yumaceras figginsi*; y carnívoros *Borophagus pugnator*.

El elemento mesoamericano se encuentra poco representado en esta región biogeográfica, la mayoría son ungulados nativos que han evolucionado y diversificado en el sur de Estados Unidos y Norte de México como los équidos y tapires. Aunque a partir de este intervalo se empiezan a observar los primeros inmigrantes de origen sudamericano. Los géneros *Pliometanastes* y *Thinobadistes* invaden Estados Unidos meridional, limitando al norte hasta Nebraska (Morgan, 2005; Laurito & Valerio, 2012).

#### *Región biogeográfica Mesoamericana (= Tropical)*

Una segunda región biogeográfico se reconoce en el análisis (conglomerado A.1.3). Se trata de la entidad meridional de Norteamérica a la que Ferrusquia-Villafranca (1984), nombró como entidad biogeográfica Mesoamericana o de Norteamérica tropical. Este componente biogeográfico al parecer no estaba totalmente diferenciado de la región biogeográfica de Norteamérica septentrional. Su composición taxonómica seguía siendo mayoritariamente

de estirpe septentrional, aunque algunos grupos taxonómicos se han diferenciado con el paso del tiempo hacia nuevas formas, creando una composición específica distinta adaptada a climas tropicales y subtropicales de Norteamérica (*Gomphotherium obscurum*, *Calippus hondurensis*, *Rhynchotherium blicki*, *Megatylopus matthewi*). Los taxones eurasiáticos de reciente ingreso también alcanzan a penetrar hasta esta región, particularmente son carnívoros de pequeño a gran tamaño (*Vulpes stenognathus* y *Machairodus*). Durante el Henfiliano temprano, se reconoce por primera vez el elemento Tropical de origen sudamericano, integrado exclusivamente por los xenartros *Pliometanastes*, *Thinobadistes* y *Megalonyx* (Valerio & Laurito, 2012)

El grado de diferenciación de ésta región y la Proto-Neártica se incrementaría paulatinamente con la distancia latitudinal. Siendo el sur de Estados Unidos (a partir de los 35° latitud norte) y norte de México una zona de transición entre los elementos nórdicos y meridionales de Norteamérica, la cual funcionó como un centro de evolución y diferenciación de mamíferos de elementos septentrionales y tropicales (Ferrusquia-Villafranca, 1984).

*Región biogeográfica de la Llanura Costera del Golfo de México (entidad biogeográfica Austroriparia).*

Una tercera región biogeográfica (conglomerado A.1.2) se reconoce en el sureste de Estados Unidos. Se trata de las tierras bajas de la Llanura Costera del Golfo de México, representada en el análisis por los yacimientos de Florida (Withlacoochee River Site, Love Bond Bed, Moss Acres Racetrack). Este componente posiblemente aparece por primera vez durante el Mioceno tardío, cuando el nivel del mar se redujo, exponiendo Florida y partes de la Costa del Golfo (Maguire & Stigall, 2009).

Este componente biogeográfico se percibe con claridad en el análisis. Sin embargo a menudo las faunas de esta región son clasificadas dentro de la entidad Proto-Neártica (Baskin, J. 2005), o como una extensión ancestral del Neotrópico (MacFadden, 1992). Es muy probable que durante este Henfiliano temprano, esta franja costera funcionara como un centro especiación para los mamíferos de abolengo septentrional y tropical, dando origen hacia formas propias de la región como *Hemiauchenia minima*, *Floridameryx floridanus* *Hexameryx simpsoni*, *Sthenictis lacota* y *Borophagus orc*.

No se reconoce una composición taxonómica dominante, se observa una mezcla de elementos septentrionales y tropicales. Los primeros son representados por taxones norteamericanos de afinidades septentrionales de origen proto-neártico (*Aepycamelus major*, *Procamelus grandis*, *Hipparion tehoense*, *Pseudhipparion skinneri*). Los segundos, son aquellos taxones de origen tropical mesoamericano, que en su mayoría son ungulados nativos que han diversificado en el sur de Estados Unidos y norte de México como tapires, équidos; y en menor grado los expatriados sudamericanos, conformado por dos géneros de xenartros (*Pliometanastes* y *Thinobadistes*). Anteriormente se pensaba que ambos xenartros llegaron a Florida a través de las Antillas menores y mayores (Webb, 1985), ello parecía validarse por el registro más antiguo y notable de xenartros fósiles en las Antillas (MacPhee & Iturralde-Vinent, 1994; White & MacPhee, 2001; MacPhee *et al.*, 2003; Laurito y Valerio, 2012). Sin embargo, en recientes años se han descubierto xenartros del Henfiliano temprano en México y Costa Rica, por lo que la ruta de dispersión a Norteamérica se piensa que se dio a través de Centroamérica (Hirschfeld, 1981; Carranza-Castañeda & Miller, 2004).

## CONGLOMERADO A.2

***Equivalencias biocronológicas:*** Henfiliano medio

***Discusión:*** El conglomerado A.2 (fig. 8), contiene principalmente locales fosilíferas referidas al comienzo del Henfiliano tardío o Henfiliano tardío-inicial de Tedford *et al.* (1987; 2004). Sin embargo, la nomenclatura que estos autores proponen es confusa y no tan precisa. El nombre de “tardío-inicial” resulta poco útil y hasta se vuelve ambiguo frente a las otras subedades del Henfiliano, al considerarse el biocrón intermedio de la edad (Alroy, 2000). Por lo que para su mejor comprensión se nombrara únicamente como Henfiliano medio.

El Henfiliano medio abarcó alrededor de un millón de años, hacia finales del Mioceno tardío. Tedford *et al.*, (1987) indicaron que el Henfiliano tardío-inicial comenzó con la llegada de los carnívoros eurasiáticos *Agriotherium*, *Megantereon*, *Felis*, *Plesiogulo* y del cérvido *Odocoileini*. Sin embargo, en la publicación del 2004, agregaron a la definición del Henfiliano tardío-inicial, la llegada del xenartro *Megalonyx* de Sudamérica y excluyeron la presencia de *Megantereon* y del cérvido *Odocoileini* como indicadores. En

nuestro análisis, gran parte de estos taxones se registran por primera vez entre los 6,8 y 6,5 millones de años de acuerdo a la edad fechada de Coffee Ranch, Texas. Localidad considerada como la más temprana de las faunas del Conglomerado A.2. según nuestro análisis de biocronología cuantitativa (AOE) (tabla 2), la cual se correlaciona con la fase de retroceso del nivel de mar Tipo I, TB.3.3 y la mitad del Crón C3A (Woodburne & Swisher, 1995).

El Henfiliano medio se caracterizó por la llegada de un gran número carnívoros euroasiáticos *Agriotherium*, *Plionarctos*, *Plesiogulo marshalli*, *Pratifelis*, *Martinogale alveodens*, *Adelphailurus kansensis*, *Lynx proterolyncis*, *Cernictis*. Estos inmigrantes presentan características morfológicas adaptadas a entornos fríos y abiertos (Harrison, 1981). Algunas formas nativas también experimentaron modificaciones morfológicas como una respuesta a estas nuevas condiciones ambientales (Janis *et al.*, 1998; 2004). Hacia finales del Henfiliano medio desaparecen del registro norteamericano varios miembros supervivientes de la cronofauna del Clarendoniano como *Prosthennops serus*, *Lutravus*, *Amebelodon*, *Gomphotherium*, *Platybelodon*, *Ilingoceros*. El cierre del Henfiliano medio es estimado en una edad posterior a los  $5.40 \pm 0.080$  ma. fecha inferida en Wikieup, localidad considerada como la más tardía del conglomerado A.2.

### ***Definición alternativa***

En general, los taxones propuestos por Tedford *et al.*, (2004) resultan hasta cierto punto útiles para identificar el Henfiliano tardío-inicial (o H. medio) de Norteamérica septentrional. Pero, cuando se intenta correlacionar localidades de latitudes meridionales resulta complicado identificar este intervalo. Aquí proponemos como alternativa a la definición de Tedford *et al.*, (2004), el criterio de “especie compartida” en base a los primeros registros conocidos de *Agriotherium schneideri* y *Borophagus secundus*. Ambos taxones llegan por primera vez a Norteamérica al inicio del Henfiliano medio, y ocupando gran parte del subcontinente. El oso *Agriotherium*, se registra en el 77,7% de las localidades consideradas como Henfiliano temprano de nuestro análisis y el canido *Borophagus secundus* tan sólo un 33.33 %.

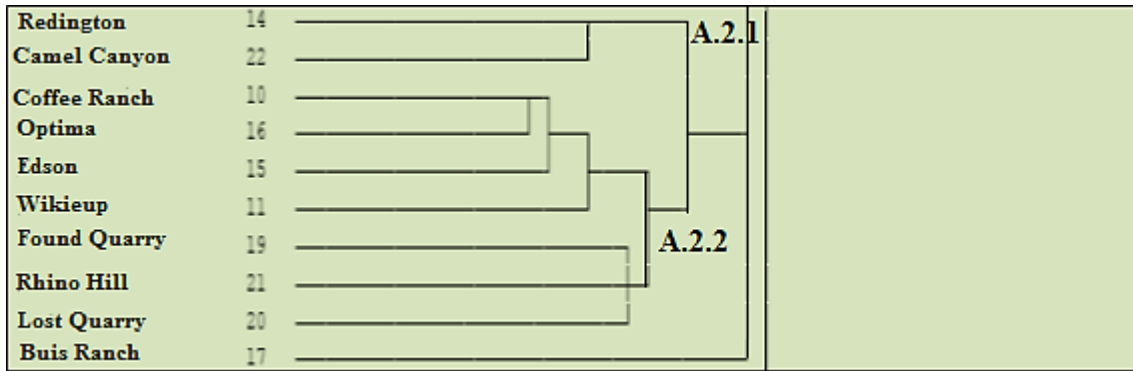


Figura 8. Conglomerado A.2 F corresponde a localidades fosilíferas del Henfiliano medio representadas en el dendrograma de semejanza en la Fig. 4. La división del conglomerado es causada por cuestiones biogeográficas y no por diferencia de temporalidad.

**Tabla 2.** Localidades fosilíferas del Henfiliano medio del conglomerado A.2. Aquí se muestran las dataciones numéricas máximas (FAE) y mínimas (LAE) obtenidas del análisis de parsimonia biocronológica. Hacia el lado izquierdo de la tabla, se observan las dataciones radio-isotópicas obtenidas de diferentes publicaciones.

Congl	Localidades	País, Estado	LAE	FAE	Promedio	Datación numérica	Otras dataciones y sus referencias
A.2.1	Coffee Ranch	Texas, EUA	31	32	31.53	6.24±0.284	6,8 ± 0,2 <i>fission-track</i> zirconium (MacFadden et al. 1979)
A.2.1	Wikieup	Arizona, EUA	39	39	39	5.40±0.080	5,5+/- 0,2 <i>Fission-Track</i> zirconio
A.2.1	Edson	Kansas, EUA	31	32	31.52	6.10±0.145	
A.2.1	Optima	Oklahoma, EUA	31	32	31.52	6.10±0.14	
A.2.1	Rhino Hill	Kansas, EUA	44	35	44.52	6.21±0.31	
A.2.1	Lost Quarry	Kansas, EUA	38	38	38.0	6.22±0.009	
A.2.1	Buis Ranch	Oklahoma, EUA	38	39	38.5	5.65±0.65	
A.2.1	Found Quarry	Kansas, EUA	38	39	38.5	5.67±0.66	
A.2.2	Redington	Arizona, EUA	53	34	53.51	5.51±0.005	Lindsay <i>et al.</i> 1984 la ubica dentro del Crón C3An.2n: lo que es equivalente a los 6.27 - 6.57 Ma., en la escala de tiempo de Cande & Kent, 1995.
A.2.2	Camel Canyon	Arizona, EUA	37	38	37.5	5.90±0.01	5.90±0.500 por métodos de <i>Fission-Track</i> de Latorre <i>et al.</i> , 1997. Basados en el paleomagnetismo de Lindsay <i>et al.</i> 1984.

### ***Aspectos paleobiogeográficos***

Durante el Henfiliano medio, el clima se tornó más templado y árido en gran parte de Norteamérica. Una renovada actividad tectónica de las cordilleras norteamericanas incremento el efecto de sombra de lluvia y el provincialismo en muchas regiones templadas del subcontinente (Webb & Opdyke, 1995). Desafortunadamente, la estructura del conglomerado A.2. sólo permite reflejar dos conjuntos biogeográficos distintas (fig. 9). El primero, posiblemente represente parte de las Grandes Llanuras norteamericanas que representa la entidad o región biogeográfica Pro-Neártica; El segundo grupo posiblemente trate del extremo noroeste de la entidad biogeográfica o posiblemente el extremo occidental de la zona de transición entre las regiones Proto-Neártica y Mesoamericana.

### ***Región o entidad biogeográfica Proto-Neártica***

#### **Las Grandes Llanuras de Norteamérica (Provincias Kansana e Illinoiana) y Suroeste de Estados Unidos (Provincia Navahoiana).**

El conglomerado A.2.1 representa parte del extremo sur de las Grandes Llanuras norteamericanas de la región Proto-Neártica. Incluye localidades por encima de los 34° de latitud norte, representadas por tres provincias biogeográficas distintas: La Illinoiana (conjunta las localidades del occidente de Kansas); la Kansana que agrupa las faunas del sur de las Grandes Llanuras norteamericanas desde Texas (Coffee Ranch), Oklahoma (Optima), occidente de Kansas (Edson); y la Navahoiana que incluye a Wikieup, Arizona. Aunque las diferencias taxonómicas entre estas dos últimas provincias fueron muy efímeras, causando que en el clúster no se distanciara significativamente.

En esta parte de la región Proto-Neártica se reconoce un claro dominio del elemento Septentrional, que incluye tanto a taxones de origen eurasiático, como a nativos norteamericanos. Este elemento se puede dividir según su origen temporal, en reciente aparición y formas relictas. Los primero incluyen principalmente a carnívoros eurasiáticos que llegan por primera vez en esta temporalidad como el oso *Agriotherium schneideri*; los mustélidos *Plesiogulo marshalli*, *Martinogale alveodens*; los felinos *Adelphailurus kansensis*, *Lynx proterolyncis*; y tan sólo un único ungulado, el bóvido *Neotragocerus*. Estos nuevos inmigrantes forman parte de la cronofauna del Blancano, ya que comparte adaptaciones morfológicas a los nuevos entornos abiertos, áridos y templados (Harrison,

1981; Janis *et al.*, 1998). Las formas “relicto” o de “origen antiguo”, incluyó a inmigrantes euroasiáticos o nativos norteamericanos que se registran desde temporalidades previas como los proboscidios *Amebelodon*, *Gomphotherium*, *Mammot matthewi* y los carnívoros *Eucyon davisii*, *Machairodus coloradensis*, *Plionarctos*. La mayor parte de estos taxones aparecen desde en el Henfiliano temprano, sin embargo presentan adaptaciones morfológicas distintas a los miembros de la cronofauna del Clarendoniano.

Los taxones de origen nativo norteamericano fueron los más comunes entre las formas septentrionales. Esta clase de elemento puede ser dividido en dos formas según su origen temporal. Los de origen “relicto o antiguo” incluyeron principalmente ungulados nativos de temporalidades pretéritas como los ungulados *Sphenophalos nevadanus*; *Megacamelus* *Dinohippus interpolatus*, *Aphelops mutilus*. La mayor parte de estos taxones relictos son supervivientes de la cronofauna del Clarendoniano. En cambio los taxones nativos proto-neárticos de reciente aparición, son morfológicamente distintos, presentan adaptaciones morfológicas a ambientes abiertos, áridos y templados. Se trata básicamente de ungulados como el antilocáprido *Pediomeryx hemphillensis*; el camélido *Megatylopus matthewi*; el équido *Astrohippus ansae*; el pecarí *Platygonus*. Una gran parte de estos taxones limitaron su distribución meridional en la región Mesoamericana.

### *Región biogeográfica Mesoamericana o posible zona de transición entre las regiones Proto-Neártica y la Mesoamericana*

La segunda entidad biogeográfica (conglomerado A.2.2) incluye sólo faunas del sur de Arizona inferiores a los 33° de latitud norte: localidades de Redington y Camel Canyon. Sin embargo, la distancia que guardan estas faunas con respecto al conglomerado A.2.1, sugiere que se trató de un componente biogeográfico distinto al de la Proto-Neártica; posiblemente formó parte de la provincia Arizoniana de la región biogeográfica Mesoamericana o tal vez de la zona de transición entre las regiones biogeográficas de Mesoamérica y la Proto-Neártica. A pesar de ello, el elemento biótico dominante sigue siendo el septentrional, conformado por taxones de origen eurasiático y nativos norteamericanos. Las faunas de reciente ingreso fueron las más diversas, e incluyeron carnívoros como el oso *Agriotherium schneideri*, el felino *Adelphailurus kansensis*, o los mustélidos *Plesiogulo*, *Cernictis*; además de ungulados como el mastodonte *Mammot mattewi*. Esto nos indica que los



miembros de la cronofauna del Blancano comenzaban a tomar un papel dominante entre los ecosistemas norteamericanos. Mientras que los taxones Holárticos de origen “antiguo o relictos” están casi ausentes en esta región, representados por unos pocos supervivientes de la cronofauna del Clarendoniano. Por otro lado, las formas nativas proto-neárticas son representados básicamente por taxones de reciente aparición considerados también como parte de la cronofauna del Blancano: los équidos *Neohipparion leptode*, *Dinohippus interpolatus*; el dromomerycido *Pediomeryx hemphilliensis*; el camélido *Megatylopus matthewi*; y el canido *Borophagus secundus*.

El clima y el relieve del suroeste de Estados Unidos propinaron condiciones ideales para que se incrementara el endemismo entre las formas de afinidades septentrionales y mesoamericanas (Morgan & White, 2005). Es probable que esta zona funcionara como un gran centro de evolución y diferenciación para muchos grupos de mamíferos. El elemento biótico endémico aunque no es el dominante, se compone de algunos carnívoros como *Borophagus parvus*; el mustélido, *Pliotaxidea garberi*; y el équido *Onohippidium galushai*.

Es probable que en latitudes bajas de la región biogeográfica Mesoamericana, el elemento Tropical de origen mesoamericano se volviera más dominante. Desafortunadamente, el registro fósil en esta región es muy escaso para este periodo de tiempo. Sin embargo, Webb & Perrigno (1984), reconocen en Centroamérica taxones de extirpe septentrional con características propias de climas tropicales como *Rhynchotherium blicki* e *Hippotherium ingenium*; o formas relictas supervivientes de la cronofauna del Clarendoniano como los camélidos *Procamelus grandis* y *Protolabis heterodontus*). El elemento tropical de origen sudamericano es representado sólo por cuatro familias de xenartros: Megalonychidae, Mylodontidae, Megatheriidae y Pamphathiidae (Laurito & Valerio, 2012).



Figura 9. Ubicación paleobiogeográfica de las localidades del conglomerado A2. Las localidades en color rojo representan las faunas de las provincias Kansana y Navahoiana de la región biogeográfica Proto-Neártica. Mientras que las de color verde se consideran como parte de la zona de transición entre las regiones biogeográficas Proto-Neártica y Mesoamericana. Imagen en base a la reconstrucción paleogeográfica de Blakey (2006), Neogene, Miocene.

### CONGLOMERADO A.3

**Equivalencia biocronológica:** Henfiliano tardío

**Discusión:** Las faunas del conglomerado A.3 (fig. 10) comprenden básicamente la última temporalidad del Henfiliano, a la que Tedford *et al.* (1987) nombraron como Henfiliano “más tardío” o “tardío-final”. No obstante, ambos términos al ser “compuestos” se vuelven confusos frente a las otras subdivisiones del Henfiliano. Por ello, se propone nombrarlo únicamente como Henfiliano tardío.

Tedford *et al.*, (1987, 2004), indicaron que la fase final del Henfiliano, debe ser definida por la primera aparición en Norteamérica de los inmigrantes del Viejo Mundo *Trigonictis*, *Mustela*, *Lutra*, *Sminthosinis*, *Megantereon*, y *Odocoileini* (*Eocoileus*; Webb 2000). No obstante, algunos de estos géneros no son adecuados para definir este intervalo debido a que tienen su primer registro en intervalos previos; son de taxonomía confusa, y/o tienen un registro muy empobrecido. Por ejemplo, el género *Mustela*, ahora se conoce

desde el Clarendoniano tardío de California en Raven's Roost y Nettle Spring Canyon 1 (James, 1963); El mustélido *Lutra* que hace referencia Tedford *et al.*, (2004), al parecer es sinónimo de *Lontra*, separándose del género de nutria que vive actualmente en el Viejo Mundo (McKenna & Bell, 1997). Mientras que los géneros *Eocoileus*, *Trigonictis* y *Sminthosinis* llegan a Norteamérica en el Henfiliano tardío, pero tienen registro muy empobrecido en el subcontinente (Webb, 2000; Tedford *et al.*, 2004).

El Henfiliano tardío abarcó cerca de una millón de años, durante el Plioceno temprano. Las localidades, de (Nebraska), American Cyanamid Company (Florida) y Mount Eden (California), tienen las dataciones más tempranas del conglomerado A.3, estimadas entre 5.39 – 5.32 millones de años de acuerdo al análisis de parsimonia biocronológica (Tabla 3). Estas fechas indica que la base del Henfiliano temprano pudo haber iniciado alrededor de medio millón de años poster a la fecha sugerida por Tedford *et al.*, (2004). Nuestra propuesta se correlaciona mejor con la etapa de regresión de nivel de mar de Tipo 1 Ciclo TB3, 4 y se aproxima al Cron C3n.4 (Woodburne & Swisher, 1995).

Las localidades de Rancho El Ocote y La Rinconada, Guanajuato, México, registran las fechas más tardías del conglomerado A.3., datadas entre los 4,7 - 4,6 millones de años. Estas fechas coinciden en gran medida con el cierre del Henfiliano tardío sugerido por Tedford *et al.*, (2004). Dicho cierre se caracterizó por la extinción de un número importante de taxones autóctonos relictos de las cronofauna del Clarendoniano, entre ellos destaca la desaparición de varias especies de caballos (*Astrohippus stockii*, *Dinohippus leidyanus*, *Nannippus aztecus* y *Neohipparion eurystyle*); parte del linaje de los rinocerontes norteamericanos (*Teleoceras*); y camélidos (*Megacamelus*) (Tedford *et al.*, 1987, 2004; Post & Behrensmeyer, 1992).

### ***Definición alternativa***

El Henfiliano tardío es definido tradicionalmente por la llegada de varios inmigrantes del Viejo Mundo: el férido *Megantereon*; los mustélidos *Mustela*, *Trigonictis* y *Sminthosinis*; además de los cérvidos *Eocoileus* (Tedford *et al.*, 1997; 2004). Si bien, estos taxones tienen su primer registro conocido desde el inicio del Henfiliano tardío, sólo se conocen en algunas escasas localidades de Estados Unidos. Esta pobre distribución geográfica y de muestro, hace necesario la anexión de más taxones a esta definición. Nosotros proponemos

la aparición del género *Canis* en Norteamérica como un complemento a la definición de Tedford *et al.* (1987, 2004). Este taxón se ajusta adecuadamente al de “taxones compartidos” ya que su primer registro conocido se da a inicios del Henfiliano tardío y su distribución se extiende en gran parte de Norteamérica, tanto en México (Jalisco, Guanajuato) como en Estados Unidos (Colorado, Indiana, Nebraska, Nevada, Oregón).

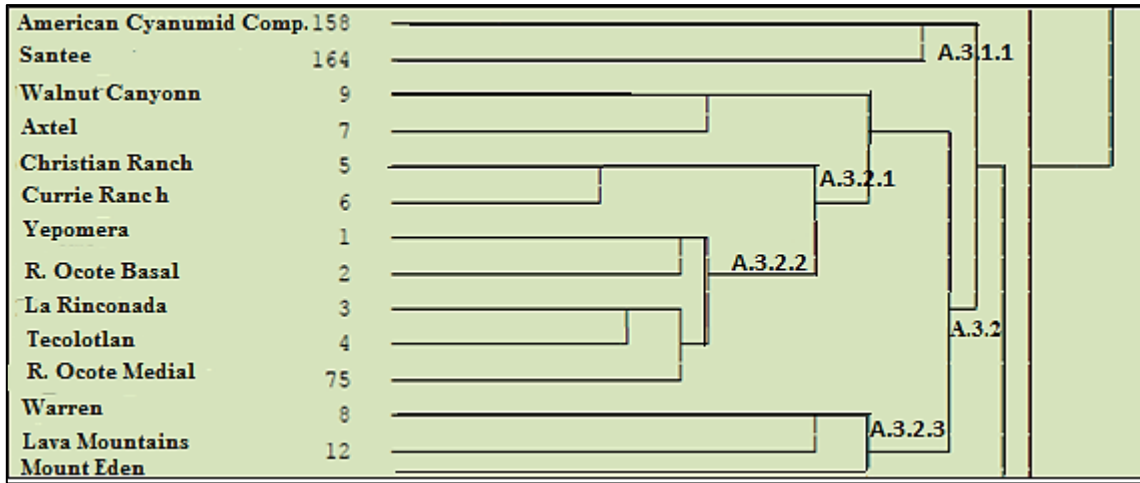


Figura 10. Conglomerado A.3 corresponde a localidades fosilíferas del Henfiliano tardío representadas en el dendrograma de semejanza en la Fig. 4. Las divisiones de este conglomerado es causada por cuestiones biogeográficas y no por diferencia de temporalidad como se propone en Tedford *et al.*, (1987; 2004)

**Tabla 3.** Localidades fosilíferas del Henfiliano tardío del conglomerado A.3. Aquí se muestran las dataciones numéricas máximas (FAE) y mínimas (LAE) obtenidas del análisis de parsimonia biocronológica. Hacia el lado izquierdo de la tabla, se observan las dataciones radio-isotópicas obtenidas de diferentes publicaciones.

Conglomerado	Localidades	País, Estado	LAE	FAE	Prom	Datación Numérica	Otras dataciones.
A.3.1.1	American Cyanumid C.	Florida	53	54	53.56	5.39±0.08	
A.3.1.1	Santee	Nebraska	54	55	54.5	5.38±0.09	Datado en 5,00±/-0.20 por cristales de Fussion-Track en Woodburne & Swisher, 1995.
A.3.2.1	Walnut Canyon	Texas	56	56	56	5.36±0.12	
A.3.2.1	Axtel	Texas	53	54	53.5	5.24±0.08	
A.3.2.1	Christian Ranch	Texas	53	54	53.59	5.14±0.15	
A.3.2.1	Currie Ranch	Texas	53	54	53.59	5.15±0.16	
A.3.2.2	Yepómera	Chihuahua				5.09±0.04	Ubicada en el Subcrón Sidufjall (c1) alrededor de 4,5 Ma.

							62.5 en Lindsay <i>et al.</i> , (2006).
A.3.2.2	El Ocote (basal)	Guanajuato	49	50	49.5	4.91±0.20	Datado por FT 4,8±0,2Ma (Flynn <i>et al.</i> , 2005)
A.3.2.2	La Rinconada	Guanajuato	55	56	55.5	4.92±0.32	
A.3.2.2	Tecolotlán (Henfiliano)	Jalisco	49	50	49.5	4.81±0.14	Datado en 4.89 ± 0.016 por métodos de 40Ar/39Ar (Kowallis <i>et al.</i> , 1998)
A.3.2.2	El Ocote (medial)	Guanajuato	50	51	50.5	4.71±0.07	FT 4,8±0,3Ma (Flynn <i>et al.</i> , 2005)
A.3.2.3	Warren	California	55	55	55	5.25±0.01	
A.3.2.3	Lava Mountains	California	55	55	55	5.32±0.05	
A.3.2.3	Mount Eden	California	56	57	56.5	5.36±0.09	

### ***Aspectos biogeográficos***

Hacia finales del Mioceno tardío y principios del Plioceno, comenzó a gestarse una tendencia hacia el incremento de la aridez y descenso de las temperaturas que llevó a la desaparición de extensas sabanas en gran parte de Norteamérica septentrional, siendo sustituidas por biomas más templados como estepas y bosques templados caducifolios (Webb, 1977; Webb & Opdyke, 1995). En este intervalo se generaron varios movimientos migratorios transcontinentales, aunque la mayoría de los taxones emigrantes tendieron a ocupar regiones muy particulares del subcontinente. Además un número de linajes autóctonos proto-neárticos emigraron hacia latitudes más meridionales, alcanzando su límite septentrional al sur de Estados Unidos (Tedford *et al.*, 2004).

Durante el Henfiliano tardío el provincialismo biótico comenzó a ser más evidente que en anteriores periodos (Webb & Opdyke, 1995). El grado de diferenciación no sólo se dio latitudinalmente, sino que también se expresó longitudinalmente debido a un incremento en las actividades tectónicas (elevación de las cordilleras, vulcanismo), y a cambios climáticos (Webb, 1977; Webb & Opdyke, 1995; Posst & Behrensmeyer, 1992). Este provincialismo se ve reflejado en el análisis, sobre todo en latitudes meridionales del subcontinente (fig. 11). En la región biogeográfica Mesoamericana se reconocen dos dominios biogeográficos distintos que a la vez incluyen a dos provincias biogeográficas cada uno. Por lo contrario, en la región Proto-Neártica se observa la incorporación de la región de las Llanuras Costeras del Golfo de México a la provincia Kansana (oriente de los Grandes Llanos norteamericanos).



Figura 11. Regionalismo biogeográfico del Henfiliano tardío (localidades del conglomerado A.3). Las líneas continuas corresponden a las provincias bióticas y las puntuadas a los dominios biogeográficos. La zona de transición en esta temporalidad pudo haberse ubicado por debajo de los 35° norte (representado en línea punteada negra). Imagen en base a la reconstrucción paleogeográfica de Blakey (2006).

### *Región biogeográfica Proto-Neártica*

La región biogeográfica Proto-Neártica tiene poca representatividad en el análisis, pero aun así se reconocen importantes cambios con respecto al intervalo anterior. Durante esta temporalidad, las faunas del suroeste de las Grandes Llanuras y las Llanuras Costeras del Golfo de México son muy similares entre sí. Es probable que el límite latitudinal sur de esta región se contrajera algunos grados hacia el norte, cerca de los 35° de latitud norte.

### **Dominio biogeográfico del sureste Proto-Neártico (provincias bióticas Kansana y Austroriparia)**

El dominio biogeográfica del sureste Proto-Neártico abarcó desde el oriente de las Grandes Llanuras norteamericanas (Provincia biótica Kansana) con excepción de Texas hasta el norte de la Llanura Costera del Golfo de México, en Florida (Provincia biótica Austroriparia). La gran similitud entre las faunas de Santee, (Nebraska) y American Cyanimid Company (Florida), nos indican una posible anexión de la región biogeográfica de la Llanura Costera del Golfo de México a la Región Biogeográfica Proto-Neártica.

El elemento dominante en esta zona es el de origen septentrional, compuesto por taxones autóctonos proto-neárticos e inmigrantes del Viejo Mundo. Las formas autóctonas proto-neárticas son las más diversas y agrupan a taxones nativos propios de latitudes septentrionales de Norteamérica, de los cuales algunos son relictos o de origen “antiguo”, es decir que tienen su primer registro en el Henfiliano medio o anteriores a él (*Nannippus lenticularis*, *Neohipparion eurystyle*, *Dinohippus interpolatus*, *Teleoceras*, *Aphelops mutilus* y *Pediomeryx hemphilliensis*). Otros tienen un origen reciente, apareciendo en el registro fósil durante este intervalo temporal (*Canis lepophagus*, *Pliotaxidea garberi* y *Martinogale alveodens*). Aunque en ambos casos, presentan adaptaciones morfológicas a entornos abiertos, áridos y templados (Webb & Opdyke, 1995; Janis *et al.*, 1998; Hunt, 2004).

Los taxones septentrionales del Viejo Mundo incluyeron esencialmente a inmigrantes eurasiáticos que llegaron a Norteamérica a través del puente terrestre de Beringia, ocupando prácticamente las latitudes septentrionales del subcontinente, aunque algunos de ellos extendieron su límite meridional hasta el centro de México. Estos taxones se pueden clasificar en dos tipos según su origen temporal. Los taxones de origen “antiguo”, incluyen a supervivientes del Henfiliano medio como los carnívoros *Agriotherium*, *Enhydratherium terraenovae*, *Plesiogulo lindsay*, *Martinogale*, *Martes*, *Vulpes*. Mientras que los de reciente ingreso fueron principalmente carnívoros (*Lynx rexroadensis*, *Buisnictis schoffi*, *Lontra*, *Brachyospigale* *Mustela rexroadensis*, *Trigonictis*, *Sminthosinis*) y cérvidos (*Bretzia*, *Eucoileus*). La mayoría de estos carnívoros presentan adaptaciones cursoriales para cazar en entornos abiertos, áridos y templados, lo que también es indicativo que pertenecen a la cronofauna del Blancano (expansión de estepas) (Janis *et al.*, 1998; Hunt, 2004).



### *Región biogeográfica Mesoamericana*

El conglomerado A.3.2. representa las faunas del extremo septentrional de la región biogeográfica Mesoamericana, que incluyen dos dominios biogeográficos distintos. El primero, se trata del dominio del Noroeste mesoamericano, que incluye las provincias biogeográficas Mohaviana y Californiana. El segundo, representa el dominio del Noreste de Mesoamérica y agrupa las provincias Chihuahuense y Altiplano mexicano.

### **Dominio biogeográfico del Noroeste mesoamericano: Provincias bióticas Californiana y Mohaviana**

En el extremo occidental de Estados Unidos se reconoce una amplia extensión de bosques esclerófilos y sabanas de vegetación Madro-terciarias (Axelroad, 1939; 1944). Este territorio lo hemos denominado como dominio biogeográfico del Noroeste mesoamericano, que incluye por lo menos dos provincias biogeográficas distintas. La primera es la provincia Californiana, ubicada en el centro de California, representada en la localidad de Warren. Mientras que la segunda es la Mohaviana, que se extiende desde el sur de California, hasta el occidente de Arizona (localidades de Lava Mountains y Mount Eden).

Ambas provincias se caracterizaron por una mezcla de elementos bióticos septentrionales y mesoamericanos, sin que se reconozca un claro dominio de alguno de ellos. Sin embargo, la composición taxonómica varió de una provincia a otra a pesar de su cercanía. En la provincia Californiana elemento el septentrional es representado principalmente por taxones Holárticos de origen “antiguo”, que incluían básicamente a inmigrantes del Viejo Mundo que llegan a Norteamérica desde edades pretéritas como *Machairodus coloradensis*, *Vulpes*, *Agriotherium*, *Mammot*, *Martes*. Mientras que la fauna de origen autóctono Proto-Neártico es menos diversa que la Holártica, se basó principalmente de taxones nativos Proto-Neárticos de origen “temprano” o relictos, principalmente supervivientes del Henfiliano temprano y medio como *Borophagus secundus*, *Pediomeryx hemphilliensis*, *Megatylopus matthewi*, *Nannippus lenticularis*. Mientras que los taxones nativos proto-neárticos de origen tardío tan sólo son representados por el camélido *Megacamelus merriami* y el canido *Canis*. El elemento biótico Tropical es representado por taxones de origen nativo Mesoamericano, que incluye básicamente



taxones que tienen su primer registro conocido en intervalos pretéritos como *Borophagus secundus*, *Dinohippus interpolatus* y *Rhynchotherium falconery*.

La provincia biótica Mohaviana se distingue de la Californiana por tener entre sus faunas un alto número de taxones endémicos, que incluyen básicamente a formas de estirpe septentrional y tropical, que por especiación han desarrollado características propias de la región. Esto indicaría una diferenciación local. Este elemento se caracterizó por la presencia de ungulados como *Texoceros edensis*, *Tayassu edensi*, *Dinohippus leardi*; y los carnívoros *Pliotaxidea garberi*, *Plionarctos edensis*, *Procyon*. Además en esta provincia el elemento mesoamericano contiene un importante registro de taxones de origen sudamericano anterior a la conexión del puente terrestre de Panamá (Megatheriidae y Megalonychidae).

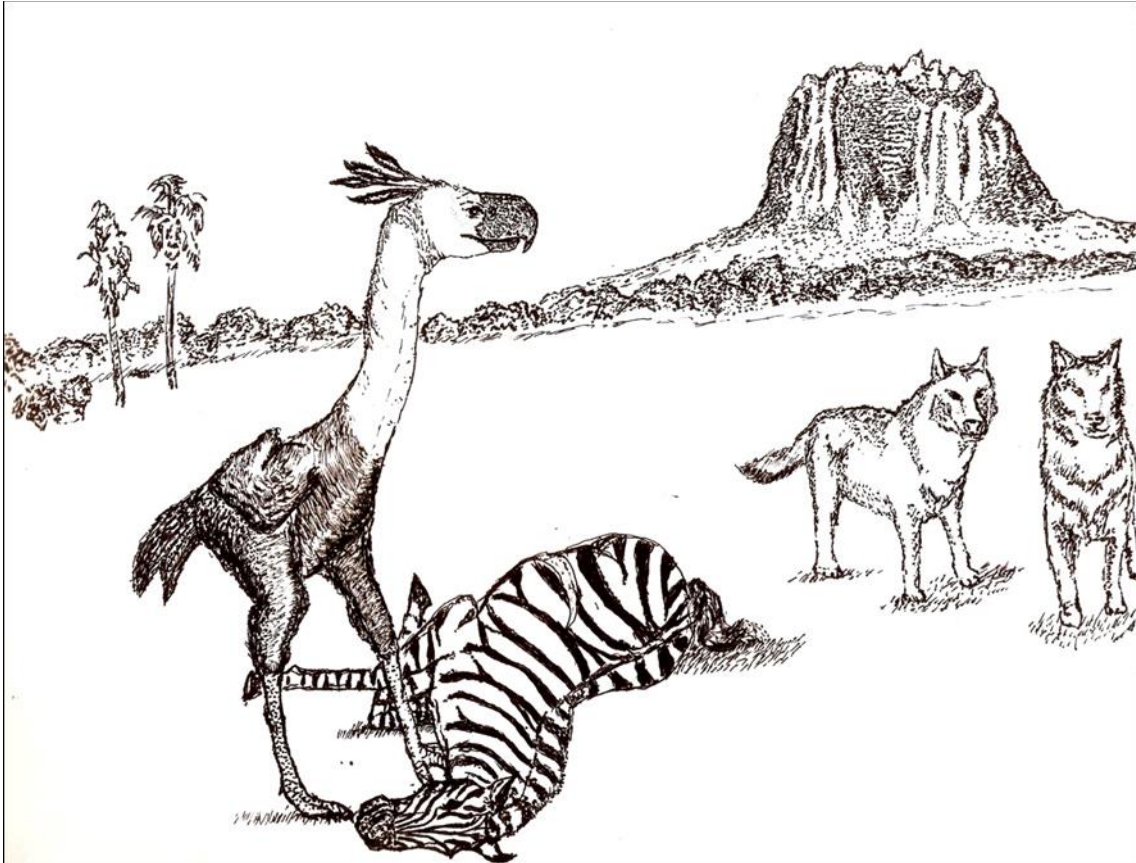
#### **Dominio biogeográfico del Noreste mesoamericano (provincias bióticas Chihuahuense y del Altiplano mexicano)**

Un amplio territorio de bosques y sabanas se extendió desde el sur de las Grandes Llanuras norteamericanas hasta la Meseta central mexicana (Webb, 1977; Webb & Opdyke, 1995). A esta entidad biogeográfica la hemos nombrado como el dominio biogeográfico del Noreste mesoamericano, la cual se compone de dos provincias biogeográficas distintas, la Chihuahuense (sur de las Grandes Llanuras norteamericanas) y el Altiplano mexicano. La primera incluye el sur de Texas por debajo de los 35° de latitud norte, representada por las localidades de Christian Ranch, Axtel, Currie Ranch). Mientras que la segunda, abarca desde el noroeste de México (Yepómera), hasta el Bajío mexicano (Tecolotlán, La Rinconada y Rancho El Ocote media y basal en Guanajuato). El extenso territorio que ocupa las dos provincias se asemeja a la propuesta de Tedford *et al.* (2004), en que las faunas del sur de las Grandes Planicies de Texas, Meseta de Chihuahua-Coahuila, la Faja Volcánica Transmexicana y Centroamérica, presentaban una gran semejanza con el ambiente del Neotrópico actual. Sin embargo, no es muy claro cuál es el elemento biótico dominante en esta región, se tiene una mezcla de formas septentrionales y tropicales, sin que se vea una clara superioridad. El elemento septentrional está bien representado, incluye tanto a taxones de origen eurasiático, como nativos norteamericanos que extendieron su límite de distribución sur hasta latitudes meridionales en el centro de México y

Centroamérica; la mayoría de ellos tienen un origen temprano en las faunas del Henfiliano medio o anteriores: *Vulpes*, *Agriotherium schneideri*, *Neohiparion eurystyle*, *Pseudaelurus*, *Teleoceras hicksi*, *Hemiauchenia vera*, *Borophagus secundus*.

El elemento tropical es igualmente diverso en esta región, incluye a emigrantes de origen sudamericano y taxones nativos mesoamericanos. Estos últimos son los más heterogéneos en la región y son representados básicamente por ungulados y carnívoros que tienen su primer registro en el Henfiliano tardío como *Catagonus brachyodontus*, *Dinohippus mexicanus*, *Nannippus aztecuz*, *Hexobelomeyx fricki*, *Rhynchotherium blicki*, *Tayassu*, *Taxidea taxus*, *Canis ferox*, *Stegomastodon*. Por último, la fauna de origen sudamericano, es pobremente representada por algunos géneros de xenartros (*Megalonyx* y *Glossotherium*, que nada más colonizan hasta la Faja Volcánica Transmexicana. Los elementos tropicales tanto nativos como expatriados, presentaban características morfológicas diseñadas para entornos abiertos, semiabiertos y áridos, lo que indica que formaron parte de la cronofauna del Blancano.

## EDAD DE LOS MAMÍFEROS BLANCANO



Representación del Blancano temprano, el ave del terror *Titanis* defendiendo su presa contra los canidos *Canis lepophagus*.

## CONGLOMERADO B

### *Equivalencia biocronológica:* Blancano

La edad Blancano fue originalmente propuesta por Wood y colaboradores (1941), en base a las faunas de Mt. Blanco en Crosby County, Texas. Ellos definieron y caracterizaron esta edad por la presencia de *Borophagus*, *Ceratomeryx*, *Ischyrosmilus* (= *Homotherium*) y *Pliohippus*. No obstante, algunos de estos taxones ahora son conocidos en las faunas del Henfiliano, por lo que décadas más tarde, se propusieron nuevas definiciones para esta edad. La propuestas más aceptadas fueron las de Repenning (1987) y Repenning *et al.*, (1990), quienes consideran que el Blancano debe ser definido con la primera aparición en Norteamérica (al sur de los 55° de latitud norte) de los roedores arvicolinos *Mimomys*, *Ogmodontomys sawrockensis* y *Ophiomys mcknighti*.

Varios esfuerzos se han hecho en las últimas tres décadas por establecer una resolución temporal en el Blancano. Sin embargo, las propuestas de su rango cronológico y sus divisiones temporales han sido muy heterogéneas (Repenning, 1978, 1987, 2001; Martin, 1979; Tedford, 1981; Lundelius *et al.*, 1987; Repenning *et al.*, 1990; Woodburne & Swisher 1995; Bell *et al.*, 2004). Pero tales esmeros pueden verse obstaculizados por problemas de provincianismo latitudinal o regional junto a la falta de un control radiométrico y paleomagnético. Además, gran parte de los géneros que se registran al inicio del Blancano, persisten a lo largo de él o incluso en temporalidades posteriores. Esta característica al parecer no sólo se da en macromamíferos. A lo largo del Plioceno se presenta la misma composición de géneros de reptiles (Preston, 1979), y muchos taxones de aves que se registran en el Blancano sobreviven en el Pleistoceno e incluso Holoceno (Feduccia, 1968).

Uno de los primeros intentos para reconocer las divisiones temporales del Blancano se llevó a cabo por Claude Hibbard *et al.*, (1965), en las Grandes Llanuras. Ellos propusieron una secuencia ordenada de faunas bastante completa y detallada. Aunque esta secuencia establecida reconoce implícitamente cambios en las faunas de mamíferos a través del tiempo, ellos nunca propusieron divisiones temporales formales para esta edad. Pero estos esfuerzos pioneros de dividir el Blancano establecieron una sólida base para posteriores correlaciones temporales y divisiones. Las siguientes propuestas para dividir el Blancano se centraron en el reconocimiento inicial de dos grandes divisiones temporales

(Tedford, 1981; Lundelius *et al.*, 1987; Woodburne & Swisher 1995; Bell *et al.*, 2004): El Blancano temprano y Blancano tardío. El primero se refiere a las faunas anteriores al Gran Intercambio Biótico Americano y el Blancano tardío a partir de la llegada de los primeros inmigrantes sudamericanos a Norteamérica. Otra propuesta alternativa se basa en la fauna de Rexroad en Kansas, como la base inferior del Blancano. Mientras que a la parte superior del Blancano se le nombró como Senecano basándose en las faunas de Grand View, White Rock, Dixon y Seneca. (Schultz *et al.* 1978).

En años posteriores, se dieron nuevas propuestas para dividir el Blancano. Entre las más exitosas están las basadas en la composición taxonómica y estado evolutivo de los roedores arvicólicos. La biocronología de Martin (1979), divide el Blancano en dos subedades (zonas II y III). La primera se caracterizó por el registro de la rata almizclera *Pliopotamys* y el roedor arvicólico *Pliolemmus*. La segunda (Zona III) se definió por las primeras apariciones de leminings de pantanos y los últimos registros de los géneros *Mimomys*, *Ophiomys*, *Ogmodontomys* y *Pliolemmus* en América del Norte. Una alternativa biocronológica basada en arvicólicos fue presentada por Reppening (1978; 1987; 2001) y Reppening *et al.* (1977; 1990). En sus trabajos más recientes, el esquema de Reppening nos presenta una división quintuple temporal del Blancano (Reppening, 2001): Blancano I hasta el Blancano V. Por otro lado, en la biocronología de Alroy (1994), se propone dividir el Blancano en tres unidades temporales. Se considera que la unidad Rexroadiano (B11) es divisible en dos subedades. La primera representa la unidad más temprana (Blancano temprano o B11A) y se ajusta la fauna de White Bluffs. La segunda representa el Blancano medio (B11B) e incluye las faunas de referencia Red Quarry y Rexroad KU loc. 3. El Senecano en cambio no es divisible, y se mantiene como Blancano tardío (B12), recayendo su referencia sobre la localidad de referencia Seneca.

### III.3.1. CONGLOMERADO B.1

**Equivalencias biocronológicas:** Blancano temprano

**Discusión:** El conglomerado B.1. (fig. 12), agrupa las faunas más tempranas del Blancano, que incluye la parte basal del Rexroadiano de Schultz *et al.*, (1978), y algunas localidades referidas como el límite Henfiliano/Blancano por Lundelius *et al.*, (1987). Sin embargo, el conglomerado no muestra ninguna división que permita diferenciar ambas temporalidades, lo que indica que se trata de una sola unidad biocronológica a la que trataremos como Blancano temprano.

La localidad de Panaca Formation, Nevada que tradicionalmente es referida como el límite Henfiliano/Blancano no se distancia en el clúster del resto de las faunas del Blancano temprano. Su edad es estimada en 4,53 m.a., de acuerdo al análisis de parsimonia biocronológica (AOE), y coincide en gran medida con la fecha estimada con los métodos de paleomagnetismo de Lindsay *et al.* (2002). Sin embargo, su composición taxonómica incluye a taxones supervivientes del Henfiliano tardío como *Cuvieronius*, *Canis lepophagus*, *Martinogale* y *Dinohippus*, junto a especies que se registran por primera vez durante el Blancano temprano como es el caso de *Equus simplicidens*, *Equus hemionus*, *Borophagus diversidens*, *Megatylopus cochrani* (Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004). Esta presencia temprana de fauna Blanquense nos indica que la edad del Blancano temprano pudo haber iniciado por lo menos medio millón antes que la fecha estimada para el Rexroadiano de Schultz *et al.*, (1978) y Zona II de Martin (1979).

Por otra parte, el Blancano temprano pudo finalizar antes de los 3.4 m.a. La localidad de Black Ranch es datada por el análisis de parsimonia biocronológica en 3.34 Ma. (Tabla 4). La cual contiene entre su fauna a taxones típicos del Blancano temprano junto a aquellos que se registran por primera vez en una fecha posterior a los 3.7 Ma. como *Equus simplicidens* (Lindsay, 1981). Esta aproximación se correlaciona con el Crón Gauss 2An.2r, y sólo se asemeja a la propuestas biocronológicas de Alroy (2000). Las otras propuestas como el Blancano II de Reppenning (1987) y Reppenning *et al.*, (1990) termina por lo menos medio millón de años antes que esta fecha. Mientras que el Rexroadiano de Schultz *et al.*, (1978) y la Zona II de Martin (1979), son más recientes, finalizando cerca de un millón de años después (al inicio del Crón Matuyama).

### ***Definición alternativa***

A lo largo de los últimos 40 años se han hecho varios esfuerzos por definir el Blancano temprano. No obstante, estos esfuerzos han derivado principalmente en propuestas basadas en la composición taxonómica y el grado evolutivo de los roedores arvicolinos (Martin, 1979; Reppening, 1987 y Reppening *et al.*, 1990). Las cuales consideran que el Blancano temprano dio inicio en fecha más temprana a cualquiera de propuestas basadas en macromamíferos.

Entre las propuestas del Blancano temprano fundadas en macromamíferos, destaca el Rexroadiano de Schultz *et al.* (1978) (considerado Pre-Blancano por Kürten, 1972). Esta subedad fue definida en base a la llegada de los inmigrantes del Viejo Mundo *Megantereon*, *Chasmaporthetes*, *Ursus*, *Trigonictis*, *Satherium*, *Stegomastodon*, *Mammut*, *Glyptotherium* y los verdaderos cérvidos *Bretzia* y *Odocoileus*. Sin embargo, tal definición no se sustenta por el simple hecho de que varios de estos taxones ahora tienen su primer registro conocido en el Henfiliano tardío: *Stegomastodon*, *Ursus*, *Megantereon*, *Mammut*, *Bretzia*, *Trigonictis*, *Satherium* (Lindsay *et al.*, 1984; Bell *et al.*, 2004); o en el caso del xenarcto *Glyptotherium* que se conoce en faunas más tardías en Estados Unidos (Blancano temprano).

En la obra de Lindsay *et al.* (1984), se establece una nueva resolución y división biocronológica del Blancano. Ellos definen a esta edad en base a la asociación de *Equus* y *Nannippus*. La aparición del primero de estos équidos es estimada alrededor de los 4.3 m.a. y la extinción del segundo es calculada hace 2.2 m.a. La aparición del género *Equus* en Norteamérica podría ser una eficaz definición del Blancano temprano. Sin embargo, existen taxones con características intermedias entre *Dinohippus* y *Equus*, que causarían confusión. Para evitar este problema nosotros proponemos como definición a la aparición de *Equus simplicidens*. Esta especie de caballo se ajusta adecuadamente a la propuesta de “taxón compartido”, no sólo por el hecho tener su primer registro conocido en Norteamérica a partir del Blancano temprano, sino que tiene la ventaja de ser un registro muy abundante en Norteamérica, que va desde Estados Unidos (Arizona, California, Colorado, Idaho, Kansas, Nebraska, Nevada, New Mexico, Texas, Washington) hasta México (Guanajuato, Michoacán, Baja California Sur, Hidalgo).

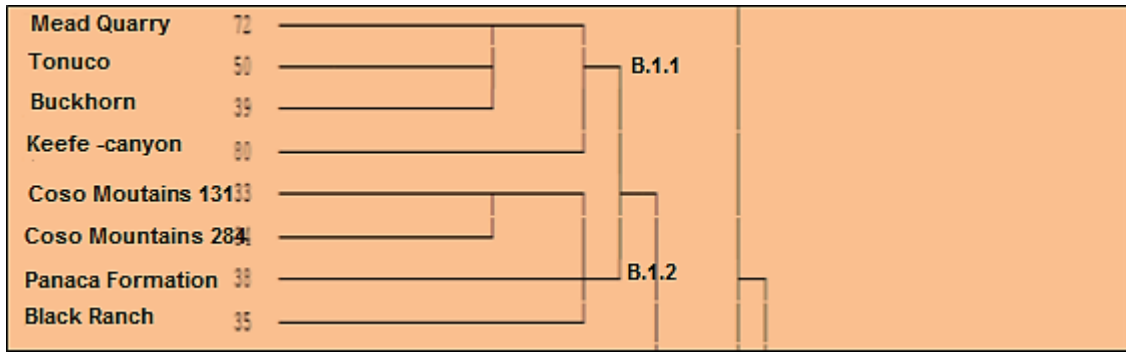


Figura 12. Conglomerado B1 corresponde a localidades fósilíferas del Blancano temprano representadas en el dendrograma de semejanza en la Fig. 3. La división del conglomerado es causada por cuestiones biogeográficas y no tanto por diferencias significativas temporales.

**Tabla 4.** Localidades fósilíferas del Blancano temprano del conglomerado B.1. Aquí se muestran las dataciones numéricas máximas (FAE) y mínimas (LAE) obtenidas del análisis de parsimonia biocronológica. Hacia el lado izquierdo de la tabla, se observan las dataciones radio-isotópicas obtenidas de diferentes publicaciones.

Conglom	Localidades	Estado	LA E	FA E	Prom	Datación Numérica	Otras dataciones.
B.1.1	Mead Quarry 9	Texas, E.U.A	137	138	137.5	4.24±0.37	
B.1.1	Tonuco Mountains	New Mexico, E.U.A	122	123	122.5	3.25±0.02	Datada en 3.6-3.0 Ma. en base a paleomagnetismo (Morgan & Lucas 2003).
B.1.1	Buckhorn	New Mexico, E.U.A	134	135	134.5	3.66±0.18	
B.1.1	Keefe Canyon	Kansas, E.U.A	132	133	132.5	3.62±0.02	
B.1.2	Coso Mountains 131	California, E.U.A	117	118	117.5	4.46±0.07	En 3,0 Ma. por métodos de K-Ar (Bacon <i>et al.</i> 1979).
B.1.2	Coso Mountains 284	California, E.U.A	117	118	117.5	4.46±0.07	En 3,0 Ma. por métodos de K-Ar (Bacon <i>et al.</i> 1979).
B.1.2	Panaca Formation	Nevada, E.U.A	117	117	117	4.52±0.005	Datada en 4,55-4,50 millones de años por métodos paleomagnéticos (Lindsay <i>et al.</i> 2002).
B.1.2	Black Ranch	California, E.U.A	117	118	117.5	3.34±0.095	Incluye dos niveles separados estratigráficamente datados en 3,39 Ma. (Evernden <i>et al.</i> , 1964).



### ***Aspectos paleobiogeográficos***

En este intervalo se dieron pocos movimientos dispersivos provenientes de Eurasia, tan sólo llegan algunos carnívoros como *Ursus abstrusus*, *Satherium piscinarium*, *Chasmaporthetes*, *Ferinetrix*; y la cabra *Sinocapra willdownsi*. No obstante, algunos de estos taxones tienen su primer registro conocido mediado del Blancano temprano (posterior a los 4,0 Ma.). La invasión de fauna sudamericana fue más diversa que durante el Henfiliano, avanzan cuatro géneros (*Pamphatherium*, *Glyptotherium*, *Glossotherium*, *Neochoceros*), pero limitan su distribución en la Faja Volcánica Transmexicana (Miller & Carranza-Castañeda, 2002; Carranza-Castañeda & Miller, 2003). La tardía invasión de la fauna eurasiática se explica en que durante gran parte del Blancano temprano se da una transgresión marina (Haq *et al.*, 1988), lo que redujo la disponibilidad de puentes terrestres (Webb & Opdyke, 1995). De acuerdo a Lundelius *et al.*, (1987), estos movimientos dispersivos son atribuibles a una disponibilidad de las rutas de dispersión de Asia y Sudamérica, y junto con un incremento en la inestabilidad ambiental en altas latitudes.

### ***Región biogeográfica Proto-Neártica***

El conglomerado B.1 agrupa las faunas meridionales de Estados Unidos, que representan el extremo sur de la región Proto-Neártica durante el Blancano temprano. La resolución del análisis de similitud permite distinguir tres provincias distintas de esta región: la Californiana, Artemisiana, y Kansana (fig. 13).

### ***La provincia biogeográfica Californiana***

Esta provincia ocupó el centro y norte de California, representada por las localidades fosilíferas de Coso Mountains 131 y 284. Es probable que la provincia Californiana formara parte del extremo suroeste de la región biogeográfica Proto-Neártica, limitando al sur alrededor de los 36° N. El elemento biótico dominante es difícil de estimar, ambas localidades contienen una fauna poco diversa de mamíferos, constituida por formas de origen Septentrional y Mesoamericana. El elemento Septentrional es representado principalmente por taxones de origen nativo norteamericano como *Platygonus*, *Hemiauchenia* y *Borophagus diversidens*. El único representante de origen eurasiático es el mastodonte *Mammuthus coensisi*. Mientras que el elemento mesoamericano es únicamente representado por

el équido *Equus simplicidens*, que tiene su primer registro conocido en el Blancano temprano.

### **Provincia biótica Artemisiana**

La provincia Artemisiana se ubicó en el suroeste de la región biogeográfica Proto-Neártica. Se extendió desde el oriente de California (Black Ranch Nevada) hasta el este de Nevada (Panaca Formation). En esta provincia dominó el elemento septentrional de origen nativo norteamericano. Este elemento se puede dividir en dos grupos según su origen temporal. Los de origen “antiguo” que comprende básicamente aquellos taxones supervivientes de temporadas pretéritas como los carnívoros *Canis lepophagus*, *Borophagus diversidens*, *Bassariscus casei*. Los de origen “tardío” se refiere a aquellos taxones que se registran por primera vez en esta temporalidad (Blancano temprano) como *Taxidea taxus*, *Megatylopus cochrani*, *Stegomastodon mirificus*, *Equus (hemionus)*, *Hemiauchenia macrocephala*. El elemento Septentrional de origen eurasiático es pobremente representado por la mofeta *Martinogale*.

Por otro lado, el elemento mesoamericano o tropical está presente en esta provincia, pero es sólo representado por algunos ungulados que han confinado su área de distribución a latitudes tropicales como los gonfotéridos *Cuvieronius tropicus* y *Rhynchotherium*; el caballo *Equus simplicidens*; y el xenartro *Megalonyx leptostomus*.

### **Provincias bióticas Kansana y Comanchiana**

En ausencia de localidades del sureste de Estados Unidos en el análisis, es difícil saber si el sur de las Grandes Llanuras seguían manteniendo una estrecha semejanza taxonómica con la región de las Llanuras Costeras del Golfo de México. En latitudes bajas de esta región se reconocen por lo menos dos provincias biogeográficas distintas, la Kansana (Oklahoma Kansas) y Navahoiana (Nuevo México). Sin embargo, son escasas las diferencias faunísticas entre ambas provincias (ambos clústeres se separan a muy corta distancia entre sí). Es posible que las dos provincias formaran parte del dominio biogeográfico del sureste Proto-Neártico, que abarcaría desde Nebraska al centro de Texas y Nuevo México. Este dominio biogeográfico se asemeja las extensiones de estepas y planicies semiáridas del

centro-oeste de Estados Unidos que mencionan Webb & Opdyke, (1995) y Latorre *et al.*, (1997).

El elemento dominante en ambas provincias fue el septentrional de origen endémico Proto-Neártico. Los taxones nativos norteamericanos de origen “antiguo” incluyen a los carnívoros *Canis lepophagus*, *Bassariscus*; y los ungulados *Platygonus* y *Dinohippus*. Mientras que el nativos origen “tardío” es representado por formas nativas que se registran por primera vez en el Blancano temprano como el canido *Borophagus diversidens*, el tejón *Taxidea taxus*; y los camélidos *Gigantocamelus spatulus*, *Megatylopus cochrani*. La mayoría de estos taxones, tiene una distribución geográfica extensa ocupando gran variedad de habitats abiertos y semiabiertos de esta y otras provincias biogeográficas. Por otra parte, el elemento septentrional de origen eurasiático, es menos diverso, incluyendo a taxones del Viejo Mundo de reciente penetración como el *Mammut americanum*, *Sinocapra willdownsi*, *Chasmaporthetes ossifragus*) y supervivientes de temporalidades anteriores como el ciervo (*Bretzia*).

El elemento tropical aunque es representado por taxones de origen sudamericano y mesoamericano, es poco diverso en esta provincia. La fauna sudamericana sólo es constituida por un único taxón, el xenartro *Megalonyx*. Mientras que las formas nativas mesoamericanas son ligeramente más diversas, incluyen principalmente taxones de reciente aparición como el équido *Equus simplicidens*; el camélido *Hemiauchenia macrocephala* y los gonfotéridos *Cuvieronius* y *Stegomastodon mirificus*. Estos últimos son de extirpe Holártico antiguo, pero que han evolucionado en formas adaptadas a climas tropicales

### ***Región biogeográfica Mesoamericana***

La ausencia de yacimientos mesoamericanos en el análisis, dificulta reconocer el límite latitudinal entre las regiones biogeográficas Proto-Neártica y Mesoamericana. Sin embargo, en la Faja Volcánica Transmexicana se registran algunos yacimientos que aunque son empobrecidos, su información paleoecológica y biocronológica es muy importante. Estas localidades registran la presencia de emigrantes sudamericanos vinculados a la emersión del Istmo de Panamá: *Glossotherium garbanii*, *Glyptotherium arizonae*, *Plannia*, y *Neochoerus* en Arrollo El Tanque, Guanajuato; *Pampatherium* y *Glyptotherium* en Arroyo Belén, Guanajuato (Miller & Carranza-Castañeda, 2002). Mientras que el elemento

Tropical de origen mesoamericano estuvo representado por los primeros registros de *Conepatus* (Wang & Carranza-Castañeda, 2008); y del género *Equus* (Carranza-Castañeda & Miller, 2003).



Figura 13. Regionalización biogeográfica del Blancano temprano (B.1). En la región biogeográfica Proto-Neártica se reconocen cuatro provincias biogeográficas: Californiana, Artemisiana, Kansana y Comanchiana. El límite latitudinal entre las regiones Proto-Neártica y Mesoamérica posiblemente se ubicó por debajo de los 33° de latitud norte. Imagen en base a la reconstrucción paleogeográfica de Blakley (2006).

### III.3.2. CONGLOMERADO B.2

**Equivalencia biocronológica:** Blancano medio

**Discusión.** Las localidades del conglomerado B.2 (fig. 14), se asemejan en gran medida a la fauna del Blancano medio o B11B de Alroy *et al.*, (1994), indicado por la primera aparición en Norteamérica de los carnívoros *Dinofelis palaeoonca*, *Bassariscus casei* y *Spilogale rexroadi*. Sin embargo, algunas de las localidades del Blancano medio que propone Alroy, aparecen en nuestro análisis unidas en el grupo que representa el Blancano tardío, como son Broadwater Locality A, Cita Canyon, y Haile XVA. El conglomerado B.2 al ser una unidad intermedia del Blancano, la hemos nominado únicamente como Blancano medio, lo que permite una fácil comprensión y manejo de la subedad.

El Blancano medio abarcó menos de un millón de años durante el Plioceno tardío (entre los 3,3 a 2,65 millones de años), comprendiendo gran parte del Cron Gauss. Esta unidad temporal cubriría el rango de duración del Blancano III de Martin (1979) o sección tardía de la subedad Rexroadiano de Schultz *et al.*, (1978). Aunque su base inicial no es fácil de reconocer en el análisis. La localidad más temprana del conglomerado B.2. es Rancho Viejo (Guanajuato), datada en  $3.20 \pm 0.40$  millones de años de acuerdo al análisis AOE y su edad radiométrica se sitúa entre 3,32 y 3,36 Ma. (Carranza-Castañeda, 1992; Kowallis *et al.*, 1998; Flynn *et al.*, 2005). Sin embargo, contiene una peculiar composición taxonómica que la distingue del resto de las faunas locales del conglomerado. Registran una mezcla de taxones que aparecen por primera vez durante el Blancano temprano (*Equus simplicidens*, *Nannippus peninsulatus*, *Borophagus diversidens* y *Hemiauchenia macrocephala*), junto a inmigrantes del Blancano medio como *Miracinonyx studeri* y *Camelops*; y taxones de abolengo sudamericano que aparecen en el análisis a partir del Blancano tardío (*Glyptotherium* y *Glossotherium*) (Carranza-Castañeda & Miller, 2002). Desafortunadamente, no incluyen entre sus faunas a mamíferos típicos del Blancano medio como *Dinofelis palaeoonca*, *Megantereon hesperus*, *Felis rexroadensis*, *Puma lacustris*, *Homotherium serum*, *Parailurus* y *Raginifer*. Estos inmigrantes eurasiáticos se registran en nuestro análisis en localidades más tardías, posteriores a los 3,0 millones de años.

Por otro lado, las localidades texanas de Beck Ranch y Marmot Quarry registran las fechas más tardías del conglomerado B.2, datadas en 2,7 y 2,63 millones de años respectivamente (tabla 5). Ambas faunas, no contienen inmigrantes de origen sudamericano

que indicarían una edad posterior a los 2.7 M.a. No obstante, sí registran en ellas carnívoros eurasiáticos que llegan a Norteamérica en una edad posterior a los 3 millones de años: *Vulpes velox*, *Urocyon* en Beck Ranch; y *Dinofelis palaeoonca*, *Puma lacustris*, *Homotherium* en Marmot Quarry.

### ***Definición alternativa***

Alroy *et al.* (2000) propusieron que el Rexroadiano de Schultz *et al.* (1987) es divisible, y nombraron a su sección tardía como Blancano medio o B11B. Esta subedad fue definida de acuerdo a los taxones *Bassariscus casei*, *Dinofelis palaeoonca*, *Procyon rexroadensis*, *Spilogale rexroadi*. Ellos consideraron que durante este intervalo temporal llegan por primera vez los inmigrantes *Canis latrans*, *Dasypus bellus*, *Lynx rufus*. Sin embargo, la mayor parte de los taxones índice que proponen tienen un registro empobrecido y/o una distribución exclusiva en la región biogeográfica Proto-Neártica.

La definición propuesta por Alroy resulta muy apropiada cuando se intenta correlacionar localidades de Norteamérica septentrional, pero al comparar con faunas más meridionales como las de México o Centroamérica pueden provocar sesgos en el análisis estadístico. Mediante el criterio de “taxones compartidos” nosotros proponemos definir el Blancano medio en función del primer registro conocido del género *Camelops* en Norteamérica, el cual se calcula alrededor de los 3.25 m.a. (Harrison, 1985; Morgan *et al.*, 1998). Este taxón se distribuyó extensamente por todo el subcontinente durante este intervalo temporal: México (Guanajuato, Michoacán, Baja California Sur, Hidalgo) y Estados Unidos (Arizona, California, Kansas, Nebraska, Nevada, New Mexico, South Dakota, Texas, Washington, Idaho) (Alroy, 2000; Ruez, 2007).

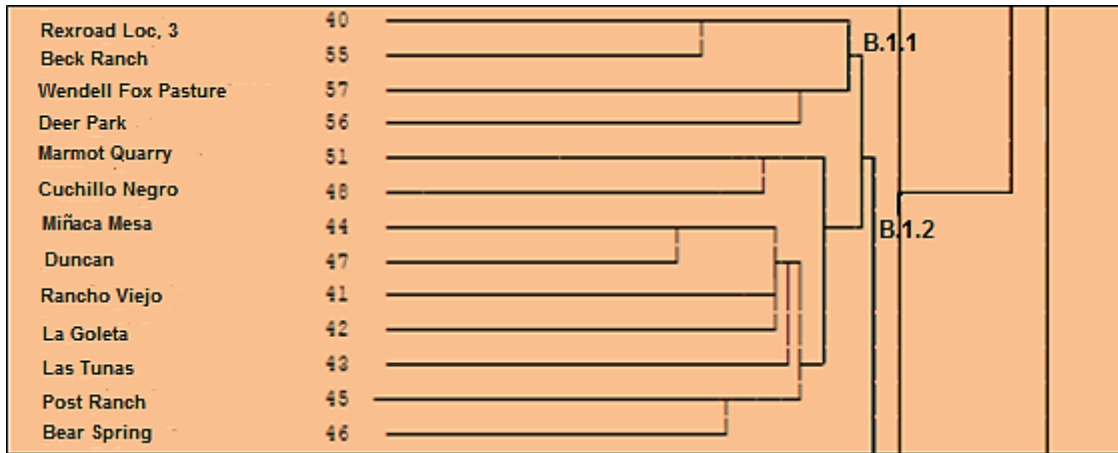


Figura 14. Conglomerado B.2. corresponde a localidades del Blancano medio representadas en el dendrograma de semejanza en la Fig. 4. El distanciamiento de este conglomerado, refleja la ruptura espacial de las regiones biogeográficas Proto-Neártica y la Mesoamericana.

**Tabla 5.** Localidades fosilíferas del Blancano medio del conglomerado B.2. Aquí se muestran las dataciones numéricas máximas (FAE) y mínimas (LAE) obtenidas del análisis de parsimonia biocronológica. Hacia el lado izquierdo de la tabla, se observan las dataciones radio-isotópicas obtenidas de diferentes publicaciones.

Conglom	Localidades	Estado	LAE	FAE	Prom	Datación Numérica	Otras dataciones.
B.2.1	Rexroad Loc. 3	Kansas, E.U.A.	139	140	139.5	2.79±0.27	
B.2.1	Beck Ranch	Texas, E.U.A.	138	139	138.5	2.74±0.22	
B.2.1	Wendell Fox Pasture	Kansas, E.U.A.	130	131	130.5	2.8±0.25	
B.2.1	Deer Park	Kansas, E.U.A.	132	133	132.5	2.91±0.23	
B.2.2	Marmot Quarry	Texas, E.U.A.	152	153	152.5	2.7±0.01	
B.2.2	Cuchillo Negro	New Mexico, E.U.A.	154	155	154.5	3.02±0.15	
B.2.2	Miñaca Mesa	Chihuahua, México	153	154	153.5	2.61±0.23	
B.2.2	Duncan	Arizona, E.U.A.	153	154	153.5	2.9±0.14	
B.2.2	Rancho Viejo	Guanajuato, México	130	130	130	3.20±0.40	Datado en 3.32±0.,02 Ma. con métodos de Ar/Ar por Kowallis <i>et al.</i> (1998), y fechado en 3.36±0,04Ma por nuevos análisis de Ar/Ar en Flynn <i>et al.</i> (2005). 84.5
B.2.2	La Goleta	Michoacán, México	111	112	111.5	3.43±0.,18	
B.2.2	Las Tunas	Baja California Sur, México	154	155	154.5	2.75±0.15	
B.2.2	Post Ranch	Arizona, E.U.A.	131	132	131.5	2.77±0.27	
B.2.2	Bear Spring	Arizona, E.U.A.	154	155	154.5	2.70±0.36	

### ***Aspectos biogeográficos***

A principios del Blancano medio no se produjeron grandes eventos migratorios intercontinentales, y la fauna nativa no experimentó cambios significativos de diversidad (Post & Behresmeyer, 1992; Webb & Opdyke, 1995). Sin embargo, esta situación comenzó a invertirse hacia finales de este intervalo temporal. Varios carnívoros eurasiáticos comenzaron a registrarse en gran parte de Norteamérica septentrional, principalmente félidos (*Dinofelis palaeonca*, *Puma lacustris*, *Homotherium*, *Miracinonyx*) y canidos (*Vulpes velox*, *Urocyon*). Es probable que esta inmigración eurasiática se diera sólo en un breve periodo del Blancano medio, durante regresión marina TB3 3.7 de Tipo 1 (Haq *et al.*, 1988).

El incrementó en la temperatura media y la precipitación anual en latitudes altas, provocó cambios en la distribución de la fauna (Jiang *et al.*, 2005). Al parecer los taxones con características boreales y templadas se replegaron hacia zonas más septentrionales, permitiendo el avance de fauna tropical hasta el sur de Estados Unidos. Por lo que el límite latitudinal fluctuó varios grados hacia al norte.

Estos cambios ambientales provocaron una mayor acentuación del provincialismo biótico durante el Blancano medio. Las subdivisiones del conglomerado B.2. son reflejo de este realce provincial (fig. 15); de la región biogeográfica Proto-Neártica, sólo se puede inferir la provincia Kansana (sur de las Grandes Llanuras norteamericanas), mientras que en la región Mesoamericana se reconocen cinco provincias bióticas.





Figura 15. Regionalismo biogeográfico del Blancano medio (Conglomerado B.2). En este mapa se observan la ubicación de las 5 provincias bióticas de la región biogeográfica Mesoamericana (color amarillo) y de la provincia Kansana en la región biogeográfica Proto-Neártica (color verde). El límite latitudinal entre ambas regiones se mantuvo alrededor de los 33° de latitud norte. Imagen en base a la reconstrucción paleogeográfica de Blakley (2006).

### *Región biogeográfica Proto-Neártica*

#### Provincia biótica Kansana

Desafortunadamente la región biogeográfica Neártica, sólo es representada en el análisis por la provincia Kansana (sur de las Grandes Llanuras norteamericanas). Esta provincia abarcó las grandes extensiones de sabanas y estepas semiáridas del sur de Estados Unidos, desde el centro Texas (Beck Ranch) al norte de Kansas (Deer Park, Wendell Fox Pasture y Rexroad Loc. 3).

El elemento biótico dominante es el Septentrional, representado por taxones de origen eurasiático y nativos norteamericanos. Los primeros incluyen a inmigrantes del Viejo Mundo, tanto de origen tardío (*Dinofelis palaeonca*, *Homotherium*, *Satherium piscinarium*, *Puma lacustris*, *Vulpes velox*, *Urocyon progressus*, *Spilogale rexroadi*, *Mustela meltoni*); como de origen “temprano” (*Felis rexroadensis*). El elemento septentrional de origen nativo Proto-Neártico es igual de diverso, incluye a taxones autóctonos de Norteamérica y linajes antiguos de abolengo eurasiático que restringieron su área de distribución a latitudes septentrionales del subcontinente. Este elemento se puede dividir de acuerdo a su origen temporal en taxones de “origen “tardío” como *Bassariscus casei*, *Procyon rexroadensis*, *Camelops*, *Equus cumminsii*, *Nannippus beckensis*; y aquellos de origen “temprano”, que aparecen por primera vez en edades anteriores como *Platygonus bicalcaratus*, *Nannippus peninsulatus*, *Hemiauchenia macrocephala*.

### ***Región biogeográfica Mesoamericana***

El segundo grupo (conglomerado B.2.2), representa el extremo norte de la región biogeográfica Mesoamericana. Este conglomerado contiene faunas por debajo de los 33° de latitud norte, las cuales se pueden dividir en cinco pequeños conjuntos faunísticos, que representan a cinco provincias biogeográficas distintas: Apachiana (sur de Arizona, Chihuahua), Arizoniana (centro de Arizona), Chihuahuense (sur de Nuevo México y Texas); Baja California (península de Baja California), Altiplano Mexicano (Bajío mexicano). No obstante, la distancia entre ellas en el dendograma, nos indica que no hubo gran diferencia en la composición taxonómica de estas provincias.

### **Provincia biótica Chihuahuense**

La provincia biótica Chihuahuense es representada por las faunas de meridionales de Texas (Marmot Quarry) y Nuevo México (Cuchillo Negro), aunque posiblemente se extendería hasta Chihuahua y Coahuila, México. Esta provincia se ubicó en el extremo septentrional de la región Mesoamericana, teniendo su límite norte alrededor de los 32 - 33° de latitud norte. El elemento dominante de esta provincia sigue siendo el Septentrional. Los inmigrantes euroasiáticos son los más diversos en esta temporalidad, incluyen principalmente a carnívoros eurasiáticos de reciente penetración como *Dinofelis palaeonca*,

*Homotherium*, *Puma lacustris*. Las formas nativas proto-neárticas estuvieron representadas por algunos ungulados de origen tardío como *Equus cumminsii*, *Gigantocamelus spatulus* y supervivientes de edades pretéritas como *Equus simplicidens*, *Borophagus hilli*.

### **Provincia biótica Sonorense**

La provincia Sonorense comprende una pequeña franja de Arizona y California, representada en el análisis por las localidades de Bear Spring y Post Ranch. Esta provincia contiene una mezcla de elementos septentrionales y mesoamericanos que sugiere que formó parte de la zona de transición entre la región biogeográfica Mesoamericana y la Proto-Neártica. El elemento Septentrional es representado por taxones Holárticos de origen temprano (Blancano temprano) como *Chasmaporthetes ossifragus*; y de origen nativo Proto-Neártico supervivientes de edades pretéritas (*Nannippus peninsulatus*, *Trigonictis*, *Borophagus*, *Platygonus*), mientras el elemento Mesoamericano es representado por taxones nativos mesoamericanos de origen “antiguo” como *Cuvieronius tropicus*, *Equus simplicidens* y *Rhynchotherium falconeri*.

### **Provincia Apachiana**

Los yacimientos de Duncan (Arizona) y La Miñaca Mesa (Chihuahua) posiblemente representen la provincia biótica Apachiana durante el Blancano medio, ubicada en el extremo noroccidental de la región biogeográfica Mesoamericana. El elemento Tropical o Mesoamericano es el dominante en esta provincia, incluyendo básicamente a taxones nativos de Mesoamérica. La mayor parte de estos tiene un origen “temprano”, en las faunas del Blancano temprano o anteriores, como *Equus simplicidens*, *Cerdocyon avius*, *Tapirus*, *Borophagus hilli*. Los elementos Mesoamericanos de origen reciente están casi ausentes, siendo representados solamente por el proboscideo *Rhynchotherium preacursor*.

El elemento de origen Septentrional aunque no es el dominante es también muy diverso, incluye tanto a taxones eurasiático, como nativos proto-neárticos. Los de origen eurasiático son representados principalmente por taxones supervivientes del Blancano temprano como *Odocoileus*, *Platygonus*, *Chasmaporthetes ossifragus*, *Lynx*; mientras que los de origen nativo Proto-Neártico agrupan básicamente a taxones de origen “tardío” de Norteamérica septentrional como *Camelops* o *Tetrameryx*,

### **Provincia biótica San Lucana**

La provincia biótica San Lucana es representada en el análisis por la localidad de Las Tunas, Baja California Sur. Esta pequeña provincia posiblemente abarcó el centro y sur de la Península de Baja California, México. El elemento biótico dominante es difícil de reconocer pues se observa una mezcla de formas de origen tropical y septentrional. El elemento septentrional de origen nativo Proto-Neártico, incluye a taxones de origen “antiguo” como *Borophagus hilli* y otros de origen “tardío” como el camélido *Camelops*. El elemento Septentrional de origen eurasiático, incluye principalmente a carnívoros de origen “tardío” *Lynx* y *Megantereon*. Por último, el elemento Tropical es representado por taxones nativos mesoamericanos de origen temprano como *Hemiauchenia*, *Equus simplicidens* y de reciente aparición, tales como *Rhychotherium praecursor* y *Cerdocyon*.

### **Provincia del Altiplano mexicano**

La provincia del Altiplano Mexicano abarcó desde la Faja Volcánica Transmexicana, hasta la Meseta Central mexicana, limitando al oriente y poniente por las sierras Madres Oriental y Occidental. Esta provincia es representada en el conglomerado por las localidades de Rancho Viejo, Guanajuato y La Goleta, Michoacán. En ella coexiste una compleja mezcla de elementos bióticos de origen Septentrional y Tropical. El elemento Septentrional es representado principalmente por taxones eurasiáticos y nativos proto-neárticos de origen “antiguo”, que incluye básicamente a supervivientes del Blancano temprano y anteriores a él (*Machairodus*, *Borophagus diversidens*, *Nannippus peninsulatus*, *Chasmaporthetes*, *Capromeryx tautoensis*). El elemento Tropical es representado por taxones nativos Mesoamericanos y de abolengo sudamericano. Los primeros, son aquellos taxones nativos norteamericanos que han evolucionado y diversificado en latitudes tropicales, la mayoría de estos tiene un origen “antiguo”, en las faunas del Blancano temprano o anteriores a él (*Equus simplicidens* y *Hexobelomeryx fricky*). Por último, elemento de abolengo sudamericano agrupa básicamente a taxones heraldos (Webb 1976, 1985), de Sudamérica posteriores a la conexión del istmo de Panamá, representados básicamente por xenartros (*Megalonyx leptostomus*, *Glossotherium garbanii*, *Glyptotherium arizonae*, *Pampatherium*) y caviomorfos (Laurito & Valerio, 2012 A; Laurito & Valerio, 2012 B).

### CONGLOMERADO B.3

**Equivalencias biocronológicas:** Blancano tardío

**Discusión:** El conglomerado B.3 (fig. 16) incluye localidades previamente referidas al inicio del Blancano tardío en Estados Unidos (Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004), varias de éstas, son caracterizadas por la asociación de *Glyptotherium* con *Nannippus peninsulatus*. La presencia de endentados y caviomorfos, indican el inicio del intercambio de fauna entre las Américas, estimada en los 2.5 millones de años para el sur de Estados Unidos (Marshall *et al.* 1979; Webb 1976; Morgan & Lucas 2003). Esta subedad ha sido definida en base a dos eventos de dispersión de fauna intercontinental. El primero atañe al intercambio de fauna entre las Américas o “Gran Intercambio Biótico Americano”, y el otro es el intercambio intercontinental con Eurasia a través del puente de Beringia (Woodburne & Swisher, 1995). El Gran Intercambio Biótico Americano se caracterizó por la llegada de 7 géneros de origen sudamericano a Norteamérica a través del puente terrestre de Panamá, hacia finales del Crón C2An (Gauss) (Marshall *et al.*, 1979; Marshall, 1988; Berggren *et al.*, 1995;). En nuestro análisis, esta invasión Neotropical es calculada en alrededor de los 2,7 millones de años, en base a las dataciones AOE de Red Light 40856, Carter Quarry y 111 Ranch (lower y middle) (tabla 6). Sin embargo, el intercambio fue diacrónico y limitado a ciertas regiones del continente. El inicio del intercambio de fauna entre las Américas se dio en forma diacrónica, en Norteamérica meridional comenzó por lo menos 1 y medio millón de años antes que en Estados Unidos (Miller & Carranza-Castañeda, 2002). Tres familias de emigrantes sudamericanos tienen su primer registro conocido en el centro de México y Centroamérica desde el Plioceno temprano. Las familias *Mylodontidae* (*Glossotherium*), *Glyptotheridae* (*Glyptotherium*, *Pampatherium*, *Plaina*) y *Hydrochoeridae* (*Nechoerus*) alcanzan a invadir la Faja Volcánica Transmexicana desde inicios del Blancano (Miller & Carranza-Castañeda, 2002; Carranza-Castañeda *et al.*, 2003; 2004; Woodburne *et al.*, 2006). La presencia de estos inmigrantes nos indica que el puente de tierra panameño debió necesariamente conectarse desde hace 4,7 Millones de años (Miller & Carranza-Castañeda, 2002; Carranza-Castañeda *et al.*, 2003; 2004; Flynn *et al.*, 2005). Por otro lado, el intercambio intercontinental con Eurasia se caracterizó por la llegada del roedor *Synaptomys* (*Pliotomys*) y el oso *Tremarctos* por vía Beringia (Woodburne & Swisher, 1995). Pero, ambos taxones tienen un registro muy limitado en

Norteamérica septentrional durante el Blancano tardío, y es hasta el Irvingtoniano que extienden su área de distribución hacia latitudes más bajas del subcontinente (Alroy, 2000; Bell *et al.*, 2004).

Tradicionalmente el Blancano tardío finaliza entre los 1,80 y 1.95 millones de años. Sin embargo, a partir de los 2.2 Ma, comienza a gestarse un periodo de extinciones al que Lindsay *et al.* (1984), nombran como límite Blancano tardío/Irvingtoniano. En este lapso temporal desaparecen de Norteamérica algunos taxones como *Borophagus*, *Equus* (*Plesippus*), *Nannippus* y *Rhynchotherium* (Lundelius *et al.* 1987). Pero, las faunas de este evento aparecen distanciadas del conglomerado B.3. Sin embargo, gran parte de las localidades del conglomerado B.3 registran la presencia de *Nannippus peninsulatus* lo que indica una edad anterior al límite Blancano tardío/Irvingtoniano. Este équido llega a al límite de su rango cronológico alrededor de los 2.2 millones de años (Lindsay *et al.*, 1984; Lundelius *et al.*, 1987). Esto coincide con el rango temporal del conglomerado B.3 estimado entre 2.7 y 2.2 Millones de años en función de nuestro análisis biocronológico (tabla 6).

### ***Definición alternativa***

En general, los taxones sudamericanos que tradicionalmente definen el Blancano tardío, ahora se sabe que llegan a Norteamérica tropical desde el Plioceno temprano (Carranza-Castañeda & Miller 2002; Carranza-Castañeda *et al.* 2003). Sin embargo, algunos taxones sudamericanos posiblemente entraron en Norteamérica por primera vez durante del Blancano tardío. Los xenartros *Eremotherium*, *Dasybus*, *Pachyarmatherium* y el roedor *Erethizon* tienen su primer registro conocido en Estados Unidos a principios del Blancano tardío (Webb, 1976; 1985; Woodburne & Swisher, 1995). Desafortunadamente su ausencia en el registro mexicano y centroamericano no permiten confirmar si llegaron al subcontinente durante este intervalo o anterior a él. Estos inmigrantes sudamericanos pueden ser útiles para definir el Blancano tardío, si están asociados a taxones que tienen su primer registro conocido en este intervalo como los équidos *Equus scotti* y *Equus idahoensis*; y el antilocáprido *Capromeryx arizonae*.

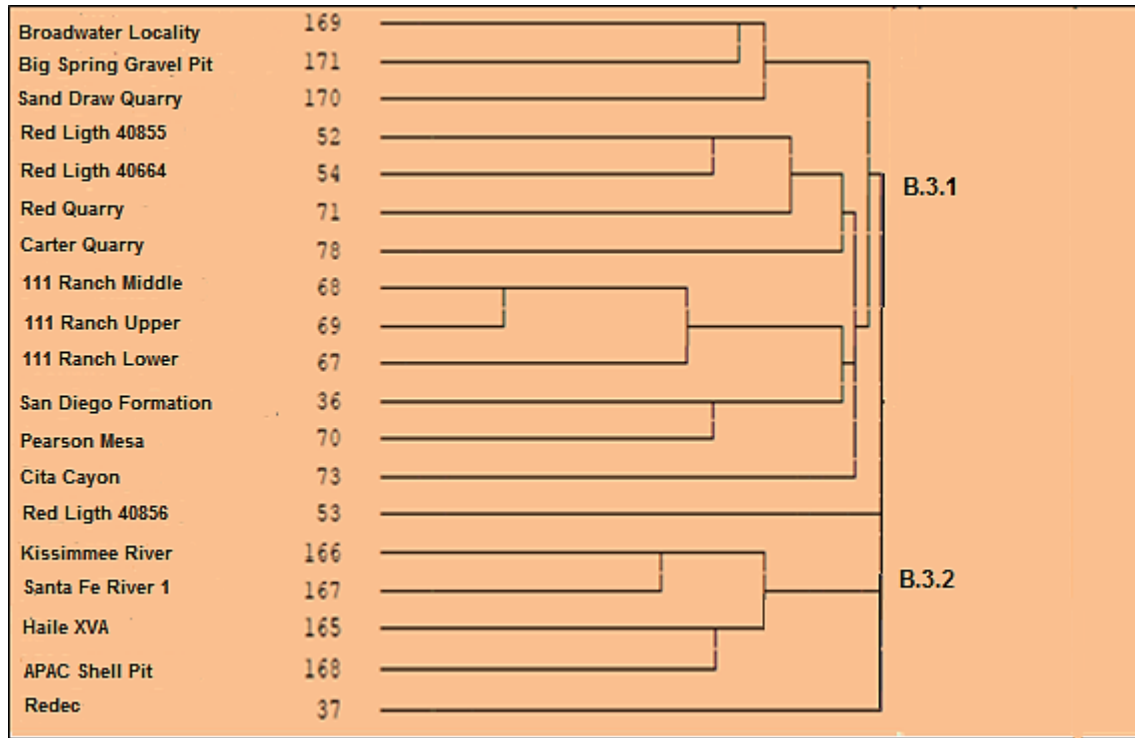


Figura 16. Conglomerado B.3 corresponde a localidades fosilíferas del Blancano tardío representadas en el dendrograma de semejanza en la Fig. 3. En éste conglomerado se percibe divisiones poco acentuadas que probablemente representan diferencias espaciales.

**Tabla 6.** Localidades fosilíferas del Blancano tardío del conglomerado B.3. Aquí se muestran las dataciones numéricas máximas (FAE) y mínimas (LAE) obtenidas del análisis de parsimonia biocronológica. Hacia el lado izquierdo de la tabla, se observan las dataciones radio-isotópicas obtenidas de diferentes publicaciones.

Cong	Localidades	Provincia, país	LAE	FAE	Prom	Datación Numérica	Otras dataciones
B.3.1	Broadwater Loc. A	Nebraska, E.U.A	183	184	183.5	2.47±0.06	
B.3.1	Big Spring Gravel P.	Nebraska, E.U.A	142	143	142.5	2.42±0.27	
B.3.1	Sand Draw Quarry	Nebraska, E.U.A	142	143	142.5	2.43±0.26	
B.3.1	Red Light 40855	Texas, E.U.A	173	174	173.5	2.72±0.05	
B.3.1	Red Light 40664	Texas, E.U.A	170	170	170	2.81±0.04	
B.3.1	Red Quarry	Texas E.U.A	156	157	156.5	2.42±0.24	La sección Blanco Ash fue datada en 2,8 ± 0,3 Ma. (FT vidrio) (Schultz 1990).
B.3.1	Carter Quarry	Texas, E.U.A	130	131	130.5	2.7±0.14	
B.3.1	111 Ranch (Middle)	Arizona, E.U.A	125	126	125.5	2.71±0.03	
B.3.1	111 Ranch (Upper)	Arizona, E.U.A	114	115	114.5	2.64±0.10	Estudios magneto-estratigráficos datan a 111 Ranch en la sección superior del

							Cron Gauss, en 2,6 Ma. (Thomida, 1987).
B.3.1	111 Ranch (Lower)	Arizona, E.U.A	114	115	114.5	2.71±0.17	
B.3.1	San Diego Formation	California, E.U.A	143	144	143.5	2.72±0.05	
B.3.1	Pearson Mesa	Nuevo MexE.U.A	114	115	114.5	2.7±0.30	
B.3.1	Cita Canyon	Texas , E.U.A	157	157	157	2.40±0.12	
B.3.1	Red Light 40856	Texas, E.U.A	142	143	142.5	2.65±0.06	
B.3.1	Radec	Arizona, E.U.A	156	157	156.5	2.39±0.14	
B.3.2	Kissimmee River	Florida, E.U.A	108	109	108.5	2.29±0.24	
B.3.2	Santa Fe River I	Florida, E.U.A	108	109	108.5	2.29±0.24	
B.3.2	Haile XVA	Florida, E.U.A	96	97	96.5	2.31±0.08	
B.3.2	APAC Shell Pit	Florida, E.U.A	96	97	96.5	2.31±0.08	

### *Aspectos paleobiogeográficos*

Con el avance de los inmigrantes sudamericanos a latitudes septentrionales de Norteamérica y el Gran Intercambio Biótico Americano, se da una reorganización del regionalismo biogeográfico del continente Americano, de tal forma que se asemejan en gran medida a las del presente (Wodburne *et al.*, 2006; Halffter *et al.*, 2008). En el caso de la región Proto-Neártica, recibió una influencia significativa del elemento sudamericano, mientras que el elemento mesoamericano empezó gradualmente a ocupar el subcontinente sudamericano. Los diferentes enfoques biogeográficos coinciden en que a partir del momento en que se dan estos movimientos migratorios la nominalización de ambas regiones biogeográficas deben cambiar (Espinosa-Organista *et al.*, 2001; Escalantes *et al.*, 2003), la Proto-Neártica cambia a Neártica, y la Mesoamericana se fusiona con la Proto-Neotropical pasando a ser denominado como Neotropical (fig. 17) (Ferrusquia-Villafranca, 1984; Ríos-Muñoz, 2013).

Desafortunadamente el análisis de similitud no tiene la suficiente resolución espacial como para reconocer ambas regiones biogeográficas durante el Blancano tardío. Sin embargo, se vuelve a percibir nuevamente las Llanuras Costeras del Golfo de México como una región biogeográfica distinta (subconglomerado B.3.2), diferenciándose de la región Neártica (subconglomerado B.3.1).





Figura 17. Regionalismo biogeográfico de Norteamérica durante el Blancano tardío. En este intervalo se reconocieron tres regiones biogeográficas distintas: la Neotropical (en amarillo), Las Llanuras costeras del Golfo de México y la Neártica, de la cual se reconocen 3 provincias distintas: Arizoniana, Kansana y Comanchiana. Imagen en base a la reconstrucción paleogeográfica de Blakley (2006), Neogene, Pliocene.

### *Región biogeográfica Neártica*

La región biogeográfica Neártica durante el Blancano tardío, es representada en el análisis de similitud por el conglomerado B.3.1. Este conglomerado es divisible en cuatro pequeños clústeres del que reflejan la ruptura de cuatro provincias bióticas distintas: la Kansana (Nebraska y Kansas), Comanchiana (centro de Texas), Navahoiana (este de Arizona) y Californiana (occidente de California).

### **Provincia biótica Kansana**

La provincia biótica Kansana es representada en el análisis por el conglomerado B.3.1.1, que incluye las faunas de Nebraska (Broadwater Locality A, Big Spring Gravel Pit y San

Drawn quarry). Aunque es posible que esta provincia cubriera parte parte del acuífero de Ogallala abarcando desde el occidente de Nebraska, Kansas, hasta Oklahoma y Texas (Bozarth *et al.*, 1995). El elemento dominante de esta provincia es el Septentrional representado por taxones de origen eurasiático y nativo norteamericano. Los primeros incluyen a inmigrantes del Viejo Mundo de llegada “antigua” a Norteamérica, representados por taxones sobrevivientes de intervalos temporales anteriores como *Homotherium*, *Mustela*, *Trigonictis macrodon*, *T. cookii*, *Satherium piscinarium*, *Stegomastodon primitivus*, *Mammut*. El elemento nativo Neártico, se puede reconocer en dos clases según su origen temporal. Las de origen “temprano” incluyen las formas nativas supervivientes de intervalos temporales anteriores (*Canis lepophagus*, *Borophagus secundus*, *Hemiauchenia macrocephala*, *Nannippus peninsulatus*, *Equus cumminsii*, *Gigantocamelus spatulus*, *Taxidea taxus*), mientras que los de origen “tardío” agrupan aquellos taxones nativos que aparecen por primera vez en este momento, como los ungulados *Capromeryx arizonensis*, *Equus francisci* y *Camelops traviswhitei*; y los carnívoros *Mephitis mephitis*, *Canis latrans*.

Por otra parte, el elemento Tropical en esta provincia fue menos diverso, representados sólo por algunas formas nativas Mesoamericanas de origen “temprano” (*Tapirus*, *Equus simplicidens*), y por el elemento sudamericano, que por primera vez llega a latitudes meridionales de Estados Unidos, asociados a la conexión del Istmo de Panamá (*Megalonyx leptostomus*, *Glossotherium chapadmalense*, *Dasypus bellus*).

### **Provincia biótica Comanchiana**

Colindando al sur de la provincia Kansana, se ubica una amplia extensión de llanuras pertenecientes a la provincia biótica Comanchiana, representada en el análisis por las localidades de Texas (Carter Quarry, Red Quarry, Red Light 40664 y Red Light 40855). El elemento biótico dominante es el Septentrional, que incluye a taxones de origen eurasiático y nativo norteamericano. Estas últimas son las más diversas, en particular la que tiene un origen “antiguo”, como *Platygonus bicalcaratus*, *Borophagus secundus*, *Hemiauchenia macrocephala*, *Nannippus peninsulatus*, *Equus cumminsii*, *Gigantocamelus spatulus*, *Taxidea taxus*, *Camelops*, *Blancocamelus meadaiformis*. Los elementos eurasiáticos son

menos diversos, se componen principalmente por carnívoros de origen “antiguo” como *Chasmaporthetes*, *Puma lacustris*, *Dinofelis paleoonca*, *Homotherium*.

El elemento Tropical es menos común, se perciben algunos taxones de abolengo sudamericano, pero que han desarrollado características propias de la región como como *Glyptotherium texanus*, *Glossotherium chapadmalense* y *Megalonyx leptostomus*. Además del elemento nativo Mesoamericano de origen “antiguo”, representado sólo por los ungulados *Equus simplicidens* y *Hemiauchenia macrocephala*.

### **Provincia biótica Arizoniana**

El conglomerado B.3.1.2 agrupa faunas de una amplia zona del suroeste de Estados Unidos, que van desde el sur de California hasta Nuevo México entre las latitudes 32° y 34° norte. Es probable que esta vasta extensión geográfica representara una única provincia biogeográfica, que abarcó el suroeste de Estados Unidos. No se perciben diferencias en el análisis de similitud entre las faunas de la provincia Californiana (San Diego Formation), Navahoiana (111 Ranch lower, 111 Ranch middle, 111 Ranch upper, Perason Mesa). El elemento dominante en esta región es el Septentrional, conformado principalmente por taxones de nativos norteamericanos de origen “antiguo” (*Nannippus peninsulatus*, *Platygonus bicalcaratus*, *Stegomastodon* y *Bassariscus casei*) y “tardío” (*Canis cedazoensis*, *Capromeryx arizonensis* y *Camelops traviswhitei*). El elemento Septentrional eurasiático es poco diverso en esta entidad biogeográfica, tan sólo es representados por los carnívoros *Puma lacustris*, *Miracinonyx stueri*, *Urocyon*.

Por otro lado el elemento Tropical aunque no tan dominante es más diverso que en otros intervalos gracias a la incorporación de la fauna de origen sudamericano que amplifican su rango de distribución norte hacia Norteamérica septentrional (*Glyptotherium texanum*, *Megalonyx leptostomus*, *Paramylodon*, *Glossotherium chapadmalense*). El elemento Tropical endémico mesoamericano es poco diverso, representado por algunos ungulados que tienen un origen antiguo como *Tapirus*, *Hemiauchenia macrocephala* y *Equus simplicidens*.

### **Región Biogeográfica de la Llanura Costera del Golfo de México (Florida).**

Las Llanuras del Golfo de México se observan nuevamente en el análisis, presentando ciertas diferencias con respecto a las faunas neárticas del conglomerado. Esta región contuvo una mezcla equilibrada de elementos septentrionales, tropicales y endémicos. El primero de ellos, incluye a taxones eurasiáticos y nativos norteamericanos. Los primeros son muy diversos en esta región, incluyen a inmigrantes del Viejo Mundo supervivientes de periodos anteriores (origen antiguo): *Odocoileus virginianus*, *Chasmaporthetes ossifragus*, *Satherium piscinarium*; e inmigrantes de reciente ingreso al subcontinente como *Homotherium crusafonti*, *Canis latrans*, *Arctodus pristinus*, *Smilodon gracilis*. El elemento septentrional nativo norteamericano aunque es menos representativo, incluye a taxones que tienen un origen “antiguo” como *Nannippus peninsulatus*, *Hemiauchenia macrocephala*, *Platygonus bicalcaratus*; así como de reciente aparición (“origen tardío”) como el antilocáprido *Capromeryx arizonensis*.

El elemento Tropical es también muy diverso en esta región, representado principalmente por taxones de origen sudamericano asociados al surgimiento del Istmo de Panamá: *Eremotherium*, *Megalonyx leptostomus*, *Glossotherium chapadmalense*, *Glyptotherium arizonae*, *Dasybus bellus*, *Holmesina floridanus*, *Pachyarmatherium leiseyi* y el pecarí *Mylohyus floridanus*. Estos taxones invaden por primera vez Norteamérica septentrional durante el Blancano tardío, pero a diferencia de otras regiones tienen una gran diversidad. Se especula que la Florida, la costa oriental de México, y Centroamérica, formaron parte de un extenso corredor de fauna al que llamamos como Llanura Costera del Golfo de México (Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004; Morgan & Emslie, 2010).

*EDADES DE LOS MAMÍFEROS IRVINGTONIANO.*

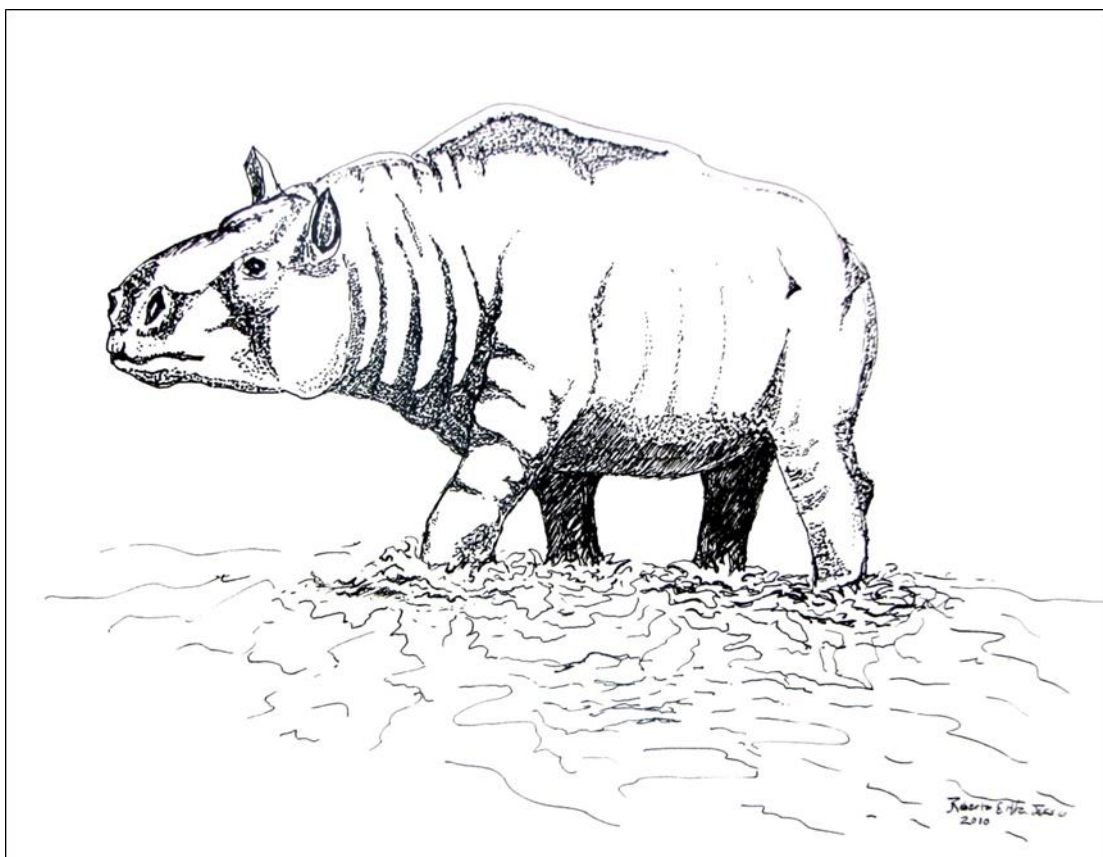


Ilustración de la llegada de Notoungulados (Mixotoxodon) a Norteamérica durante el Pleistoceno tardío.

**Superedad II conglomerados C y D**

El segundo conglomerado de primer nivel (“Superedad” II) se correlaciona con el superciclo climático fanerozoico “Icehouse” de Fischer (1983). Esta “superedad” agrupa los conglomerados de segundo nivel C y D, que representan el Irvingtoniano y Holoceno respectivamente.

La “superedad” II se estima que inició alrededor de los 2,2 millones de años, en el intervalo temporal conocido como Límite Blancano tardío/Irvingtoniano. En dicho momento se dio un recambio faunístico significativo en donde los miembros de la cronofauna del Plioceno, fueron sustituidos por nuevas formas más adaptadas a climas fríos y abiertos (Webb & Opdyke, 1995). Esta “superedad” continúa durante todo el Pleistoceno, abarcando los ciclos glaciares e interglaciares hasta llegar al presente (Holoceno).

## **CONGLOMERADO C**

### ***Equivalencia biocronológica:*** Irvingtoniano

La edad de mamíferos Irvingtoniano fue originalmente definida por Savage (1951) basada en la fauna de Gravel pits al sureste de Irvington, California. El criterio original de Savage fue la ausencia de *Bison* y la presencia de mamíferos menos avanzados que las formas Rancholabreanas y del Holoceno. Esta definición ambigua provocó que en poco tiempo varios autores propusieran definiciones alternativas basadas en la composición de la fauna de Irvington, o en uno o más miembros de su fauna (Bell *et al.*, 2004). La mayoría de las propuestas coincidieron en que la edad Irvingtoniano se define mejor por la llegada del género *Mammuthus* por debajo de los 55° de latitud norte. Sin embargo, el problema que se tiene con esta definición, es que los registros más tempranos de *Mammuthus* en Norteamérica, son por lo menos entre 400 a 500 mil años más tardíos a la fecha estimada para el inicio del Irvingtoniano temprano, calculada en 1,8 millones de años (Hibbard *et al.*, 1965; Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004).

En nuestro análisis de similitud el Irvingtoniano es representado por las localidades del conglomerado C (Fig. 58). Estas faunas a su vez pueden ser divididas en tres pequeños conglomerados de menor jerarquía o subedades (C.1 + C.2 + C.3) que representan la ruptura de tres intervalos temporales durante el Pleistoceno. El primer conglomerado (C.1.) hace referencia al episodio de transición entre el Blancano tardío/Irvingtoniano temprano. Este intervalo se caracterizó por el inicio de los ciclos glaciares e interglaciares del Pre-

Illinoiano (Berggren, 1972; Cassiliano, 1999; Bell *et al.*, 2004). Además en él comienzan a registrarse los primeros miembros de la cronofauna del Pleistoceno. El segundo conglomerado (C.2.) representa el Irvingtoniano temprano, caracterizado por la llegada del género *Mammuthus* a Norteamérica. En este intervalo se generaron constantes oleadas migratorias con Eurasia y Sudamérica (Behrensmeyer, 1992; Webb & Opdyke, 1995). Los nuevos registros son morfológicamente distintos a los taxones de intervalos previos, y empiezan a tomar el papel dominante en los ecosistemas norteamericanos; algunos linajes del Viejo Mundo que en un principio eran raros o ausentes ahora son comunes en gran parte de Norteamérica. El tercer conglomerado (C.3) representa el Irvingtoniano tardío, que incluye parte de las faunas de las subedades Cudahyanense, Sheridanianense de Lundelius *et al.*, (1987) y de la edad Rancholabreano.

#### CONGLOMERADO C.1

***Equivalencias biocronológicas:*** Límite Blancano/Irvingtoniano

***Discusión:*** El conglomerado C.1 (fig. 18) contiene faunas consideradas como el límite Blancano-Irvingtoniano y la base inicial del Sappanense (Ir1) descrito en Lundelius *et al.* (1987). Desafortunadamente, la fecha, los términos de reconocimiento y definición del límite Blancano/Irvingtoniano en la secuencia continental siguen siendo muy controvertidos. Para Cassiliano (1999), esta incertidumbre es el resultado de la falta de una definición en los taxones que señalan la frontera de entre ambas edades, pues algunos de ellos son diacrónicos entre las distintas regiones del subcontinente Norteamericano, debido a factores paleoecológicos o paleoclimáticos (Van Couvering, 1997).

Según Lundelius *et al.* (1987) la transición entre la extinción de las faunas del Blancano tardío y la aparición de los miembros del Irvingtoniano fue de manera gradual; Se inició en el Crón Gauss con la desaparición de varios géneros de micromamíferos y se prolongó a través de la fase temprana del Crón Matuyama (subchron Olduvai) con la pérdida de los taxones *Panemarmota*, *Procastoroides*, *Ophiomys*, *Mictomys*, *Hypolagus*, *Borophagus*, *Rhynchotherium*, *Equus (Dolichohippus)* y *Nannippus* (Graham, 1998). A su vez, algunas formas típicas del Irvingtoniano se registran por primera vez: *Euceratherium*, *Soergelia*, *Smilodon* y *Lepus* (Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004). No obstante, nuestros resultados demuestran que el límite del Blancano-Irvingtoniano se plasma más

bien como un episodio extenso, pero categórico en vez de una transición gradual como tradicionalmente se maneja en las diferentes bibliografías. Este cambio de fauna se correlaciona con el comienzo de los ciclos glaciares Pre-Illinoiano y la continuidad del Gran Intercambio de fauna con Sudamérica (Cassiliano, 1997; Morgan & Emslie, 2010)

Este conjunto de faunas no sólo agrupa las localidades que identifican tradicionalmente con el límite Blancano/Irvingtoniano como Creek-Vallecito y Arroyo-Seco, sino que también incluye otros yacimientos de Estados Unidos (El Casco, California; White Rock Sandpit, Kansas) y México (Tecolotlán, sección Irvingtoniano, Jalisco). Este episodio de transición es fechado por el AEO en un rango temporal de entre 2,22 y 1,5 millones de años. El rango de extensión de este episodio es ligeramente mayor al resto de las propuestas tradicionales (Lundelius et al., 1987; Graham, 1998; Cassiliano, 1999; Bell et al., 2004).

El límite Blancano/Irvingtoniano se caracterizó por la desaparición de varios miembros de la cronofauna del Blancano (*Procastoroides*, *Ophiomys*, *Mictomys*, *Hypolagus*, *Borophagus*, *Rhynchotherium*, *Equus* (*Dolichohippus*) y *Nannippus*) y los primeros registros de taxones típicos del Irvingtoniano, adaptados a entornos climas fríos y abiertos resultado del comienzo de los ciclos glaciares-interglaciares, como el ciervo de montaña *Navahoceros*; los bóvidos *Euceratherium* y *Soergelia*; el tigre dientes de sable *Smilodon*; y liebre, *Lepus* (no incluida en el análisis) (Kurtén & Anderson, 1980; Cassiliano, 2010). En este mismo episodio aparecen el perezoso de abolengo sudamericano *Nothrotheriops*; y los primates *Alouatta* (Mono aullador) y *Atteles* (mono araña), pero últimos estos sólo invaden hasta el Istmo de Tehuantepec (Cortes-Ortiz et al., 2003)

### ***Definición alternativa***

El episodio de transición Blancano /Irvingtoniano puede identificarse y caracterizarse con facilidad. Sin embargo, su definición ha sido discutida en varias ocasiones sin llegar a una conclusión precisa. El límite Blancano-Irvingtoniano se coloca tradicionalmente en la primera aparición estratigráfica de *Mammuthus* en Norteamérica, previo a la aparición de *Bison* (este último inmigró al subcontinente durante el Pleistoceno tardío) (Savage 1951). Una propuesta alternativa mediante pequeños mamíferos, se da mediante la primera aparición del roedor inmigrante *Microtus* (= *Allophaiomys*) en el este de las Montañas



Rocasas (Woodburne, 2006). Lundelius *et al* (1987), la desaparición de los taxones del Blancano y la aparición de las formas del Irvingtoniano se dio de manera gradual. Varios géneros de grandes mamíferos empezaron a extinguirse durante la fase temprana del Crón Matuyama, en o antes del subcrón Olduvai (*Borophagus*, *Rhynchotherium*, *Equus* (*Dolichohippus*) y *Nannippus*), mientras que los géneros característicos del Irvingtoniano comienzan a aparecer (*Mammuthus*, *Soergelia*, *Euceratherium*, *Tetrameryx*, *Smilodon* y *Lepus*).

El criterio de “taxones compartidos” puede ser viable para definir el episodio de transición Blancano/Irvingtoniano. En este caso el lobo endémico *Canis edwardii* y el inmigrante sudamericano *Nothrotheriops texanus*, se consideran como las mejores opciones. Ambas especies se registran por primera vez en este intervalo y tienen una distribución muy extensa en Norteamérica ocupando a su vez las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical.

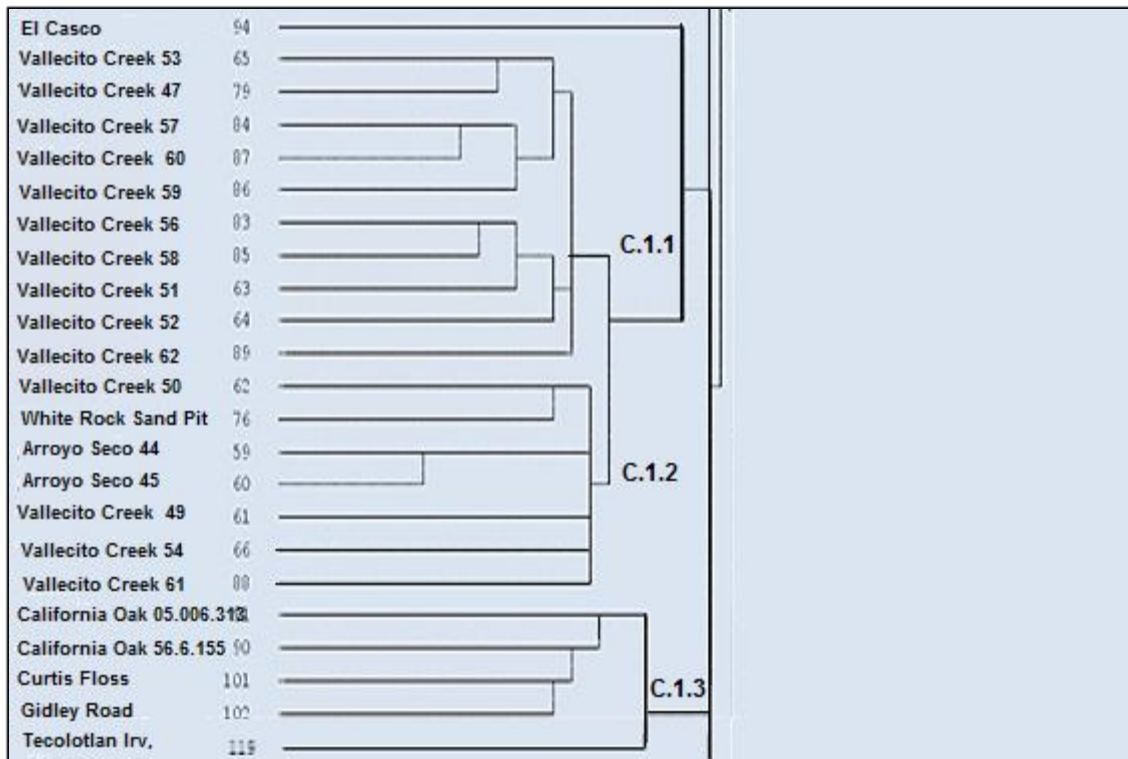


Figura 18. Conglomerado C.1 corresponde a localidades fosilíferas de la transición Blancano tardío/Irvingtoniano temprano representadas en el dendrograma de semejanza en la Fig. 4. En éste conglomerado se reconocen tres racimos de faunas que representan tan diferencias espaciales como temporales (episodios glaciares e interglaciares).

**Tabla 7.** Localidades del Límite entre el Blancano tardío/Irvingtoniano temprano conglomerado c.1. Aquí se muestran las dataciones numéricas máximas (FAE) y mínimas (LAE) obtenidas del análisis de parsimonia biocronológica. Hacia el lado izquierdo de la tabla, se observan las dataciones radio-isotópicas obtenidas de diferentes publicaciones.

Conglom	Localidades	País	LAE	FAE	Promed	Edad Numérica	Otras dataciones
C.1.1	Vallecito Creek 53	California, E.U.A	193	194	193.5	2.19±0.01	
C.1.1	Vallecito Creek 47	California, E.U.A	179	180	179.5	2.19±0.01	
C.1.1	Vallecito Creek 57	California, E.U.A	197	198	197.5	2.19±0.09	
C.1.1	Vallecito Creek 60	California, E.U.A	210	211	210.5	1.89±0.08	
C.1.1	Vallecito Creek 59	California, E.U.A	210	211	210.5	1.89±0.08	
C.1.1	Vallecito Creek 56	California, E.U.A	197	198	197.5	2.19±0.09	1,77 a 1,95 Ma. paleomagnetismo (Cassiliano, 1999)
C.1.1	Vallecito Creek 58	California, E.U.A	178	179	178.5	1.92±0.28	
C.1.1	Vallecito Creek 51	California, E.U.A	179	180	179.5	2.19±0.015	
C.1.1	Vallecito Creek 52	California, E.U.A	193	194	193.5	2.24±0.06	
C.1.1	Vallecito Creek 62	California, E.U.A	210	211	210.5	1.91±0.06	
C.1.2	Vallecito Creek 50	California, E.U.A	178	179	178.5	1.92±0.285	
C.1.2	Whit Rock Sandpit	Kansas, E.U.A	154	155	154.5	2.19±0.01	
C.1.2	Arroyo Seco 44	California, E.U.A	140	141	140.5	2.18±0.02	
C.1.2	Arroyo Seco 45	California, E.U.A	140	141	140.5	2.19±0.02	
C.1.2	Vallecito Creek 49	California, E.U.A	178	179	178.5	1.92±0.2.85	
C.1.2	Vallecito Creek 54	California, E.U.A	178	179	178.5	1.92±0.2.85	
C.1.2	Vallecito Creek 61	California, E.U.A	195	196	195.5	2.21±0.06	
C.1.3	California Oak 05.006.303	California, E.U.A	211	212	211.5	1.90±0.07	
C.1.3	California Oak 5.6.155	California, E.U.A	204	205	204.5	1.9±0.06	
C.1.3	Curtis Floss	Arizona	195	196	195.5	2.20±0.06	
C.1.3	Gidley Road	Arizona	145	145	145.0	2.06±0.03	
C.1.3	Tecolotlán (Irv)	Jalisco, México	182	182	182.0	1.875±0.25	2,60 ±0.20Ma. (Kowallis et al., 1998).

#### III.4.1.2. Aspectos paleobiogeográficos

El conglomerado C.1. se subdivide en tres grandes conjuntos de fauna, que por su distancia entre si reflejan no sólo una ruptura espacial entre las provincias biogeográficas (Fig. 19), sino que también expresan una diferencia temporal marcada por los ciclos glaciares-interglaciares. El primer grupo incluye básicamente las faunas del sur de California (la secuencia de Vallecito Creek, Arroyo Seco) y de Kansas (White Rock Sandpit). Mientras que el segundo grupo alberga localidades de California, Arizona y Jalisco (México).



Figura 19. Ubicación paleogeográfica de los yacimientos del conglomerado C.1. Las localidades pertenecen a las Fig. 18 (límite Blancano tardío/Irvingtoniano temprano). Las faunas de Anza Borrego (Vallecito Creek y Arroyo Seco) formaron parte de la zona de transición entre la región Neártica (color verde) y la Neotropical (amarilla) durante los episodios interglaciares. Pero, en los episodios glaciares formaron parte de la región Neártica. Imagen en base a la reconstrucción paleogeográfica de Blakley (2006).

### **Episodio interglaciar**

#### *Zona de transición entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical*

##### Provincia biótica Californiana

Es probable que las secuencias de Vallecito Creek (Creek 53; V.C. Loc. 47; V.C. Loc. 57, V.C. Loc. 60, V.C. Loc. 56; V.C. Loc. 58; V.C. Loc. 51, V.C. Loc. 52 y V.C. Loc. 62) y Arroyo Seco Arroyo Seco Loc. 44 y Arroyo Seco Loc. 45 representen la provincia biótica Californiana durante los intervalos interglaciares del límite Blancano tardío/Irvingtoniano temprano. Pues incluyen una composición taxonómica dominada por elementos Neotropicales de origen sudamericano (*Nothrotheriops shastensis*, *Megalonyx*, *Paramylodon*, *Erethizon*) y mesoamericano (*Tapirus merriami*). Sin embargo, estos taxones se encuentran interactuando con elementos septentrionales de origen Holártico

como *Odocoileus*, *Smilodon gracilis*, *Puma concolor*, *Navahoceros*, *Canis rufus*. Esta mezcla de elementos tropicales y septentrionales, hace suponer que las localidades de Vallecito Creek posiblemente formó parte del extremo sur de la región biogeográfica Neártica o zona de transición entre ésta y la región biogeográfica Neotropical.

Provincia biótica Arizoniana.

Este grupo localidades fosilíferas representa la provincia biótica Arizoniana, que incluye las faunas del oeste de Estados Unidos, que van desde el centro de California (California Oak loc. 5.6.155, California Oak loc. 05.00.303) hasta Arizona (Gidley Rod, Curtis Ranch). Esta provincia representa parte del extremo suroeste de la región biogeográfica Neártica durante algún intervalo interglaciar, indicado por la ausencia de taxones boreales. Sin embargo, el elemento dominante es el septentrional de origen nativo norteamericano como *Equus scotti*, *Antilocapra*, *Tetrameryx*, *Platygonus bicalcaratus*, *Canis latrans*, *Canis edwardii*, *Camelops*, *Spilogale putoris*. Mientras que el elemento Septentrional Holártico es poco diverso, representado por algunos inmigrantes supervivientes de intervalos pretéritos como *Odocoileus* y *Mustela*. El elemento Tropical es también escasamente representado en esta región, pero es representado principalmente por inmigrantes sudamericanos como *Glyptotherium arizonae*, *Megalonyx*, *Erethizon* (este último no incluido en el análisis) y en menor grado por taxones de origen nativo norteamericano de afinidades tropicales como *Hemiauchenia* y *Stegomastodon*.

### **Región biogeográfica Neotropical**

La región biogeográfica Neotropical posiblemente limitó al norte, alrededor de los 32° de latitud norte durante los episodios interglaciares y se contrajo hacia latitudes bajas en las glaciaciones, en el norte o centro de México. Desafortunadamente, esta región sólo es representada por la localidad fosilífera de Tecolotlán Loc. Irvingtoniano, (Jalisco). En esta fauna se ve un claro dominio del elemento Tropical, que incluyó a taxones neotropicales de origen sudamericano (*Glyptotherium*, *Neochoerus*), y de origen nativo norteamericano de afinidades tropicales como *Equus simplicidens* y *Platygonus*. El elemento Septentrional también está presente, pero es menos diverso. Tan sólo incluye algunas formas de origen

septentrional Holártico (*Mammut*) y autóctono norteamericano de afinidades septentrionales como *Camelops*.

### **Episodio glacial**

#### ***Región biogeográfica Neártica***

Provincia biótica *Camelops*

El otro conglomerado incluye localidades desde el sur de California (Vallecito Creek Loc. 49, Vallecito Creek Loc. 50) hasta el centro de Estados Unidos (White Rock Pit, Kansas). Esta amplia provincia se asemeja en su extensión y composición taxonómica a la provincia “*Camelops*” de Martin & Neuner (1978), pues varios de los elementos que la componen hicieron su primer registro conocido en este intervalo. El elemento dominante en estas faunas es el septentrional que integra principalmente a taxones de origen Holártico como *Smilodon gracilis*, *Canis latras*, *Ursus americanus*, *Navahoceros* y en menor grado los autóctonos norteamericanos (*Capromeryx*, *Gigantocamelus*). La presencia dominante de taxones boreales y templados en el suroeste de Estados Unidos, nos indica que la región biogeográfica Neártica expandió su límite sur más allá de los 32° de latitud norte durante los episodios glaciares. No obstante, la región Neotropical alcanza a influir moderadamente en esta zona, con la presencia de los taxones sudamericanos *Megalonyx*, *Nothrotheriops shastensis* y *Erethizon* (no incluido en el análisis).

### **CONGLOMERADO C.2**

***Equivalencia biocronológica:*** Irvingtoniano temprano

***Discusión.*** Las faunas del conglomerado C.2 (fig. 20), coinciden en parte con los taxones considerados de la edad Sappiano (Irvingtoniano temprano) descrita por Lundelius *et al.* (1987). Tradicionalmente se señala que durante este intervalo temporal se da el último registro de *Stegomastodon* y la primera aparición del género *Mammuthus* en Norteamérica por debajo de los 55° de latitud norte, considerado como indicador de la base del Irvingtoniano temprano (Savage, 1951; Lundelius *et al.* 1987). Sin embargo, ahora se sabe que *Stegomastodon* extiende su rango cronológico en Norteamérica hasta el interglacial Aftoniense (Osborn, 1924). Mientras, que el género *Mammuthus* llega a Norteamérica por lo menos 400 mil años más tarde del inicio tradicional del Irvingtoniano (Hibbard *et al.*,

1965; Bell *et al.* 2004). De acuerdo al análisis de parsimonia biocronológica, la mayor parte de las localidades del conglomerado C.2 registra una fecha numérica posterior a 1,8 millones de años. Siendo las faunas de Leisy Shell Pit A (Florida) y El Golfo de Santa Clara (Sonora), las que tienen la datación más tardía del conglomerado (próximo a 1,50 millones de años).

El Irvingtoniano temprano parece ser un intervalo no divisible en el dendograma. No se reconocen las subdivisiones que Alroy *et al.* (2000) proponen para el Shappan (Ir1): Irvingtoniano temprano (Ir1a), e Irvingtoniano medio (Ir1b). En nuestro análisis se reconocen dos grupos en el conglomerado C.2, pero la distancia entre ellos es poco significativa. Es probable que se trate más bien de una diferenciación espacial (biogeográfica) y no de una división temporal. El primer racimo de este conglomerado (C.2.1), contiene sólo localidades de las Grandes Llanuras norteamericanas ubicadas por encima de los 32° de latitud Norte. La localidad más tardía en este grupo es Gilliland, Texas, fechada por el análisis de parsimonia biocronológica entre 1,37 y 1,30 millones de años (tabla 8). En contraparte, la datación más temprana es en Slaton Quarry, Texas, estimada alrededor de los 0.7 millones de años. Edad que coincide con la base final del Irvingtoniano temprano de Woodburne & Swisher (1995).

El segundo racimo (C.2.2), incluye sólo las localidades del noroeste de México (El Golfo de Santa Clara, Sonora) y la península de Florida, Estados Unidos (Leisey Shey Pit, Inglis IA y Haile 16A). Algunas de estas localidades tienen una composición taxonómica muy particular que dificulta establecer su temporalidad. Estas faunas incluyen una mezcla de taxones de diferentes temporalidades: supervivientes del Blancano temprano (*Chasmaporthetes*) y posteriores al establecimiento del puente de Panamá (*Holmesina*, *Paramylodon*, *Nechoerus*, *Dasyops*); episodio de transición Blancano tardío/Irvingtoniano (*Palaeolama*, *Nothrotheriops texanus*, *Arctodus pristinus*, *Canis rufus*, *Lepus*); y del Irvingtoniano temprano (*Equus*, *conversidens*, *Panthera onca*, *Ovis* y *Mammuthus*). Este hecho se relaciona en que con el norte de México y Florida posiblemente jugaron un papel importante no sólo como un centro de especiación y diversificación entre las faunas neárticas y neotropicales del Irvingtoniano, sino que también funcionaron como refugio ecológico para taxones que buscaron condiciones más cálidas, permitiendo sobrevivir más

tiempo que sus análogos septentrionales. El rango de edad que arroja el análisis de parsimonia biocronológica para este grupo de faunas, es de 1,50 a 1,1 millones de años.

### ***Definición alternativa***

El Irvingtoniano posee caracterización e identificación, pero no definición. Porque los géneros o especies que se han propuesto para definir los límites del Irvingtoniano, tienen una posición que aun se deben rectificarse en los datos de campo (Cassiliano, 1999). Es un intervalo temporal que se caracteriza por una escases de taxones que se limitan exclusivamente a él, registrándose su fauna desde edades más tempranas (Bell *et al.*, 2004). Aunque el número de taxones que aparecen por primera vez en este intervalo es elevado, persisten a lo largo del Pleistoceno y muchos de ellos sólo tienen una distribución biogeográfica muy restringida. Son escasas las propuestas que plantean definir el Irvingtoniano temprano sin que se tome en cuenta la llegada de *Mammuthus* a Norteamérica. La mayoría de ellas se sustentan en faunas provinciales de Estados Unidos. Savage (1951) originalmente consideró la ausencia del género *Bison* como el principal indicador del Irvingtoniano, aunque esta idea fue dirigida para la bahía de San Francisco, California.

No obstante, la llegada de *Mammuthus* a Norteamérica sigue siendo la propuesta más adecuada para definir el Irvingtoniano temprano. Este inmigrante eurasiático se ajusta adecuadamente al concepto de indicador biocronológico de “taxones compartidos”. El género *Mammuthus* tiene la ventaja de tener un registro muy abundante y extenso en Norteamérica (desde Canadá hasta el centro de México). Quizás el único inconveniente que muestra este género es que existe una falta de coherencia en los nombres científicos a nivel específico, resultando en una nomenclatura vasta y confusa del grupo (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2007).



Figura 20. Conglomerado C.2 corresponde a localidades fosilíferas del Irvingtoniano temprano representadas en el dendrograma de semejanza en la Fig. 4. En éste conglomerado se distinguen dos racimos distintos que se separan principalmente por diferencias espaciales.

**Tabla 8.** Localidades fosilíferas del Irvingtoniano temprano (conglomerado C.2). Aquí se muestran las dataciones numéricas máximas (FAE) y mínimas (LAE) obtenidas del análisis de parsimonia biocronológica. Hacia el lado izquierdo de la tabla, se observan las dataciones radio-isotópicas obtenidas de diferentes publicaciones.

Conglomerado	Localidades	País	LAE	FAE	Promed	Edad Num.	Otras dataciones
C.2.1	Courtlan Canal	Kansas, EUA	168	169	168.5	0.86±0.06	
C.2.1	Rock Creek	Texas, EUA	170	171	170.5	0.94±0.14	Datado en 0.600 (= 0.620) + / -0.014 por métodos de KA en sanidina (Naeser <i>et al.</i> , 1973).
C.2.1	Gilliland	Texas, EUA	166	165	166.5	0.92±0.08	
C.2.1	Holloman	Oklahoma, EUA	134	135	134.5	0.90±0.04	
C.2.1	Slaton Quarry	Texas, EUA	156	157	156.5	0.73±0.04	
C.2.1	UTEP 97	Nuevo México, EUA	162	163	162.5	1.15±0.26	
C.2.2	Ingis IA	Florida, EUA	153	154	153.5	1.81±0.02	
C.2.2	Leisey Shell Pit IA	Florida, EUA	153	154	153.5	1.81±0.02	Datado en isotope de Strontium en 2.08 +/- 0.56 Ma. (Alroy [NCEAS], 2000).
C.2.2	Haile 16 <sup>a</sup>	Florida, EUA	153	154	153.5	1.81±0.02	
C.2.2	EL Golfo de Santa Clara	Sonora, México	166	167	166.5	1.73	

### III.4.2.2. Aspectos paleobiogeográficos

La distancia existente entre los grupos de faunas que integran el conglomerado C.2 reflejan una clara diferenciación biogeográfica durante el Irvingtoniano temprano, que permite reconocer parte de las regiones biogeográficas Neártica y la Neotropical (fig. 21).





Figura 21. Ubicación paleogeográfica de los yacimientos del conglomerado C.2 (Irvingtoniano temprano). La hipotética región biogeográfica Neártica es representada por las localidades en verde y la línea punteada señala donde limita con la región Neotropical, la cual es representada por las faunas locales en café. Reconstrucción paleogeográfica de Blakey (2006).

### *Región biogeográfica Neártica*

#### **Provincia biótica Kansana**

El primer grupo o racimo C.2.1. agrupa localidades del sur de las Grandes Llanuras Norteamericanas (Courtland Canal, Rock Creek, Gilliland, Holloman, Slaton Quarry, UTEP 97). Posiblemente represente la provincia biótica Kansana en el extremo meridional de la región biogeográfica Neártica, que limitaría al sur alrededor de los 32° Norte.

Esta provincia se caracterizó por el dominio del elemento Septentrional, siendo las formas más diversas las de origen eurasiático de reciente ingreso a Norteamérica como los carnívoros *Panthera onca*, *Tremarctos*, *Cuon texanus*, *Tremarctos floridanus*, *Homotherium*, *Ursus americanus*; y los ungulados *Morrillia barbouri*, *Mammuthus*, *Ovis*,

*Soergelia*. En general, estos taxones son morfológicamente distintos a la cronofauna del Blancano, con adaptaciones a climas muy fríos y abiertos (Posst & Behrensmeyer, 1992; Webb & Opdyke, 1995; Graham, 1998), pero su avance por Norteamérica fue limitado, restringiéndose a la región Neártica. Sólo un pequeño número de taxones se abrió paso hasta México y Centroamérica, como *Mammuthus*, *Homotherium*, *Tremarctos floridanus*, *Panthera onca*. Por otro lado, el elemento Holártico de origen “antiguo” quizás fue menos diverso, pero mantuvo una distribución más extensa en la mayor parte de la región Neártica. Incluso algunos de ellos extendieron su límite de distribución meridional hasta latitudes tropicales de Norteamérica: *Arctodus pristinus*, *Odocoileus*, *Smilodon*, *Lepus* (no incluido en el análisis).

El elemento tropical también está presente en esta provincia Neártica, aunque su diversidad decae a medida que avanzamos hacia el norte. En el sur de Texas se encuentra bien representado este elemento por los taxones de estirpe sudamericano: *Nothrotheriops texanus*, *Glyptotherium arizonae*, *Paramylodon harlani*, *Megalonyx*, *Holmesina septentrionalis*; y en menor grado por aquellos de aborigen mesoamericano: *Palaeolama*, *Tapirus haysii*, *Cuvieronius*. Pero en latitudes más septentrionales de las Grandes Llanuras norteamericanas, la diversidad decae a sólo dos géneros de xenartros: *Megalonyx* y *Paramylodon*. Aunque es posible que la diversidad de taxones tropicales se incrementara ligeramente en los episodios interglaciares.

#### *Región biogeográfica Neotropical*

El segundo grupo de faunas (conglomerado C.2.2), representa el extremo septentrional de la región Neotropical durante el Irvingtoniano temprano. El cual es divisible en dos pequeños grupos que posiblemente reflejan dos provincias biogeográficas distintas. La primera de ellas, es la provincia Sonorense (Planicie costera del mar de Cortes), constituida por la localidad del Golfo de Santa Clara. Mientras que la segunda, se trata de la provincia de la Provincia Austroriparia (Llanura Costera del Golfo de México).

Ambas planicies costeras permitieron el contacto entre las faunas septentrionales y tropicales, superponiéndose, mezclándose e hibridando, creando una zona de elevada diversidad. Por lo que se podrían considerar como centros de especiación y diversificación para taxones tanto Neárticos, como neotropicales. Los elementos Tropicales de origen

sudamericano como los xenartros descritos en Florida (Haile 16A, Inglis IA y Leisey Shell Pit 1A), desarrollaron características propias de sus ancestros sudamericanos y de las formas contemporáneas que aparecen en el resto Norteamérica: *Holmesina floridianus*, *Eremotherium eomigrans* y *Pachyarmatherium leiseyi*. La fauna tropical de origen mesoamericano también presentó casos de especiación en Florida: *Equus leydi* y *Mylohyus floridanus*). Esta situación también se expresa en la planicie costera del mar de Cortés (Golfo de Santa Clara, Sonora), en ella se da el registro más antiguo y septentrional conocido, del oso hormiguero *Myrmexophaga tridactyla* (Shaw & McDonald, 1987; Bell *et al.*, 2004).

Otra característica particular de estas planicies costeras, es que funcionaron como refugio para taxones de cronofaunas pretéritas, que replegaron su área de distribución hacia latitudes meridionales. Entre los taxones relictos más sobresalientes esta la hiena norteamericana *Chasmaporthetes ossifragus* que tiene su origen en el límite Mio-Plioceno.

### **Provincia Sonorense**

En la provincia de Sonorense (El Golfo de Santa Clara) imperó el elemento Tropical integrado por taxones Mesoamericanos y Sudamericanos. Los primeros agrupan formas nativas de origen “antiguo” como los ungulados *Tapirus* sp., *Palaeolama mirifica*, *Tetrameryx*, *Hemiauchenia macrocephala*. Estas formas relictas son supervivientes de la cronofauna del Blancano. El elemento Tropical sudamericano fue también diverso, se reconoce un total de cinco taxones. Algunos de ellos tienen un origen “antiguo” (Blancano): *Paramylodon* y *Neochocerus*. El resto de estos llegan por primera vez conocida en el Irvingtoniano temprano: *Myrmecophaga tridactyla*, *Megalonyx wheatleyi* y *Nothrotheriops texanus*.

El elemento septentrional es también diverso, se reconoce un total de diez géneros. Siete tiene un origen eurasiático de reciente ingreso a Norteamérica: *Panthera onca*, *Tremarctos floridanus*, *Homotherium*, *Canis rufus*, *Ovis* y *Mammuthus imperator*. La mayoría de estos taxones extienden su límite de distribución sur hasta la región Neotropical. De igual forma los taxones Holárticos de origen “antiguo” son diversos y tienen una distribución muy amplia en Norteamérica: *Procyon*, *Taxidea*, *Lynx*, *Odocoileus*, *Chasmaporthetes ossifragus*, *Cuvieronius*. Estos dos últimos se les consideran relictos de la

cronofauna del Blancano, pues ambos restringieron su área de distribución entre el norte de México y el sur de los Estados Unidos (Bell *et al.*, 2004). Mientras el elemento Septentrional de origen nativo norteamericano es poco diverso en esta provincia, tan sólo es representado por algunos ungulados de reciente aparición como *Equus conversidens*, *E. complicatus*, *Stockoceros* y *Tetrameryx*.

### **Provincia biótica Austroriparia (Llanura Costera del Golfo de México)**

Por otra parte, en la península de Florida dominó el elemento Tropical, particularmente el de origen sudamericano, con un total de diez taxones. Ocho de los cuales tiene un origen antiguo en las faunas del Blancano tardío: *Paramylodon harlani*, *Nothrotheriops texanus*, *Dasypus bellus*, *Pachyarmatherium leisey*, *Holmesina floridanus*, *Erethizon*, *Neochoerus*, *Glyptotherium arizonae*. Sólo dos llegaron por primera vez en el Irvingtoniano temprano: *Eremotherium eomigrans*, *Megalonyx wheatleyi*. Esta alta diversidad de taxones sudamericanos se explica por la presencia de un amplio corredor de sabanas a lo largo de la Llanura Costera del Golfo de México, que conectaba la península de Florida con México y Centroamérica (White & Morgan, 2005).

El elemento Tropical mesoamericano es menos diverso que el sudamericano. Se reconoce un total de cinco taxones de este elemento, de los cuales tres tienen un origen “antiguo” como *Cuvieronius tropicus*, *Platygonus vetus*, *Palaeolama mirifica*; y el resto se conocen por primera vez en el Irvingtoniano temprano: *Tapirus haysii*, *Mylohyus fossilis*,

El elemento Septentrional en la península de Florida fue muy diverso, se registró un total nueve géneros de origen eurasiático. Cinco de estos tienen un origen “antiguo”, en las faunas del Blancano o incluso en intervalos anteriores: *Mammuthus americanus*, *Lynx rufus*, *Smilodon gracilis*, *Chasmaporthetes ossifragus*, *Lontra canadensis*. Los otros cuatro son inmigrantes Holárticos que llegan por primera vez durante el Irvingtoniano temprano: *Urocyon cinereoargenteus*, *Homotherium*, *Miracinonyx inexpectatus* y *Mammuthus hayi* (= *meridionales*). Mientras que los elementos septentrionales de origen nativo norteamericano son poco diversos, se reconocen algunos supervivientes de edades pretéritas como los carnívoros *Spilogale*, *Procyon*; y algunos équidos de reciente aparición como *Equus fraternus* y *Equus leydi*.

### CONGLOMERADO C.3

**Equivalencia biocronológica:** Irvingtoniano tardío

**Discusiones:** El conglomerado C.3 (fig. 22), agrupa básicamente faunas de las subedades Cudahyanense (Irvingtoniano medio), Sheridanianense (Irvingtoniano tardío) de Lundelius *et al.*, (1987) y de la edad provincial Rancholabreano. Sin embargo, no se puede reconocer diferencias entre las faunas del Cudahyanense y Sheridanianense, ambas se intercalan entre sí; en cambio, las faunas del Rancholabreano se agrupan independientemente, pero la distancia con el resto de las faunas del conglomerado es poco significativa. Esta escasa distancia que se observa entre las faunas de ambas edades concuerda con la idea de Martin (1995) acerca de que el Rancholabreano debe tratarse como una prolongación del Irvingtoniano tardío. Años atrás, Lundelius *et al.*, (1987) reconocieron que el Irvingtoniano tardío y Rancholabreano, están dentro del mismo Cron Brunhes (C1n) y que no se conocen casos conocidos de polaridad magnética invertida para suponer marcadores del límite Irvingtoniano tardío/Rancholabreano (Bell *et al.*, 2004). Alroy (2000), consideró que el Irvingtoniano tardío ('Ir 2' =Cudahyanense y Sheridanianense) debe de ser tratado por ahora como sinónimo de Rancholabreano. Otros autores continúan utilizando las divisiones temporales tradicionales, pero reconocen que existe una marcada dificultad para separar la subedad Irvingtoniano del Rancholabreano (Bell *et al.*, 2004; Morgan & Lucas, 2005).

Las breves distancias que existen entre los cuatro grupos que forman el conglomerado C.3, reflejan efímeras rupturas temporales en el Pleistoceno tardío (tabla 9) que están asociadas tanto a los ciclos glaciares e interglaciares como a las diferencias espaciales (latitudinales):

1) El primer subconglomerado (C.3.1) incluye localidades de dos regiones distintas de Estados Unidos: California (Camp Cady, 0,35 Ma, Pauba Formation 0,60Ma, Irvington 0,65 Ma y Fairmead Landfill 700 Ma) y Nebraska (Hay Spring Fossil Quarry 0,58 Ma) (tabla 9). Este conjunto de localidades contiene taxones septentrionales y tropicales, lo que indica que posiblemente se trató de finales del episodio interglaciar Aftoniense o principios de la glaciación Kansaniense, pero no se correlaciona con el inicio o final de ninguna de las subdivisiones temporales de Lundelius *et al.*, (1987).

2) El segundo subconglomerado (C.3.2) agrupa las faunas de dos regiones distintas de Estados Unidos durante el Pleistoceno tardío. El primer grupo (subconglomerado

C3.2.1) reúne sólo las faunas de las Grandes Llanuras norteamericanas de finales de la glaciación Illinoiense (North Prong Quarry, Arkalon; Butler Spring KU locality 7, y Cudahy) y del interglaciar Sangamoniense (Cragin Quarry Sangamon, Gordon Fossil Quarry Sd-5, Butler Spring KU 4-59, Angus). En cambio, el segundo grupo (subconglomerado C.3.2.2) contiene faunas de la zona oeste de Estados Unidos durante el interglaciar Sangamoniense: Silver Creek Junction (210 -88 mil años); Tranquility (150-90 mil años), Mesa de Maya (209-88 mil) y Cragin Quarry (tabla 9). La presencia del bisonte gigante *Bison latifrons*, sugiere un episodio pre-Wisconsinense pero, si este está asociado a *Panthera leo*, nos indica un intervalo pos-Illinoiense, como el Sangamoniense o Wisconsinense (Mooser & Dalques, 1975).

3) El tercer racimo o subconglomerado C.3.3, incluye localidades del occidente de Norteamérica que va desde el sur de California (Estados Unidos), hasta el suroeste de México, abarcando un rango temporal post-Illinoiense, que incluye básicamente faunas del episodio interglaciar Sangamoniense: Smith Ranch, 210-88 mil; Newport Bay, 130-100 mil años, Rancho las Briscas 194-64 mil años, Tequixquiac 12-8 mil años, Campbell Hill 181-30 mil años y Cueva de San Agustín 194-37 mil años) (tabla 9).

4) Por último, el subconglomerado C.3.4. agrupa localidades de Norteamérica meridional (región biogeográfica Neotropical) durante el episodio glacial de Wisconsin. Incluye las faunas de California (Rancholabrea loc. II 15-13, Rancholabrea Gral. 15-13 mil años), Florida (Redick IA 72-40 mil años, Arredondo 26-18 mil años) y Aguascalientes, México (Cedazo 234-83 mil años). Este último estadio glacial, es caracterizado tradicionalmente por la presencia de *Bison antiquus* que sustituye al bisonte de cuernos largos *Bison latifrons* (Kurtén & Anderson, 1980).

### ***Definición alternativa***

A lo largo del Pleistoceno tardío se dieron constantes eventos de dispersión con Asia y Sudamérica. Pero, estos fueron de baja intensidad y limitados a ciertas regiones geográficas. Por tal razón las faunas que caracterizan el Cudahyanense persisten en el Sheridanianense y continúan en el Rancholabreano.

Los taxones que definen tradicionalmente al Cudahyandense, Sheridanense y Rancholabreano ahora son conocidos en edades más tempranas. Por un lado, Cudahyanense

fue originalmente caracterizado por Lundelius *et al.*, (1987), en base a roedores arvicolininos (no incluidos en el análisis) y el felino *Smilodon gracilis*. Sin embargo esta especie de tigre dientes de sable ahora tiene su primer registro conocido en las faunas del Blancano tardío de Florida (Localidades de Jobean Pit y Santa Fe River 1). Por otro lado, la subedad Sheridanianense, se caracteriza por la aparición de los microtininos *Odantra nebrascensis*, *Microtus pennsylvanicus*, *Pedomys ochrogaster* y el felino *Smilodon fatalis*, que ahora es conocido desde el Irvingtoniano temprano de Texas (Gilliland).

Algunas localidades del Cudahyanense propuestas por Bell *et al.*, (2004) contienen fauna incluso más antigua, estimada, en el Irvingtoniano temprano. Situación que se repite en el Rancholabreano. De los 48 géneros que originalmente mencionan Hibbard *et al.* (1948) como exclusivos para esta edad, gran parte ahora son identificados en edades más tempranas, como el Irvingtoniano temprano e incluso Blancano (Kürten & Anderson, 1980). El Rancholabreano tradicionalmente es considerado a partir de los 300 mil años, en base la llegada de *Bison* a Norteamérica. Sin embargo, la llegada de este bóvido al subcontinente aún es incierto. Schultz & Hillerud (1977) concluyeron que el género *Bison*, apareció en las Grandes Llanuras norteamericanas en una edad “Post-Kansanense o al inicio del Illinoiano temprano”. Mientras que Shapiro *et al.* (2004), analizaron 442 fósiles de bisonte de Alaska, Canadá, Siberia, China y sur de los Estados Unidos obteniendo secuencias de ADN, concluyendo que la dispersión del bisonte hacia el sur de Norteamérica (por debajo de los 55° N) ocurrió durante el MIS 5 interglaciar (entre los 0,130 a 0,075 millones de años). Además, Bell *et al.* (2004) consideran que el bisonte llegó a Norteamérica a partir de los  $0,210 \pm 60$  y  $0.072 \pm 0.014$  Ma., edad estimada en base la datación radiométrica de American Falls Reservoir (localidad no incluida en el análisis), considerada como el registro más antiguo del bisonte en Estados Unidos (Scott *et al.*, 1982). En recientes años, se ha sugerido que el bisonte llegó a Norteamérica en una fecha más antigua a las propuestas anteriores. Mc Donald & Morgan (2004) proponen que el Bisonte llegó a Norteamérica durante el Plioceno tardío. Mead *et al.* (2006) sugieren que el género *Bison* pudo haber llegado a Norteamérica (latitud inferior de 55°N) antes del comienzo del Rancholabreano, en base al registro temprano del bisonte en las faunas de Terapa (noreste de México), datada en 0,570 y 0,310 Ma. por medio de métodos isotópicos.

Considero que el Irvingtoniano tardío (Cudahyanense, Sheridanianense y Rancholabreano) debe definirse en base a la asociación del proboscídeo *Mammuthus columbi* y el équido *Equus conversidens*. Ambos taxones no sólo tienen la ventaja de tener su primer registro conocido durante el Cudahyanense y persistir hasta el final del Rancholabreano, sino que también tienen un rango de distribución en Norteamérica bastante extenso en este intervalo temporal, abarcando desde el sur de Canadá (Harrington, 2003), hasta El Salvador (Laurito & Aguilar, 2006), Honduras (Webb & Perrigo, 1984), Nicaragua (Espinosa, 1976) y Costa Rica (Laurito, 1988).

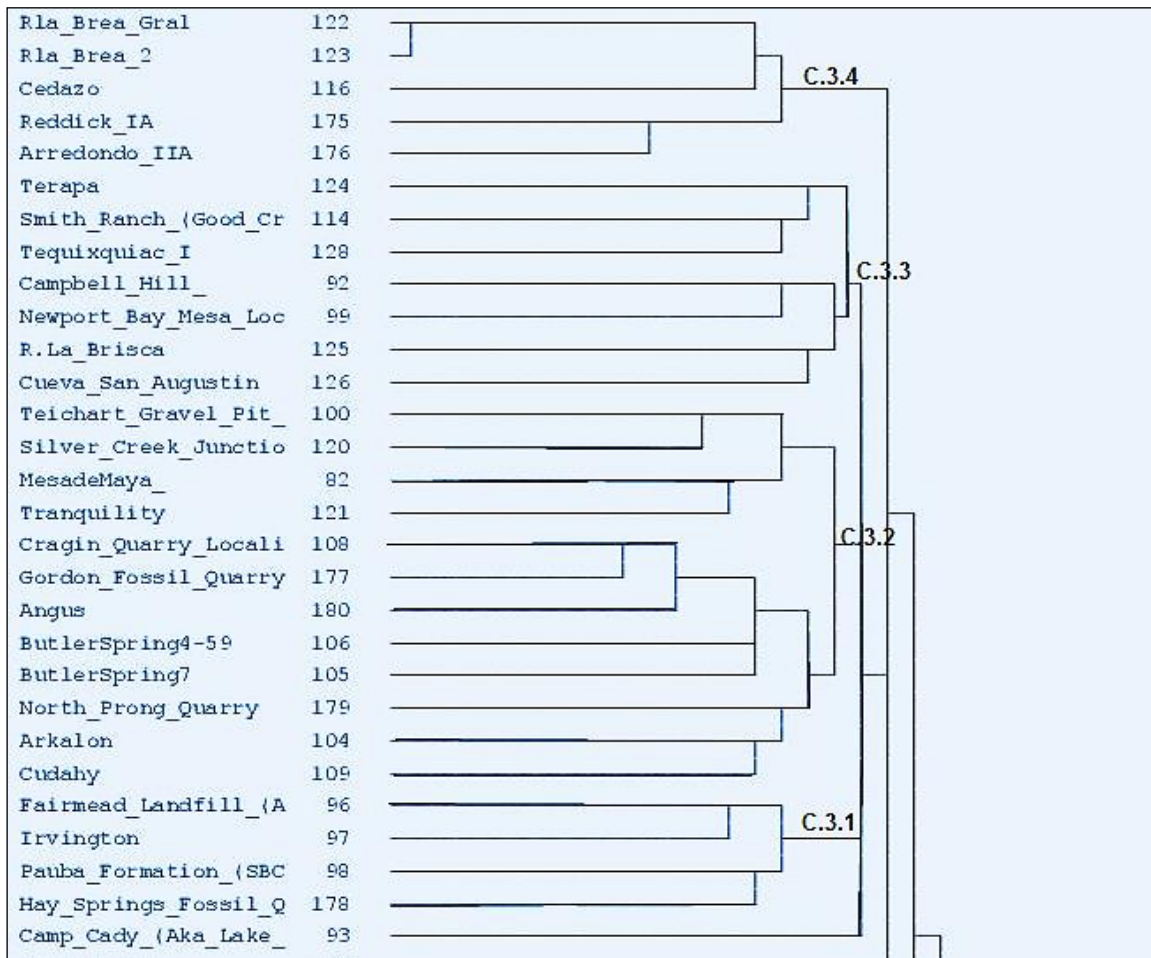


Figura 22. Conglomerado C3 corresponde a localidades fosilíferas del Irvingtoniano tardío representadas en el dendrograma de semejanza en la Fig. 4. Las distancias que se perciben entre los pequeños racimos de faunas reflejan tanto diferencias espaciales (biogeográficas) como temporales (ciclos glaciales-interglaciares), pero no se percibe en ningún momento diferencias significativas entre las faunas del Irvingtoniano tardío y Rancholabreano.



**Tabla 9.** Localidades fosilíferas del Irvingtoniano tardío (conglomerado C.3.). Aquí se muestran las dataciones numéricas máximas (FAE) y mínimas (LAE) obtenidas del análisis de parsimonia biocronológica. Hacia el lado izquierdo de la tabla, se observan las dataciones radio-isotópicas obtenidas de diferentes publicaciones.

Cong	Localidades	País	LAE	FAE	Prom	Edad Num.	Otras dataciones
C.3.5	Chamberino-Canutillo	Nuevo México E.U.A	157	157	157.0	0.035±0.003	
C.3.5	Kanopolis	Kansas, E.U.A	219	220	219.5	0.079±0.024	
C.3.5	Chapala	Jalisco, México	193	194	193.5	0.259±0.028	
C.3.5	Quinlan	Oklahoma, E.U.A	189	189	198.0	1.325±0.016	
C.3.4	Rancho La Brea Gral.	California, E.U.A.	247	248	247,5	0.014±0.001	0.035 a 0.030 Ma. con métodos de C14 (Coltrain <i>et al.</i> 2003; Carrasco <i>et al.</i> , [Faunmap], 2005)
C.3.4	Rancho La Brea 2	California. E.U.A.	247	248	247.5	0.014±0,001	0.028 a 0.015 Ma. con métodos de C14 (Coltrain <i>et al.</i> 2003; Carrasco <i>et al.</i> , [Faunmap] , 2005)
C.3.4	Cedazo	Aguascalientes, México	186	187	186.5	0.151±0.83	
C.3.4	Redick IA	Florida, E.U.A.	228	229	228.5	0.056±0.016	
C.3.4	Arredondo IIA	Florida, E.U.A.	211	212	211.5	0.022±0.004	
C.3.3	Terapa	Sonora, México	184	185	184.5	0.681±0.148	Edades isotópicas obtenidas de los basaltos por el método 40Ar/39Ar, que varían entre 1.7 ± 0.74 y 0.61 ± 0.08 Ma. (Carranza-Castañeda & Roldán-Quintan, 2007); 0.570 a 0.310 métodos de 40Ar/39Ar (Mead <i>et al.</i> 2006)
C.3.3	Smith Ranch	Texas, E.U.A.	204	205	204.5	0.149±0.061	
C.3.3	Tequixquiac I	Edo. México México	181	182	181.5	0.010±0.002	
C.3.3	Campbell Hill	California, E.U.A.	221	222	221.5	0.105,5±0.075,5	
C.3.3	Newport Bay	California, E.U.A.	205	206	205.5	0.115±0.015	Datado en 0.125 a 0.120 Ma. Mediante

							isotopos de oxigeno marino (s 18 O) (Powell, <i>et al.</i> , 2004)
C.3.3	La Brisca	Sonora, México	205	206	205.5	0.115,5±0.051.5	
C.3.3	Cueva de San Agustín	Oaxaca, México	213	213	213.0	0.115,5±0.078.5	
C.3.3	Teichart Gravel Pit	California, E.U.A.	221	222	221.48	0.121±0.029	
C.3.2	Silver Creek	Utah, E.U.A	204	205	204.5	0.149±0.061	Datado en 0.100 a 0.040 métodos de C14 (Miller, W. E. 1976; Carrasco <i>et al.</i> , [Fauemap] 2005).
C.3.2	Mesa de Maya	Colorado, E.U.A.	204	205	204.5	0.273±0.017	
C.3.2	Tranquility	California, E.U.A.	241	242	241.5	0.120±0.030	
C.3.2	Cragyn Quarry Loc.	Kansas, E.U.A.	221	222	221.5	0.077±0.011	
C.3.2	Gordon Fossil Locality	Nebraska, E.U.A.	251	251	251.1	0.607±0.074	
C.3.2	Angus	Nebraska, E.U.A.	229	230	229.5	0.0141±0.057	
C.3.2	Buttler Spring 4-59	Kansas, E.U.A.	221	222	221.5	0.396,6±0.019.5	
C.3.2	Buttler Spring 7	Kansas, E.U.A.	216	217	216.5	0.490±0.043	
C.3.2	North Prong Quarry	Nebraska, E.U.A.	211	212	211.5	608±0.077	
C.3.2	Arkalon	Kansas, E.U.A.	195	196	195.5	671.5±0	
C.3.2	Cudhay	California, E.U.A.	195	196	195.5	0.755±0.027	
C.3.1	Fairmead Landfill	California, E.U.A.	211	212	211.5	0.608±0.075	Datado en 0.780 Ma. por métodos paleomagnetismo (Dudas <i>et al.</i> , 1996)
C.3.1	Irvington	California, E.U.A.	156	157	156.5	0.522.5±0.127,5	
C.3.1	Pauba Formation	California, E.U.A.	199	200	199.5	0.676±0.076	
C.3.1	Hay Spring Fossil Quarry	Nebraska, E.U.A.	211	212	211.5	0.630,5±0.050,5	
C.3.1	Camp Cady	California, E.U.A.	221	222	221.5	0.369±0.019	

### ***III.4.3.2. Aspectos paleobiogeográficos***

Los ciclos climáticos glacial/interglacial, hacen que el Irvingtoniano tardío sea un intervalo difícil de caracterizar biogeográficamente. En cada fluctuación climática, las faunas registran un desplazamiento latitudinal significativo (Hofreiter & Stewart, 2009). Las formas nórdicas (boreales y templadas) se expanden varios grados hacia el sur durante los ciclos glaciares, obligando a los taxones tropicales a replegarse hacia México y Centroamérica mientras que en los ciclos interglaciares la situación se invierte; las formas tropicales avanzan hacia el sur de Estados Unidos. A partir de la transición Pleistoceno temprano/medio o “revolución del Pleistoceno medio” (Berger & Jansen, 1994) se da una transición gradual de los ciclos de baja amplitud (41 mil años) por los ciclos de gran amplitud (100 mil años) (Head & Phillip, 2005). A pesar de este incremento de duración de los ciclos, en el análisis de similitud las localidades neárticas se separan en dos grupos distintos. El primer grupo conjuntan todas las localidades de los ciclos glaciares. Mientras que el segundo grupo incluye las faunas de los interglaciares. En el caso de las localidades Neotropicales, también siguen este mismo patrón de agrupamiento. Como resultado tenemos un conglomerado dividido en cuatro grupos distintos:

### **Finales de episodio interglacial Aftoniense y principios de la glaciación**

#### **Kansaniense**

#### ***Región biogeográfica Neártica***

#### **Provincia biótica de Camelops**

El conglomerado C.3.1 representa el extremo sur de la región Neártica hacia comienzos del episodio glacial Kansaniense. Incluye las faunas de California (Fairmead Landfill, Irvington, Pauba Formation) y Nebraska (Hay Spring Quarry). La corta distancia entre las faunas de ambas regiones, podría indicar que formaron parte de una misma provincia biogeográfica en sureste de Estados Unidos (fig. 23). Es probable que durante los ciclos glaciares del Pleistoceno tardío, una gran extensión de praderas y bosques caducifolios se desarrollara desde el occidente de las Grandes Llanuras hasta el oeste de Estados Unidos. Esta amplio territorio se correlaciona en gran medida con la provincia biótica de “Camelops” propuesta por Martin & Neuner (1978). Quienes la describen como un área ocupada por una variedad de zonas verdes de coníferas dispersas entre grandes espacios de

pastizales (Martin & Hoffmann, 2010). Se la considera comúnmente como fauna típica de pastizales, pero muchas de las especies que lo componen parecen también haber ramoneado y pudieron haber combinado o su dieta con plantas C3 que eran abundantes en esta zona durante el glaciar Wisconsiense.

Es muy probable que la provincia de “Camelops” comenzara a estructurarse desde principios del Pleistoceno (límite Blancano/Irvingtoniano), pero se hace más evidente durante las etapas glaciares del Pleistoceno tardío (Martin & Neuner, 1978; Martin *et al.*, 1986; Martin & Hoffmann, 2010). La mayor parte de los taxones que la caracterizaron se registran desde el Irvingtoniano temprano: camello americano (*Camelops hesternus*), el antilocáprido extinto (*Capromeryx*), la mayor parte de los registros del mamut imperial (*Mammuthus imperator*) y el oso de cara corta (*Arctodus simus*). El elemento dominante en esta provincia es el Septentrional de origen eurasiático, que incluyó básicamente a taxones del Viejo Mundo supervivientes de edades pretéritas, que presentaban adaptaciones ecológicas para entornos abiertos: *Arctodus simus*, *Euceratherium*, *Homotherium*, *Canis latrans*, *Taxidea taxus*. Los taxones eurasiáticos de “reciente invasión” son muy escasos, tan sólo *Mammuthus columbi*, *Euceratherium* y *Smilodon fatalis*. Por otro lado, el elemento Septentrional de origen endémico norteamericano es relativamente menos diverso, conformado principalmente por ungulados hipsodontes de mediano a gran tamaño, que tienen un origen “temprano” (Irvingtoniano temprano), como los camélidos *Camelops hesternus*, *C. minidokae*, el equino *Equus francisci* y los antilocápridos *Tetrameryx irvingtonensis*, *Capromeryx*.

El elemento de origen Tropical es muy pobre. Las formas de origen sudamericano son representadas por xenartros de gran tamaño corporal como *Megalonyx*, *Paramylodon harlani* y *Nothrotheriops shastensis*. La fauna nativa norteamericana de afinidades tropicales está representada tan sólo por el camélido *Hemiauchenia macrocephala* y el jabalí *Platygonus*.



Figura 23. Ubicación paleogeográfica de los yacimientos del racimo C.3.1 Irvingtoniano tardío (conglomerado C.3.). Estas localidades representan episodio interglacial Aftoniense tardío - Kansaniense temprano (Irvingtoniano tardío). La hipotética región Neártica es representada en el mapa en tono verde al igual que sus localidades. En ella se reconoce la provincia de “Camelops” Martin & Neuner (1978), que abarcó gran parte del oeste Neártico. Reconstrucción paleogeográfica de Blakley (2006).

#### **Glaciación del Illinoiense tardío - interglacial Sangamoniense**

##### ***Región biogeográfica Neártica***

El conglomerado C.3.2. representa parte del extremo sur de la región biogeográfica Neártica durante la glaciación Illinoiense tardío y el interglacial Sangamoniense. La división de este cluster es indicativo que la provincia biótica de “Camelops” se fragmentó al menos en dos partes hacia finales del Illinoiense y el interglacial Sangamoniense:

Provincia biótica Kansana (Sur de las Grandes Llanuras norteamericanas)

El primer grupo incluye localidades del sur de las Grandes Llanuras norteamericanas, durante el Illinoiense tardío e interglacial Sangamoniense (North Prong Quarry, Arkalon;

Butler Spring KU locality 7, Cudahy, Cragin Quarry, Gordon Fossil Quarry Sd-5, Butler Spring y Angus). El elemento dominante en esta región fue el septentrional de origen eurasiático. Incluye básicamente a inmigrantes tempranos del Viejo Mundo como los carnívoros *Vulpes velox*, *Canis latrans*, *Canis edwardii*, *Puma concolor*, *Metailurus (Pseudelurus)*, *Mustela frenata* y los herbívoros *Mammuthus imperator*, *Odocoileus*. En cambio las formas Hólarcticas de origen “tardío” fueron menos diversas, tan sólo llegan algunos carnívoros como *Pantera leo*, *Canis dirus*; y el megaherbívoro *Bootherium*.

El elemento Septentrional nativo norteamericano también es muy diverso, sobre todo aquellas formas que aparecen por primera vez en intervalos temporales anteriores como *Equus scotti*, *Capromeryx furcifer*, *Hemiauchenia macrocephala*, *Camelops hesternus*. Pero las formas de origen “tardío” son poco diversas, tan sólo se reconocen algunos ungulados como *Equus conversidens*.

A pesar de que en esta región de las Grandes Llanuras tiene un mayor dominio al elemento Septentrional, la presencia del elemento Tropical también fue significativa. Prosperaron taxones nativos norteamericanos de afinidad tropical como el equino *Equus francisci* y los pecaries *Mylohyus*, *Playgonus compressus*; los xenarthros *Megalonyx*, *Holmesina septentrionales*, *Paramylodon harlany*. Además es relevante la presencia de endemismos entre los ungulados de origen norteamericano como el caballo *Equus excelsus* y los antilocápridos *Capromeryx furcifer* y *Hayoceros barbouri*.

### **Provincia biótica Artemisiana**

Las faunas del segundo clúster, representan el suroeste de Estados Unidos durante el Sangamoniense. Posiblemente represente parte de la provincia biótica Artemisiana que incluyó las faunas del norte de California (Tranquility, Teichart Gravel Pit), Colorado (Mesa de Maya) y parte de Utah (Silver Creek Junction). El elemento dominante en esta región fue el Septentrional Holártico, que incluyó a taxones inmigrantes o de ableno del Viejo Mundo. Los más diversos fueron los de origen “tardío” como los carnívoros *Canis dirus*, *Smilodon fatalis*, *Lynx canadensis*, *Mustela erminea*, *Mustela bison*; y los ungulados *Mammuthus columbi* y *Bison latifrons*. Los de origen “temprano” fueron ligeramente menos diversos, siendo principalmente pequeños a medianos carnívoros como *Urocyon*,

*Vulpes*, *Canis latrans*, *Taxidea taxus*: y de medianos a grandes herbívoros como *Cervus*, *Odocoileus*, *Mammuthus imperator*.

El elemento Septentrional nativo norteamericano fue poco diverso, tan sólo se reconocen algunos ungulados de mediano a gran tamaño *Camelops hesternus*, *Equus conversidens*. De igual manera el elemento Mesoamericano es muy pobre, solamente representado por dos inmigrantes sudamericanos (*Paramylodon*, *Erethizon dorsatum*).

### ***Región biogeográfica Neotropical***

Las faunas del cluster C.3.3 representan el norte de la región Neotropical durante el Sangamoniense, dividido al menos en dos grandes provincias bióticas. Hacia el occidente de la región se encuentra la entidad del Pacífico norte mesoamericano. Mientras que hacia el oriente se ubicó la entidad del Altiplano central mexicano (fig. 24).

### **Provincia biogeográfica del Pacífico norte mesoamericano**

El primer grupo de faunas se ubica el occidente mesoamericano, que incluye básicamente la fauna del pacífico del norte de la región Neotropical, que va desde el sur de California (Newpot Bay, Cambell Hill) hasta el Istmo de Tehuantepec (Cueva de San Agustín) en Oaxaca, México. En esta región el elemento dominante fue el Septentrional de origen eurasiático, que incluyó a taxones tanto del Viejo Mundo de reciente ingreso a Norteamérica (*Canis dirus*, *Bison antiquus*, *Ovis canadensis*, *Mammuthus columbi*, *Smilodon fatalis*), como aquellos de origen “temprano” (*Taxidea taxus*, *Odocoileus virginianus*, *Puma concolor*, *Odocoileus hermionus*, *Navahoceros*).

El elemento Septentrional nativo norteamericano fue poco diverso, incluyó sólo algunos ungulados de mediana talla como *Equus conversidens*, *Camelops*, *Capromeryx*, *Tremarctos floridanus*. De igual manera elemento Tropical fue poco representativo con algunos miembros de origen sudamericano como *Megalonyx jeffersonii*, *Notrotheriops shastensis*; y otros de origen nativo norteamericano con afinidades tropicales como *Hemiauchenia macrocephala* y *Tapirus*

### **Provincia biótica de la Altiplanicie mexicana**

La segunda entidad biogeográfica incluye localidades del oriente de Mesoamérica, que van desde el sur de Texas (Smith Ranch), norte de México (Terapa), hasta el centro de México (Tequixquiac). El elemento dominante parece ser el Tropical, aunque también el Septentrional es muy diverso. El primero es representado por taxones de origen o estirpe sudamericana (*Paramylodon*, *Pampatherium mexicanum*, *Glyptotherium cylindricum*, *Holmesina*, *Hydrochoerus*) y nativos norteamericanos de afinidades tropicales como *Tapirus*, *Cuvieronius tropicusnus*, *Equus mexicanus*, *Hemiauchenia macrocephala*. La mayor parte de estos taxones tienen un origen “antiguo” durante el Plioceno y Pleistoceno temprano.

El elemento Septentrional también es muy común en esta región, particularmente el de origen Holártico, que incluye a taxones inmigrantes euroasiáticos de reciente ingreso a Norteamérica (*Mammuthus columbi*, *Canis dirus*, *Bison*, *Panthera atrox*). Los que tienen un origen “antiguo” son pobremente representados por *Lynx rufus* y *Odocoileus*.

En cambio el elemento nativo norteamericano de afinidades septentrionales es moderadamente diverso. Tan sólo se registran algunos taxones de origen antiguo (*Procyon lotor*, *Stockoceros*, *Capromeryx*, *Camelops*) y de reciente aparición (*Equus conversidens*).



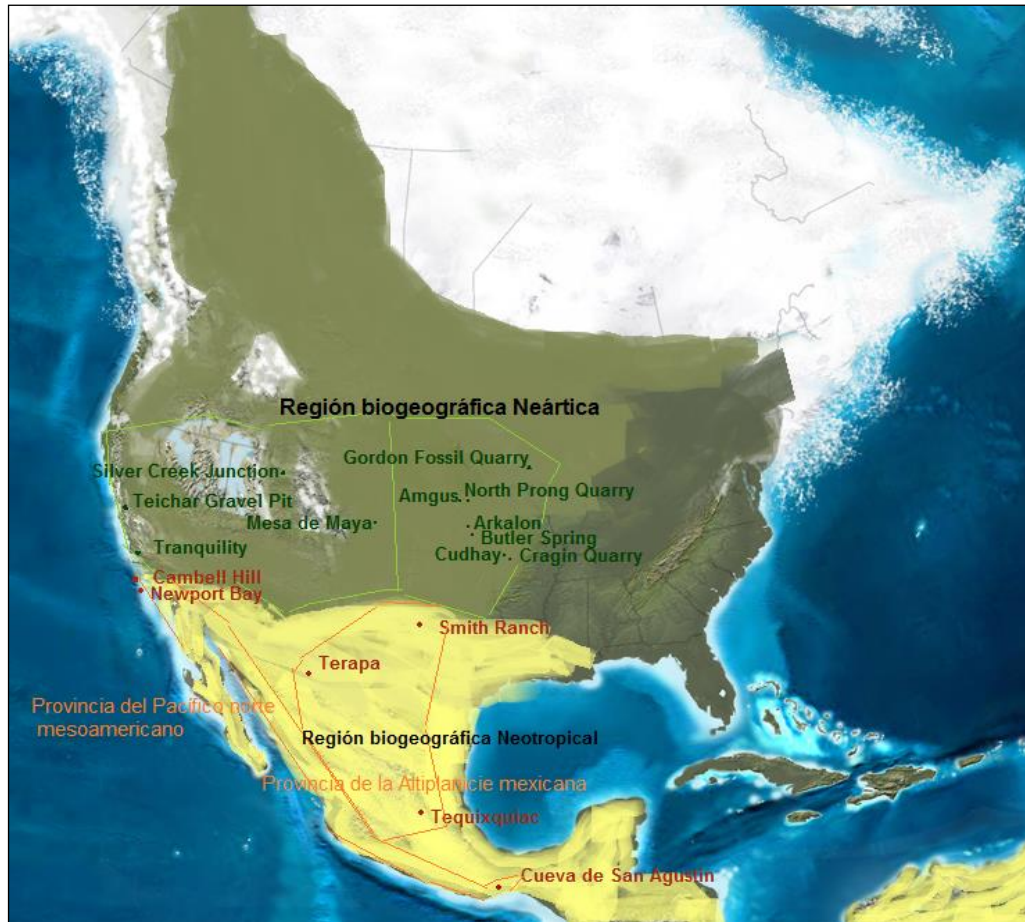


Figura 24. Ubicación paleogeográfica de los yacimientos de los episodios del Illinoiense tardío - Sangamoniense, durante Irvingtoniano tardío (racimos C.3.2 y C.3.3 del conglomerado C.3, Figura 21). Las faunas del racimo C.3.2 representa hipotéticamente la región Neártica (color verde), que incluye dos provincias bióticas distintas en el oriente de Estados Unidos. En cambio el racimo C.3.3 representa parte de la región biogeográfica Neotropical (color amarillo). Reconstrucción paleogeográfica de Blakey (2006).

## Glaciación Wisconsinense

### *Región biogeográfica Neotropical*

El último racimo del conglomerado C.3 incluye localidades del norte de México (Cedazo, Aguascalientes), y sur de Estados Unidos (Rancho la Brea, California; Redick IA y Arredondo, Florida) durante el máximo glacial Wisconsin (fig. 25). Es difícil reconocer a simple vista a que región biogeográfica pertenecieron estas faunas, pero si revisamos en detalle su composición taxonómica encontramos una mezcla de elementos bióticos septentrionales y de afinidades tropicales. Por lo que es probable que se tratara de la zona de transición entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical. No obstante, en

dicha zona de transición se reconocen al menos tres provincias biogeográficas distintas: La Californiana, Altiplanicie mexicana y Austroriparia (Llanura Costera del Golfo de México).

### **Provincia biótica Californiana**

La provincia Californiana es representada por las faunas de Rancho la Brea. En esta zona la fauna es dominada por el elemento septentrional de origen Holártico. Incluye básicamente a taxones euroasiáticos de que llegaron a Norteamérica en intervalos anteriores (*Puma concolor*, *Cervus*, *Arctodus simus*, *Odocoileus*, *Mammut americano*, *Vulpes*, *Canis latrans*, *Mustela frenata*) y en menor grado las de reciente llegada (*Panthera leo*, *Smilodon fatalis*, *Canis dirus*, *Bison antiquus*, *Mammuthus columbi*). Mientras que el elemento septentrional de origen nativo norteamericano es menos diverso. Representado básicamente por taxones de origen “temprano” (Pleistoceno inferior o incluso anteriores) como *Capromeryx minor*, *Taxidea taxus*, *Mephitis*, *Camelops hesternus*; y en menor grado por los taxones de origen “tardío”, tales como *Equus occidentalis* y *Antilocapra*.

El elemento Tropical es poco diverso en esta provincia, representado por algunos miembros de origen sudamericano (*Megalonyx jeffersoni*, *Paramylodon harlani*, *Notrotheriops shastensis*) y nativos norteamericanos de afinidades tropicales como *Tapirus*.

### **Provincia biótica del Altiplano mexicano**

Al descender por el gradiente latitudinal hasta el centro-norte de México (provincia del Altiplano mexicano), el elemento tropical comienza a ser más diverso y dominante. Se reconocen más taxones de origen sudamericano como *Holmesina septentrionalis*, *Glyptotherium mexicanum*, *Erethizon dorsatum* y *Didelphis marsupiales* (ambos no incluidos en el análisis) (Mead *et al.*, 2006). Por parte de las formas de origen nativo de afinidades tropicales se registran ungulados de origen “temprano” como los ungulados *Platygonus*, *Hemiauchenia*; y los carnívoros de estirpe eurasiático que han confinado su área de distribución a latitudes tropicales (*Artodus pristinus*, *Panthera onca*).

### **Provincia biótica Austroriparia**

En el extremo noreste de esta región biogeográfica (provincia biótica de Florida o Austroriparia), el elemento septentrional es muy parecido al resto de la región, pero el

elemento Tropical es ligeramente más diverso. Los taxones de origen o estirpe sudamericano incluyen a *Dasypus bellus*, *Megalonyx*, *Paramylodon harlani*, *Holmesina septentrionales* y *Didelphis virginiana*. Mientras que las formas nativas norteamericanas de afinidades tropicales están representadas por *Platygonus compressus*, *Mylohyus fossilis*, *Tapirus veroensis*, *Panthera onca*, *Hemiauchenia macrocephala* y *Palaeolama mirifica*.



Figura 25. Ubicación paleogeográfica de los yacimientos del racimo C.3.4 (conglomerado C.3) del Glacial Wisconsinense. Las faunas de este racimo representan posiblemente la zona de transición entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical durante el máximo glacial Wisconsinense. En ella se reconocen por lo menos 3 provincias distintas: Californiana al Occidente, el Altiplano mexicano y la Austroriparia en Florida. Reconstrucción paleogeográfica de Blakey (2006).

## CONGLOMERADO D

### ***Equivalencias biocronológicas:*** Holoceno

***Discusión:*** El Holoceno es representado por el conglomerado D (fig. 26), formado por localidades caracterizadas por una ausencia importante de megafauna. A finales del Pleistoceno se perdieron 38 géneros en América del Norte, de los cuales seis sobreviven en otras latitudes (Webb, 1977; Graham *et al.*, 1996; Grayson, 2006). La fecha de ésta extinción se estima en alrededor de 9,500 años (Bell *et al.*, 2004). Existen diversas propuestas de las causas de esta pérdida de diversidad. Algunas de ellas consideran que dicha extinción fue originada por oleadas de inmigrantes humanos que conllevaron a una excesiva depredación de la fauna (Alroy, 2001); otras hacen incapie a la posible introducción por los seres humanos de enfermedades pandémicas para los herbívoros nativos, causando un desequilibrio entre las comunidades de mamíferos (McMichael, 2001); aunque las hipótesis más aceptadas de esta extinción están relacionadas con los cambios climáticos como el calentamiento de la tierra y el aumento de la aridez, afectando las comunidades del Pleistoceno (Martin & Martin, 1987; Graham *et al.*, 1996; Cannon, 2004; Grayson, 2006). Los taxones supervivientes fueron principalmente de tamaño pequeño a medio (McGill *et al.*, 2005). Algunos de ellos tuvieron su origen en el Plioceno o en edades anteriores, como *Taxidea taxus*, *Tapirus*, *Odocoileus virginianus* y *Lynx rufus* (Hulbert, 2005; Morrone, 2005), pero en su mayoría aparecieron durante el Pleistoceno, como *Canis latrans*, *Panthera onca*, *Puma concolor*, *Antilocapra americana*, *Ursus*, *Procyon lotor*, *Mustela erminea*, *Canis lupus*, *Bison* y *Cervus elaphus* (Lundelius *et al.*, 1987; Qui, 2003; Bell *et al.*, 2004; Dundas, 2005).

El extremo de este conglomerado agrupa cuatro faunas locales del Pleistoceno datadas en diferentes fechas (tabla 10): The Pit, Borchers, Emery Borrow y Cueva de San Josecito. Las dos primeras son estimadas en una edad temprana del Pleistoceno, pero es posible que su agrupamiento con las localidades del presente se deba a que contienen en sus registros un elevado número de mamíferos de mediano tamaño que siguen persistiendo hasta la actualidad. Sin embargo, es posible que las faunas de The Pit y La cueva de San Josecito estén marcando el límite Irvingtoniano tardío/Holoceno. Ambas localidades presentan una edad inferior a los 23 mil años y su composición taxonómica contienen la típica megafauna exclusiva del Pleistoceno tardío (*Panthera atrox*, *Smilodon*, *Canis dirus*,

*Tremarctos floridanus*, *Equus conversidens*, *Camelops Brachyprotoma obtusata*) asociada a un gran número de taxones que sobreviven hasta el presente como *Ursus*, *Taxidea taxus*, *Mephitis macroura*, *Spilogale*, *Conepatus*, *Odocoileus*. *Urocyon cinereoargenteus*, *Vulpes velox*, *Vulpes vulpes*, *Canis latran*, *Taxidea taxus*, *Mephitis mephitis*, *Spilogale putorius*, *Lontra canadensis*, *Mustela*, *Mustela frenata*, *Mustela nigripes*, *Mustela erminea*, *Antilocapra*. Aunque lo más peculiar de ambas faunas es la ausencia de los taxones *Mammuthus columbi* y *Bison* que son típicos del Pleistoceno tardío, pero esto podría deber a cuestiones tafonómicas, de muestreo o ecológicas (Skinner *et al.*, 1977; Arroyo-Cabrales *et al.*, 1995; Arroyo-Cabrales & Johnson, 2003; Bell *et al.*, 2004).

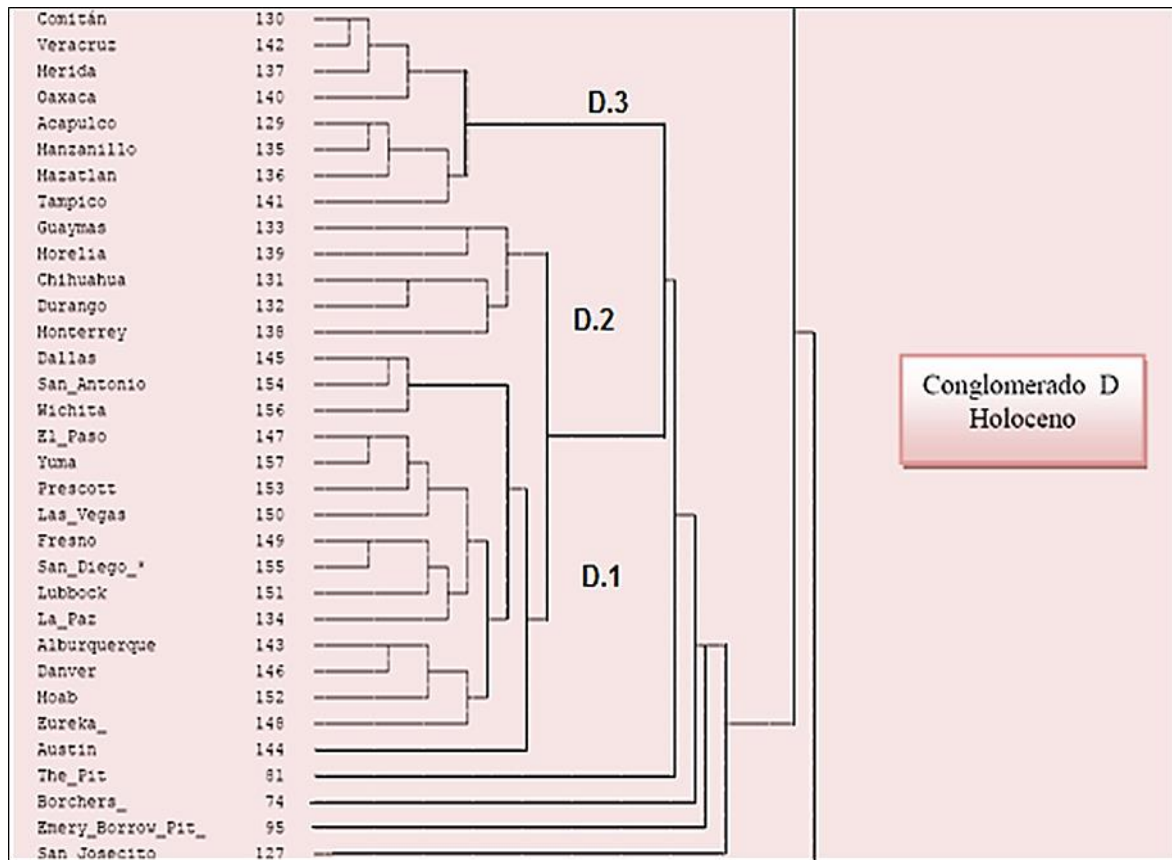


Figura 26. Conglomerado D corresponde a localidades del presente representadas en el dendrograma de semejanza en la Fig. . El grupo D.1 representa la región Neártica, D.2 la Zona de transición mexicana y D.3 la región Neotropical. Los grupos M4 y M5 contienen localidades estimadas en otras temporalidades

**Tabla 10.** Localidades del Holoceno (conglomerado D). Aquí se muestran las dataciones numéricas máximas (FAE) y mínimas (LAE) obtenidas del análisis de parsimonia biocronológica. Hacia el lado izquierdo de la tabla, se observan las dataciones radio-isotópicas obtenidas de diferentes publicaciones.

Conglo	Localidad	Estado, País	Datación num	NALMA's	Otras dataciones
D.4	The Pit	Colorado E.U.A	0.012±0.003	Irv. tardío	
D.4	Borchers	California E.U.A	1.609±0.007	Irv. tardío	
D.4	Emery Borrow Pit	California E.U.A	0.018±0.022	Irv. tardío	
D.4	Cueva de San Josecito	Nuevo León México	0.022±0.013	Irv. tardío	0.028 a 0.045 Ma en base a C14 Arroyo-Cabrales <i>et al.</i> , 1995; Arroyo-Cabrales & Johnson, 2003
D.3	Acapulco	Guerrero México		Holoceno	Hall 1981.
D.3	Comitán	Chiapas México		Holoceno	Hall 1981.
D.3	La Paz	Baja California Sur México		Holoceno	Hall 1981.
D.3	Manzanillo	Colima México		Holoceno	Hall 1981.
D.3	Mazatlán	Sinaloa México		Holoceno	Hall 1981.
D.3	Mérida	Yucatán México		Holoceno	Hall 1981.
D.3	Oaxaca	Oaxaca México		Holoceno	Hall 1981.
D.3	Tampico	Tamaulipas México		Holoceno	Hall 1981.
D.3	Veracruz	Veracruz México		Holoceno	Hall 1981.
D.2	Monterrey	Nuevo León México		Holoceno	Hall 1981.
D.2	Morelia	Michoacán México		Holoceno	Hall 1981.
D.2	Chihuahua	Chihuahua México		Holoceno	Hall 1981.
D.2	Durango	Durango México		Holoceno	Hall 1981.
D.2	Guaymas	Sonora México		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Albuquerque	Texas E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Austin	Texas E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Dallas	Texas E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Denver	Colorado E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	El Paso	Texas E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Eureka	California E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Fresno	California E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Las Vegas	Nevada E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Lubbock	Texas E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Moab	Utah E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Prescott	Arizona E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	San Antonio	Texas E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	San Diego	California E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Wichita	Kansas E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.
D.1	Yuma	California E.U.A.		Holoceno	Hall 1981.

### *Aspectos biogeográficos*

En el conglomerado D (fig. 27) se puede representar las dos regiones biogeográficas actuales de Norteamérica y la zona de transición entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical. La Región Neártica (racimo D1) incluye las zonas templado-frías, áridas y

subtropicales del Norte de México y Estados Unidos (Morrone *et al.*, 2002; Morrone, 2005). En ella predomina el elemento Neártico, en especial el de origen ‘antiguo’, que comprende a los taxones de origen eurasiático que han persistido desde edades anteriores al Holoceno, (Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004). Éste elemento contiene taxones de hábitat septentrional (*Spilogale putorius* y *Vulpes velox*), aunque un número importante alcanza su límite meridional en el Istmo de Tehuantepec (*Ursus americanus*) o incluso en Meso- (*Canis latrans* y *Procyon lotor*) y Sudamérica (*Puma concolor* y *Urocyon cinereoargenteus*) (Escalantes *et al.*, 2004; 2005). Otros se han diversificado en las montañas de México, siendo sus taxones más emparentados los de Norteamérica septentrional (Morrone, 2005). Un segundo elemento es el Neotropical ‘antiguo’, representado en la región Neártica por algunas especies que han alcanzado su límite boreal en latitudes septentrionales como *Didelphis virginianus* (Thomak, 1982).

La Zona de Transición Mexicana (conglomerado D.2) incluye básicamente las montañas de México (Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Cuenca del Balsas y Sierra Madre de Sur) (Morrone *et al.*, 2002; Escalantes *et al.*, 2005; Morrone 2005), representadas por el grupo de localidades del conglomerado D2, que muestra mayor afinidad con la Región Neotropical. Halfften (2003) definió esta zona, como un área compleja y variada donde se superponen los elementos bióticos Neotropicales y Neárticos.

La Región Neotropical incluye áreas tropicales húmedas y subhúmedas del sur de México (Morrone, 2005). Ésta es representada en el grupo D3. Predomina el elemento Neotropical de origen “antiguo”, formado por taxones tropicales o subtropicales que surgieron durante el Plioceno-Pleistoceno. Estos pueden ser divididos según su origen geográfico: 1) Elemento tropical de origen sudamericano, incluye a taxones surgidos durante el Plioceno y Pleistoceno (*Tamandua mexicana*, *Cabassous* y *Cyclopes didactylus*, no incluidos en el análisis). El elemento tropical de origen norteamericano, incluye a taxones que tuvieron un origen Neártico, pero emigraron hacia latitudes meridionales a finales del Pleistoceno, y actualmente sólo se localizan en ambientes tropicales o semitropicales. Estos taxones incluyen a *Panthera onca*, *Herpailurus yaguarondi*, *Leopardus pardalis* y *Leopardus wiedii* (Ray 1964; Lundelius *et al.* 1987; Martín & Barnosky 1993).





Figura 27. Ubicación biogeográfica de las localidades del Holoceno (conglomerado D Figura 26). Las faunas del racimo D.1 representa hipotéticamente la región Neártica (letras en color rojo); las faunas en color naranja a la zona de transición entre la región Neártica y Neotropical. Mientras que las localidades en blanco inferen a la región Neotropical. Reconstrucción paleogeográfica de Blakey (2006).

## CONCLUSIONES

La combinación de los métodos multivariantes de similitud y de parsimonia biocronológica (ordenación multivariante) permitió el reconocimiento y ordenación de las unidades biocronológicas de las faunas de macromamíferos de los últimos 9 millones de años. Con esto el sistema NALMA's correspondientes al Neógeno tardío fue dividido en tres rangos jerarquizados distintos: "Superedades", "Edades de los mamíferos" y "Subedades". Se reconocen dos conglomerados de primer nivel en donde su fractura representa el cambio



simultáneo de la reorganización de las comunidades, que se correlacionan bien con los superciclos Fanerozoicos de alternancia climática global de Fischer (1983) sin embargo no se ajustan al concepto de cronofauna de Olson (ver capítulo III), pues el recambio de fauna más drástico que se conoce del Mioceno tardío ocurrió cerca de 3 millones antes de la ruptura entre estas dos superedades (Webb, 1983; Schultz, 1990; Webb & Opdyke, 1995; Tedford *et al.*, 2004). La “Superedad I”, abarcó sólo la edad de los mamíferos Henfiliano, por lo que representaría la fase más tardía del superciclo del estado *Invernadero* (Greenhouse state). Mientras que la “Superedad” II, incluye las edades de los mamíferos, Blancano, Irvingtoniano y Holoceno, que corresponderían al estado *nevera* (Icehouse state).

La segunda categoría del sistema comprendió básicamente las edades de los mamíferos propuestas por diferentes autores (Wood *et al.*, 1941, Woodburne, 1987; Woodburne & Swisher, 1995; Woodburne, 2004; Alroy, 1994). Durante el Neógeno tardío tan sólo se reconocieron tres edades de los mamíferos: Henfiliano, Blancano e Irvingtoniano (apéndice 2). Tratando al Rancholabreano únicamente como una prolongación del Irvingtoniano tardío. La extensión temporal de estas edades no se asemeja a ninguna propuesta biocronológica conocida. Las fracturas que se observan en el análisis de similitud, muestran reajustes en las comunidades de mamíferos, pero no coincide con aquellos recambios faunísticos de cronofaunas (correlación de origen y extinciones) (Webb, 1983; Schultz, 1990; Webb & Opdyke, 1995; Janis *et al.*, 2008), por lo que no se deben tratar como equivalentes a cronofaunas. Las edades de mamíferos representan los intervalos de tiempo en los cuales las comunidades de mamíferos comparten cierta homogeneidad taxonómica, mientras que las cronofaunas reflejan la interacción y persistencia de la estructura de comunidades (morfológicas, dieta, masa corporal) en un periodo significativo de tiempo, que por lo general no se correlaciona con el de la edad de los mamíferos (Webb, 1969; 1983). La definición de edad es cualitativa, estrecha y rigurosa, pues involucra datos empíricos de primeras (FAD) y últimas apariciones (LAD) de taxones.

La tercera categoría representa las subedades o subdivisiones de cada edad de los mamíferos. Se trata de la unidad biocronológica más básica del sistema NALMA's, por lo que resultaría inapropiado el uso de categorías biocronológicas inferiores como las subdivisiones temprano-inicial, temprano-final y tardío-inicial, tardío-final propuesto por Lundelius *et al.*, (1987). Sin embargo, se reconoce un intervalo intermedio entre el

Blancano tardío e Irvingtoniano temprano, al que normalmente se le nombra como límite Blancano tardío-Irvingtoniano. Pero a pesar de que esta temporalidad reúne características para considerarse una subedad del Irvingtoniano, tiene poca representatividad en el registro fósil, con algunos yacimientos en el pacífico norteamericano y las Grandes Llanuras.

La aplicación del criterio biocronológico de “especies compartidas” a estas subedades permitió fueran menos diacrónicas en su definición. Esta nueva definición resultara muy útil en futuros análisis de correlación temporal, en particular para nuevas localidades de latitudes meridionales del subcontinente. Bajo este planteamiento cualquier localidad fosilífera puede ser correlacionada sin importar su posición latitudinal. No obstante, este criterio tiene la desventaja de ser empujado en el tiempo por nuevos descubrimientos, como cualquier indicador biocronológico basado en los primeros y últimos registros. Pero, si se combina con los métodos de ordenación se podrá ajustar este problema.

A pesar de que el sistema de edades de mamíferos de Norteamérica (NALMA's) es el principal estándar cronológico para los depósitos terrestres del Cenozoico norteamericano, este debe de seguir abierto a constantes revisiones. El descubrimiento de nuevas localidades fosilíferas y la aplicación de futuras metodologías (sistemáticas, estratigráficas y de dataciones) empujaran en una u otra dirección el rango temporal de las unidades biocronológicas NALMA's. Sin embargo, este sistema de edades no debe de ser abandonado y remplazado con otras aproximaciones alternativas como la de estimaciones biocronológicas cuantitativas para cada localidad fósil, obtenida mediante los métodos de ordenación multivariante de Alroy (1992, 1994, 1996, 1998). La eliminación del sistema conduciría a la pérdida de síntesis de la totalidad del fenómeno. Sin una periodización biocronológica, no se podría explicar de manera abstracta la sucesiones de mamíferos y los conceptos que lo estructuran (inmigración, extinción, especiación, etc...). La aproximación metodológica de ordenación multivariante no debe de tender divergir del sistema de edades NALMA's, sino combinarse para un mejor entendimiento del fenómeno.

La aplicación del métodos multivariantes en el marco paleobiogeográfico permitió el establecimiento de una regionalización biogeográfica en cada subedad durante el Neógeno tardío. La división entre las regiones biogeográficas Proto-Neártica (= Neártica) y Mesoamericana (= Neotropical) se perciben desde el Henfiliano temprano. Sin embargo, las

provincias biogeográficas comienzan a ser más evidentes hasta finales del Mioceno temprano, lo cual se correlaciona con un decaimiento de la temperatura y un incremento de la aridez y la estacionalidad que con el paso del tiempo terminó por fragmentar las comunidades de sabana. El límite latitudinal entre ambas regiones osciló en cada intervalo, pero con una tendencia de desplazamiento hacia al sur lo cual también se correlaciona con esta tendencia climática. Sin embargo, una tercera región biogeográfica aparece en el análisis de manera intermitente. Se trata de la región biogeográfica de la Llanura costera del Golfo de México (representada en el análisis por Florida). Esta región biogeográfica sólo aparece en intervalos en donde se da una reducción del nivel de mar significativa, pero sobre todo se correlaciona con los episodios de recambio de fauna intenso. Es probable que los episodios de estrés medioambiental, condujeran a una mayor fragmentación de hábitad, en donde la Llanura Costera del Golfo de México funcionó como un centro de especiación y diversificación taxonómica. Aunque también hay la posible que otros factores estén influyendo en esta diferenciación biogeográfica.

Desde principios del Plioceno temprano, algunas de las provincias biogeográficas del sur Estados Unidos y Norte de México, comienzan a adoptar una configuración geográfica muy semejante a las del presente. Sin embargo, hay intervalos en que esta configuración cambia, el provincialismo es menos evidente debido a composición taxonómica más homogénea, al grado que en pareciera que las provincias se fusionaran entre sí. Esta mayor similitud taxonómica entre las provincias, podría estar asociadas a una baja tasa de movimientos migratorios, que se correlaciona con episodios de transgresión marina y causas climáticas (mayor enfriamiento y aridez). Esta situación se observa principalmente durante el Pleistoceno, en cada ciclo glacial, adoptando una configuración parecida a la que propone Martin & Neuner (1978). Aunque, esta configuración se revierte en los episodios interglaciares.

## CAPÍTULO 2



## CAPÍTULO II

### PALEOECOLOGÍA DE LA ESTRUCTURA DE COMUNIDADES DE MAMÍFEROS DEL NEÓGENO TARDÍO DE NORTEAMÉRICA MERIDIONAL

*“Si numerosas especies en realidad comenzaron su existencia de súbito, ese hecho sería fatal para la teoría de la evolución”*

-Charles Darwin-

## **PALEOECOLOGÍA DE LA ESTRUCTURA DE COMUNIDADES DE MAMÍFEROS DEL NEÓGENO TARDÍO DE NORTEAMÉRICA MERIDIONAL**

### **INTRODUCCIÓN.**

A lo largo de cientos de millones de años, el clima del planeta ha estado fluctuando entre dos dominantes estados climáticos: el “Greenhouse earth” o “tierra invernadero” y “Icehouse earth” o “tierra nevera” (Fischer, 1986). El primero de ellos hace referencia al periodo en el cual no hay glaciares continentales en el planeta, los niveles de dióxido de carbono y otros gases de efecto invernadero (como el vapor de agua y metano) son muy altos, y las temperaturas superficiales del mar (TSM) oscilan entre 28 ° C en los trópicos a 0 ° C en las regiones polares. El segundo se refiere al periodo en el clima mundial es lo suficientemente frío como para soportar grandes capas de hielo en uno o ambos polos, los gases de efecto invernadero tienden a ser menos abundante, y las temperaturas tienden a ser más frío a nivel mundial (Gornitz, 2009).

La última transición entre ambos estados climáticos se llevó a cabo durante la Era Cenozoica. La Tierra experimentó el estadio “Greenhouse earth” antes de 33.6 Ma, con un clima generalmente cálido, que duró hasta poco después del final del Eoceno (el límite Eoceno / Oligoceno). Sin embargo, a partir de las 34 Millones de años se da evento de isótopos de oxígeno conocida como Oi-1, que marcó la aparición de extensas capas de hielo permanentes en la Antártida y el comienzo del estado “Icehouse earth” (Miller *et al.*, 1987; Coxall *et al.*, 2005). A lo largo de este estado, las capas de hielo han permanecido en alguno de los dos polos del planeta hasta el presente. Sólo en dos momentos durante este ciclo la tierra experimentó incrementos de temperatura, que conllevó probablemente a un cierto deshielo y un ascenso del nivel del mar con transgresiones marinas asociadas. La primera es el Óptimo climático del Mioceno medio (entre los 17 y 15 millones de años) y la segunda es conocida como periodo de calentamiento del Plioceno medio (3,15 y 2,85 millones de años). Sin embargo, hacia finales del Pleistoceno, viene una importante caída de las temperaturas, dando inicio los ciclos glaciares-interglaciares, que culmina hace 10 mil años.

El registro fósil de mamíferos de Norteamérica del Neógeno tardío ofrece no sólo una sublime panorámica sobre los procesos evolutivos, sino también una valiosa historia de estos cambios ambientales. Diferentes métodos se han aplicado con el fin de documentar cuando y como influyeron los cambios climáticos en el ambiente a lo largo del tiempo. Entre las ventajas que ofrece la sucesión faunística de los mamíferos es que puede reflejar los cambios climáticos desde dos maneras un tanto distintas. En primer lugar, el análisis cuantitativo de los recambios de la fauna permite identificar los momentos de estabilidad del ecosistema o, los reajustes de rápidos de las comunidades. Estos episodios rotación de fauna se pueden correlacionar con los eventos clave en florística, régimen sedimentarios, señales isotópicas, u otras pruebas independientes de episodios de cambio climático. En segundo lugar están las aproximaciones paleoautoecológicas y paleosinecológicas. La primera de ellas se basa en inferir las asociaciones ecológicas del pasado relacionadas con los estilos de vida y el hábitat preferido de cada una de las especies fósiles. Mientras que la segunda utiliza las propiedades significativas (riqueza de especie, categorías de alimentación, locomoción y distribución de la masa corporal) de todos los diferentes niveles de organización (población, comunidad y ecosistema). En general, la mayor parte de los trabajos paleosinecológicos basan su objetivo en una reconstrucción paleoambiental fundamentada en la estructura de la paleocomunidad y su extrapolación con la de comunidades actuales.

Sin embargo, una gran parte de los estudios paleoecológicos de Norteamérica están divorciados del campo de la biogeografía histórica, en particular con las diferencias biogeográficas existentes entre las entidades Proto-Neártica (Neártica) y la Mesoamericana (Neotropical). Hasta la fecha, los avances en el conocimiento del paleoambiente norteamericano se han basado en el registro de mamíferos de Estados Unidos, siendo escasos los realizados en Mesoamérica (México y Centroamérica) (Webb, 1977; Graham, 1986; Post & Behresmayer, 1992; Weber & Ceballos-Ferris, 1994; Velasco-De León, 1999; Aguilar & Velasco-De León, 2002; Castañeda & Ceballos, 2006; Webb & Opdyke, 1995; Ceballos et al., 2010).

Si quiere realmente comprenderr la crónica de los cambios ambientales de Norteamérica primero se debe tomar en cuenta la historia biogeográfica del subcontinente. Es difícil asumir que los cambios ambientales se dieron en forma homogenia y sincronica,

incluso, sería complicado entender la sucesión de los biomas terrestres sin antes comprender las diferencias o similitudes latitudinales entre las dos regiones biogeográficas de Norteamérica. La configuración entre las entidades biogeográficas Proto-Neártica y Mesoamericana comenzó a darse desde principios del Cenozoico, pero es hasta el Neógeno tardío que se distinguen con mayor claridad (Ferrusquia-Villafranca, 1984). El norte de México y sur de Estados Unidos han constituido una amplia zona de transición entre ambas entidades en las que interactúan y conviven taxones de ambas regiones (Ferrusquia-Villafranca, 1984; Carranza-Castañeda & Miller, 2004). Mientras que el sur de México y Centroamérica probablemente funcionaron como un centro importante de evolución y diferenciación para mamíferos (Ferrusquia-Villafranca, 1984).

En este capítulo se pretende reconstruir el paleoambiente que imperó en las regiones biogeográficas Proto-Neártica (= Neárticas) y Mesoamericana (= Neotropical) durante el Neógeno tardío mediante la comparación de la estructura de comunidades fósiles con las comunidades actuales. Se tiene como objetivos: A) Reconocer las condiciones paleoambientales que se dieron en cada unidad biocronológica de los últimos 9 millones de años, a través de la inferencia (1) del bioma y (2) las condiciones paleoclimáticas que imperaron en cada una de las localidades fosilíferas analizadas; y B) Ver si las variaciones en estas condiciones ambientales se expresaron por igual en ambas regiones biogeográficas de Norteamérica en cada unidad biocronológica analizada o si se manifestaron diacrónicamente entre ellas.

**Palabra clave:** Paleocomunidades; biomas; clima; regiones biogeográficas; Norteamérica.

**Key words:** Paleocommunities; biomes; climate; biogeographic regions; North America

## **METODOLOGÍA:**

### ***Faunas fósiles utilizadas***



Se evaluaron los mismos listados taxonómicos del Neógeno tardío de México y sur de Estados Unidos utilizados en el capítulo anterior. Pero en este caso no se excluyeron los taxones de identidad incierta (?) o indeterminados (indet.), con la finalidad de evitar la pérdida de información ecológica que estos pudieran aportar.

### ***Faunas actuales utilizadas***


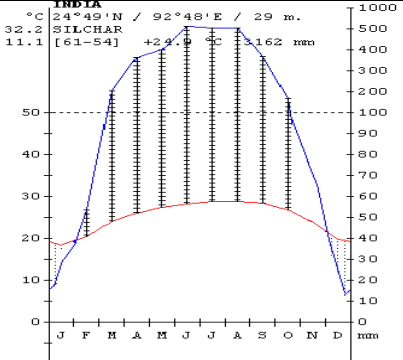

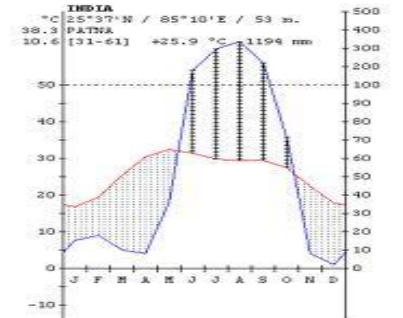

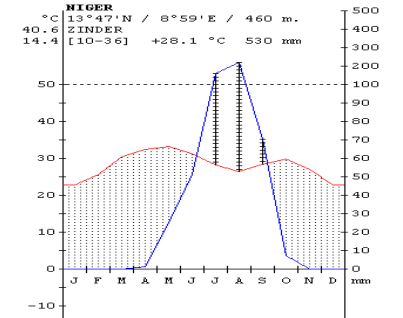

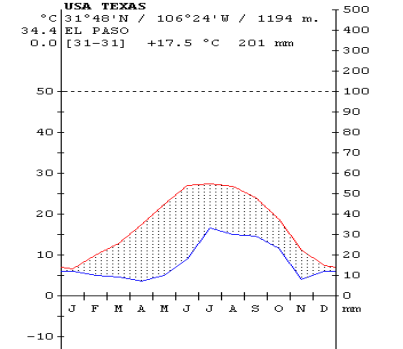
Se anexó una base de datos de 75 localidades de faunas actuales con un total de 460 especies distribuidas en las regiones biogeográficas de Neártica, Etiópica, Paleártica y Oriental (Gómez-Cano *et al.*, 2006). Estos listados faunísticos incluyen especies que se han extinguido en los dos últimos siglos. Los taxones introducidos por el hombre se han omitido. No se han utilizado las faunas de las regiones biogeográficas Australiana y la Neotropical.

La región Australiana, se excluyó por presentar una peculiar estructura de comunidades de mamíferos no placentarios, muchos de ellos carentes de análogos en el resto del mundo, por lo que podrían introducir sesgos estadísticos en el análisis. Por otro lado, Sudamérica también pasó por un proceso de aislamiento muy prolongado que permitió la evolución de faunas de mamíferos marsupiales y placentarios con un componente endémico, algunos con ciertas afinidades gondwánicas. La composición de las faunas actuales de Sudamérica posee una “mezcla” de taxones de abolengo holártico y endémico lo cual les otorga unas características de tipo norteño y subtropical, siendo muy diferentes de sus análogas tropicales del Viejo Mundo (Hernández Fernández, *et al.*, 2003). De hecho, las faunas tropicales de Sudamérica presentan características bioclimáticas diferenciales respecto a las del resto del globo (Hernández Fernández, 2001), por lo que también pueden introducir sesgo estadístico en el análisis.


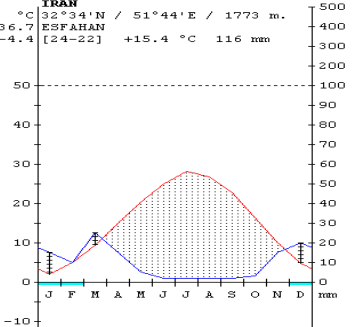

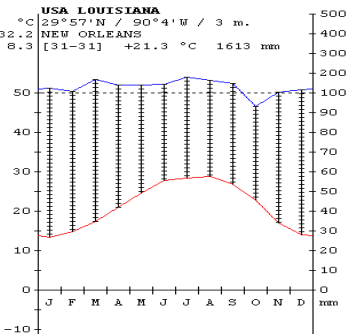

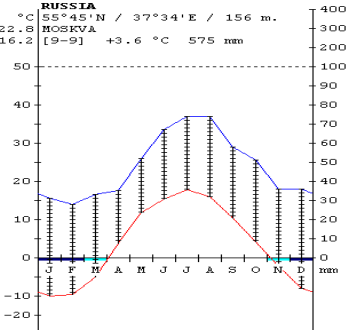

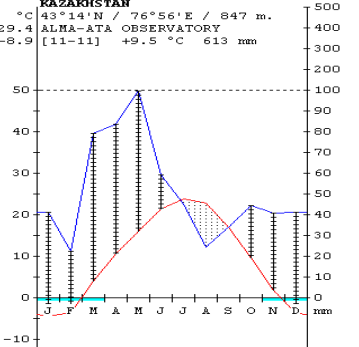
Las localidades actuales recopiladas incluyeron todos los biomas actuales de la tipología de Walter (1970; 1977): (I) Pluvial silva ecuatorial, (II) Bosque tropical decíduo, (II/III) Sabana, (III) Desierto subtropical, (IV) Bosque esclerófilo, (V) Laurisilva, (VI) Bosque caducifolio templados, (VII) Estepa a desierto frío, (VIII) Bosque boreal o taiga, y (IX) Tundra.

La tipología de Walter (1970) resulta sumamente útil por su sencillez y es coincidente con los biomas tradicionales. Walter (1970) apoya su clasificación en

diagramas climáticos o climodiagramas, que representan la distribución de los valores de temperatura y precipitación a lo largo del año (fig. 28).

	<p>Bosque Pluvisilva (I) Silchar</p>	
	<p>Bosque Tropical Caducifolio (II) Patna</p>	
	<p>Sabana (II/III) Zinder</p>	
	<p>Desierto subtropical (III) El Paso</p>	

Capítulo II: Paleoecología de la estructura de comunidades de mamíferos del Neógeno tardío de Norteamérica meridional

	<p>Bosque Esclerófilo (IV) Esfahan</p>	<p><b>IRAN</b> 32°34'N / 51°44'E / 1773 m. 36.7 ESFAHAN -4.4 [24-22] +15.4 °C 116 mm</p> 
	<p>Bosque Laurisilva (V) New Orleans</p>	<p><b>USA LOUISIANA</b> 29°57'N / 90°4'W / 3 m. 32.2 NEW ORLEANS 8.3 [31-31] +21.3 °C 1613 mm</p> 
	<p>Bosque Templado Caducifolio (VI) Moscu</p>	<p><b>RUSSIA</b> 55°45'N / 37°34'E / 156 m. 22.8 MOSKVA -16.2 [9-9] +3.6 °C 575 mm</p> 
	<p>Estepa (VII) Alma-Ata</p>	<p><b>KAZAKHISTAN</b> 43°14'N / 76°56'E / 847 m. 29.4 ALMA-ATA OBSERVATORY -8.9 [11-11] +9.5 °C 613 mm</p> 

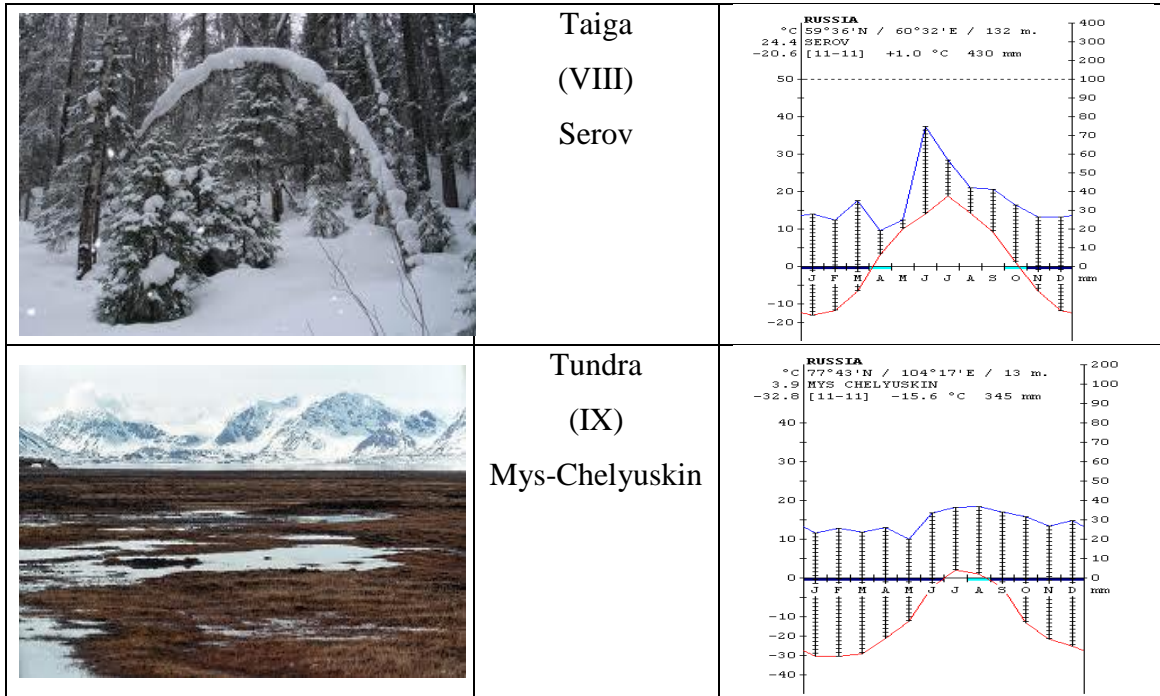


Figura 28. Breve representación de la tipología de los biomas de Walter (1970), y sus respectivos diagramas climáticos. La sabana (tipo II/III) es considerada como un zonoecotono entre los bosques tropicales y desiertos.

## Análisis Paleoecológico

### *Método de diversidad ecológica*

Para el análisis de la estructura de comunidades se empleó el método de diversidad ecológica ideado por Flemming (1973) e introducido en paleoecología Andrews (*et al.*, 1979). Este método demuestra que la diversidad ecológica de las comunidades de mamíferos cambia significativamente en relación a las variables climáticas y con el tipo de hábitat.

Esta método se justifica mediante la “convergencia en la estructura de las comunidades”, un principio según el cual, las comunidades que han evolucionado en ambientes similares tienen estructuras semejantes (Crowder, 1980). Entendiendo por estructura de la comunidad al conjunto de nichos ecológicos ocupados por todas las especies que componen dicha comunidad (Andrews, 1996). El modelo original de Andrews *et al.*, (1979) se emplea con éxito en las comunidades tropicales, donde ha dado buenos resultados, permitiendo distinguir entre comunidades de sabana, de bosque tropical, pluvilsilva, desiertos, etc.; No obstante al inferir comunidades Holárticas, los patrones

observados en la estructura de comunidades actuales de Eurasia y Norteamérica no son los mismos, por lo que ha de aplicarse con precaución (Nieto & Rodríguez, 2003).

Hemos definido el nicho ecológico de cada especie en 4 categorías o adaptaciones ecológicas distintas: adaptaciones tróficas, masa corporal, locomoción y categorías taxonómicas.

### Categorías taxonómicas

Incluye 16 variables que corresponden, más o menos, a zonas adaptativas que definen un nicho ecológico concreto (Bonis *et al.*, 1992, Hernández Fernández *et al.*, 2003). De esta manera, la proporción de especies en las diferentes categorías en cada fauna podría indicar las condiciones ecológicas generales en las cuales habitaron. Estas variables fueron obtenidas de los diferentes listados taxonómicos de las faunas fósiles y actuales (tabla 11).

**Tabla 11.** Breve descripción de cada una del por ciento de categorías taxonómicas.

<b>Variables taxonómicas</b>	<b>Características</b>
% Camelidae	Todos los miembros de la familia Camelidae
% Bovidae	Todos los miembros de la familia Bovidae
% Equidae	Todos los miembros de la familia Equidae
% Cervidae	Todos los miembros de la familia Cervidae
% Antilocapridae	Incluye las subfamilias Merycodontinae y Antilocapridae
% Tayassuidae	Todos los miembros de las familias Tayassuidae y Suidae
% Paleomericydae	Incluye los miembros de la familia Dromomerycidae
% Moschidae	Incluye a todos los miembros de la familia Mochidae
% Tragulidae	Todos los miembros de la familia Tragulidae
% Hippopotamidae	Incluye a todos los miembros de la familia Hippopotamidae
% Giraffidae	Todos los miembros de la familia Giraffidae y <i>Aepycamelus</i>
% Tapiridae,	Todos los miembros de la familia Tapiridae
% Rhinocerothidae	Todos los miembros de las subfamilias Rhinocerotinae y Aceratherinnae
% Hyracoidae	Incluye a los miembros de la familia Procabiidae
% Proboscidae	Todos los miembros de las familias Elephantidae, Mammuthidae, Gomphotheriidae, Amebelodontidae
% Cingulata	Incluye las familias Dasypodidae, Glyptodontidae, Pamphathiidae
% Perezosos terrestres	Incluye las familias Megatheriidae, Mylodontidae y Megalonychidae.
% myrmecophagidae	Myrmecophagidae (Vermilingua y Pholidota)
% Primates	Todos los miembros del Orden primate, con excepción de <i>Homo sapiens</i>



### Categorías tróficas o de hábitos alimenticios

La clase de alimentación incluye 6 variables (cuadro 12) que fueron escogidas sobre la base de la adaptación dietética primaria según lo indicado por la morfología dental (% frugívoros, % insectívoros, % pasteadora, % ramoneo, % carnívoros y % omnívoros).

Los datos de las faunas fósiles fueron obtenidos de los listados taxonómicos del capítulo anterior y de diferentes fuentes bibliográficas (Janis *et al.*, 2005; MacFadden, 1998; MacFadden *et al.*, 1999; Heffelfinger *et al.*, 2004; Semperebon *et al.*, 2004; 2009; Bargo *et al.*, 2006).

**Tabla 12.** Categorías tróficas y sus características basados en la metodología de Andrews *et al.* (1979).

Variables tróficas	Características
% Frugívoros	Su dieta incluye principalmente frutos, flores, hongos y otras plantas no fibrosas. Esta categoría incluye a aquellas especies en las que la hierba representa <25% y fruta > 50%
% Insectívoros	Se alimenta principalmente de insectos y otros invertebrados
% Pasteadores	Se alimentan principalmente de pastos. Esta categoría incluye a los ungulados especies en las que se consume más del 75% pasto durante todo el año
% Ramoneadores	Se alimentan principalmente de hojas y arbustos. Estas especies consumen <hierba 25% y <50% de follaje>
% Carnívoros	incluyen los depredadores que consumen más de 70% de carne de vertebrados, con especies de presas de tamaño similar o más grande que ellos mismos
% Omnívoros	Su dieta es muy amplia, incluye alimentos de materia vegetal no fibrosas, hongos y tejidos de animales

### Categorías de masa corporal

Se utilizó la masa corporal como una medida del tamaño corporal, debido a que su uso facilite la comparación entre taxones muy diferentes. Se presume que la presión selectiva que determina el tamaño del cuerpo opera diferente en un depredador que una presa, por lo que hemos separado en dos categorías diferentes (tabla 13). Los carnívoros fueron agrupados en cinco categorías: < 1 kg, 1 – 5 kg, 5 – 10 kg, 10 – 45 kg, y > 45 kg. Existe

una fuerte relación entre el tamaño de un depredador y el tamaño máximo de una presa, en la última categoría de carnívoros, son capaces de aprovecharse de herbívoros de tamaño medio a grandes, mientras que los megaherbívoros son casi inmunes a la depredación. Las cuatro primeras categorías son definidas principalmente para visualizar el efecto de las probabilidades diferenciales de preservación de las especies medianas, pequeñas y muy pequeñas (Rodríguez *et al.*, 2004). La recopilación de la masa corporal se obtuvo principalmente de bibliografía especializada como Christiansen (1999); Kurtén & Anderson (1980); Brown & Nicoletto (1991); Janis *et al.*, (2004); y Koch & Barnosky (2006).

**Tabla 13.** Categorías de masa corporal basadas en Andrews *et al.* (1979) y Hernández Fernández *et al.*, (2006) modificadas.

Variables para herbívoros		Carnívoros	
% 1.1– 10kg	Pequeño herbívoro	<1 kg	Muy pequeños carnívoros
% 10.1– 45kg	Pequeño-mediano herbívoro	1.1–5 kg	Pequeños carnívoros
% 45.1– 90kg	Mediano herbívoro	5.1– 10 kg	Medianos carnívoros
% 90.1– 180kg	Mediano-gran herbívoro	10– 45 kg	Grandes carnívoros
% 180.1– 360	Herbívoros de gran tamaño	> 45	Megacarnívoros
% >360kg	Megaherbívoros		

### Categorías de locomoción

Incluye 6 variables de adaptación del aparato locomotor: % arbóreas, % trepadoras, % acuáticas, % excavadoras, % grandes mamíferos >10kg (sin ninguna locomoción particular) y % pequeños mamíferos <10kg (sin ninguna locomoción particular) (tabla 14).

Los hábitos locomotores se obtuvieron de los listados taxonómicos del capítulo anterior y de diferentes fuentes bibliográficas (Kürten & Anderson, 1980; The paleobiology data base (Alroy, 2000); Animal Diversity Web; Myers *et al.*, 2013).

**Tabla 14.** Categorías de locomoción y sus características ecológicas.

% Arbóreas	Viven la mayoría del tiempo en los arboles donde muy pocas veces descienden al suelo. Han desarrollado adaptaciones morfológicas para desplazarse en los troncos y ramas de los árboles, como extremidades muy largas, colas prensiles, garras, bajo centro de gravedad.
% Trepador (Scansoreal)	Tipo de locomoción que le permite desplazarse por superficies irregulares como árboles o rocas, para alimentarse o refugiarse. Desarrollaron garras, extremidades prensiles, plantillas de fricción en las extremidades.

% Acuático	Tipo de locomoción semiacuática, que por lo general tiene cuerpos largo, y extremidades con adaptaciones para nadar como los pies palmeados, cola larga.
% Excavadores	Se refiere a los hábitos locomotores fosoriales. Presenta adaptaciones corporales como un alargamiento del olécranon que mejora la ventaja mecánica del tríceps, favoreciendo la potencia para excavar del antebrazo, además de grandes garras.
% Cursoriales superiores a 10 Kg.	Taxones de pequeña a mediana dimensión que recorren grandes distancias con rapidez, aunque sus extremidades no tienen una adaptación particular: aumento de la zancada, de la longitud de las extremidades, pérdida de la clavícula, aumento de la flexión de la columna, pueden ser ungulados, digitígrado.
% Cursoriales inferiores a 10 Kg.	Son aquellos taxones de gran tamaño que recorre distancias con rapidez, aunque sus extremidades no tienen una adaptación particular: algunos tienen un aumento de la zancada, de la longitud de las extremidades, pérdida de la clavícula, aumento de la flexión de la columna, ungulados, digitígrado

### **Métodos multivariantes**

El análisis multivariantes de la fauna de grandes mamíferos permite inferir características macroclimáticas a gran escala espacial. Los métodos multivariantes utilizados en nuestro caso fueron los análisis de componentes principales (ACP), análisis discriminantes. En ambos métodos

### ***Análisis de Componentes Principales (ACP)***

El análisis de componentes principales, es una técnica estadística de síntesis de la información, o reducción de la dimensión (número de variables). Es decir, que partiendo de una matriz de  $n$  casos y  $m$  variables, obtenemos un subespacio donde  $k$  dimensiones de los  $n$  casos pueden representarse de manera gráfica en pocos ejes. Es particularmente útil para resumir grandes bases de datos porque los componentes principales extraídos no se hallan correlacionados entre sí y por tanto están libres de redundancia (Shi, 1993). Se utilizó el programa estadístico SPSS (*Statistical Package for the Social Sciences*) v.20.0 (IBM Corp Released. 2011).

Se ha agrupado en un único análisis de componentes principales el conjunto de variables de todas las categorías ecológicas. Esto permitirá concentrar las localidades actuales y fosilíferas en pocas dimensiones, sin que se pierda o divida la información ambiental que nos pueda dar cada categoría ecológica. Además, se utilizó el criterio del programa parallel analysis para reconocer a los componentes que no representan valor estadístico y omitirlos del análisis (Buja & Eyuboglu, 1992; Horn, 1965).



El análisis de ACP se realizó cada una de las edades de los mamíferos (Henfiliano, Blancano e Irvingtoniano), con la finalidad de evitar un aglomeración de localidades y por lo tanto la pérdida de información.

### ***Análisis de correlación bivariante***

Puesto que la distribución de las especies, está en gran parte limitada por factores climáticos, se realizó un análisis de correlación bivariante entre componente extraído del análisis anterior y 13 variables climáticas (índices bioclimáticos) de las localidades actuales (Tabla 15). Estas variables fueron seleccionadas de algunos trabajos de caracterización climática (Walter, 1970; Rivas-Martínez, 1994; Fernández-González, 1997) y de modelos de reconstrucción bioclimáticos (Hernández Fernández *et al.*, 2003; Hernández Fernández & Peláez-Campomanes, 2005).

Las correlaciones bivariadas permitieron medir el grado de dependencia existente entre los componentes extraídos y las variables climáticas.

**Tabla 15.** Variables climáticas, con sus abreviaciones, unidades y significados.

Nº	Abreviación	Variables climáticas (índices bioclimáticos)	unidades	Significado
	T	Temperatura media anual	° C	Promedio de la temperatura media mensual
	Tp	Temperatura anual positiva	0.1 C	Suma en decimas de grado de las temperaturas medias de los meses cuya media es superior a 0 ° C en
	Tmax	Temperatura media del mes más cálido	°C	Intensidad del calor estival
	Tmin	Temperatura media del mes más frío	°C	Intensidad del frío invernal
	ATM	Amplitud térmica media anual	° C	Es las temperaturas medias del mes más cálido y más fríos del año (MTA = Tmax - Tmin). Martínez Rivas
	It	Índice de termicidad	0.1°C	Índice que mide la intensidad de frío invernal ( $Se = 10 (T + 2Tmin)$ ).
	Itc	Índice de termicidad compensado	0.1°C	Es índice diseñado para equilibrar el "exceso" frío que se produce durante el invierno en los climas continentales o un invierno excesivamente suave regiones oceánicas, de modo que estos valores de índice puede significativamente en comparación, donde Si $Am < 9$ , $Itc = It - 10(9 - Am)$ Si $Am \leq Am \leq 18$ , $Itc = It$ Si $18 < Am \leq 21$ , $Itc = It + 5(Am - 18)$

				$\text{Si } 21 < \text{Am} \leq 27, \text{Itc} = \text{It} + (15 + 10(\text{Am} - 21))$ $\text{Si } 27 < \text{Am} \leq 46, \text{Itc} = \text{It} + (15 + 60 + 20(\text{Am} - 27))$ $\text{Si } 46 < \text{Am} \leq \text{Itc} = \text{It} + (15 + 60 + 380 + 30(\text{Am} - 46))$
	W	Duración del invierno	Meses	número de meses en los que $T < 0^\circ\text{C}$
	PAV	Periodo de Actividad Vegetativa	Meses	número de meses en los que $T > 7^\circ\text{C}$ , permite estimar la duración de los períodos de reposo invernal obligado y de óptimo crecimiento de las plantas
	PLAV	Periodo libre de actividad vegetativa	Meses	Periodo desde que se detiene el crecimiento de la vegetación durante la estación seca. Este índice da la duración del período en el que tanto la temperatura y la humedad permitir el crecimiento normal de la vegetación ( $\text{PLAV} = \text{PAV} - \text{D}$ ).
	Io	Índice ombrotérmico Ambiental	Meses	Indica la relación existente entre las temperaturas y la humedad ambiental (con $T < 0$ no existe humedad). Es el cociente entre la suma de la precipitación media en mm de los meses cuya temperatura media es superior a $0^\circ\text{C}$ ( $\text{Pp}$ ) y la suma en grados de las temperaturas medias mensuales superiores a $0^\circ\text{C}$ ( $\text{Io} = 10 \text{Pp} / \text{Tp}$ )
	P	Precipitación total anual	Mm	Precipitación total a lo largo del año expresada en mm (=litros/m <sup>2</sup> ).
	D	Periodo de Aridez	meses	Período en el que $\text{P} < 2\text{T}$ . Este índice estima el periodo de sequia

### ***Análisis discriminante***

El análisis discriminante tiene como finalidad analizar si existen diferencias significativas entre grupos de objetos respecto a un conjunto de variables medidas sobre los mismos para, en el caso de que existan, explicar en qué sentido se dan y proporcionar procedimientos de clasificación sistemática de nuevas observaciones de origen desconocido en uno de los grupos analizados (Figueras, 2000).

A diferencia del análisis de clúster, se deben conocer los grupos previamente y a qué grupo pertenecen ciertos individuos, de los que también se conoce sus valores en las variables discriminantes. En nuestro caso se aplicó este método para inferir el bioma al que pertenecieron las faunas estudiadas, siguiendo la tipología de Walter (1970). Con esto, permitirá agrupar a las localidades fósiles según el tipo de bioma relacionado (tabla 16).

Capítulo II: Paleoecología de la estructura de comunidades de mamíferos del Neógeno tardío de Norteamérica meridional

**Tabla 16.** Localidades actuales con sus respectivos datos bioclimáticos: temperatura media anual (T), temperatura anual positiva (Tp), temperatura media del mes más cálido (Tmax), temperatura media del mes más frío (Tmin), amplitud térmica media anual (Atm), índice de termicidad (It), índice de termicidad compensado (Itc), duración del invierno (W), periodo de actividad vegetativa (Pav), periodo libre de actividad vegetativa (Plav), índice ombrotérmico ambiental (Io), precipitación total anual (P), periodo de aridez (D).

Localidad	Bioma	T	TP	Tmax	Tmin	Mta	It	Itc	W	VAP	FV AP	Lo	P	D
Malye-Karmaerly	IX	-5,7	168	6,4	-15,4	21,8	-365	-342	8	0,0	0,0	7,8	317	0,0
Mys Chelyuskin	IX	-15,6	14	0,8	-31,1	31,9	-778	-605	10	0,0	0,0	39,3	232	0,0
Mys Schmidta	IX	-12,1	77	3,6	-27,3	30,9	-667	-514	8	0,0	0,0	13,0	296	0,0
Nizhne-Kolmsk	IX	-14,4	272	10,6	-40,6	51,1	-955	-347	4	3,0	3,0	4,0	175	0,0
Bulum	IX	-15,2	267	10,8	-40,8	51,7	-968	-343	8	2,0	2,0	5,3	224	0,0
Port Harrison	IX	-6,90	269,00	8,90	-25,30	34,20	-575	-356	8,00	2,00	2,00	7,30	395,00	.00
Baker Lake	IX	-11,90	266,00	10,30	-33,80	44,10	-795	-378	8,00	2,00	2,00	4,60	183,00	.00
Cape Hope	IX	-6,90	164,00	6,00	-21,90	27,90	-507	-414	8,00	.00	.00	10,90	346,00	.00
Erbogachen	VIII	-6,7	544	17,0	-31,2	48,2	-691	-170	7	3,5	3,5	3,8	323	0,0
Kajaani	VIII	1,9	606	16,1	-10,6	26,7	-193	-121	5	4,2	4,2	6,6	564	0,0
Serov	VIII	0,0	637	16,7	-16,9	33,6	-338	-131	5	4,5	4,5	4,8	446	0,0
Petropavlosk	VIII	1,4	486	13,1	-8,6	21,7	-159	-137	6	4,0	4,0	9,5	912	0,0
Nicolaevsk-Namure	VIII	-3,3	558	15,3	-25,3	40,6	-539	-192	6	4,0	4,0	5,7	447	0,0
Fairbank	VIII	-3,40	573,00	15,40	-23,90	39,30	-512	-191	7,00	4,00	4,00	3,20	287,00	.00
Fort Smith	VIII	-3,20	590,00	16,20	-25,40	41,60	-540	-173	6,00	4,20	4,20	3,70	337,00	.00
Caspio	VII	11,1	1372	25,8	-3,6	29,4	39	162	3	7,0	-0,7	0,8	130	7,7
Gobi	VII	6,4	1095	22,7	-11,8	34,5	-172	53	5	6,5	5,3	1,9	304	1,2
Urumchi	VII	5,3	1163	23,9	-15,8	39,7	-263	66	5	6,0	1,3	0,5	276	4,7
Alma Ata	VII	6,8	1064	21,4	-9,4	30,8	-121	31	5	7,0	4,7	3,8	597	2,3
Dakota	VII	8,20	1119,00	23,20	-5,60	28,80	-30	81	4,00	6,30	3,30	2,80	373,00	3,00
Patagon	VII	8,50	1020	14,30	1,80	12,50	121	121	.00	7,50	.40	2,00	200,00	7,10
Maquinchao	VII	9,30	1120,00	17,00	2,00	15,00	133,00	133,00	.00	7,00	-.30	1,90	208,00	7,30
Medicin Lake	VII	4,60	968,00	20,60	-15,00	35,60	-254	-8	5,00	6,00	5,20	2,90	328,00	.80
Santa Fé	VII	10,10	1219,00	21,60	-1,10	22,60	80,00	111,00	2,00	7,00	6,00	2,60	350,00	1,00
Tsingtao	VI	12,3	1476	25,1	0,1	25,0	125	180	0	7,9	7,9	4,4	647	0,0
Vlissingen	VI	9,9	1188	17,4	2,9	14,5	157	157	0	7,7	7,7	5,8	689	0,0
Moscú	VI	4,5	884	17,9	-12,8	30,6	210	-63	5	5,0	5,0	4,6	624	0,0
Belgrado	VI	12,1	1449	22,6	-0,2	22,8	118	150	1	8,0	8,0	4,5	701	0,0
Cleveland	VI	9,40	1183,00	21,70	-2,40	24,10	46,00	92,00	3,00	6,70	6,70	6,00	897,00	.00
Prince Rupert	VI	7,60	912,00	13,90	1,80	12,10	112,00	112,00	.00	6,70	6,70	26,30	2399,00	.00
Blagoveschens	VI	1,1	892	21,7	-23,3	45,0	-455	-20	4	5,0	5,0	5,2	483	0,0

Capítulo II: Paleocología de la estructura de comunidades de mamíferos del Neógeno tardío de Norteamérica meridional

<b>Foochow</b>	V	19,8	237 6	28,5	10,7	17,8	412	412	0	12,0	12,0	5,9	1390	0,0
<b>Kagoshima</b>	V	16,8	201 6	27,1	6,6	20,5	300	313	0	11,8	11,8	11,6	2337	0,0
<b>East London</b>	V	18,5	222 5	22,0	15,5	6,5	495	470	0	12,0	12,0	3,9	860	0,0
<b>Shaoguan</b>	V	4,5	884	17,9	10,0	17,9	45	45	5	5,0	5,0	4,6	624	0,0
<b>Pingnan</b>	V	22,0	264 0	29,0	12,0	17,0	460	460	0	12,0	12,0	6,7	1760	0,0
<b>Aleppo</b>	IV	17,3	207 6	28,4	6,1	22,3	295	323	0	11,7	4,9	1,6	341	6,8
<b>Esafhan</b>	IV	16,1	193 2	29,4	3,6	25,8	233	296	0	7,8	0,4	1,6	301	7,4
<b>San Lucar De Barrameda</b>	IV	16,9	202 8	24,5	10,3	14,2	375	375	0	12,0	6,8	2,4	479	5,3
<b>Túnez</b>	IV	18,5	221 7	26,7	11,0	15,8	404	404	0	12,0	7,1	3,9	860	4,9
<b>El Cabo</b>	IV	16,6	199 0	21,0	12,0	9,0	406	406	0	12,0	6,2	2,5	506	5,8
<b>Potenza</b>	IV	12,4	148 6	21,6	3,8	17,8	200	200	0	8,0	6,0	5,4	799	2,0
<b>Fresno</b>	IV	16,90	202 8,00	27,00	7,50	19,50	319 .00	327 .00	.00	12,00	4,90	1,40	285,00	7,10
<b>Assuan</b>	III	26,5	318 0	34,1	16,1	18,0	587	587	0	12,0	0,0	0,0	2	12,0
<b>Lüderitz Bay</b>	III	15,9	190 8	18,0	13,5	4,5	429	384	0	12,0	0,0	0,1	18	12,0
<b>Mascate</b>	III	28,5	342 0	34,5	22,0	12,5	725	725	0	12,0	0,0	0,3	106	12,0
<b>Galcaio</b>	III	27,1	325 6	28,8	25,1	3,7	772	719	0	12,0	0,0	0,3	101	12,0
<b>Smara</b>	III	21,7	260 4	27,7	14,8	12,9	513	513	0	12,0	0,0	0,1	36	12,0
<b>Jacobabad</b>	III	27,2	326 1	37,5	14,7	22,8	566	599	0	12,0	0,0	0,3	94	12,0
<b>El Paso</b>	III	18,00	215 9,00	28,20	7,10	21,10	322 .00	337 .00	.00	12,00	.00	.90	202,00	12,0 0
<b>Jaipur</b>	II/III	25,0	300 0	33,2	15,1	18,1	552	553	0	12,0	3,4	2,2	648	8,6
<b>Voi</b>	II/III	24,9	298 8	27,0	22,5	4,5	699	654	0	12,0	4,6	1,8	538	7,4
<b>Zinder</b>	II/III	28,3	339 6	33,0	22,5	10,5	733	733	0	12,0	3,1	1,6	531	8,9
<b>Gaberone</b>	II/III	20,2	242 5	25,6	12,6	13,0	454	454	0	12,0	6,4	2,0	497	5,7
<b>Rio Verde</b>	II/III	21,50	257 6,00	25,30	16,30	9,00	541 .00	541 .00	.00	12,00	4,60	1,70	448,00	7,40
<b>Moundou</b>	II	27,0	324 0	30,5	24,5	6,0	760	730	0	12,0	6,2	3,8	1232	5,8
<b>Mtwara</b>	II	25,9	310 8	27,0	24,0	3,0	739	679	0	12,0	6,6	3,7	1159	5,5
<b>Patna</b>	II	26,2	314 4	32,4	17,3	15,1	608	608	0	12,0	4,8	3,5	1110	7,2
<b>Ziguinchor</b>	II	26,8	321 6	28,5	24,0	4,5	748	703	0	12,0	5,3	5,1	1626	6,7
<b>Phnom Phen</b>	II	27,4	329 2	29,4	25,8	3,6	790	736	0	12,0	8,4	4,3	1407	3,6
<b>Trivandrum</b>	II	27,1	325 6	28,8	26,2	2,6	794	730	0	12,0	9,0	5,6	1839	3,0
<b>Kribi</b>	I	25,8	309 6	27,0	24,5	2,5	748	683	0	12,0	12,0	9,8	3028	0,0
<b>Medan</b>	I	27,1	325 2	28,1	26,3	1,8	797	725	0	12,0	12,0	6,7	2174	0,0
<b>Yangambi</b>	I	24,7	296 4	25,5	24,0	1,5	727	652	0	12,0	12,0	6,2	1828	0,0
<b>Greenville</b>	I	26,3	315 7	27,3	25,3	2,0	769 .1	698 .6	0,0	12,0	12,0	14,6	4615,0	0,0
<b>Silchar</b>	I	24,9	299 2	28,6	18,6	10,0	622	622	0	12,0	9,3	10,6	3162	2,7

## RESULTADOS Y DISCUSIONES

---

Las estadísticas de diversidad ecológica fueron calculadas por separado utilizando cada una de las edades de los mamíferos (Henfiliano, Blancano e Irvingtoniano), con la finalidad de evitar un aglomeración de localidades y por lo tanto la pérdida de información.

### Henfiliano



Representación del paleoambiente de Mount Eden, California (Henfiliano tardío). 1) *Dinohippus leidyanus*; 2) *Rynchotherium falconeri*; 3) *Agriotherium*; 4) *Teleoceras hicksi*

### HENFILIANO

#### *Análisis de componentes principales.*

De un total de ocho componentes con valores superiores 1% de la varianza total, solamente los primeros cuatro tuvieron importancia estadística de acuerdo al criterio de parallel analysis representaría el 69.275 % de la varianza acumulada entre los grupos de faunas

(tabla 17). El primer componente está influido por la variable de % Bovoidea y % Omnívoro en el lado positivo y por % Equidae y locomoción cursorial > 10 kg en el lado negativo. El segundo componente está influido por las variables de % Frugívora y % Arbórea en el lado positivo y % Cervidae en el lado negativo. El tercer componente está influido por las variables % Frugívora y % Primates en el extremo positivo y % locomoción cursorial < 10 kg. en su extremo negativo. El cuarto componente está influido por las variables % Tragulidae y % Tapiridae en el lado positivo y % carnívoros de 5 – 10 Kg. en el lado negativo.

**Tabla 17.** Tabla de los resultados de los componentes principales realizado en las faunas de micromamíferos del Neógeno tardío de Norteamérica. Se muestran los cuatro primeros componentes (autovalor > 1), indicándose el total, el porcentaje de la varianza explicado así como el porcentaje acumulado. Se indican las correlaciones de cada variable con cada uno de los 4 componentes

	<b>Componente 1</b>	<b>Componente 2</b>	<b>Componente 3</b>	<b>Componente 4</b>
<b>Autovalor Total</b>	<b>2244.758</b>	<b>1362.478</b>	<b>498.314</b>	<b>441.661</b>
<b>% de la Varianza</b>	<b>34.198</b>	<b>20.757</b>	<b>7.592</b>	<b>6.728</b>
<b>% Acumulado</b>	<b>34.198</b>	<b>54.955</b>	<b>62.546</b>	<b>69.275</b>
<b>Camelidae</b>	-.741	.002	.102	-.249
<b>Bovidae</b>	<b>.687</b>	.284	-.245	.212
<b>Cervidae</b>	.489	<b>-.639</b>	.076	.166
<b>Antilocapride</b>	-.612	-.017	.232	-.150
<b>Tayassuidae</b>	.212	-.220	.058	-.309
<b>Dromomerycidos</b>	-.452	-.008	-.039	.029
<b>Mochidae</b>	.182	-.315	.162	.251
<b>Tragulidae</b>	.131	.363	-.353	<b>.469</b>
<b>Hippopotamidae</b>	-.479	.325	.092	.068
<b>Giraffidae</b>	-.008	.370	-.024	.254
<b>Tapiridae</b>	-.037	.318	-.377	<b>.443</b>
<b>Equidae</b>	<b>-.813</b>	.099	-.136	-.081
<b>Rhinocerotidae</b>	-.468	.285	-.009	-.046
<b>Hyracoidea</b>	.212	.241	-.287	-.016
<b>Perez. Terrestre</b>	-.406	.083	-.005	.062
<b>Myrmecophagidae</b>	.356	.687	-.150	.189
<b>Proboscidea</b>	-.546	.150	.250	-.350
<b>Primates</b>	.450	.662	<b>.381</b>	-.060
<b>Arborea</b>	.437	<b>.710</b>	.365	.122
<b>Trepador</b>	.506	-.261	.359	-.069
<b>Acuatico</b>	.285	.000	.192	.124
<b>Escavador</b>	.596	-.287	.057	.126
<b>MayorA10</b>	<b>-.889</b>	-.074	-.022	.248
<b>MenorA10</b>	.360	.071	<b>-.640</b>	-.485
<b>de0.1a10kg</b>	.536	.640	.336	-.009
<b>de10.1a45kg</b>	.474	-.065	.124	-.152
<b>de45.1a90kg</b>	-.159	.071	-.423	.230
<b>de90.1a180kg</b>	-.501	-.005	-.233	-.018
<b>de180.1a360kg</b>	.304	-.427	-.112	.244
<b>&gt;360kg</b>	-.553	-.054	.370	-.079
<b>Insectivoro</b>	.240	.490	-.270	-.340

<b>Frutivoro</b>	.387	<b>.640</b>	<b>.448</b>	.035
<b>Ramoneo</b>	-.854	-.023	.015	-.097
<b>Pastoreo</b>	-.788	.302	-.187	.055
<b>Carnivoro</b>	.682	-.565	-.053	.125
<b>Omnivoro</b>	<b>.777</b>	-.081	.038	-.172
<b>menora1kg</b>	.540	-.373	.159	.210
<b>de1a5kg</b>	.520	.506	-.207	-.182
<b>de5a10kg</b>	.335	-.088	-.222	<b>-.541</b>
<b>de10a45kg</b>	-.723	.084	.286	.246
<b>&gt;45kg</b>	-.472	-.206	.020	.213

El factor o componente 1 divide las localidades en dos grupos temporales (fig. 29). Absorbe las diferencia entre la estructura de comunidades de mamíferos fósiles, que ocupan el extremo negativo y de las actuales, que ocupan el gradiente positivo. Este resultado indica que las asociaciones fósiles muestran una estructura de alguna manera diferente de las localidades modernas y esto podría ser el resultado de procesos sedimentarios y/o fosilización. Aunque no es muy claro si estos procesos influyen de manera directa o sólo generen problemas y limitaciones en la relación con la abundancia de los taxones fósiles (Hernández Fernández *et al* 2003; 2006). No hay que descartar, la influencia de los factores históricos no relacionados con el ambiente (de Bonis *et al.*, 2002; Croft, 2001; Hernández Fernández *et al.* 2003; 2006).

**Tabla 18.** Correlación bivariante entre los cuatro componentes principales y las variables bioclimáticas.

		<b>ACP 1</b>	<b>ACP2</b>	<b>ACP3</b>	<b>ACP4</b>
<b>T</b>	Correlación de Pearson	.227	.713**	.069	-.266
	Sig. (bilateral)	.109	.000	.630	.059
	N	51	51	51	51
<b>Tp</b>	Correlación de Pearson	.212	.770**	.053	-.198
	Sig. (bilateral)	.136	.000	.712	.164
	N	51	51	51	51
<b>Tmax</b>	Correlación de Pearson	.140	.507	-.013	-.319*
	Sig. (bilateral)	.328	.000	.929	.023
	N	51	51	51	51
<b>Tmin</b>	Correlación de Pearson	.274	.765**	.108	-.244
	Sig. (bilateral)	.052	.000	.449	.085
	N	51	51	51	51
<b>Atm</b>	Correlación de Pearson	-.284	-.777**	-.159	.132
	Sig. (bilateral)	.043	.000	.264	.355
	N	51	51	51	51
<b>It</b>	Correlación de Pearson	.254	.747**	.118	-.252
	Sig. (bilateral)	.072	.000	.411	.074
	N	51	51	51	51
<b>Itc</b>	Correlación de Pearson	.216	.755**	.098	-.224
	Sig. (bilateral)	.128	.000	.494	.114
	N	51	51	51	51

<b>W</b>	Correlación de Pearson	-.226	-.572**	-.086	.298*
	Sig. (bilateral)	.111	.000	.547	.033
	N	51	51	51	51
<b>Vap</b>	Correlación de Pearson	.214	.669**	.090	-.287
	Sig. (bilateral)	.131	.000	.528	.041
	N	51	51	51	51
<b>FVap</b>	Correlación de Pearson	.499**	.485	.576	-.077
	Sig. (bilateral)	.000	.000	.000**	.589
	N	51	51	51	51
<b>Lo</b>	Correlación de Pearson	.560**	.514	.567**	-.187
	Sig. (bilateral)	.000	.000	.000	.189
	N	51	51	51	51
<b>P</b>	Correlación de Pearson	.547**	.645*	.587**	-.067
	Sig. (bilateral)	.000	.000	.000	.639
	N	51	51	51	51
<b>D</b>	Correlación de Pearson	-.269	.180	-.460**	-.199
	Sig. (bilateral)	.057	.207	.001	.162
	N	51	51	51	51

De acuerdo con el análisis de correlación (tabla 18) estos cuatro componentes nos brindan información ambiental significativa con las variables bioclimáticas<sup>1</sup>. El primer componente quedo descartado. Dado que todas las localidades fosilíferas se sitúan más allá del rango ocupado por las faunas actuales, la interpretación directa del primer componente, puede inducir a errores al encontrarse fuera del rango actual. Por lo que no se debe de tomar en cuenta para la interpretación ambiental.

El factor 2 (fig. 29) se correlaciona positivamente con las variables térmicas; particularmente con la Temperatura anual positiva (Tp:  $p < 0,01$  y  $r = 0,770$ ), Temperatura media del mes más frío (Tmin:  $p < 0,01$  y  $r = 0,756$ ), y el Índice térmico compensado (Itc:  $p < 0,01$  y  $r = 0,702$ ). Mientras que se da una correlación negativa significativa se da con las variables Amplitud térmica compensada (Atm:  $p < 0,01$  y  $r = -0,788$ ) y Duración del invierno (W:  $p < 0,01$  y  $r = -.572$ ). Este hecho explica en que los mamíferos de dieta frugívora y de locomoción arbórea tienen preferencia por los climas cálidos y húmedos como los bosques pluvisilvas donde el alimento está disponible la mayor parte del año. Mientras que los Cérvidos, tienen distribución mayoritariamente templada del reino biogeográfico Holártico (Hernández-Fernández *et al.*, 2003).

<sup>1</sup> Variables bioclimáticas de temperatura media anual (T), temperatura anual positiva (TP), temperatura media del mes más cálido (Tmax), temperatura media del mes más frío (tmin), amplitud térmica media anual (Atm), índice de termicidad (It), índice de termicidad compensado (Itc), duración del invierno (W), periodo de actividad vegetativa (Pav), periodo libre de actividad vegetativa (Plav), índice ombrotérmico ambiental (Io), precipitación total anual (P), periodo de aridez (D) (Rivas-Martínez, 2004)



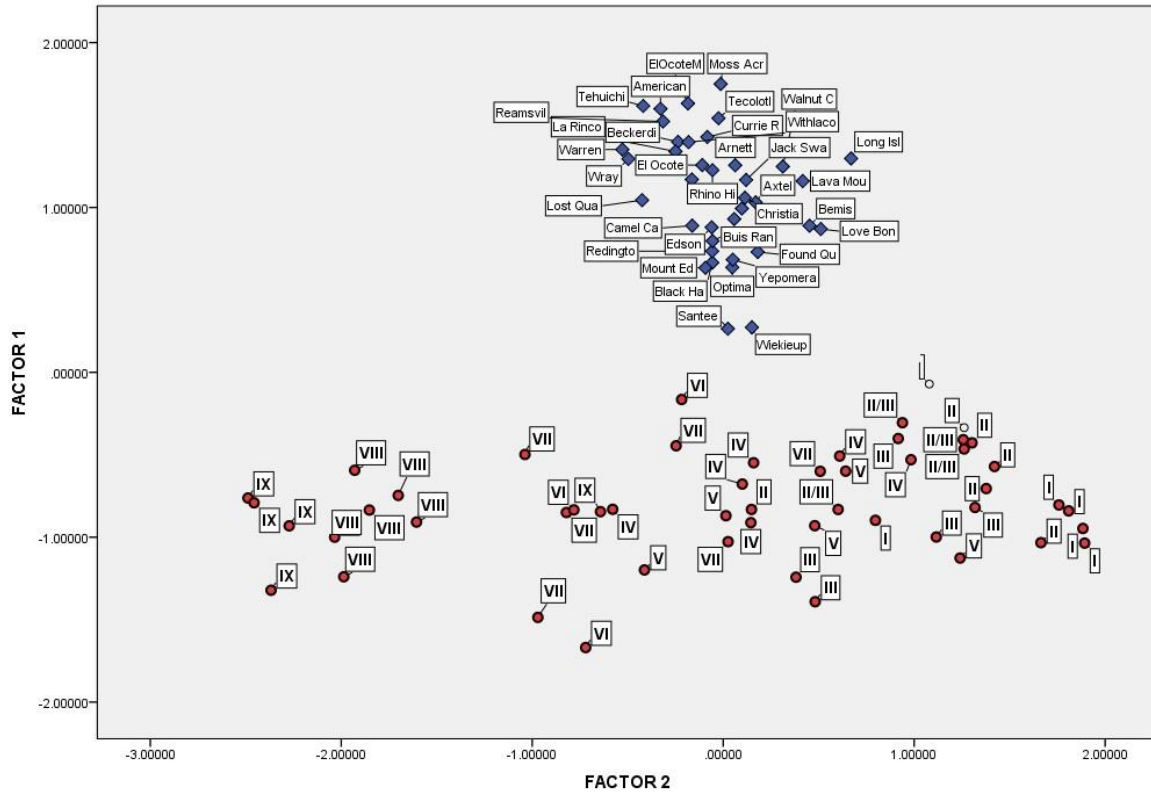


Figura 29. Distribución de las faunas actuales y fósiles en función de los componentes 1 y 2 del ACP.

El componente 3 (fig. 30) se relaciona con las variables de humedad, en su extremo positivo, se correlaciona con la Precipitación anual ( $P$   $p= 0,01$  y  $r= 0, 587$ ) y el Periodo libre de actividad vegetativa (FVap  $p= 0,01$  y  $r= 0,576$ ). Mientras que la correlación negativa está dada por la duración periodo de Sequía (D:  $p < 0,01$  y  $r= -0.460$ ). Este hecho se relaciona en que los mamíferos frugívoros son especialmente diversos en biomas húmedos como las selvas pluvisilvas, en donde la presencia de frutos se puede encontrar disponible a lo largo del año. Sin embargo a medida que se incrementa la estacionalidad la disponibilidad de frutos disminuye y con ella diversidad de frugívoros. Mientras que los pequeños mamíferos cursoriales inferiores a 10 kg comienzan a dominar en los biomas áridos y estar ausentes otros tipos de locomoción.

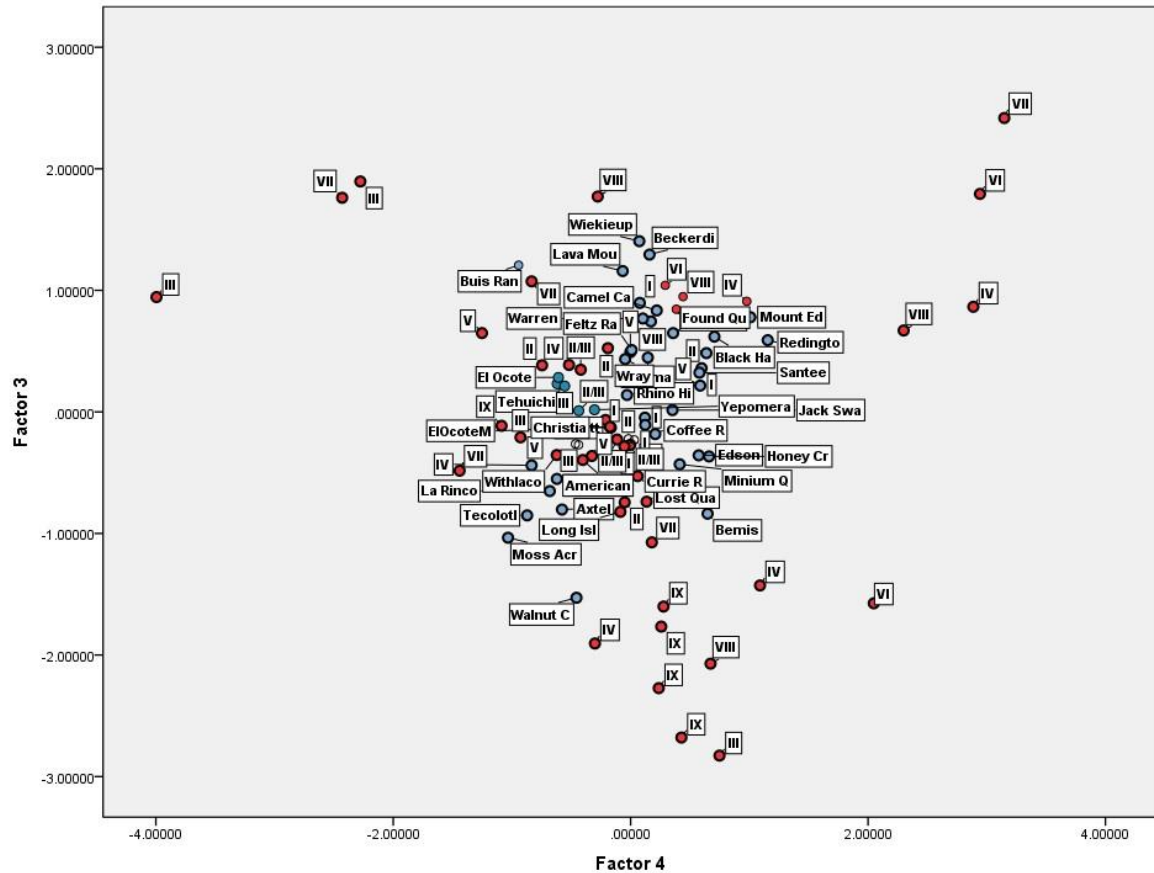


Figura 30. El componente 3, en su extremo derecho aparecen las localidades sin períodos de aridez, pero a medida que avanzamos por el gradiente hacia valores menos positivos, van apareciendo localidades cada vez más áridas. Las faunas del Henfiliano de observan en un punto intermedio del gradiente, las faunas del Henfiliano temprano se ubican junto a algunos bosques tropicales, laurisilvas y sabanas; mientras que aquellas del H. medio y tardío están cercanas a los biomas de sabana, bosque esclerófilo.

El componente 4 tiene una correlación positiva con la variable de la duración del invierno ( $W$ :  $p < 0,33$  y  $r = 0.298$ ). Mientras que la correlación negativa se da con la Temperatura máxima del mes más cálido ( $T_{max}$ :  $p < 0,23$  y  $r = 0.319$ ). Este hecho se relaciona en que los Tapires, viven mayoritariamente en selvas tropicales bajas, y bosques húmedos nublados.

### ***Parcelación térmica***

En función de la posición ocupada por las localidades actuales en el espacio determinado por el factor 2 del ACP se puede establecer una parcelación térmica de dicho espacio (fig. 31), estableciéndose la posición de las cinturas latitudinales Ecuatorial, Eutropical, Subtropicales, Eutemplad, Templada superior, y Frígida. Si a esta parcelación se une la

inferencia del bioma facilitada gracias al análisis discriminante realizado (tabla 19), podemos observar que no existen apenas discrepancias entre ambos análisis.

En el extremo positivo del gradiente encontramos el cinturón latitudinal Ecuatorial (10° N a 10° S.), formado exclusivamente por biomas pluvisilvas (temperaturas calidadas, con escasa fluctuación térmica a lo largo del año). Le sigue el cinturón Eutropical (10 ° a 23 ° N y S), que agrupa bosques tropicales deciduo y sabanas (temperaturas calidadas pero con alta estacionalidad térmica anual). Hacia el centro del gradiente están las localidades del cinturón Subtropical (23° a 30° N & S), formado biomas de desiertos subtropicales, bosques laurisilvas y esclerófilos (veranos calidos con temperaturas medias que promedian entre los 30°C, inviernos frescos que no descienden a 0°C y estacionalidad térmica moderadamente alta). Al inicio del gradiente negativo se ubica el cinturón Eutemplado o Subtemplada baja (30° a 35° N y S) que incluye principalmente bosques templados caudos y estepas (temperatura media anual que no supera los 15°C, inviernos fríos con temperaturas inferiores a 0°C y una oscilación térmica anual muy elevada. Continuando por el gradiente negativo esta el cinturón Templado superior que agrupa básicamente al bioma de bosque boreal (inviernos muy frios con temperaturas mínimas invernales por debajo de los -10°C, una elevada estacionalidad térmica anual superior a los 20°C). El extremo negativo es ocupado por la zona Frígida, que agrupa exclusivamente al bioma de Tundra (temperatura media media por debajo de 0°C, inviernos muy fríos que descienden por debajo de los -25°C y una elevada estacionalidad térmica anual).

**Tabla 19.** Las cinturas latitudinales y sus variables ecológicas, con sus respectivos valores máximos y mínimos.

<b>Cinturas lat.</b>	<b>Latitud</b>	<b>T</b>	<b>Tp</b>	<b>Tmax</b>	<b>Tmin</b>	<b>Atm</b>	<b>It</b>	<b>Itc</b>	<b>W</b>
<b>Ecuatorial</b>	7°N a	24.7 a	2964 a	25,5 a	24.0 a	1,5 a	748 a	652 a	0
	7°S	27.10	3252	28.10	26.3	2,5	797	725	
<b>Eutropical</b>	7° a 23°	25.3 a	2425 a	25,30 a	15.10 a	4,5 a	541 a	553 a	0
	N-S	28.7	3444	33.20	26.9	15,10	794	769	
<b>Subtropical</b>	23° a	16.6 a	1999 a	21.0 a	7.5 a	12.9 a	406 a	383 a	0
	35° N-S	28.50	3261	37.5	22.00	22.8	772	725	
<b>Eutemplada</b>	35° a	1.1 a	912 a	17.90 a	-0.2 a	17.8 a	-455 a	-20 a	1 a 5
	52° N-S	19.8	2376	28.50	15.5	45	495	470	
<b>Subtemplada septentrional</b>	52° a	-6.7 a	486 a	13.10 a	-31.20	21.70 a	-691 a	-121 a	5 a 7
	66° N	1.9	637	17.0	a -8.60	48.20	-159	-192	
<b>Ártica</b>	66° a	-15.6	14 a	.80 a	-15.40	21.80 a	-778 a	-605 s	4 a 10

	90° N	a -5.7	272	10.60	a -40.6	51.10	-955	-342	
--	-------	--------	-----	-------	---------	-------	------	------	--

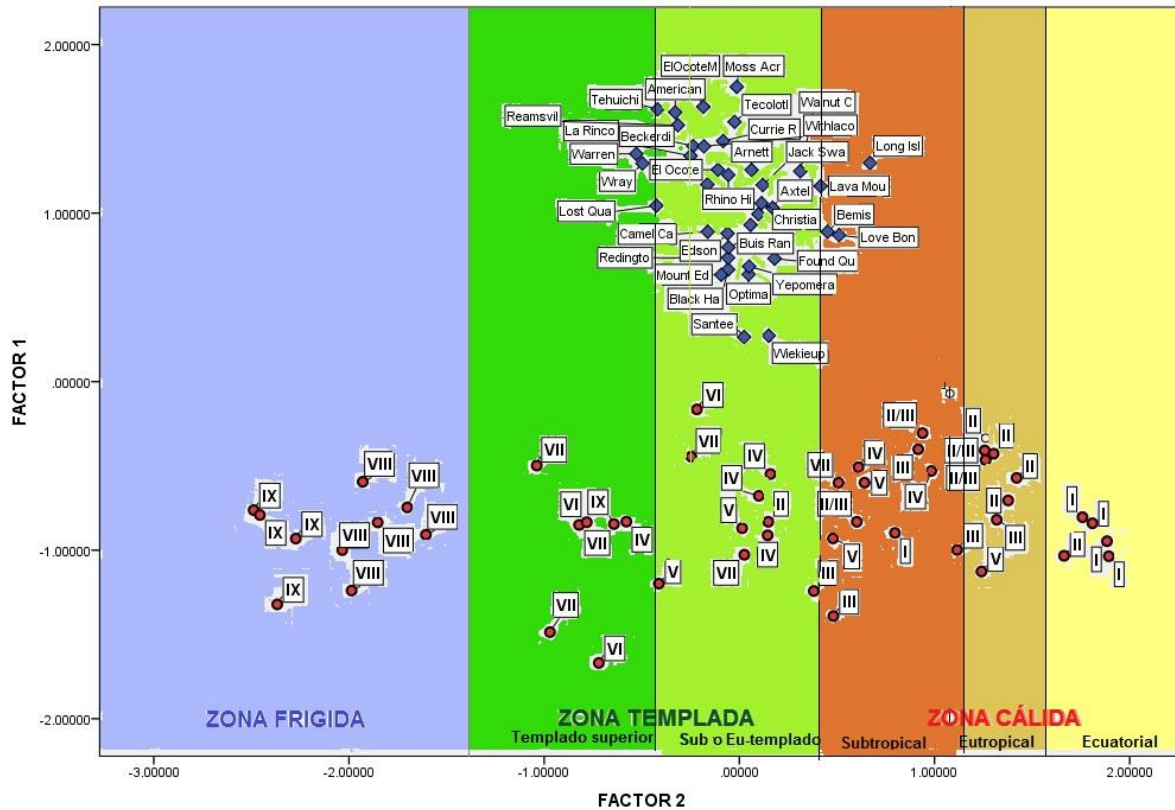


Figura 31. Parcelación térmica inferida en función de las localidades actuales en el espacio determinado por el factor 2 del ACP. En el extremo derecho se observan las localidades de la zona latitudinal Cálida o Templada, con sus respectivas cinturas. Hacia el centro del gradiente se posicionan las localidades de la zona latitudinal Templada. Mientras que en los valores más negativos son ocupados por las faunas de la zona Fría o Frígida.

### Analisis discriminantes

Para obtener una inferencia del bioma correspondiente a cada comunidad se realizó un análisis discriminante en función de las variables ecológicas estudiadas (ver tablas 11, 12, 13 y 14). Los grupos pronosticados propuestos para su discriminación fueron todos los biomas de la tipología de Walter (1970). Se discriminaron 75 localidades de faunas actuales (regiones biogeográficas de Neártica, Etiópica, Paleártica y Oriental) (tabla 16). Esto generó que un total de 97.5 % de casos fueran agrupados correctamente. Tan sólo hay tres casos mal clasificados: Aleppo, El Cabo y Matwara. Las dos primeras son comunidades de bosque esclerófilo, pero el análisis discriminante las clasificó como desierto subtropical (III). Ambas comunidades de bosque esclerófilo se caracterizan por una

presipitación anual muy baja casi semejante a las de los desiertos subtropicales, y con inviernos suaves, con temperaturas mínimas que no bajan menos de 6°C. Por último, el caso de Matwara representa una comunidad de bosque tropical caducifolio, clasificada por el análisis como sabana. La dificultad existente en la separación de las faunas de macromamíferos de sabana y de bosque tropical en función de su composición taxonómica podría deberse a que las comunidades de sabana representan, mayoritariamente, no una asociación de especies diferente, sino una comunidad empobrecida respecto a las vecinas de bosque tropical (Hernández-Fernández *et al.*, 2003). Por lo tanto, los resultados obtenidos son satisfactorios, para reconocer el primero y segundo bioma con mayor probabilidad de haber existido en las faunas del Henfiliano (tabla 20).

**Tabla 20.** En esta tabla se muestra un resumen de los análisis discriminantes, de las faunas del Henfiliano. Condiciones climáticas inferidas, para cada uno de los yacimientos estudiados, en función del análisis discriminante realizado. Las leyendas se refieren al conglomerado en la fig. 4; el Bioma: I, pluvisilva; II, bosque tropical decíduo; II/III, sabana; III, desierto subtropical, IV, bosque esclerófilo; V, laurisilva, VI, bosque templado caduco; VII, estepa; VIII, taiga, IX, tundra. Bioma 1, bioma inferido con mayor probabilidad; P1, probabilidad del bioma inferido con mayor posibilidad; Bioma 2, bioma inferido con segunda mayor probabilidad.

<b>Conglom</b>	<b>Localidad</b>	<b>Bioma 1</b>	<b>P1</b>	<b>Bioma 2</b>
A.1.2	Moss Acres	II/III	1.000	II
A.1.2	Withlacoochee	II/III	1.000	II
A.1.2	Love Bond Bed	II/III	.999	II
A.1.1	Jack Swayze	II/III	.987	II
A.1.1	Arnett	II/III	1.000	II
A.1.1	Long Island	II/III	.496	II
A.1.1	Minium Quarry	II/III	1.000	II
A.1.1	Beckerdite	II/III	1.000	II
A.1.1	Feltz Ranch	II/III	1.000	II
A.1.1	Reamsville	II/III	1.000	II
A.1.1	Bemis	II/III	1.000	II
A.1.1	Honey Creek	II/III	1.000	II
A.1.4.	Thousand Creek	V	.999	IV
A.1.3	Black Hawk R.	II/III	.915	VII
A.1.3	Tehuichila	II	1.000	II/III
A.2.1	Coffee Ranch	II/III	.671	II
A.2.1	Optima	II/III	1.000	II
A.2.1	Buis Ranch	VII	1.000	V
A.2.1	Edson	VI	1.000	VIII

A.2.1	Rhino Hill	VII	1.000	VI
A.2.1	Lost Quarry	VII	.849	VI
A.2.1	Found Quarry	VI	.671	VIII
A.2.1	Wiekieup	VII	1.000	VII
A.2.2	Redington	III	1.000	IV
A.2.2	Camel Canyon	II/III	1.000	III
A.3.1.1	American Cyanuid C.	II/III	.997	III
A.3.1.1	Santee	VI	1.000	VIII
A.3.2.1	Walnut Canyon	VII	1.000	V
A.3.2.1	Axtel	VII	1.000	V
A.3.2.1	Christian Ranch	VII	1.000	V
A.3.2.1	Currie Ranch	VII	.793	V
A.3.2.2	Yepómera	V	.997	IV
A.3.2.2	El Ocote (basal)	II/III	1.000	III
A.3.2.2	La Rinconada	II/III	1.000	III
A.3.2.2	Tecolotlán (Henfiliano)	II/III	1.000	III
A.3.2.2	El Ocote (medial)	II/III	1.000	III
A.3.2.3	Warren	V	.793	IV
A.3.2.3	Mount Eden	V	1.000	IV
A.3.2.3	Lava Mountains	V	1.000	IV

## Henfiliano temprano

### *Aspectos paleoambientales*

A finales del Mioceno tardío, el planeta empezó a sufrir un paulatino enfriamiento y pérdida de humedad que se agudiza a partir del Messiniense, afectando principalmente las latitudes altas del Hemisferio norte. Este cambio climático se correlacionan bien con un incremento positivo en los valores de isotopos de oxígeno  $\delta^{18}\text{O}$  en las aguas del mundo (Miller *et al.*, 1991) y un retroceso en el nivel de mar conocido como TB3.2 (Haq *et al.*, 1988).

En Norteamérica, la tendencia hacia el enfriamiento se empieza a gestar en el transcurso del Henfiliano temprano. Al principio de esta temporalidad se reconoce un clima cálido-templado a subtropical, que permitía la proliferación de biomas sabanas subtropicales incluso en latitudes altas (tabla 21). Sin embargo, esta condición fue cambiando a finales de este intervalo. Entre los 7-6,5 millones de años, se empezaron a dar condiciones más frías, estacionales y áridas. Este nuevo régimen climático aunado a la elevación paulatina de las sierras de la Costa Oeste (Sierra Nevada, Cascade Mountain, Montañas Rocallosas) y del altiplano central de Estados Unidos causarían la fragmentación de los hábitats en mitad de Norteamérica, incrementando el provincialismo biogeográfico (Potts & Behrensmeyer, 1992; Riddle & Hafner, 2006).

**Tabla 21.** Biomas inferidos en las localidades del Henfiliano temprano del conglomerado A1.

<b>Conglom</b>	<b>Localidad</b>	<b>Estado, País</b>	<b>Provincia biótica</b>	<b>Bioma inferido</b>
Región biogeográfica de la Llanura Costera del Golfo de México				
A.1.2	Moss Acres	Florida, E.U.A.	Austroriparia	Sabana subtropical
A.1.2	Withlacoochee	Florida, E.U.A.	Austroriparia	Sabana subtropical
A.1.2	Love Bond Bed	Florida, E.U.A.	Austroriparia	Sabana subtropical
Región Biogeográfica Proto-Neártica				
A.1.1	Jack Swayze	Kansas, E.U.A.	Grandes Llanuras	Sabana subtropical
A.1.1	Arnett	Oklahoma, E.U.A.	Grandes Llanuras	Sabana subtropical
A.1.1	Long Island	Kansas, E.U.A.	Grandes Llanuras	Sabana subtropical
A.1.1	Minium Quarry	Kansas, E.U.A.	Grandes Llanuras	Sabana subtropical
A.1.1	Beckerdite	Kansas, E.U.A.	Grandes Llanuras	Sabana subtropical
A.1.1	Feltz Ranch	Nebraska, E.U.A.	Grandes Llanuras	Sabana subtropical
A.1.1	Reamsville	Kansas, E.U.A.	Grandes Llanuras	Sabana subtropical
A.1.1	Bemis	Kansas, E.U.A.	Grandes Llanuras	Sabana subtropical
A.1.1	Honey Creek	Nebraska, E.U.A.	Grandes Llanuras	Sabana subtropical
A.1.4.	Thousand Creek	Nevada	Suroeste USA	Bosque esclerófilo
Región biogeográfica Mesoamericana				
A.1.3	Black Hawk R.	California, E.U.A.	Suroeste de USA	Sabana subtropical
A.1.3	Tehuichila	Hidalgo, México	centro de México	Bosque tropical c.

### *Región biogeográfica Proto-Neártica*

El clima del Henfiliano temprano se caracterizó por una disminución de temperaturas y humedad, que conllevó finalmente a la ruptura de los biomas forestales por aquellos más abiertos (Webb, 1977; Webb & Opdyke, 1995). La región biogeográfica de Norteamérica septentrional (Proto-Neártica) fue la más afectada por estos cambios climáticos. Al principio del Henfiliano temprano, el clima en esta región variaba de subtropical a cálido-templado.

### Grandes Llanuras norteamericanas

A inicios del Henfiliano temprano, las Grandes Llanuras norteamericanas estuvieron bajo condiciones cálido-templadas, con inviernos muy suaves en donde las temperaturas mínimas no descendían por debajo de los 10°C. Aunque su amplitud térmica anual fue muy alta, cercana a los 18°C y su precipitación no superaría los 700 mm al año. Esto permitió la proliferación de los biomas subtropicales semi-abiertos incluso en latitudes medias y altas de Norteamérica. El análisis discriminante infirió el bioma de sabana subtropical en las localidades de Nebraska (Feltz Ranch) y Kansas (Beckerdite, Reamsville, Bemis). La información paleobotánica de este tipo de bioma se pueden apreciar en la localidad de Beckerdite (Thomasson, 1979), que incluye flora fósil de gramíneas (*Berrichloa*), boragináceas (*Biorbia*, *Nassell*), arboles de almeces (*Celtis*) y la presencia algas de Chara (propio de aguas de corriente lenta). La mayoría de estas sabanas contenía pastos de gramíneas (*Berrichloa*, *Stipidium*), arbustos de boragináceas (*Prolithospermum johnstonii*, *Krynitzkia* y *Biorbia fossilia*) y árboles de *Celtis willistonii*, en muchos casos asociados a cuerpos de agua permanentes (Thomasson, 1979; Gabel *et al.*, 1998).

No obstante a finales del Henfiliano temprano, el clima en las Grandes Llanuras se tornó más frío y árido. Las temperaturas mínimas invernales descendieron algunos grados centígrados más, sin que se llegara al punto de congelación y la amplitud térmica anual aumentó moderadamente hasta los 20°C. Pero, a pesar de la caída de temperaturas y el incremento de la aridez, persistieron las sabanas subtropicales en algunas partes de las Grandes Llanuras norteamericanas: en Kansas (Minium Quarry, Long Island, Bemis, Jack Swayze); Oklahoma (Arnett) y Colorado (Wray). No obstante, la composición florística de estas cambió moderadamente. Comienzan a registrarse taxones adaptados a climas semiáridos. Por ejemplo, la localidad fosilífera de Wray, Colorado, contiene taxones típicos de sabanas compuestos de gramíneas como *Berrichloa*, árboles de *Celtis* y boragináceas como *Biorbia fossilia* y *Cryptantha* (Thomasson, 1979). Pero su presencia nos indica un ambiente más árido. Pues dado que éste último género crece en suelos arenosos, pedregosos, volcánicos con poca vegetación competidora (Casper *et al.*, 2001). Otra evidencia de este cambio climático se tiene en los datos paleobotánicos de Minium Quarry (Kansas), que incluye una gran variedad de plantas vasculares de gramíneas (Subfamilia Chloridoideae), algunos juncos de ciperáceas, arboles de *Celtis* y arbustos de boragináceas



como *Lithospermum*, género que se restringe básicamente a sitios con dunas que no han sido completamente estabilizadas (Churchill & Nehauser, 1992). En general este tipo de vegetación tropical crece a una temperatura óptima de 30 a 32°C y se asemejarían a las sabanas subtropicales áridas de Centro y Sudamérica de hoy en día (Thomason *et al.*, 1986).

### **Suroeste de Estados Unidos**

El sureste de Estados Unidos al parecer fue moderadamente más frío que en el interior del subcontinente. Incluso desde principios del Henfiliano temprano las condiciones fueron templadas y áridas. En la localidad de Thousand Creek, Nevada (8,1 millones de años) se infirieron inviernos frescos, con temperaturas mínimas invernales inferiores a 12°C y una estacionalidad térmica anual de sólo 9°C. El análisis discriminante clasificó a esta localidad como bosque esclerófilo. Desafortunadamente, este yacimiento carece de información paleobotánica, pero de acuerdo a Minnich (2007), la Gran Cuenca norteamericana durante el Henfiliano temprano, estuvo bajo dominio de taxones forestales como *Abies bracteata*, *Acer*, *Arbutus*, *Lithocarpus*, *Pinus ponderosa*, *Quercus chrysolepis* y *Q. wislizenii*. Esta asociación nos indica la presencia de bosques perennifolios con diferentes estratos de elementos Madro-Terciarios. Algunos son árboles y arbustos de hojas pequeñas y coráceas, típicas de bosques esclerófilos.

### ***Región biogeográfica de la Llanura Costera del Golfo de México (Entidad biogeográfica Austroriparia)***

La región biogeográfica de la Llanura Costera del Golfo de México, es representada en el análisis por las faunas de Florida: Love Bone Bed, Moss Creeks y Withlacoochee River Site 4A. El análisis discriminante infirió a estas localidades como bioma de sabana subtropical (Fig. 33). Desafortunadamente ninguno de los yacimientos analizados contiene información paleobotánica. Aunque los datos ecológicos que proporcionan sus vertebrados fósiles confirman la presencia de un bioma arbolado subtropical. El registro de tortugas terrestres *Geochelone* en Love Bone Bed y Withlacoochee River Site 4A nos indica la presencia de un sitio arbolado, cálido-templado, semejante a una sábana tipo “paisaje en parque”. Dado que este tipo de reptiles requieren por lo menos un poco de sombra para

evitar la absorción de la radiación solar excesiva y la muerte como consecuencia de alcanzar una temperatura letal (Brattström, 1961). Las tortugas terrestres además son indicadoras de vegetación suculenta o crasa, que forman parte de su dieta principal. Además, la presencia de vertebrados semiacuáticos como cocodrilos (*Thecachamsa antiqua* y *Alligator mississippiensis*), tortugas semiacuáticas (*Pseudemys caelata*, *Terrapene*, y *Deirochelys*) y de anfibios (*Amphiuma*, *Rana* y *Siren*) revelan un entorno cálido-templado con cuerpos de agua permanentes, no muy profundos y de movimiento lento, tales como lagos o marismas (Lambert, 1997; Liggett, 1997). Los reptiles semiacuáticos, además son indicadores de abundante vegetación vascular a la orilla de estos cuerpos de agua, necesaria para la construcción del nido (Hibbard & Dalquest, 1966). Por último, el registro de peces fósiles como *Pogonia cromis* y *Centropomus* son evidencia de que estas aguas eran algo salobres.

#### *Región biogeográfica Mesoamericana (= Tropical)*

A lo largo del Henfiliano temprano, el extremo norte de la entidad biogeográfica Mesoamericana también se vio afectado por el descenso gradual de temperaturas y humedad. En latitudes bajas de Estados Unidos y norte de México (excepto la Llanura Costera del Golfo de México), se percibió un clima cálido-templado y de alta estacionalidad térmica. Por ejemplo, en la localidad de Black Hawk Ranch (centro de California) se infirieron inviernos suaves con temperaturas mínimas cercanas a 10°C y una estacionalidad térmica anual elevada, que llegaba a fluctuar hasta 18°C. El análisis discriminante infirió en esta fauna como bioma de bosque esclerófilo.

En latitudes más bajas de la región Mesoamericana, el paleoclima fue más cálido que incluso en la actualidad. En centro de México (Tehuichila, Hidalgo) se reconocen condiciones subtropicales, con inviernos prácticamente inexistentes, con temperaturas mínimas invernales superiores a los 17,5°C y de escasa oscilación térmica anual de tan sólo 10°C. Las precipitaciones anuales debieron ser muy elevadas, superiores a los 2000mm anuales. Lo cual permitió el desarrollo de bosque tropical caducifolio (Fig. 34). Aunque el yacimiento de Tehuichila, Hidalgo, no contiene datos paleobotánicos, otras localidades en la misma Mesa Central de México presentan una información floral importante. El “bloque de Tlaxcala” contiene registros de flora fosilizada de *Cedrela*, *Hypodaphnis*, *Terminalia*, *Podocarpus* y *Taxus* del Mioceno tardío (Castañeda & Ceballos, 2006). Los tres primeros

taxones sólo se desarrollan bajo condiciones netamente tropicales, a una altitud menor a 900 metros sobre el nivel del mar (altura limitante para el desarrollo de *Terminalia*), bajo temperaturas elevadas y constantes (entre 20° y 25°), así como elevadas precipitaciones anuales de entre 2000 a 4000 mm al año (condiciones necesarias para el desarrollo de *Cedrela*, *Terminalia*, *Hypodaphnis*, *Podocarpus* y *Taxus*). Por lo tanto esta asociación arbórea coincide con la presencia de bosque tropical caducifolio como lo indica el análisis discriminante.

## Henfiliano medio

### *Aspectos paleoambientales*

Hacia finales del Mioceno, el clima en el hemisferio norte comenzó a enfriarse y a ser cada vez más árido. Varios fenómenos extrínsecos se suscitan a nivel global, como la disminución gradual del CO<sub>2</sub> atmosférico, la crisis de salinidad del Mesiniense, el descenso global del nivel del mar, la acreción continental y la orogenia (Potts & Behrensmeyer, 1992; Webb & Opdyke, 1995; Woodburne & Swisher, 1995). Norteamérica se caracterizó por una disminución de las temperaturas y la humedad que causó cambios en la composición vegetal en gran parte del subcontinente (Webb, 1977). En latitudes altas y medias se dio una importante ruptura y sustitución de sabanas subtropicales por biomas templados como estepas y bosques templados caducifolios (Webb, 1977; Axelrod, 1995; Webb & Opdyke, 1995).

**Tabla 22.** Biomas inferidos en las localidades fosilíferas del Henfiliano medio del conglomerado A.2.

Congl.	Localidades	País	Provincia biótica	Bioma
Región biogeográfica Proto-Neártica				
A.2.1	Coffee Ranch	Texas, EUA	Kansana	Sabana subtropical
A.2.1	Optima	Oklahoma, EUA	Kansana	Sabana subtropical
A.2.1	Buis Ranch	Oklahoma, EUA	Kansana	Estepa
A.2.1	Edson	Kansas, EUA	Illinoiana	Bosque Templado
A.2.1	Rhino Hill	Kansas, EUA	Illinoiana	Estepa
A.2.1	Lost Quarry	Kansas, EUA	Illinoiana	Estepa
A.2.1	Found Quarry	Kansas, EUA	Illinoiana	Bosque Templado
A.2.1	Wiekieup	Arizona, EUA	Navahoiana	Estepa
Zona de transición entre las regiones biogeográficas Proto-Neártica y Mesoamericana				
A.2.2	Redington	Arizona, EUA	Arizoniana	Desierto subtropical

A.2.2	Camel Canyon	Arizona, EUA	Arizoniana	Sabana subtropical
-------	--------------	--------------	------------	--------------------

El dominio de los biomas de estepa y bosque templado caducifolio se ve reflejado en los yacimientos del Henfiliano medio inferidos por el análisis discriminante (tabla 22), los cuales fueron agrupados dentro de la faja térmica eutemplada del factor II del ACP (análisis de componentes principales). La mayor parte de las Grandes Llanuras norteamericanas fueron inferidas como estepas y bosques templados, con excepción Texas y Oklahoma en donde aún persistían los biomas subtropicales. El registro floral de Ogallala, Nebraska de esta edad incluye árboles de *Celtis cansana*, *Populus moorei*, *Ulmus moorei*, *Salix coaligensis*; hierbas como *Typha lesquereuxi*, y Cyperacites (Chaney & Elias, 1936). Estos taxones indican la presencia de bosques rivereños con vegetación planocaudifolia (Walter, 1970).

A medida que descendemos por el gradiente latitudinal de las Grandes Llanuras, el clima se torna menos templado, con temperaturas mínimas invernales suaves (cerca de los 7° C), y una alta estacionalidad térmica anual superior a los 15°C, aunque las precipitaciones fueron moderadas (inferiores a 700mm) fueron lo suficientes para mantener vegetación arbórea de aspecto semi-abierto. El norte de Oklahoma posiblemente se dio la transición entre los biomas templados y subtropicales. En esta zona se pueden reconocer biomas templados como estepas en la localidad de Buis Ranch próximas a sabanas subtropicales como en Optima. Pero conforme se retrocede hacia latitudes más meridionales, como el norte de Texas, comenzarían a dominar los biomas subtropicales como la sabana inferida en Coffee Ranch, Texas.

El oeste de Estados Unidos el clima fue menos templado que en la actualidad, pero más frío que durante el Henfiliano temprano. Las temperaturas invernales y la precipitación anual fueron moderadas, no así la estacionalidad térmica anual que superaba los 15°C. Esto permitió el dominio de biomas templados como las estepas y bosques templados caducifolios. Sólo en latitudes bajas de Arizona, seguían persistiendo los biomas subtropicales como sabanas y desiertos. Estos biomas subtropicales presentaron una composición florística distinta a la del sur de las Grandes Llanuras, con una gran influencia de la flora Madro-Terciaria (Thorne, 2008). De acuerdo Axelrod (1980), la flora de Arizona se asemejó a la vegetación mesica que prosperó en el centro de California (Flora de

Oakdale), compuesta de árboles de *Populus*, *Salix*, *Quercus*, *Celtis*, *Robina*; arbustos de *Mahonia* y *Umbellularia*.

En ausencia de localidades mexicanas en esta temporalidad, es difícil estimar los biomas que predominaron en la región biogeográfica Mesoamericana, pero es probable que siguieran persistiendo las sabanas subtropicales, como lo sugiere Web & Opdyke (1995).

## Henfiliano tardío.

### *Aspectos paleoambientales*

El clima durante el Henfiliano tardío fue muy inestable. Este se caracterizó por un descenso en de las temperaturas invernales y un incremento en la estacionalidad térmica a en la mayor parte de Norteamérica. Incluso en latitudes bajas se percibe un clima más templado, con inviernos moderadamente fríos. Aunque las sabanas subtropicales siguieron prevaleciendo en la Faja Neovolcánica Transmexicana. Pero a partir del norte de México prosperaron bosques templados caducos que junto con las estepas, dominaron hasta latitudes septentrionales de Norteamérica (tabla 23).

**Tabla 23.** Localidades del Henfiliano tardío del conglomerado A.3. y sus respectivos biomas inferidos en el análisis paleoecológico.

<b>Conglomerado</b>	<b>Localidades</b>	<b>Estado</b>	<b>Provincia biótica</b>	<b>Bioma inferido</b>
Región biogeográfica Proto-Neártica, Dominio del suroeste Proto-Neártico				
A.3.1.1	American Cyanuid C.	Florida	Austroriparia	Sabana subtropical
A.3.1.1	Santee	Nebraska	Illinoiana	Bosque templado caduco
Región biogeográfica Mesoamericana, dominio				
A.3.2.1	Walnut Canyon	Texas	Chihuahuense	Estepa
A.3.2.1	Axtel	Texas	Chihuahuense	Estepa
A.3.2.1	Christian Ranch	Texas	Chihuahuense	Estepa
A.3.2.1	Currie Ranch	Texas	Chihuahuense	Estepa
A.3.2.2	Yepómera	Chihuahua	Chihuahuense	Bosque esclerófilo
A.3.2.2	El Ocote (basal)	Guanajuato	Altiplano mexicano	Sabana subtropical
A.3.2.2	La Rinconada	Guanajuato	Altiplano mexicano	Sabana subtropical
A.3.2.2	Tecolotlán (Henfiliano)	Jalisco	Altiplano Mexicano	Sabana subtropical
A.3.2.2	El Ocote (medial)	Guanajuato	Altiplano Mexicano	Sabana subtropical
A.3.2.3	Warren	California	Californiana	Bosque esclerófilo

A.3.2.3	Mount Eden	California	Californiana	Bosque esclerófilo
A.3.2.3	Lava Mountains	California	Mohaviana	Sabana subtropical

### *Región biogeográfica Proto-Neártica*

El clima en el oriente estadounidense fue templado-cálido. La tendencia a largo plazo de la aridez y el frío provocó que la fauna de la región biogeográfica de la Llanura Costera del Golfo de México fuera cada vez más similar a la del oriente de las Grandes Llanuras norteamericanas (provincia biótica Kansana). Las condiciones climáticas en el norte de Florida (yacimiento de American Cyanimid Company) fueron muy semejantes a las que prevalecen en la actualidad, con inviernos frescos de entre 10°C y una elevada estacionalidad térmica de alrededor de 20°C. Este tipo de clima permitió que en Florida persistieran las sabanas subtropicales.

En el interior del subcontinente las condiciones fueron más áridas y estacionales. En la provincia biótica Kansana (Santee, Nebraska), se reconoce un clima templado, con inviernos suaves, pero con una estacionalidad térmica anual elevada superior a los 20°C, en el que prosperó el bioma de bosque templado caduco. Los datos paleobotánicos de esta región (flora de Kingole, Nebraska) incluyen una gran variedad de taxones arbóreos como *Pinus*, *Picea*, *Sequoia*, *Carya libbeyi*, *Pterocarya oregoniana*, *Junglans*, *Ulmus speciosa*, *Celtis Kansana*, *Diospyrus miotexana*, *Cladrastis preludea*, *Acer menor*, *Fraxinus coulteri*, *Nyssa coepana*, *Cedrela*, *Tilia*, *Betula*, *Alnus*, *Liquidambar*, *Quercus argetum*, *Q. parvula*, *Q. preturbinella*, *Q. remingtoni*; árboles asociados a ríos como *Salix*, *Platanus vitifolia*, *Populus crassa*, *P. gallowayi*, *P. washoensis*; arbustos de *Vitis pannosa*, *Mahonia marginata* *Cocculus*, *Crataegus*, *Prunus*; y herbáceas de la Familias Cyperaceae y Gramineae (McGinitie, 1962).

### *Región biogeográfica Mesoamericana*

A partir de este intervalo temporal el provincialismo comienza a ser más evidente en latitudes meridionales del subcontinente. En la región biogeográfica Mesoamericana se reconocen cuatro provincias bióticas distintas en dos dominios biogeográficos distintos. El dominio biogeográfico del noroeste mesoamericano, incluye las provincias bióticas

Californiana y Mohaviana. El segundo dominio biogeográfico es el del Noreste mesoamericano que agrupó las provincias bióticas Chihuahuense y Altiplano mexicano.

El clima en el suroeste de Estados Unidos tendió a ser más frío y árido que durante el Henfiliano medio. Aunque estos cambios climáticos no indujeron importantes cambios en la composición vegetal respecto a temporalidades previas (Axelrod, 1980). Los bosques caducos de hoja ancha, chaparrales, bosques de encino y sabanas, fueron muy diversos en la región. Su distribución dependió tanto de su posición tanto latitudinal, como altitudinal:

En la provincia Californiana (localidades de Warren y Mount Eden) se infirió un clima más templado que en el presente, con temperaturas mínimas invernales bajas, cercanas al punto de congelación y la estacionalidad térmica anual moderada, que rondaba los 15°C y con una precipitación anual superior a los 900mm. Lo que permitió el dominio de bosques esclerófilos. Los datos paleobotánicos de Mount Eden incluyen un registro importante de árboles y arbustos de *Arbutus prexalapensis*, *Dodonea californica*, *Eysenhardtia pliocenica*, *Ficus edensis*, *Junglans beamtii*, *Persea coalingensis*, *Populus sonorensis*, *Sapindus oklahomensis* (Axelrod, 1980). Estos taxones nos indican la presencia de un bosque de baja densidad, de espacios abiertos, con mucha luz y poca sombra (Alexroad, 1965). Los aspectos eco-fisiológicos del desarrollo de *Arbutus* y *Eysenhardtia* sugieren que Mount Eden debió ser una llanuras arboladas en zonas rocosas o montaña; con una elevación entre los 600 y 800 m.s.n.m.. (Axelrod, 1937). Sin embargo, en elevaciones mayores el bosque esclerófilo tendería que ser sustituido por bosques mixtos de coníferas

A medida que descendemos por la gradiente latitud (Provincia biótica Mohaviana) el clima se torna menos templado, permitiendo la persistencia de sabanas subtropicales. La estacionalidad térmica sigue siendo elevada cercana a los 15°C, y la precipitación anual moderada. Sin embargo, la temperatura mínima invernal es alta, superior a los 12°C.

Los cambios climáticos que se perciben en el Henfiliano tardío, no afectaron tan significativamente la provincia biogeográfica Chihuahuense (sur de Texas), aunque si se registra un ligero descenso de las temperaturas. Los inviernos fueron más fríos que en los intervalos pretéritos del Henfiliano, con temperaturas muy semejantes a los que se presentan en la actualidad (cercana al punto de congelación). La estacionalidad térmica fue elevada, llegando a fluctuar hasta los 15°C y las precipitaciones fueron bajas inferiores a

500mm al año, lo que permitió la proliferación de vegetación abierta como las estepas y algunos bosques templados caducifolios.

En el noroeste de México (Yepómera, Chihuahua) las condiciones fueron muy similares. Las temperaturas mínimas invernales debieron ser frías, cercanas a los 0°C y la estacionalidad térmica anual elevada, fluctuando alrededor de los 20°C. Mientras que las precipitaciones debieron ser ligeramente más elevadas, permitiendo el desarrollo de bosque esclerófilo.

Cabe señalar que la expansión de los ambientes esteparios no se generaliza en toda la región biogeográfica Mesoamericana. Hacia latitudes más bajas, el provincialismo es más evidente que en las temporalidades anteriores. En la provincia del Altiplano mexicano (localidades de Tecolotlán, La Rinconada, El Ocote medial y basal) se infirieron condiciones cálido-templadas y subtropicales al sur del paralelo 30° N, lo que indica la perpetuación de los monzones de verano (Webb, 1977). El paleoclima en la Faja Neovolcánica Transmexicana de Guanajuato (localidades La Rinconada, Ocote medial y basal), debió ser un poco más cálido que en la actualidad permitiendo el desarrollo de biomas subtropicales como las sabanas.



## BLANCANO



Representación del paleoambiente de Tonuco Mountains, Nuevo Mexico. A la izquierda de la imagen se representa al taxón *Equus simplisidens*; hacia el centro una manada de camélidos *Hemiauchenia macrocephala*; y a la izquierda el canidos *Canis lephopagus*.

## BLANCANO

### *Análisis paleoecológicos*

De un total de 10 componentes extraídos con valores superiores a 1% de la varianza total, solo los primeros tres tuvieron importancia estadística de acuerdo al criterio de parallel analysis, representado el 61% de la varianza acumulada de los datos originales (tabla 24). El primer componente está influido por la variable % Equidae y locomoción cursorial > 10 kg en el lado positivo y % Bovoidea y % Cervidae en el lado negativo. El segundo componente está influido por las variables de % Bovidae en el lado positivo y % Cervidae y % Carnivoros en el lado negativo. El tercer componente está influido por las variables % de masa corporal 180 a 360kg. en el extremo positivo y % locomoción cursorial < 10 kg. en su extremo negativo.

**Tabla 24.** Se muestra los tres primeros componentes (autovalor > 1), indicándose el total, el porcentaje de la varianza explicado así como el porcentaje acumulado. Tabla de los resultados de los componentes principales realizado en las faunas de micromamíferos del Neógeno tardío de Norteamérica.

	<b>Componente 1</b>	<b>Componente 2</b>	<b>Componente 3</b>
<b>Autovalor Total</b>	<b>2098.645</b>	<b>1410.719</b>	<b>491.719</b>
<b>% de la Varianza</b>	<b>32.253</b>	<b>21.681</b>	<b>7.7557</b>
<b>% Acumulado</b>	<b>32.253</b>	<b>53.934</b>	<b>61.490</b>
<b>Camelidae</b>	8.951	-.003	1.724
<b>Bovidae</b>	-17.069	12.282	-7.610
<b>Cervidae</b>	-13.522	-18.843	-3.072
<b>Antilocapride</b>	4.025	-.359	1.252
<b>Tayassuidae</b>	-2.691	-2.219	4.396
<b>Dromomerycidos</b>	1.338	-.006	-.246
<b>Mochidae</b>	-1.061	-2.599	-.009
<b>Tragulidae</b>	-.088	.211	-.022
<b>Hippopotamidae</b>	2.258	.976	.190
<b>Giraffidae</b>	.085	.519	.096
<b>Tapiridae</b>	14.743	2.323	-.921
<b>Equidae</b>	.063	.206	-.043
<b>Rhinocerotidae</b>	2.406	.843	.960
<b>Hyracoidea</b>	-.998	1.839	-.960
<b>Perez. Terrestre</b>	3.432	.565	1.832
<b>Myrmecophagidae</b>	1.551	.144	.183
<b>Proboscidea</b>	-1.312	2.288	.693
<b>Primates</b>	-4.653	6.027	3.721
<b>Arborea</b>	-1.758	2.688	1.101
<b>Trepador</b>	-6.280	-3.462	3.327
<b>Acuatico</b>	-1.255	-.252	-.605
<b>Escavador</b>	-4.513	-1.107	-.468
<b>MayorA10</b>	19.568	-2.846	-4.165
<b>MenorA10</b>	-5.125	2.859	-.462
<b>de0.1a10kg</b>	-5.321	6.058	3.107
<b>de10.1a45kg</b>	-12.082	-2.744	10.513
<b>de45.1a90kg</b>	3.179	4.233	-10.274
<b>de90.1a180kg</b>	6.874	.343	-2.176
<b>de180.1a360kg</b>	-5.736	-4.342	-10.052
<b>&gt;360kg</b>	12.259	-4.633	8.656
<b>Insectivoro</b>	-1.418	2.979	1.075
<b>Frutivoro</b>	-1.751	2.939	1.222
<b>Ramoneo</b>	12.541	-1.999	.860
<b>Pastoreo</b>	12.217	4.314	-.983
<b>Carnivoro</b>	-12.298	-7.502	-2.982
<b>Omnivoro</b>	-9.617	.201	1.377
<b>menora1kg</b>	-6.623	-4.051	-.234
<b>de1a5kg</b>	-8.015	9.923	1.914
<b>de5a10kg</b>	-4.527	-.077	2.103
<b>de10a45kg</b>	11.686	-.783	1.748
<b>&gt;45kg</b>	8.382	-5.261	-5.655

El factor 1 separa las localidades en dos grupos temporales (fig. 32). Absorbe las diferencia entre la estructura de comunidades de mamíferos fósiles, que ocupan el extremo positivo y de las actuales, que ocupan el gradiente negativo. Este resultado indica que las

asociaciones fósiles muestran una estructura de alguna manera diferente de las localidades modernas y esto podría ser el resultado de procesos sedimentarios y/o fosilización. Aunque no es muy claro si estos procesos influyen de manera directa o sólo generen problemas y limitaciones en la relación con la abundancia de los taxones fósiles (Hernández Fernández *et al* 2003; 2006). No hay que descartar, la influencia de los factores históricos no relacionados con el ambiente (de Bonis *et al.*, 2002; Croft, 2001; Hernández Fernández *et al.* 2003; 2006).

Para determinar el significado ambiental de los componentes 2 y 3 se efectuaron una serie de correlaciones entre los valores de los componentes extraídos y las variables bioclimáticas (tabla 25). El primer componente se descarta, dado que todas las localidades fosilíferas se sitúan más allá del rango ocupado por las faunas actuales, la interpretación directa del primer componente, puede inducir a errores al encontrarse fuera del rango actual.

**Tabla 25.** Correlación bivariante entre los tres componentes principales y las variables bioclimáticas.

		<b>ACP 1</b>	<b>ACP2</b>	<b>ACP3</b>
<b>T</b>	Correlación de Pearson	.602**	.906**	.097
	Sig. (bilateral)	.000	.000	.406
	N	75	75	75
<b>Tp</b>	Correlación de Pearson	.534	.883**	.093
	Sig. (bilateral)	.000	.000	.427
	N	75	75	75
<b>Tmax</b>	Correlación de Pearson	.638**	.796	.224
	Sig. (bilateral)	.000	.000	.053
	N	75	75	75
<b>Tmin</b>	Correlación de Pearson	.536	.902**	.036
	Sig. (bilateral)	.000	.000	.756
	N	75	75	75
<b>Atm</b>	Correlación de Pearson	-.384	-.795**	.082
	Sig. (bilateral)	.001	.000	.485
	N	75	75	75
<b>It</b>	Correlación de Pearson	.576	.903**	.037
	Sig. (bilateral)	.000	.000	.753
	N	75	75	75
<b>Itc</b>	Correlación de Pearson	.602**	.918**	.070
	Sig. (bilateral)	.000	.000	.552
	N	75	75	75
<b>W</b>	Correlación de Pearson	-.591	-.853**	-.100
	Sig. (bilateral)	.000	.000	.393
	N	75	75	75
<b>Vap</b>	Correlación de Pearson	.604	.904**	.096
	Sig. (bilateral)	.000	.000	.413
	N	75	75	75
	Correlación de Pearson	.267	.543	-.366**

<b>FVap</b>	Sig. (bilateral)	.021	.000	.001
	N	75	75	75
<b>Lo</b>	Correlación de Pearson	-.025	.176	-.198
	Sig. (bilateral)	.834	.131	.088
	N	75	75	75
<b>P</b>	Correlación de Pearson	.175	.512	-.314**
	Sig. (bilateral)	.134	.000	.006
	N	75	75	75
<b>D</b>	Correlación de Pearson	.330	.351	.459**
	Sig. (bilateral)	.004	.002	.000
	N	75	75	75

El factor 2 (fig. 32) se correlaciona positivamente con las variables térmicas; particularmente con el Índice térmico compensado (Itc:  $p < 0,01$  y  $r = 0,918$ ), Temperatura media anual (Tp:  $p < 0,01$  y  $r = 0,906$ ), Temperatura media del mes más frío (Tmin:  $p < 0,01$  y  $r = 0,902$ ). Mientras que se da una correlación negativa significativa se da con las variables Duración del invierno (W:  $p < 0,01$  y  $r = -0,853$ ) y Amplitud térmica media anual (Atm:  $p < 0,01$  y  $r = -0,795$ ). Este hecho relaciona en que los bóvidos tienen preferencia por ambientes cálidos en el mundo, mientras que los cérvidos y carnívoros tienen una distribución mayoritariamente templada (Hernández-Fernández *et al.*, 2003).

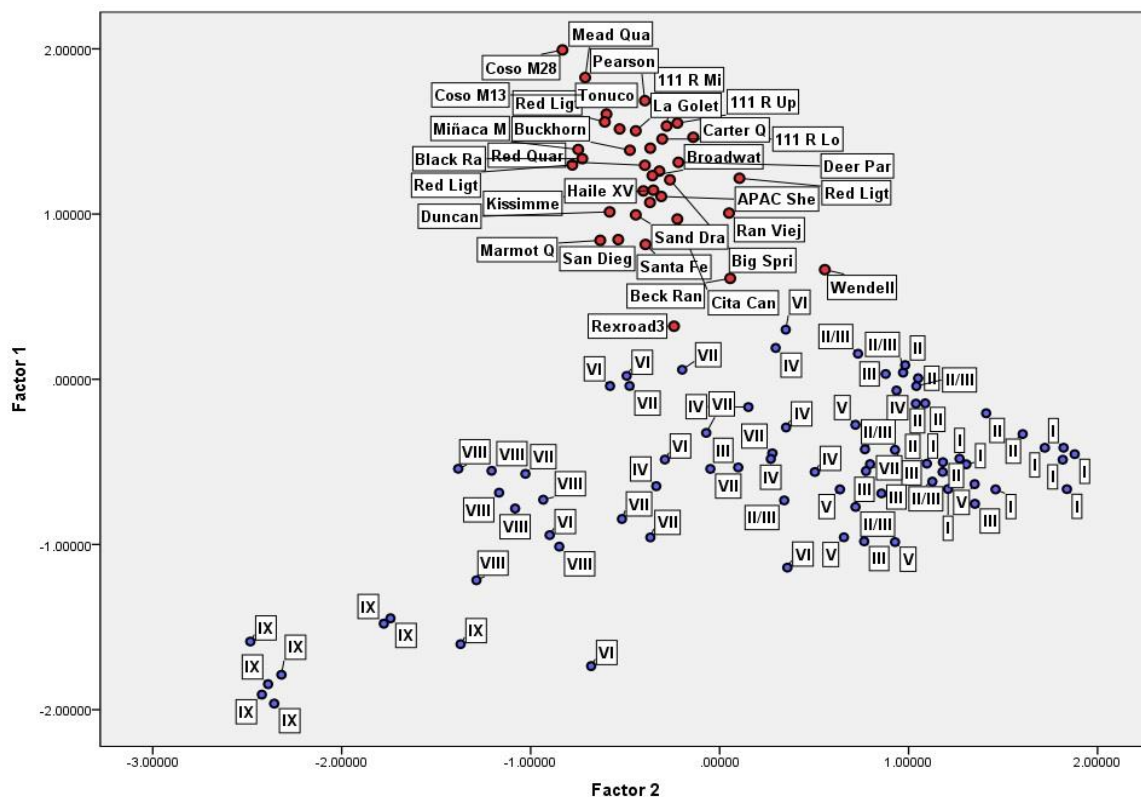


Figura 32. Factores 1 y 2 de los análisis de componentes principales de las faunas del Blancano. El primer componente separa las faunas actuales (color azul) de las fósiles (color rojo). Mientras que el factor 2, esta significativamente relacionado con las variables bioclimáticas térmicas.

El factor 3 (fig. 33) se correlaciona significativamente en el lado positivo con la variable de Aridez (D:  $p < 0,01$  y  $r = 0,459$ ). Mientras que la correlación negativa significativa se da con la variable de precipitación anual (P:  $p < 0,01$  y  $r = -0,314$ ). Este hecho se relaciona en que los grandes mamíferos de masa corporal entre 180 a 360kg. tienen una distribución mayoritariamente en ambientes áridos y abiertos, mientras que los pequeños mamíferos cursoriales (<10 kg.) se distribuyen principalmente en ambientes húmedos y cerrados.

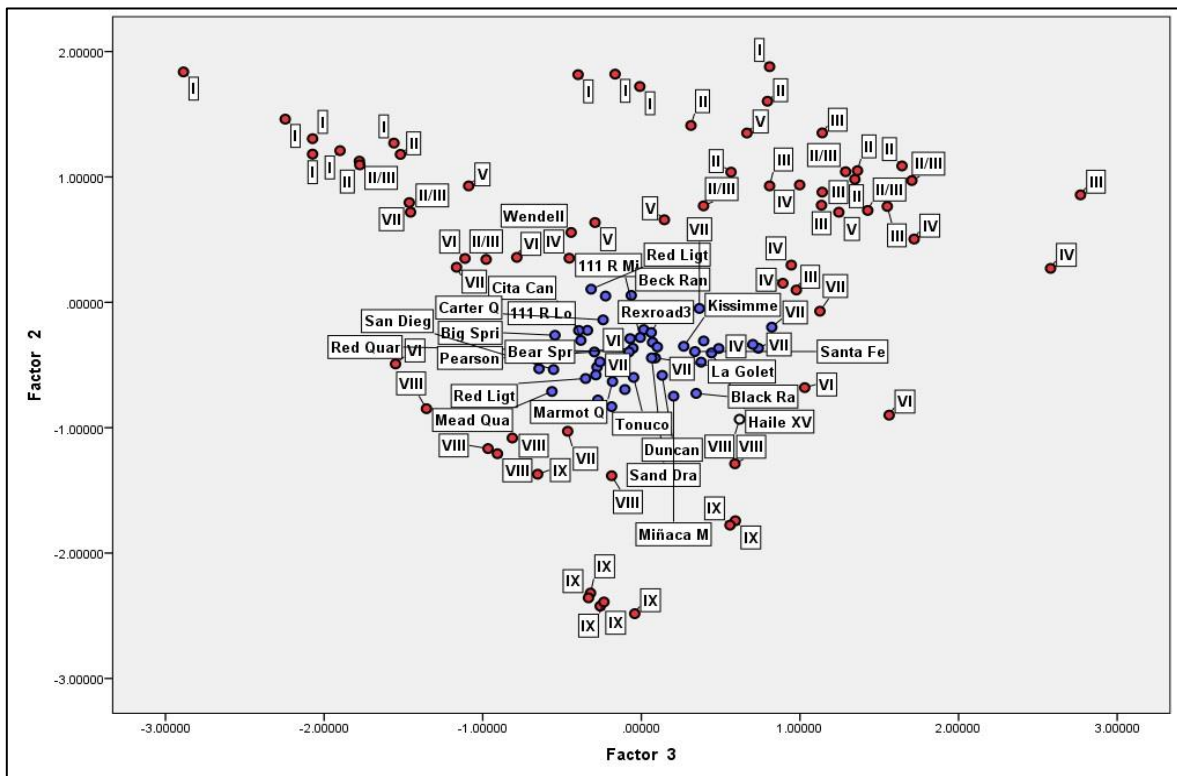


Figura 33. Factores 2 y 3 de los análisis de componentes principales de las faunas del Blancano. El Factor 3 esta relacionado con las variables bioclimáticas de humedad. El lado positivo se correlaciona con la variable de Aridez. Mientras que el negativos con la precipitación anual.

### Parcelación térmica

En función del espacio ocupado por las localidades actuales en el espacio determinado por el factor 2 del ACP, se pudo establecer la posición de las zonas y cinturas latitudinales (fig. 34). En los valores positivos se reconoce los cinturones latitudinales de la zona Cálida: Ecuatorial, Eutropical y Subtropical. En el extremo positivo del gradiente esta el cinturón

latitudinal Ecuatorial (10° N a 10° S.), que agrupa exclusivamente a los biomas pluvisilvas (temperaturas media anual elevadas, con escasa fluctuación térmica a lo largo del año). Le sigue el cinturón Eutropical (10 ° a 23 ° N y S), que agrupa bosques tropicales deciduo y sabanas (temperatura media anual elevada, pero con alta estacionalidad térmica anual). Decendiendo hacia los valores menos positivos están el cinturón Subtropical (23° a 30° N & S), que incluye los biomas de desiertos subtropicales, bosques laurisilvas y esclerófilos (veranos calidos con temperaturas máximas que superan los 30°C, inviernos frescos que no descienden a 0°C y una estacionalidad térmica moderadamente alta). En el gradiente negativo se ubican las zonas Templada y Frígida. La primera inicia al comienzo del gradiente negativo con el cinturón Eutemplado o Subtemplada baja (30° a 35° N y S) que incluye principalmente bosques templados caducifolios y estepas (temperatura media anual que no supera los 15°C, inviernos fríos con temperaturas mínimas que alcanzan a descender por debajo de 0°C y una oscilación térmica anual muy elevada). La mayor parte de las localidades del Blancano están dentro de esta cintura latitudinal. Continuando por el gradiente negativo esta el cinturón Templado superior que agrupa básicamente al bioma de bosque boreal (inviernos muy frios con temperaturas mínimas invernales por debajo de los -10°C, una elevada estacionalidad térmica anaul superior a los 20°C). El extremo negativo es ocupado por la zona Frígida, que agrupa exclusivamente al bioma de Tundra (temperatura media media por debajo de 0°C, inviernos muy fríos que descienden por debajo de los -25°C y una elevada estacionalidad térmica anual).



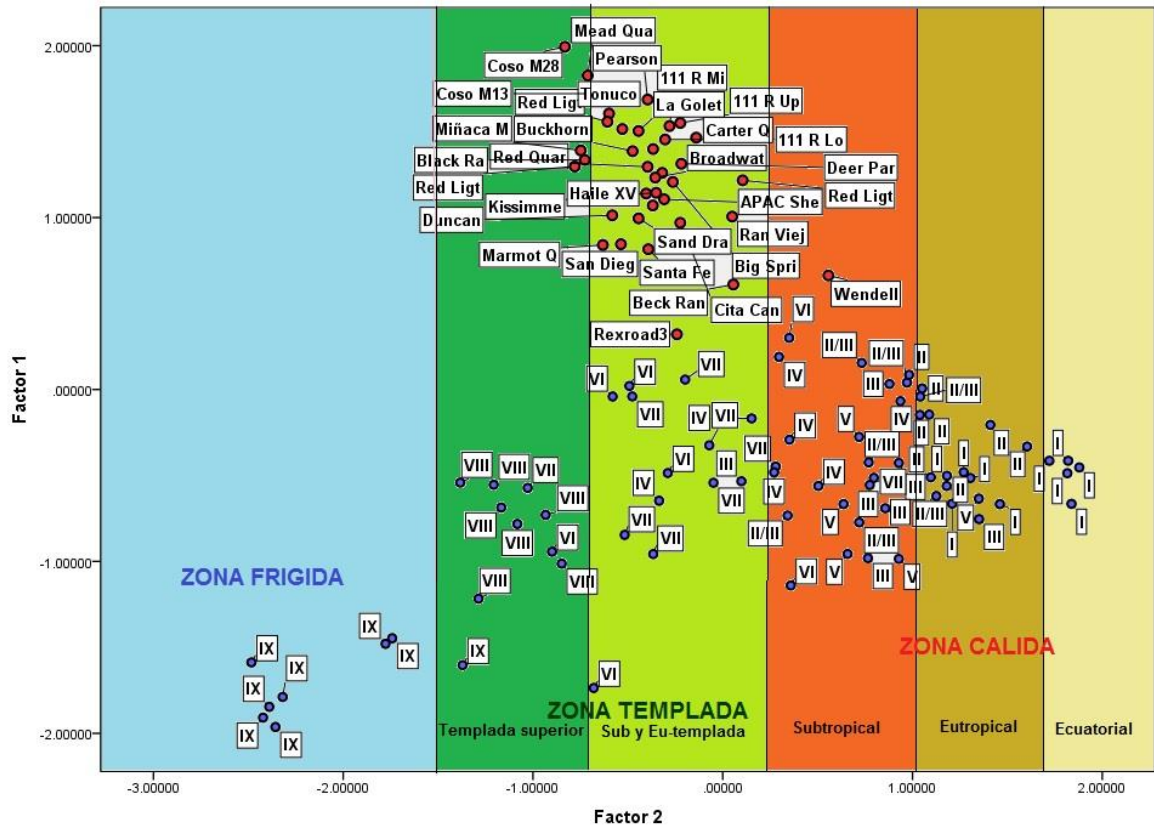


Figura 34. Parcelación térmica en función del espacio ocupado por las faunas del factor 2. La zona Ecuatorial se ubicó en el extremo del gradiente positivo (tonos naranjas), la Templada en entre los valores positivos y negativos del gradiente (tonos verdes) y la Frígida en el extremo negativo (color azul).

### Analisis discriminantes

Para inferir el bioma correspondiente a cada comunidad fósil del Blancano se realizó un análisis discriminante en función de las variables ecológicas estudiadas (tablas 11, 12, 13 y 14). Los grupos pronosticados para su discriminación fueron todos los biomas de la tipología de Walter (1970). Se discriminaron las 75 localidades de faunas actuales (regiones biogeográficas de Neártica, Etiópica, Paleártica y Oriental) (tabla 16). Esto generó que un total de 94.7 % de casos fueran agrupados correctamente. Tan sólo hay cuatro casos mal clasificados: Aleppo, El Cabo, Matwara y Brasilia. Las dos primeras son comunidades de bosque esclerófilo, pero el análisis discriminante las clasificó como desierto subtropical (III). Ambas comunidades de bosque esclerófilo se caracterizan por una precipitación anual muy baja casi semejante a las de los desiertos subtropicales, y con

inviernos suaves, con temperaturas mínimas que no bajan menos de 6°C. Por último, el caso de Matwara representa una comunidad de bosque tropical caducifolio, clasificada por el análisis como sabana. La dificultad existente en la separación de las faunas de macromamíferos de sabana y de bosque tropical en función de su composición taxonómica podría deberse a que las comunidades de sabana representan, mayoritariamente, no una asociación de especies diferente, sino una comunidad empobrecida respecto a las vecinas de bosque tropical (Hernández-Fernández *et al.*, 2003). El caso de Brasilia representa una comunidad de bosque tropical caducifolio, pero es clasificado como bosque pluvisilva. Resulta destacable que el bosque templado de Brasilia (Parque Nacional de Brasilia) tiene un periodo muy corto de sequía, contiene varios afluentes de agua, formados por piscinas, manantiales y pozos de agua que mantienen al bosque de galería. Por lo que taxones de bosques pluvisilvas de la amazona podrían ocupar esta comunidad de Brasilia. Por lo tanto, los resultados obtenidos son satisfactorios para reconocer el primero y segundo bioma con mayor probabilidad de las faunas del Blancano (tabla 26).

**Tabla 26.** En esta tabla se muestra un resumen de los análisis discriminantes, de las faunas del Blancano. Condiciones climáticas inferidas, para cada uno de los yacimientos estudiados, en función del análisis discriminante realizado. Las leyendas se refieren al conglomerado en la fig. 4; el Bioma: I, pluvisilva; II, bosque tropical decíduo; II/III, sabana; III, desierto subtropical, IV, bosque esclerófilo; V, laurisilva, VI, bosque templado caduco; VII, estepa; VIII, taiga, IX, tundra. Bioma 1, bioma inferido con mayor probabilidad; P1, probabilidad del bioma inferido con mayor posibilidad; Bioma 2, bioma inferido con segunda mayor probabilidad.

Conglom.	Localidad	Bioma 1	P1	Bioma 2
B.1.1	Mead Quarry 9	II/III	1.000	II
B.1.1	Tonuco Mountains	II/III	1.000	II
B.1.1	Buckhorn	II/III	1.000	II
B.1.1	Keefe Canyon	II/III	1.000	II
B.1.2	Coso Mountains 131	VII	1.000	II/III
B.1.2	Coso Mountains 264	VII	1.000	II/III
B.1.2	Panaca Formation	VI	1.000	VII
B.1.2	Black Ranch	VI	1.000	VII
B1.1	Rexroad Loc. 3	II/III	1.000	II
B.1.1	Beck Ranch	II/III	.999	II
B.1.1	Wendell Fox Pasture	II/III	.625	II
B.1.1	Deer Park	II/III	.998	II
B.1.2	Marmot Quarry	II/III	1.000	II
B.1.2	Cuchillo Negro	II/III	1.000	II



B.1.2	Miñaca Mesa	V	.999	IV
B.1.2	Duncan	V	1.000	IV
B.1.2	Rancho Viejo	II/III	1.000	II
B.1.2	La Goleta	II	1.000	III
B.1.2	Las Tunas	V	1.000	IV
B.1.2	Post Ranch	V	.997	IV
B.1.2	Bear Spring	V	1.000	IV
C.3.1	Broadwater Loc. A	VII	1.000	VI
C.3.1	Big Spring Gravel P.	VII	1.000	VI
C.3.1	Sand Draw Quarry	VI	1.000	VIII
C.3.1	Red Light 40855	VI	1.000	VIII
C.3.1	Red Light 40664	VI	1.000	VIII
C.3.1	Red Quarry	VI	.998	VIII
C.3.1	Carter Quarry	VI	1.000	VIII
C.3.1	111 Ranch (Middle)	VII	1.000	VI
C.3.1	111 Ranch (Upper)	VI	1.000	VIII
C.3.1	111 Ranch (Lower)	VI	1.000	VIII
C.3.1	San Diego Formation	VI	.655	VIII
C.3.1	Pearson Mesa	V	1.000	IV
C.3.1	Cita Canyon	VII	.640	VI
C.3.1	Red Light 40856	VI	1.000	VII
C.3.1	Radec	V	1.000	IV
C.3.2	Kissimmee River	II/III	1.000	II
C.3.2	Santa Fe River I	II/III	1.000	II
C.3.2	Haile XVA	II/III	1.000	II
C.3.2	APAC Shell Pit	II/III	1.000	II

## **Blancano temprano**

### *Aspectos paleoambientales*

#### *Región Biogeográfica Proto-Neártica*

Hacia comienzos del Plioceno temprano las temperaturas medias de gran parte de Norteamérica y el mundo se elevan varios grados centígrados (Steph *et al.*, 2010). Se reconoce además un decaimiento gradual de los niveles de CO<sub>2</sub> atmosférico, y un aumento de la aridez que condujo hacia una mayor estacionalidad (Ehleringer *et al.*, 1997; Fox & Coch, 2004). Esta tendencia climática llevó a la ruptura final del extenso bioma de sabana en latitudes medias de Norteamérica y su sustitución en por estepas (Webb & Opdyke, 1995). Tradicionalmente estas estepas sólo se perciben en la región centro-meridional de Norteamérica, especialmente en los Grandes Llanos y el oeste de Estados Unidos. Sin embargo en nuestros análisis, los biomas subtropicales aun persistieron en latitudes bajas de ambas regiones de Estados Unidos (tabla 27).

En el interior de las Grandes Llanuras norteamericanas (provincia Kansana) se infirieron condiciones cálido-templadas y muy estacionales. Las temperaturas mínimas

invernales no desendian por debajo del punto de congelación y la estacionalidad térmica anual superaba los 20°C. Mientras que las precipitaciones anuales no fueron muy elevadas, pero si lo suficiente para que se desarrollaran sabanas subtropicales (ver análisis discriminante). El registro floral del Plioceno de Kansas, Nebraska y Colorado, no son los suficientemente diversos para reconstruir la vegetación a detalle (Graham, 2008); pero los pocos datos paleobotánicos existentes incluyen la presencia de pastos de poáceas (*Panicum* y *Berrichloa*), ciperáceas (*Cyperacites richardsii*) y asteráceas (*Borbia* y *Criptyantha*), que sugieren la presencia de un bioma de sabana inundada (Segal, 1965).

Hacia latitudes más bajas de las Grandes Llanuras el clima no varió significativamente. En el norte de Texas (Mead Quarry`s 9) y centro de Nuevo México (Buckhorn, Tonuco Mountains), se infirieron temperaturas mínimas invernales bajas y una elevada estacionalidad anual. Sin embargo, la precipitación anual fue muy baja, inferior a los 500mm. El bioma inferido en esta región fue el de sabana subtropical posiblemente sabanas de pastizales y malezas xéricas como lo indica Alexroad (1985).

**Tabla 27.** Biomas inferidos en las localidades del Blancano temprano del conglomerado B.1.

Conglom.	Localidad	Estado, país	Provincia biótica	Bioma inferido
Región biogeográfica Proto-Neártica				
B.1.1	Mead Quarry 9	Texas, E.U.A	Comanchiana	Sabana subtropical
B.1.1	Tonuco Mountains	New Mexico, E.U.A	Comanchiana	Sabana subtropical
B.1.1	Buckhorn	New México, E.U.A	Comanchiana	Sabana subtropical
B.1.1	Keefe Canyon	Kansas, E.U.A	Kansana	Sabana subtropical
B.1.2	Coso Mountains 131	California, E.U.A	Californiana	Estepa
B.1.2	Coso Mountains 264	California, E.U.A	Californiana	Estepa
B.1.2	Panaca Formation	Nevada, E.U.A	Artemisiana	Bosque templado C.
B.1.2	Black Ranch	California, E.U.A	Artemisiana	Bosque templado C.

El clima del occidente de Estados Unidos tendió a ser ligeramente más cálido, aunque menos húmedo que en el Henfiliano tardío. Es probable que la elevación de la sierra Nevada (a más de 2100 m.s.n.m.) afectara el traslado de las masas de humedad hacia el interior de California, reduciendo la precipitación anual (Millar, 1996). En el norte de

California (Black Ranch) y Nevada (Panaca Formation) prosperaron bosques templados caducifolios. Las condiciones climáticas fueron calido-templadas, con inviernos suaves ( $T_{min}$ . inferiores a  $10^{\circ}\text{C}$ ), una alta estacionalidad térmica y una moderada precipitación anual. La evidencia florística de estos bosques se puede ver en la Flora de Broken Hill, California (Axelrod, 1980). Incluye un importante registro floral del Blancano temprano, conformado por taxones arbóreos de *Ulmus*, *Celtis*, *Sapindus*, *Quercus*, *Alnus*, *Salix*, *Populus*, *Platanus*, *Magnolia*, *Persea*, *Litocarpus* y *Umbellularia* (Axelrod, 1980).

Sin embargo, hacia latitudes meridionales de California el clima se torna más cálido con una estacionalidad térmica muy elevada y precipitaciones moderadas. Estas condiciones permitieron la permanencia del bioma de estepa (yacimientos de Coso Mountains 131 y Coso Mountains 264). Los datos paleobotánicos del sur de California sugieren que estas estepas eran más parecidas a una pradera arbolada con elementos Madro-terciarios, indicados por la presencia (*Pinus*), encinos (*Quercus*), ciprés (*Cupressus*), acacias (*Robina*) y palmas (*Palmoxylodon*), (Raven & Axelrod, 1978, Hall, 2007).

## **Blancano medio**

### ***Aspectos paleoclimáticos***

El aislamiento de los océanos Atlántico y Pacífico producto del cierre del paso marino centroamericano o estrecho de Bolívar, llevó al sistema climático global hacia una condición cálida, denominada Periodo Plioceno Cálido (Laurito & Valerio, 2012). Este cambio climático se asocia además a un incremento en la salinidad de las aguas superficiales del Caribe que se venía dando desde el Plioceno temprano (Haug *et al.*, 2001) y un incremento en el nivel marino de hasta 35m, derivado del episodio de transgresión TB3.7 Tipo 1 (Haug *et al.*, 1988). En el hemisferio norte se establecieron condiciones moderadamente más cálidas y húmedas, con un incremento en la temperatura media de la superficie terrestre de entre  $2,6^{\circ}$  y  $3,6^{\circ}$  C más caliente que en el presente y un aumento en las precipitaciones de entre 4,0 y 5,0% con respecto al Holoceno.

### ***Región biogeográfica Proto-Neártica***

Durante el Blancano medio, Norteamérica experimentó un régimen climático más cálido que en el presente. En latitudes centro-meridionales de Estados Unidos se desarrollaron condiciones cálidas-templadas y húmedas, permitiendo la proliferación de biomas subtropicales y templados como sabanas subtropicales, bosques esclerófilos y bosques templados (tabla 28). En el sur de las Grandes Llanuras norteamericanas (Provincia biogeográfica Kansana) se estima que las temperaturas fueron menos extremas que en la actualidad, con una estacionalidad térmica anual elevada (superior a 20°C), con inviernos suaves que no alcanzaban en el punto de congelación. Las lluvias fueron moderadamente altas, superiores a los 700 mm al año. Este nuevo entorno climático permitió el regreso de las sabanas subtropicales a las latitudes medias de las Grandes Llanuras norteamericanas (ver localidades de Deer Park, Wendell Fox Pasture, Rexroad Loc. 3). Los datos paleoecológicos de sus vertebrados, nos indican que estas sabanas pudieron ser de inundación. La presencia de taxones semiacuáticos en Wendell Fox Pasture, como las garcetas *Egretta* y *Botaurus*; las tortugas semiacuáticas *Chelydra serpentina* y *Macrochelys*; y los castores *Dipoides rexroadensis* indican un entorno de inundación o valles estancados, con aguas poco profundas de corriente lenta y con abundante vegetación (Shotwell, 1963).

### *Región biogeográfica Mesoamericana*

En el norte de la región biogeográfica Mesoamericana (sur de Estados Unidos) el clima fue más cálido que en el presente. Se reconoce un incremento moderado de las temperaturas y la humedad, permitiendo la expansión de los biomas subtropicales hacia el interior del subcontinente. En la provincia biogeográfica Chihuahuense (sur de Texas y Nuevo México) se desarrollaron sabanas subtropicales bajo un clima cálido. Los inviernos fueron suaves en esta región, con temperaturas mínimas invernales que no bajan a menos de 5°C y una estacionalidad térmica anual elevada, cercana a los 20°C. Las precipitaciones anuales fueron moderadas, no mayores a 700 mm por año. Sin embargo, en el suroeste de Estados Unidos (provincia Arizoniana) el clima fue más tórrido y estacional, permitiendo la expansión del bioma de bosque esclerófilo. La estacionalidad térmica anual fue muy elevada, superando los 30°C y la precipitación alcanzaba los 300mm al año. El régimen floral de esta región incluye elementos florales Madre-Terciarios que van desde bosques

de juniperus-encinos en lugares alpinos; pastizales cortos o praderas en áreas de escasa precipitación; y matorral de chaparral en zonas secas y cálidas (Grant, 1971).

Al bajar por el gradiente latitudinal (entre Chihuahua y Arizona) el clima se va volviendo más calido y tórrido. La alta estacionalidad térmica (superior a los 30°C) y las bajas precipitaciones caracterizaron esta región. Estas condiciones climáticas favorecieron a la expansión del bioma de bosque esclerófilo, posiblemente con elementos florales Madro-Terciarios (Axelrod, 1958).

En el occidente de México prosperó un clima cálido subtropical, con alta estacionalidad térmica, pero de moderada precipitación anual. Desde el sur de la Península de Baja California hasta la costa de Michoacán se infirieron condiciones climáticas muy semejantes a las del presente. Los inviernos fueron suaves en esta región, con temperaturas mínimas que no bajaron a menos de 10°C. En la provincia de Sanlucana (Baja California Sur) la amplitud térmica anual fue alta, cercana a los 20°C y la precipitación anual inferior a 500mm. Esto permitió el desarrollo del bioma de bosque esclerófilo. Es probable que este bosque estuviera cercano a un cuerpo de agua permanente indicado por la presencia de taxones semi-acuáticos como cocodrilos (*Crocodylus moreleti*) y tortugas (*Hesperotestudo*). Al descender por el gradiente latitudinal hasta la costa de Michoacán, la estacionalidad térmica y la precipitación anual se incrementan moderadamente, permitiendo el desarrollo de bosque tropical caducifolio. La presencia de la tortuga de río *Kinosternon* en localidad de la Goleta, es un claro indicador de que los bosques dominantes, estuvieron bajo la influencia de la laguna Cuitzeo, Michoacán.

En el Altiplano mexicano (Rancho Viejo, Guanajuato) prosperó un clima ligeramente más templado y torrido. Los inviernos fueron frescos, con temperaturas mínimas invernales que no llegaban a 5°C y la oscilación térmica anual alta, cercana a los 20°C. Las precipitaciones fueron moderadamente altas, cercanas a los 800mm al año. Esto permitió que se desarrollara un entorno semi-arbolado, siendo inferida la localidad de Rancho Viejo como un bioma de sabana subtropical (Fig. 46). Desafortunadamente la localidad de Rancho Viejo no contiene información paleobotánica, aunque podemos deducir que se desarrollaron cuerpos de agua permanente como indica por la presencia del capibara *Nechoerus dichroplax*.

**Tabla 28.** Localidades fosilíferas del Blancano medio (conglomerado B.1, fig.3) y sus biomas inferidos en el análisis de diversidad ecológica.

Conglomerado	Localidad	Estado, país	Provincia biótica	Bioma inferido
Región biogeográfica Proto-Neártica				
B.1.1	Rexroad Loc. 3	Kansas, E.U.A.	Kansana	Sabana subtropical
B.1.1	Beck Ranch	Texas, E.U.A.	Kansana	Sabana subtropical
B.1.1	Wendell Fox Pasture	Kansas, E.U.A.	Kansana	Sabana subtropical
B.1.1	Deer Park	Kansas, E.U.A.	Kansana	Sabana subtropical
B.1.2	Marmot Quarry	Texas, E.U.A.	Chihuahuense	Sabana subtropical
Región biogeográfica Mesoamericana				
B.1.2	Cuchillo Negro	New Mexico, E.U.A.	Chihuahuense	Sabana subtropical
B.1.2	Miñaca Mesa	Chihuahua, México	Apachiana	Bosque esclerófilo
B.1.2	Duncan	Arizona, E.U.A.	Apachiana	Bosque esclerófilo
B.1.2	Rancho Viejo	Guanajuato, México	Altiplanicie mexicana	Sabana subtropical
B.1.2	La Goleta	Michoacán, México	Altiplanicie mexicana	Bosque tropical caducifolio
B.1.2	Las Tunas	Baja California Sur, México	Sanlucana	Bosque esclerófilo
B.1.2	Post Ranch	Arizona, E.U.A.	Arizoniana	Bosque esclerófilo
B.1.2	Bear Spring	Arizona, E.U.A.	Arizoniana	Bosque esclerófilo

## Blancano tardío

### *Aspectos paleoclimáticos*

#### *Región biogeográfica Neártica*

A partir de los 2.5 millones de años el clima en Norteamérica se vio afectado por una caída de temperatura resultado del inicio de la etapa glacial Pre-Illinoiana (Kennett, 1971). Este cambio climático se ve reflejado en una tendencia hacia el enfriamiento y la aridez en latitudes altas, que coincide con el episodio de inmigración eurasiática a través del puente de Beringia y se correlaciona con el descenso de nivel de mar (Lundelius *et al.*, 1987; Repenning, 1987).

La región biogeográfica Neártica fue la más perturbada por este nuevo régimen climático. En el interior del subcontinente, el clima se tornó menos húmedo por el efecto de sombra o barrera de lluvia que causó la elevación de la Cordillera Occidental, particularmente la Cordillera de la Costa Oeste y Sierra Nevada (Clague, 1989). Estos cambios medioambientales se correlacionan con la expansión de biomas templados hacia el

sur del región Neártica, con excepción de la península de Florida donde aún se mantenían las sabanas subtropicales (tabla 29).

**Tabla 29.** Biomas inferidos en las localidades del Blancano tardío (conglomerado C.3) en el análisis de diversidad ecológica.

Conglomerado	Localidades	País, Estado	Provincia	Bioma inferido
Región biogeográfica Neártica				
C.3.1	Broadwater Loc. A	Nebraska	Kansana	Estepa
C.3.1	Big Spring Gravel P.	Nebraska	Kansana	Estepa
C.3.1	Sand Draw Quarry	Nebraska	Kansana	Bosque templado caducifolio
C.3.1	Red Light 40855	Texas	Comanchiana	Bosque templado caducifolio
C.3.1	Red Light 40664	Texas	Comanchiana	Bosque templado caducifolio
C.3.1	Red Quarry	Texas	Comanchiana	Bosque templado caducifolio
C.3.1	Carter Quarry	Texas	Comanchiana	Bosque templado caducifolio
C.3.1	111 Ranch (Middle)	Arizona	Arizoniana	Estepa
C.3.1	111 Ranch (Upper)	Arizona	Arizoniana	Bosque templado caducifolio
C.3.1	111 Ranch (Lower)	Arizona	Arizoniana	Bosque templado caducifolio
C.3.1	San Diego Formation	California	Arizoniana	Estepa
C.3.1	Pearson Mesa	Nuevo Mexico	Comanchiana	Bosque esclerófilo
C.3.1	Cita Canyon	Texas	Comanchiana	Estepa
C.3.1	Red Light 40856	Texas	Comanchiana	Bosque templado caducifolio
C.3.1	Radec	California	Arizoniana	Bosque esclerófilo
Región biogeográfica de la Llanura Costera del Golfo de México				
C.3.2	Kissimmee River	Florida	Austroriparia	Sabana subtropical
C.3.2	Santa Fe River I	Florida	Austroriparia	Sabana subtropical
C.3.2	Haile XVA	Florida	Austroriparia	Sabana subtropical
C.3.2	APAC Shell Pit	Florida	Austroriparia	Sabana subtropical

En el centro de las Grandes Llanuras norteamericanas (provincia Kansana) se reconocen condiciones climáticas templadas y con una elevada estacionalidad térmica. En las faunas de Nebraska (Broadwater Loc., Sand Draw Quarry y Big Spring Gravel Pit) se infirieron condiciones menos frías y más húmedas que en la actualidad, con temperaturas mínimas invernales cercanas a los  $-10^{\circ}\text{C}$  y de una estacionalidad elevada, mayor a los  $27^{\circ}\text{C}$ . Las precipitaciones anuales fueron moderadamente altas (más de 900 mm anuales). Los biomas inferidos en esta región fueron bosque templado caducifolio en Sand Draw Quarry y estepa en Broadwater Loc. A y Big Spring Gravel Pit. Los datos ecológicos que proporcionan sus reptiles confirman estas condiciones climáticas: la presencia de tortugas (terrestres y semiacuáticas) en los yacimientos de Sand Draw Quarry y Big Spring Gravel Pit (Nebraska), indican que los inviernos no debieron ser tan fríos, pues la mayoría de los quelonios no soporta temperaturas muy bajas. Además, en el caso de la tortuga terrestre *Hesperotestudo* en Sand Draw Quarry; nos indica un ambiente semiárido, pues el gran

cuerpo de este género funcionó como un reservorio de agua, de igual manera que las tortugas que recientemente habitaban el archipiélago de las Galápagos, en Ecuador (Cisneros, 2011). Mientras que las tortugas semiacuáticas como *Emydoidea*, *Chysemys* y *Graptemys* sugieren la existencia de un cuerpo de agua dulce con corriente lenta, poco profunda, y con amplia cobertura vegetal.

Al bajar por la gradiente latitudinal de las Grandes Llanuras (provincia Comanchiana) el clima se vuelve menos templado que la provincia Kansana. Se infirieron inviernos suaves, con temperaturas mínimas invernales que no bajan a 0°C y una estacionalidad térmica anual moderada, de alrededor de 20°C. La precipitación anual no excedía los 800mm al año. La vegetación templada se expande y domina gran parte de esta región, los bosques templados caducifolios fueron inferidos en parte de Texas (Carter Quarry, Red Light 40664, Red Light 40856 y Red Quarry) y bosques esclerófilos en Nuevo México (Pearson Mesa). Algunas localidades del Blanco tardío de Nuevo México, contienen un importante registro floral que indican la presencia de bosque templados planifolios. Por ejemplo, el yacimiento de NMMNH 1445 de la Formación Sierra Ladrones, incluye impresiones de hojas y polen de los géneros de *Populus*, *Salix*, *Betula*, *Rosa*, *Crataegus*, *Prunus*, *Quercus*, *Typha*, *Celtis*, *Pinus*, *Urtica*; y algunos miembros no identificados de gramíneas, liliáceas, Chenopodiaceae y Amaranthaceae (Knight *et al*, 1996).

En la Gran Cuenca norteamericana (provincia biótica Arizoniana) se desarrolló un clima menos frío y más tórrido que en las Grandes Llanuras norteamericanas. Los inviernos fueron relativamente suaves con temperaturas mínimas que no bajan a menos de 5°C y una estacionalidad térmica anual alta, superior a los 20°C. Las precipitaciones anuales fueron bajas, menor los 500mm al año. Los biomas templados dominaron esta región, se infirieron bosques templados caducifolios las localidades de 111 Ranch lower y 111 Ranch upper, y estepa en la localidad de 111Ranch middle. Se estima que con elevación de la Sierra Nevada y el enfriamiento pronto provocaría la eliminación del matorral espinoso (chaparral) y de otros tipos de vegetación como *Bursera*, *Cercidium*, *Colubrina*, *Condalia*, *Lycium* y *Washintonia* (Raven & Axelrod, 1978). Taxones adaptados a climas fríos se expande ocupan esta región, en zonas áridas llegan *Artemisia* y *Purshia*, y en sitios más



húmedos son dominados por bosques de piñoneros-juniperos (Axelrod, 1950; Raven & Axelrod, 1978).

Hacia el Pacífico sur de Estados Unidos (sur de California), el clima fue má menos frío aunque igual de tórrido y estacional que en la Gran Cuenca norteamericana. Estas condiciones permitieron el desarrollo del bioma de bosque esclerófilo, como se infiere en la localidad de San Diego Formation Lower (Fig. 48). Diversos yacimientos del Blancano tardío del sur de California contienen un importante registro floral. La localidad Santa Clara, California, incluye una gran variedad de taxones de chaparral con elementos xerófilos y mesofilos como *Alnus*, *Almelachier*, *Arbutus*, *Arctostaphylos*, *Cephalanthus*, *Cercocarpus*, *Cornus*, *Grossularia*, *Padus*, *Pasania*, *Populus*, *Pseudostuga*, *Psoralea*, *Quercus*, *Rhamnus*, *Salix*, *Sequoia* (Hannibal, 1911; Barbour *et al.*, 2007).

### *Región biogeográfica de las Llanuras costeras del Golfo de México*

El Sureste de Estados Unidos (Llanuras costeras del Golfo de México o Austroriparia), es representado en el análisis paleoambiental por las faunas de Florida Haile VXA, Kissimmee River, APAC Shell Pit, Santa Fe River 1 (Fig. 49). Esta región biogeográfica mantuvo un régimen climático subtropical, con temperaturas mínimas invernales de entre los 15 y 12°C, y una estacionalidad térmica anual de hasta 15°C. Las precipitaciones fueron elevadas, cercanas a los 900 mm. El análisis discriminante, indica un claro dominio del bioma sabana subtropical, aunque las características climáticas coinciden más con las de un bioma mesofico como lo indica Webb & Opdike (1995).

El registro paleobotánico del Plioceno tardío de esta región es particularmente pobre, sólo se conocen las floras de Citronella Formation, Alabama y Peace Creek, Florida. La primera contiene un registro fósil de *Nyssa aquatica*, *Cyrilla*, *Liquidambar styraciflua*, *Cocculus*, *Cornus*, *Populus*, *Gordonia*, *Vitis* y *Planera aquatica* (Stults & Axsmith, 2011). Estos primeros tres primeros taxones sólo se desarrollan en ambientes húmedos y templados, con temperaturas mensuales en promedio de 27°C en verano a 6°C en invierno. La precipitación necesaria para su crecimiento es de entre 1320 a 1000mm al año. Esto nos indica un entorno cálido-templado y húmedo, coincidiendo raltivamente con nuestros datos paleoclimáticos. Mientras que la localidad de Peace Creek, Florida, contiene elementos florísticos distintos, más relacionados con un entornó frío y húmedo como los géneros de

*Zamia intergrifolia*, *Tsuga canadensis*, *T. heterophylla*, *T. mertensiana*, *Dacrydium fockii*, *Podocarpus*, *Engelhardtia*, *Ginko*, *Sciadopitys*, *Pterocarya*, *Zelkova* (Hansen *et al.*, 2001).

Lo que es muy probable que esta flora sea de una edad más tardía, cercana al límite Plio-Pleistoceno.

### IRVINGTONIANO



Representación del paleoambiente del Pleistoceno temprano de Slaton Quarry, Texas. En el extremo inferior izquierdo se representa al canido *Canis armbrusteri*. Mientras que el lado derecho inferior se ve un clan de camélidos *Hemiauchenia macrocephala* y arriba un grupo de mamuts *Mammuthus*.

## IRVINGTONIANO

### *Análisis de componentes principales.*

De un total de ocho componentes con valores superiores 1% de la varianza total, solamente los primeros cuatro tuvieron importancia estadística de acuerdo al criterio de parallel analysis representaría el 66.35 % de la varianza acumulada entre los grupos de faunas (tabla 30). El primer componente está influido por la variable de % Cervidae en el lado positivo y el % de masa corporal > 360 Kg. en el lado negativo. El segundo componente está influido por las variables de % masa corporal de 0.1 a 1 Kg. y % Bovidae en el lado positivo y % Cervidae en el lado negativo. El tercer componente está influido por la variable % Bovidae en el extremo positivo y por % masa corporal > 360 Kg. en su extremo negativo. El cuarto componente está influido por las variables % masa corporal de 0.1 a 1 Kg. en el lado positivo y % de Bovidae en el lado negativo.

**Tabla 30.** Se muestra los resultados de los componentes principales realizado en las faunas de micromamíferos del Pleistoceno de Norteamérica. Se muestran los cuatro primeros componentes (autovalor > 1), indicándose el total, el porcentaje de la varianza explicado así como el porcentaje acumulado. Se indican las correlaciones de cada variable con cada uno de los 4 componentes

	<b>Componente 1</b>	<b>Componente 2</b>	<b>Componente 3</b>	<b>Componente 4</b>
<b>Autovalor Total</b>	2119.074	1133.747	460.083	42.410
<b>% de la Varianza</b>	34.017	18.200	7.386	6.749
<b>% Acumulado</b>	34.017	52.217	59.602	66.351
<b>Camelidae</b>	-9.475	-1.220	.682	2.469
<b>Bovidae</b>	6.478	<b>8.578</b>	7.067	-10.904
<b>Cervidae</b>	<b>16.251</b>	<b>-20.697</b>	-5.917	-2.959
<b>Antilocapride</b>	-3.214	-.538	-.002	-.554
<b>Tayassuidae</b>	2.423	3.301	-3.153	-1.102
<b>Mochidae</b>	.990	-.825	-.559	-.561
<b>Tragulidae</b>	.039	.118	.110	-.133
<b>Hippopotamidae</b>	.496	.791	.374	-.198
<b>Giraffidae</b>	.122	.309	.202	-.146
<b>Tapiridae</b>	-11.125	-1.482	3.726	1.743
<b>Equidae</b>	-.588	.201	-.356	1.355
<b>Rhinocerotidae</b>	.248	.551	.272	-.198
<b>Hyracoidea</b>	.843	1.057	1.001	-1.128
<b>Perez. Terrestre</b>	-4.064	1.361	.382	.674
<b>Myrmecophagidae</b>	.761	1.874	-1.730	4.271
<b>Proboscidea</b>	-4.453	.593	-1.764	2.402
<b>Cingulata</b>	.761	1.467	.811	-.410
<b>Primates</b>	1.789	3.099	-3.260	1.513
<b>Arborea</b>	2.725	-.829	-.411	.427
<b>Trepador</b>	4.136	6.579	.536	4.425
<b>Acuatico</b>	2.467	3.593	.015	3.217
<b>Escavador</b>	5.337	-.420	-1.605	.805
<b>Mayor A10</b>	-18.143	-6.624	4.469	-3.934

<b>MenorA10</b>	5.975	-.461	.437	-2.209
<b>de0.1a10kg</b>	7.248	<b>9.172</b>	-.865	7.428
<b>de10.1a45kg</b>	9.679	<b>7.484</b>	1.982	-4.047
<b>de45.1a90kg</b>	2.468	.301	3.166	-4.605
<b>de90.1a180kg</b>	.409	-.318	-4.729	-1.942
<b>de180.1a360kg</b>	2.868	-15.773	10.861	7.047
<b>&gt;360kg</b>	<b>-22.776</b>	-1.126	-10.214	-4.073
<b>Insectívoro</b>	1.695	2.736	.096	2.007
<b>Frutívoro</b>	.956	3.117	.243	2.584
<b>Ramoneo</b>	-8.840	-3.057	-2.460	2.635
<b>Pastoreo</b>	-13.146	1.295	6.007	-2.387
<b>Carnívoro</b>	9.874	-7.931	-1.486	-3.705
<b>Omnívoro</b>	9.195	3.734	-2.154	-1.363

El componente 1 divide las localidades en dos grupos temporales (Fig. 29). Refleja las diferencia entre la estructura de comunidades de mamíferos fósiles, que ocupan los valores negativos (% de Masa corporal > 360 Kg.) y de las actuales, que ocupan el gradiente positivo (% Cervidae). Este resultado indica que las asociaciones fósiles muestran una estructura de alguna manera diferente de las localidades modernas y esto podría ser el resultado de procesos sedimentarios y/o fosilización. Aunque no es muy claro si estos procesos influyan de manera directa o sólo generen problemas y limitaciones en la relación con la abundancia de los taxones fósiles (Hernández Fernández *et al* 2003; 2006). No hay que descartar, la influencia de los factores históricos no relacionados con el ambiente (de Bonis *et al.*, 2002; Croft, 2001; Hernández Fernández *et al.* 2003; 2006).

El primer componente separar claramente las localidades fosilíferas de las modernas (fig. 35). Este factor absorbe las diferencia entre la estructura de comunidades de mamíferos fósiles, que ocupan el extremo negativo (variable % Equidae y % Camelidae) y de las actuales, que ocupan el gradiente positivo (% Cervidae). El contrastes entre las asociaciones fosilíferas y modernas, podría ser el resultado de la perdida de información que conlleva el proceso de fosilización. Aunque también podría deberse a la influencia de los factores históricos y biogeográficos no relacionados con el ambiente, como lo describe Croft (2001).

Los factores 1, 2, 3 y 4, fueron correlacionados con las variables bioclimáticas (tabla 31): temperatura media anual (T), temperatura anual positiva (TP), temperatura media del mes más cálido (Tmax), temperatura media del mes más frío (Tmin), amplitud térmica media anual (Atm), índice de termicidad (It), índice de termicidad compensado

(Itc), duración del invierno (W), periodo de actividad vegetativa (Pav), periodo libre de actividad vegetativa (Plav), índice ombrotérmico ambiental (Io), precipitación total anual (P), periodo de aridez (D) (Rivas-Martínez, 2004). Sin embargo, el primero componente a pesar de tener cierta correlación negativa con las variables térmicas, los resultados muestran temperaturas por encima del rango actual. Por lo tanto se debe tomarse con precaución las interpretaciones derivadas al estar fuera del rango actual (Hernández-Fernández et al., 2003).

**Tabla 31.** Correlación bivalente entre los cuatro componentes principales de las faunas del Irvingtoniano y las variables bioclimáticas

		<b>ACP 1</b>	<b>ACP2</b>	<b>ACP3</b>	<b>ACP4</b>
<b>T</b>	Correlación de Pearson	-.269*	.902**	.193	.055
	Sig. (bilateral)	.019	.000	.097	.638
	N	75	75	75	75
<b>TP</b>	Correlación de Pearson	-.217	.870**	.258*	.101
	Sig. (bilateral)	.062	.000	.026	.387
	N	75	75	75	75
<b>Tmax</b>	Correlación de Pearson	-.359**	.810**	.131	-.172
	Sig. (bilateral)	.002	.000	.263	.140
	N	75	75	75	75
<b>Tmin</b>	Correlación de Pearson	-.195	.889**	.218	.158
	Sig. (bilateral)	.094	.000	.061	.176
	N	75	75	75	75
<b>Atm</b>	Correlación de Pearson	.074	-.769**	-.226	-.324**
	Sig. (bilateral)	.528	.000	.051	.005
	N	75	75	75	75
<b>It</b>	Correlación de Pearson	-.244*	.896**	.176	.128
	Sig. (bilateral)	.035	.000	.132	.275
	N	75	75	75	75
<b>Itc</b>	Correlación de Pearson	-.268*	.913**	.196	.087
	Sig. (bilateral)	.020	.000	.092	.460
	N	75	75	75	75
<b>W</b>	Correlación de Pearson	.256*	-.857**	-.117	-.022
	Sig. (bilateral)	.027	.000	.318	.848
	N	75	75	75	75
<b>Vap</b>	Correlación de Pearson	-.262*	.901**	.178	.041
	Sig. (bilateral)	.023	.000	.126	.730
	N	75	75	75	75
<b>FVap</b>	Correlación de Pearson	-.064	.529*	-.161	.371**
	Sig. (bilateral)	.583	.000	.168	.001
	N	75	75	75	75
<b>Lo</b>	Correlación de Pearson	.099	.155	-.012	.271**
	Sig. (bilateral)	.399	.183	.917	.019
	N	75	75	75	75
<b>P</b>	Correlación de Pearson	.005	.484*	.012	.440**
	Sig. (bilateral)	.964	.000	.918	.000
	N	75	75	75	75
<b>D</b>	Correlación de Pearson	-.195	.362	.336**	-.329**
	Sig. (bilateral)	.094	.001	.003	.004



El segundo componente es influido en su extremo positivo por las variables ecológicas % de masa corporal de pequeños carnívoros (0.1 a 10 kg) y % de Bovidae, en extremo positivo (fig. 35). Esta agrupación tiene un gran valor bioclimático, ya que su relación positiva se correlaciona significativamente con las variables térmicas, en gran medida con el índice térmico compensado (Itc:  $p= 0,00$  y  $r= 0,913$ ), temperatura media anual (T:  $p= 0,00$  y  $r= 0,902$ ), y la temperatura media anual (Tmin:  $p= 0,00$  y  $r= 0,889$ ). Mientras que el extremo negativo influido por las variables ecológicas de % Cérvidos y % masa corporal de grandes herbívoros (180.1 a 360 kg), se correlaciona con las variables de duración del invierno (W:  $p= 0,00$  y  $r= -0,857$ ) y amplitud térmica compensada (Atm:  $p= 0,00$  y  $r= -0,769$ ). Este hecho se relaciona en que los bóvidos viven en regiones mayoritariamente cálidas del Mundo. Los pequeños herbívoros de masa corporal (1.1 a 10 kg), son indicadores de biomas calidos de “vegetación tupida o cerrada”. Por otro lado, la influencia de Cérvidos, se relaciona con el hecho que esta familia tienen distribución mayoritariamente templada en el reino biogeográfico Holártico (Hernández-Fernández et al., 2003).

El componente 3 (fig. 36) tiene una correlación positiva con la variable de Aridez (D:  $p < 0,01$  y  $r= 0,336$ ). Este hecho aparentemente se relaciona en que los grandes herbívoros (>360kg) tiene una distribución mayoritariamente en ambientes aridos y abiertos. Sin embargo, dado que algunas comunidades fósiles se sitúan más allá del rango ocupado por las faunas actuales, la interpretación directa de este factor como es el caso de la temperatura anual positiva puede introducir a error al encontrarnos fuera del rango actual. Aunque este componente podría estar relacionado con la ubicación geográfica de las localidades dado que las comunidades actuales de Eurasia se ubican en el extremo negativo, las de América en el centro del gradiente y las de África entre los valores positivos.



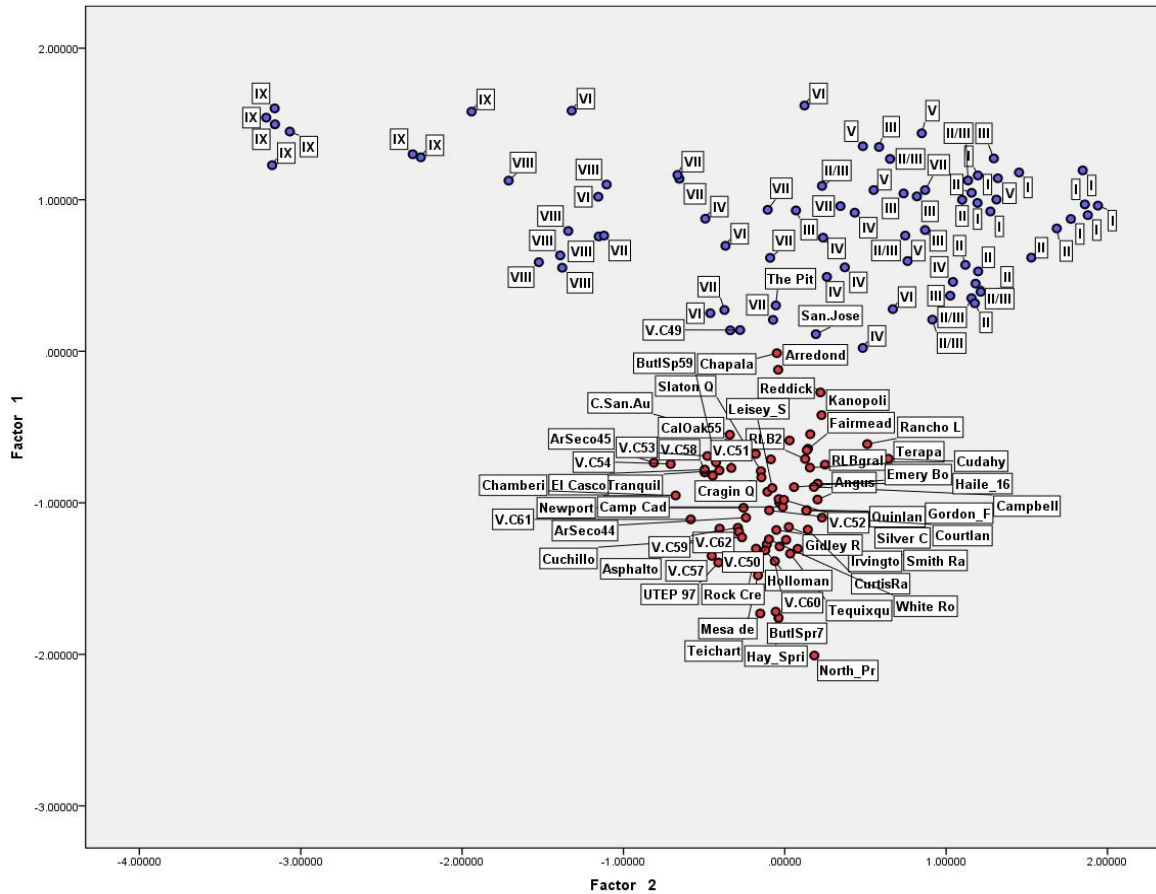


Figura. 35. Factores 1 y 2 de los ACP de las faunas del Irvingtoniano. El primer componente separa las faunas actuales (color azul) de las fósiles (color rojo). Mientras que el factor 2, está significativamente relacionado con las variables bioclimáticas térmicas.

El componente 4 (fig. 36) tiene una correlación significativa con las variables bioclimáticas de humedad. El extremo positivo se correlaciona significativamente con la variable de precipitación anual ( $P: p= 0,00$  y  $r= 0,440$ ). Mientras que el extremo negativo tiene una correlación negativa significativa con la variable aridez ( $D p= 0,004$  y  $r= -0,329$ ). Este hecho se relaciona en que los pequeños herbívoros (masa corporal de 0.1 a 10 Kg.) tienden a ser más diversos en sitios de vegetación “tupida o cerrada” en donde las precipitaciones son muy elevadas. Mientras que los bóvidos tienen una distribución mayoritariamente en regiones áridas del planeta.





(23° a 30° N & S), que incluye los biomas de desiertos subtropicales, bosques laurisilvas y esclerófilos (veranos calidos con temperaturas máximas que superan los 30°C, inviernos frescos que no descienden a 0°C y una estacionalidad térmica moderadamente alta). En esta cintura se observa un gran número de localidades fósiles de episodios interglaciares del Irvintoniano temprano y tardío. El gradiente negativo se reconoce las zonas Templada y Frígida. Al inivio de los valores negativos se registra las localidades del cinturón Eutemplado o Subtemplada baja (30° a 35° N y S) que incluye principalmente bosques templados caducifolios y estepas (temperatura media anual que no supera los 15°C, inviernos fríos con temperaturas mínimas que alcanzan a descender por debajo de 0°C y una oscilación térmica anual muy elevada). El resto de las faunas fósiles del Pleistoceno se ubican en esta parcela, la mayoría son de episodios interglaciares. Continuando por el gradiente negativo esta el cinturón Templado superior que agrupa básicamente al bioma de bosque boreal (inviernos muy frios con temperaturas mínimas invernales por debajo de los -10°C, una elevada estacionalidad térmica anaual superior a los 20°C). El extremo negativo es ocupado por la zona Frígida, que agrupa exclusivamente al bioma de Tundra (temperatura media media por debajo de 0°C, inviernos muy fríos que descienden por debajo de los -25°C y una elevada estacionalidad térmica anual).

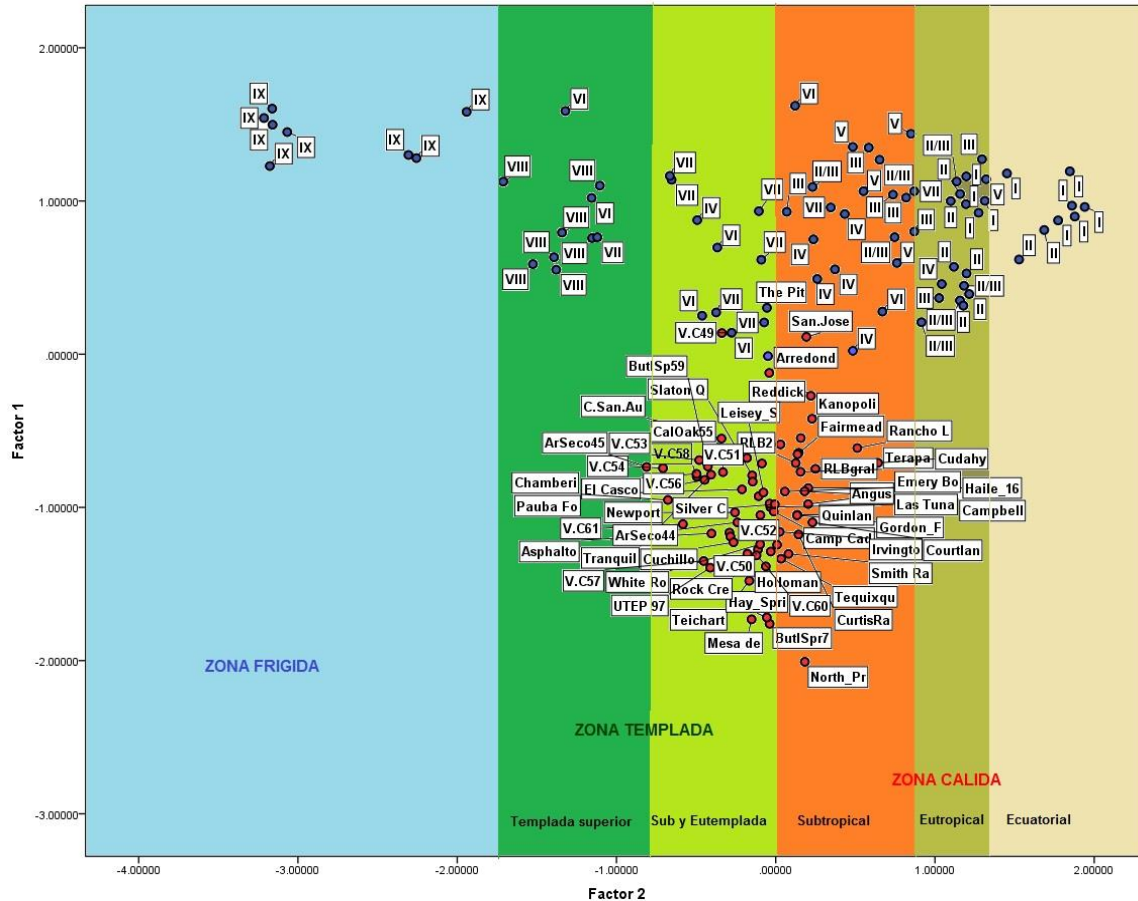


Figura 37. El Factor 2, permite inferir la posición de las tres zonas latitudinales del globo y además de algunas de sus cinturas térmicas. Los tonos naranjas representan la zona Cálida o Tropical que incluye las cinturas Ecuatoriales, Eutropical y Subtropicales. Los Tonos verdes a zona Templada con las cinturas Subtemplada, Eutemplada y Templado superior. La zona azul representa la zona Frígida.

### Analisis discriminantes

Para poder inferir el bioma correspondiente a cada comunidad fósil del Irvingtoniano se realizó un análisis discriminante en función de las variables ecológicas estudiadas (tablas 11, 12, 13 y 14). Los grupos pronosticados para su discriminación fueron los mismos biomas de la tipología de Walter (1970) utilizados anteriormente. Se discriminaron las 75 localidades de faunas actuales (regiones biogeográficas de Neártica, Etiópica, Paleártica y Oriental) (tabla 16). En total el 94.7 % de los casos fueran agrupados correctamente. Tan sólo hay cuatro casos mal clasificados: Aleppo, El Cabo, Matwara y Brasilia. Estos cuatro casos fueron clasificados por presentar condiciones climáticas poco habituales como se mencionó anteriormente. Los resultados obtenidos son satisfactorios para reconocer el

primero y segundo bioma inferido con mayor probabilidad en las faunas del Irvingtoniano (tabla 32).

**Tabla 32.** En esta tabla se muestra un resumen de los análisis discriminantes, de las faunas del Irvingtoniano. Condiciones climáticas inferidas, para cada uno de los yacimientos estudiados, en función del análisis discriminante realizado. Las leyendas se refieren al conglomerado en la fig. 4; el Bioma: I, pluvisilva; II, bosque tropical deciduo; II/III, sabana; III, desierto subtropical, IV, bosque esclerófilo; V, laurisilva, VI, bosque templado caduco; VII, estepa; VIII, taiga, IX, tundra. Bioma 1, bioma inferido con mayor probabilidad; P1, probabilidad del bioma inferido con mayor posibilidad; Bioma 2, bioma inferido con segunda mayor probabilidad.

<b>Conglo.</b>	<b>Localidades</b>	<b>Bioma 1</b>	<b>P1</b>	<b>Bioma 2</b>
C.1.1	Vallecito Creek 53	IV	1.000	VII
C.1.1	Vallecito Creek 47	IV	1.000	VII
C.1.1	Vallecito Creek 57	IV	1.000	VII
C.1.1	Vallecito Creek 60	IV	1.000	VII
C.1.1	Vallecito Creek 59	IV	1.000	VII
C.1.1	Vallecito Creek 56	IV	1.000	VII
C.1.1	Vallecito Creek 58	IV	1.000	VII
C.1.1	Vallecito Creek 51	IV	.997	VII
C.1.1	Vallecito Creek 52	IV	1.000	VII
C.1.1	Vallecito Creek 62	IV	1.000	VII
C.1.3	California Oak 05.006.303	IV	.844	VII
C.1.3	California Oak 5.6.155	IV	1.000	VII
C.1.3	Curtis Floss	IV	1.000	VII
C.1.3	Gidley Road	IV	.712	V
C.1.2	Vallecito Creek 50	IV	1.000	VII
C.1.2	White Rock Sandpit	IV	1.000	II/III
C.1.2	Arroyo Seco 44	IV	1.000	VII
C.1.2	Arroyo Seco 45	IV	1.000	II/III

Capítulo II: Paleoecología de la estructura de comunidades de mamíferos del Neógeno tardío de Norteamérica meridional

C.1.2	Vallecito Creek 49	IV	1.000	VII
C.1.2	Vallecito Creek 54	IV	1.000	VII
C.1.2	Vallecito Creek 61	IV	1.000	VII
C.1.3	Tecolotlán (Irv)	IV	1.000	VI
C.2.1	Courtlan Canal	VI	1.000	IV
C.2.1	Rock Creek	VII	1.000	III
C.2.1	Gilliland	VII	1.000	VI
C.2.1	Holloman	VI	1.000	VII
C.2.1	Slaton Quarry	VII	1.000	V
C.2.1	UTEP 97	VII	1.000	V
C.2.2	Inglis IA	II/III	1.000	V
C.2.2	Leisey Shell Pit IA	II/III	1.000	V
C.2.2	Haile 16 <sup>a</sup>	II/III	.922	V
C.2.2	EL Golfo de Santa Clara	II/III	1.000	V
C.3.4	Rancho La Brea Gral.	IV	1.000	VI
C.3.4	Rancho La Brea 2	IV	1.000	VI
C.3.4	Cedazo	II/III	1.000	VI
C.3.4	Redick IA	II/III	1.000	IV
C.3.4	Arredondo IIA	II/III	1.000	IV
C.3.3	Terapa	IV	1.000	II/III
C.3.3	Smith Ranch	VIII	.998	V
C.3.3	Tequiquiac I	II/III	.524	VI
C.3.3	Campbell Hill	IV	1.000	
C.3.3	Newport Bay	IV	1.000	VII
C.3.3	La Brisca	IV	.969	II/III
C.3.3	Cueva de San Agustín	II/III	1.000	IV
C.3.3	Teichart Gravel Pit	VII	.993	V
C.3.2	Silver Creek	IV	1.000	VII
C.3.2	Mesa de Maya	VII	1.000	III

C.3.2	Tranquility	VII	1.000	IV
C.3.2	Cragyn Quarry Loc.	II/III	1.000	IV
C.3.2	Gordon Fossil Locality	VII	.999	IV
C.3.2	Angus	II/III	1.000	IV
C.3.2	Buttler Spring 4-59	VII	.988	II/III
C.3.2	Buttler Spring 7	VII	1.000	IV
C.3.2	North Prong Quarry	VII	.631	IV
C.3.2	Arkalon	VII	1.000	IV
C.3.2	Cudhay	VI	1.000	IV
C.3.1	Fairmead Landfill	VII	1.000	II/III
C.3.1	Irvington	VI	1.000	IV
C.3.1	Pauba Formation	VII	1.000	IV
C.3.1	Hay Spring Fossil Quarry	VII	1.000	III
C.3.1	Camp Cady	VII	1.000	IV

### **Límite Blancano tardío/Irvingtoniano temprano**

#### *Aspectos paleoclimáticos*

Es probable que el límite latitudinal entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical pudo haber fluctuado significativamente entre cada ciclo glacial e interglacial, afectando de manera diferente a las especies de climas fríos como las tropicales. Sin embargo, no se reconocen cambios de biomas entre cada ciclo glacial e interglacial. Los biomas templados de bosques esclerófilo que aparecen en el Pacífico sur de Estados Unidos y noroeste de México, continuaron sin modificaciones a lo largo de esta temporalidad (tabla 33). Posiblemente, fueran más abiertos, fríos y áridos durante los ciclos glaciares; y más boscosos y húmedos durante los interglaciares (Axelrod, 1950; Raven & Axelrod, 1978) la aridez y una disminución de las precipitaciones de verano, posiblemente debido

**Tabla 33.** Localidades del Límite del Blancano tardío/Irvingtoniano temprano y sus biomas inferidos en el análisis discriminante del método de diversidad ecológica.

Conglo.	Localidades	Ubicación	Provincia biótica	Bioma inferido
Límite entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical				
C.1.1	Vallecito Creek 53	California, E.U.A	Californiana	Boque esclerófilo
C.1.1	Vallecito Creek 47	California, E.U.A	Californiana	Boque esclerófilo
C.1.1	Vallecito Creek 57	California, E.U.A	Californiana	Boque esclerófilo
C.1.1	Vallecito Creek 60	California, E.U.A	Californiana	Boque esclerófilo
C.1.1	Vallecito Creek 59	California, E.U.A	Californiana	Boque esclerófilo
C.1.1	Vallecito Creek 56	California, E.U.A	Californiana	Boque esclerófilo
C.1.1	Vallecito Creek 58	California, E.U.A	Californiana	Boque esclerófilo
C.1.1	Vallecito Creek 51	California, E.U.A	Californiana	Boque esclerófilo
C.1.1	Vallecito Creek 52	California, E.U.A	Californiana	Boque esclerófilo
C.1.1	Vallecito Creek 62	California, E.U.A	Californiana	Boque esclerófilo
C.1.3	California Oak 05.006.303	California, E.U.A	Arizoniana	Bosque esclerófilo
C.1.3	California Oak 5.6.155	California, E.U.A	Arizoniana	Bosque esclerófilo
C.1.3	Curtis Floss	Arizona	Arizoniana	Bosque esclerófilo
C.1.3	Gidley Road	Arizona	Arizoniana	Bosque esclerófilo
Región biogeográfica Neártica				
C.1.2	Vallecito Creek 50	California, E.U.A	“Camelops”	Boque esclerófilo
C.1.2	White Rock Sandpit	California, E.U.A	“Camelops”	Boque esclerófilo
C.1.2	Arroyo Seco 44	California, E.U.A	“Camelops”	Boque esclerófilo
C.1.2	Arroyo Seco 45	California, E.U.A	“Camelops”	Boque esclerófilo
C.1.2	Vallecito Creek 49	California, E.U.A	“Camelops”	Boque esclerófilo
C.1.2	Vallecito Creek 54	California, E.U.A	“Camelops”	Boque esclerófilo
C.1.2	Vallecito Creek 61	California, E.U.A	“Camelops”	Boque esclerófilo
Región biogeográfica Neotropical				
C.1.3	Tecolotlán (Irv)	Jalisco, México	Región b. Neotropical	Bosque esclerófilo

## Episodio Interglacial

### *Región biogeográfica Neártica*

Durante el límite Plio-Pleistoceno el clima del sur de California pasó gradualmente de calido-humedo a templado-seco. Esta tendencia hacia condiciones más frías y áridas se puede observar en secuencia de localidades de Anza Borrego. En nuestro análisis las localidades de Vallecito Creek y Arroyo Seco fueron agrupados dentro de la faja térmica eutemplada y templado superior del factor II del ACP (análisis de componentes principales). En este gradiente tenemos un rango de temperaturas mínimas invernales que van desde los 0°C, hasta los -7°C. La estacionalidad térmica anual también se incrementó, pasó de 25°C hasta los 30°C. Las precipitaciones anuales por lo contrario descendieron de 1000 mm anuales a 600 mm. Estos datos coinciden en parte con los resultados climáticos de paleosuelo e isótopos estables de Peryam *et al.*, (2011). Ellos sugieren un incremento de

a un debilitamiento del monzón de verano. A pesar de la tendencia gradual hacia el enfriamiento y la aridez no se infirieron cambios sustanciales de biomas en la región. El análisis discriminante clasificó como bioma de bosque esclerófilo a todo este conjunto de localidades. El registro floral de la costa central de California sugieren la presencia de un bosque mixto de coníferas y vegetación esclerófila latifoliada (Barbour *et al.*, 2007).

La tendencia hacia el enfriamiento y la aridez también se ve reflejada en el interior de California y Arizona (provincia Arizoniana). Los inviernos tendieron a ser cada vez más fríos, las temperaturas mínimas invernales decaían por debajo de 0°C; la amplitud térmica se incrementó hasta los 30°C. Las precipitaciones por otra parte disminuyen, hasta caer por debajo de los 500 mm anuales, posiblemente por el efecto sombra que ejerce la reciente elevación de la sierra Nevada (Webb & Opdike, 1995). Estas condiciones cada vez más frías y secas, provocarían la disminución del bioma de bosque esclerófilo (California Oak 5.6.155, Gidley Rod, Curtis Ranch) y la expansión de estepas (California Oak 05.00.303).

### *Región biogeográfica Neotropical*

Durante el límite Plio-Pleistoceno, Mesoamérica experimentó un decaimiento menos intenso de temperaturas y aridez. En el centro-occidente de México se reconoce un clima cálido-templado, con cierta semejanza al de la actualidad. Los inviernos fueron frescos, con temperaturas mínimas invernales cercanos a los 7°C. La oscilación térmica anual no alcanzaba los 20°C. Mientras que la precipitación anual fue muy elevada, por encima de los 1000mm. De acuerdo al análisis discriminante, el bioma que proliferó en esta localidad fue el bosque esclerófilo.

### **Irvingtoniano temprano**

#### *Aspectos paleoambientales*

En nuestro análisis, los ciclos glaciares e interglaciares del Irvingtoniano temprano no se distinguen entre sí, por su corta duración. Pero, al menos sí se pudo establecer un panorama general del paleoambiente que se desarrolló en el extremo meridional de la región biogeográfica Neártica y el extremo norte de la región Neotropical (tabla 34).

**Tabla 34.** Localidades del Irvingtoniano temprano (conglomerado C.2) y sus biomas inferidos en en análisis discriminante del método de diversidad ecológica.

<b>Conglo.</b>	<b>Localidades</b>	<b>Ubicación</b>	<b>Provincia biótica</b>	<b>Bioma inferido</b>
Región biogeográfica Neártica				
C.2.1	Courtlan Canal	Kansas, E.U.A	Kansana	Bosque templado caduco
C.2.1	Rock Creek	Texas, E.U.A	Kansana	Estepa
C.2.1	Gilliland	Texas, E.U.A	Kansana	Estepa
C.2.1	Holloman	Oklahoma, E.U.A	Kansana	Bosque templado caduco
C.2.1	Slaton Quarry	Texas, E.U.A	Kansana	Estepa
C.2.1	UTEP 97	Nuevo México, E.U.A	Kansana	Estepa
Región biogeográfica Neotropical				
C.2.2	Inglis IA	Florida, E.U.A	Austroriparia	Sabana subtropical
C.2.2	Leisey Shell Pit IA	Florida, E.U.A	Austroriparia	Sabana subtropical
C.2.2	Haile 16 <sup>a</sup>	Florida, E.U.A	Austroriparia	Sabana subtropical
C.2.2	EL Golfo de Santa Clara	Sonora, México	Sonorenses	Sabana subtropical

### *Región biogeográfica Neártica*

En el centro de las Grandes Llanuras norteamericanas (provincia biótica Kansana) prosperaron dos tipos de condiciones climáticas distintas, diferenciadas a lo largo del gradiente latitudinal. En el norte de Kansas el clima fue ligeramente más frío que en la actualidad. En las localidades de Courtland Canal y Rock Creek (Kansas) se infirieron inviernos fríos, con temperaturas mínimas invernales cercanas a los  $-10^{\circ}\text{C}$  y la amplitud térmica anual rondaba los  $35^{\circ}\text{C}$ . Las precipitaciones anuales fueron más elevadas que en el norte de Texas, superando los 800mm al año. Estas inferencias bioclimáticas coinciden con la información ecológica que brinda el material fosilífero de sus moluscos (no incluidos en el análisis), indicando que las condiciones climáticas no fueron tan diferentes a las actuales, con una elevada presencia de lagunas y lagos permanentes con corrientes relativamente libres de sedimentos gracias a precipitaciones muy abundantes, que a su vez permitieron el desarrollo de una amplia cobertura vegetal los bosques nemorales (Frye & Bryon, 2005). Esto se ajusta con los biomas inferidos por el análisis discriminante, se registran estepas en las faunas Rock Creek y bosques templados caducos en Courtlan Canal.

Al descender por la gradiente latitudinal de las Grandes Llanuras (sur de la provincia Kansana) el clima tendió a ser menos frío, pero más árido. En Slaton Quarry, Gilliland y Holloman se infirieron inviernos, con temperaturas mínimas cercanas a los  $-5^{\circ}\text{C}$ , y una amplitud térmica anual muy elevada, de  $30^{\circ}\text{C}$ . Las precipitaciones anuales fueron bajas, inferiores a los 400 mm anuales. De acuerdo al análisis discriminante se desarrollaron praderas en Slaton Quarry y Gilliland Texas; y bosque templado caduco en



Holloman (Oklahoma). Los escasos datos que se cuenta de la flora de Nuevo México y Texas indican la presencia de pinos y abetos en montañas, praderas de Artemisa en las grandes cuencas y llanuras (Hall, 2005). Entre las más destacadas esta la flora de Rita Blanca en Panhandle, Texas, que incluye taxones de *Artemisia*, *Quercus*, *Pinus*, *Juniperus*, gramíneas, Compositae, y Chenopodiaceae.

### ***Región biogeográfica Neotropical***

En la provincia biótica Sonorense (Planicie Costera del Mar de Cortes) se desarrolló un paleoclima tropical. En la localidad El Golfo de Santa Clara se infirieron inviernos prácticamente libres de heladas, con temperaturas mínimas que podían descender alrededor de 12°C y una estacionalidad térmica anual de sólo 15°C. La precipitación anual debió de ser más elevada que en la actualidad para esta zona, pues se infiere que alcanzó niveles superiores a los 800 mm al año. Gran parte de estas lluvias pudieron haber precipitado como monzones de verano lo que sugiere que el Mar de Cortez fue más caliente que hoy en día (Van Devender, 1973).

El bioma inferido para El Golfo de Santa Clara es el de sabana subtropical. Esto sugiere que se trató de un episodio interglaciar durante el Pleistoceno (Lindsay, 1984; White *et al.*, 2010). De acuerdo a Croxen III *et al.*, (2007) la asociación de fósiles El Golfo de Santa Clara representa una sola paleobiota, que incluye la existencia de por lo menos cuatro comunidades ecológicas distintas: galería de bosque ripario, arbustos y matorral, selva y sistemas adherados. Sin embargo, los datos paleobotánicos son escasos, incluyen taxones arbóreos como *Washingtonia sp.* (palmera de abanico), *Umbellularia salicifolia* (laurel), *Juglans pseudomorpha* (nogal) y *Populus sp.* (alamo) (Lindsay, 1984; Davis *et al.*, 1990). La palmera abanico y el alamo indicaría la presencia de un bosque de galería o ripario, mientras que el laurel y el nogal a la selva mezclada (Croxen III *et al.*, 2007).

### **Provincia biogeográfica Austroriparia**

En la provincia biogeográfica Austroriparia (Llanura Costera del Golfo de México) se desarrolló un clima cálido-templado. En las localidades de Leisey Shell Pit 1A, Inglis IA y Haile 16A se infirieron temperaturas mínimas invernales muy suaves, superiores a los 6°C y una amplitud térmica superior a los 20°C. La precipitación anual varió de una localidad a

otra. En Haile 16A se calcula que fue mayor a los 700 mm anuales, por lo que no es de extrañar que el bioma inferido en ella sea el de sabana subtropical. Mientras que en Leisey Shell Pit 1A e Inglis IA se reconocen precipitaciones anuales superiores a los 1000 mm. Sin embargo, el bioma inferido en ambas localidades fue el de sabana subtropical. Estas discrepancias climáticas podrían ser el resultado de una diferencia temporal entre las faunas, por los ciclos glaciares e interglaciares. David Webb (1977) asumió que durante el Pleistoceno temprano, Florida fue marcado por un extenuante desarrollo de hábitats de pinos de hoja larga, pero los datos a nivel de especie no se han verificado. No obstante este tipo de hábitats de pino de hoja larga estuvo asociado con flora de matorral y pastizales en la Planicie Costera (Nees, 2013).

### **Irvingtoniano tardío**

#### ***Aspectos paleoecológicos***

#### **Episodio interglaciar Aftoniense tardío - glaciación Kansaniense temprano**

##### ***Región biogeográfica Neártica***

Hacia finales del interglaciar Aftoniense, comienza a configurarse la provincia biótica de “*Camelops*”, esto se correlaciona con una tendencia gradual hacia el enfriamiento y la aridez, es empieza (fig. 35). En latitudes meridionales de esta provincia (sur de California), se infirieron condiciones templadas con inviernos muy fríos, con temperaturas mínimas invernales quedebajo de los 0° C. Mientras que la estacionalidad térmica osciló anualmente hasta alrededor de los 30° C. Las precipitaciones no fueron muy elevadas, alcanzando menos de los 600 mm anuales. Los biomas inferidos en estas faunas fueron el bosque caducifolio en la localidad de Irvington, y estepa en Camp Cady, Pauba Formation, y Fairmead Landfill. La fauna de Camp Candy, registra material de paleoflora de matorrales de juníferos - salvias (Enzel *et al.*, 2003).

Hacia el interior de la provincia de “*Camelops*” (Hay Spring Fossil Quarry, Nebraska), las condiciones térmicas no fueron tan diferentes, con inviernos igual de fríos y una elevada estacionalidad térmica anual. En cambio la precipitación anual fue un poco más intensa, cercana a los 700mm. El bioma inferido en Hay Spring Fossil Quarry, es el de estepa. A falta de datos paleobotánicos es difícil saber cómo fue este tipo estepa. Aunque, la ausencia de mamíferos de locomoción escansorial y arborícola indican un entorno

abierto, poco arbolado, pero en las márgenes de ríos y lagos existiría una cubierta arbórea, indicada por la presencia de castores.

## **Illinoiense tardío - Sangamoniense temprano**

### ***Región biogeográfica Neártica***

Hacia finales del Illinoiense, el sur de las Grandes Llanuras comenzó gradualmente a ser menos templado, los inviernos tendieron a ser más cálidos, con temperaturas mínimas invernales que no descendían por debajo de 0° C. La amplitud térmica media anual debió ser superior a los 20° C. La precipitación anual fue moderada, mayor a 700mm. Los biomas inferidos en esta región variaron: estepas en North Prong Quarry, Arkalon, Butler Spring KU locality 7; y bosque templado en Cudahy (Fig. 59). La ausencia de datos paleobotánicos en estas localidades, dificulta saber si estas estepas fueron arboladas o no, incluso si se trató de un bioma “no análogo” como el de tundra-estepa, o estepa-taiga. No obstante, en la misma cuenca de Butler Spring se registra un diverso material palinológico en la localidad de Adams, considerada coetánea de Cudahy (Lindsay *et al.*, 1975). El polen de esta fauna local es dominado por *Pinus*, *Artemisia*, y otras Compositae, y Gramineae (Kürten & Anderson, 1980).

Pero, ya en el interglaciar Sangamoniense el sur de las Grandes Llanuras mantuvo temperaturas templadas sin ser tan intensas, con inviernos más suaves que en la actualidad que alcanzaban mínimas superiores a los 0° C. La amplitud térmica media anual fue elevada, superior a los 22.5° C. Las precipitaciones anuales debieron de ser inferiores a los 500mm. Los biomas en esta región fueron inferidos en el análisis como sabanas subtropicales en Cragin Quarry y Angus; estepas en Butler Spring y Gordon Fossil Quarry. Sin embargo, los datos paleobotánicos de Cragin Quarry loc. 1, sugieren que se trató de una estepa compuesta de artemisa, ambrosía, pastos cortos y quenopodiáceas secas en tierras altas, mientras que taxones de pinos y árboles de madera dura se restringieron a los márgenes de arroyos o cuencas artesianas (Kapp, 1965).

Durante el interglaciar Sangamoniense, el clima del suroeste de Estados Unidos, de la (norte de California, Utah y Colorado) fue más frío que hacia el interior del continente. Los inviernos fueron fríos, semejantes a los actuales para esta región con temperaturas mínimas por debajo de 0° C, aunque con ligeras diferencias locales. La amplitud térmica

media anual fue muy elevada, cercana a 30° C. Mientras que las precipitaciones fueron moderadamente bajas, cercanas a los 600 mm anuales. Los biomas inferidos en esta región fueron templados, bosque esclerófilo en Silver Creek Junction (Utah); estepas en Tranquility, Teichart Gravel Pit (California) y Mesa de Maya (Colorado). Aunque estas localidades carecen de información paleobotánica, la región cuenta con importante registro floral del Pleistoceno tardío, que incluyeron taxones de encinos gamble (*Quercus gambelii*), arce (*Acer negundo*), nopales pera (*Opuntia* subgénero *Platyopuntia*), sumaco fragante (*Rhus aromatica* var. *trilobata*), membrillo (*Amelanchier utahensis*) y gramínea (*Oryzopsis hymenoides*) (Withers & Mead, 1993). Estos taxones nos indican la presencia de un matorral arbolado semiárido.

*Región biogeográfica Neotropical o posible zona de transición entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical*

Norteamérica meridional no sufrió cambios climáticos tan severos entre los ciclos glaciales e interglaciares. Aun así entre el interglacial Sangamonense y el glacial Wisconsinense se perciben diferencias entre las temperaturas invernales que pudieron afectar el patrón biogeográfico de los biomas entre ambos episodios.

Provincia biótica del Pacífico norte mesoamericano

A lo largo del occidente de Norteamérica meridional prosperó un clima cálido-templado. Curiosamente se observan variaciones térmicas a lo largo del gradiente latitudinal. Por ejemplo, en el sur de California (Newport Bay, Cambell Hill) y noroeste de México (Rancho La Brisca, Sonora), se infirieron condiciones templadas, en donde los inviernos fueron frescos con temperaturas mínimas superiores a los 5° C. La estacionalidad térmica media anual fue relativamente alta, superior a los 20° C. Mientras que las precipitaciones fueron muy bajas, inferiores a los 500 mm al año. El bioma inferido en las localidades Newport Bay y Cambell Hill, fue el de bosque esclerófilo. Mientras que en Rancho La Brisca fue de desierto subtropical. Aunque estas localidades carecen de datos paleobotánicos, la información paleoecológica que nos brinda su registro de vertebrados permite inferir como fueron estas faunas locales. La localidad de Newport Bay cuenta con un amplio registro de aves costeras *Stercorarius*, *Puffinus opisthomelas*, *Phoebastria albatros*, *Gavia stellata*,

*Gavia ártica* (Miller, 1971). Por lo que el sitio debió ser una bahía protegida por islas. A pesar de la presencia aves dulceacuícolas árticas (*Anser albifrons*, *Branta canadensis*, *Gavia stellata*, *Gavia artica*, *Gavia immer*), el hábitad debió de ser cálido- templado indicado por la presencia de vertebrados de afinidades tropicales como *Tapirus* y las tortugas Testudines; muchas de estas aves árticas pudieron ser inmigrantes invernales (Tyrberg, 2010).

Hacia latitudes más bajas de Norteamérica meridional (Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México) prosperó un clima más fresco que en la actualidad para esta región. Los inviernos fueron más fríos que en el sur de la costa californiana, con temperaturas mínimas cercanas a 0° C y una estacionalidad térmica media anual muy elevada, cercana a los 30° C, mientras que las precipitaciones fueron muy intensas, cercanas a los 1000mm anuales. El bioma inferido en la localidad de Cueva de San Agustín, Oaxaca, fue el de bosque laurisilva. Esta localidad no cuenta con registros florísticos, sin embargo, cerca de esta localidad se tiene registros de invertebrados del Pleistoceno tardío que nos pueden dar información ecológica importante. La presencia de gasterópodos dulceacuícolas como las Familias Planorbidae, Lymnaeidae y bivalvos de la familia Pisidiidae nos indica un entorno con cuerpo de agua dulce permanente con vegetación y materia orgánica abundante (Guerrero-Arena *et al.*, 2010). El registro de gasterópodos terrestres de la Familia Pupillidae, son propios de zonas boscosas y húmedas (Guerrero-Arena *et al.*, 2009).

#### Provincia biótica de la Altiplanicie mexicana

El paleoclima del interior de Norteamérica meridional fue ligeramente más cálido que la costa Pacífica. Se desarrollaron inviernos frescos, con temperaturas mínimas que no descendían por debajo de los 0° C. La amplitud térmica media anual fue elevada, superior a los 20° C. Las precipitaciones anuales variaron localmente, en el sur de Texas fueron inferiores a los 500 mm anuales, mientras que hacia el centro de Sonora se infirieron precipitaciones más elevadas, cercanas a los 1000 mm; pero hacia el centro de México estas disminuyen ligeramente a 700 mm anuales. Esta variabilidad se refleja en los diferentes biomas inferidos, estepa en Smith Ranch (Texas); bosque esclerófilo en Terapa (Sonora); y sabana subtropical en Tequixquiac (Estado de México). La fauna de Terapa, contiene un diverso registro de aves, de las cuales numerosas especies son acuáticas (somormujos, pelícanos, cormoranes, garzas, ibis, patos, gallineta morada, etc....) lo que refleja un

ambiente lacustre como un río o lago (Steadma, 2010). Mientras que las especies de aves no acuáticas (*Aguila chrysaetos*, *Circus cyaneus*, *Strix brea*, *Caracara cheriway*, entre otras) sugieren un hábitat de pastizales a bosque abierto de matorral espinoso subtropical (Steadma & Mead, 2010). Esto coincide con la presencia de reptiles (cocodrilos) y mamíferos (capibaras) de afinidades tropicales (Mead *et al.*, 2007).

### **Episodio de la Glaciación Wisconsin o máximo glaciario**

Sur de la provincia biótica Californiana

Durante el último glaciario, el clima de Norteamérica meridional (Mesoamérica) no fue tan extremo como en latitudes septentrionales. Aunque sí se reconoce una moderada caída de las temperaturas mínimas invernales. Al sur de la provincia biótica Californiana (Rancho La Brea, Los Ángeles) se desarrolló un clima más fresco y húmedo que en la actualidad (Coltrain *et al.*, 2004), muy semejante al que prolifera actualmente en la península de Monterey, a unos 300 kilómetros al norte de los Ángeles. Los inviernos fueron frescos, con temperaturas mínimas invernales superiores a 0° C. La amplitud térmica media anual fue elevada, mayor a los 20° C. En cambio la precipitación anual fue casi el doble de hoy en día, cercana a los 700 mm anuales. Estas lluvias a pesar de no ser tan elevadas fueron lo suficientes para el desarrollo del bioma de bosque esclerófilo, inferido por el análisis discriminante en las localidades de Rancho La Brea 2 y Rancho La Brea general. Los datos paleobotánicos de estas faunas confirman la presencia de por lo menos tres tipos de comunidades de vegetación esclerófila: chaparral, bosque de roble y matorral costero (Coltrain *et al.* 2004). Las comunidades de chaparral crecieron cerca de las laderas de montañas de Santa Mónica con secuoyas de la montaña (*Sequoia sempervirens*), cornejos (*Cornus californica*) y robles (*Quercus*); la Llanura de Santa Mónica estuvo dominada por salvia costera con pinos y cipreses en sitios elevados (Stock & Harris, 1992); la comunidad ribereña incluyó sauce (*Salix lasiolepis*), cedro (*Juniperus*) y sicomoro (*Platanus racemosa*) (Selden & Nudds, 2012). Esta última comunidad nos indica la intromisión de elementos florísticos boreales a los bosques esclerófilos.

*Provincia biótica Austroriparia*

El nordeste de la región mesoamericana (Florida), se caracterizó por un clima más templado y húmedo que en el presente. Los inviernos fueron frescos con temperaturas mínimas que no alcanzaban los 0° C y una amplitud térmica media anual alta superior a los 20° C. Las precipitaciones fueron muy elevadas, mayores a los 2000 mm anuales. Las localidades de Redick IA y Arredondo IIA fueron inferidas en nuestro análisis como sabana subtropical. Sin embargo, presenta una mezcla de taxones subtropicales y templados. Es posible que se trate de un bioma “no análogo” a los del presente. Aunque no tenemos evidencia de los su composición florística, en otras localidades de Florida de edades coetáneas, se han encontrado importantes registros paleobotánicos. La Flora de Lake Tulane incluye taxones septentrionales como *Pinus*, *Quercus*, *Caraya*, *Alnus*, *Picea* and *Tsuga* y otros elementos florísticos no nortños como *Ceratolia*, *Ambrosia* y *Poacea* (Grim *et al.*, 2006; Russell, *et al.*, 2009).

Bajando por la gradiente latitudinal, en el centro-norte de México (Cedazo, Aguascalientes) prosperó un clima cálido-templado, ligeramente más frío que en la actualidad para esta región. Los inviernos fueron más frescos que en el presente, con una temperatura mínima inferior a los 10° C y una estacionalidad térmica media anual superior a los 20° C. Las precipitaciones no fueron muy elevadas, superando los 500 mm al año. El bioma inferido para la localidad del Cedazo, Aguascalientes fue el de sabana subtropical. Mooser & Dalquest (1975) consideran que la localidad del Cedazo fue una llanura o pastizales con árboles y arbustos a lo largo de un curso de agua indicada por la presencia de grandes mamíferos adaptados a la locomoción de hábitats abiertos, pero sin ningún elemento en el ambiente del bosque tropical. Aunque esto último parece no sustentarse del todo, debido a la presencia de taxones arbóreos de afinidades tropicales como *Didelphis marsupialis*, *Panthera onca* y *Erethizon* (no incluido en el análisis).

**Tabla. 35.** Localidades del Irvingtoniano tardío (conglomerado C.3) y sus biomas inferidos en el análisis discriminante del método de diversidad ecológica.

Cong.	Localidad	País, Estado	Provincia	Bioma inferido
C.3.4	Rancho La Brea Gral.	California, E.U.A.	Californiana	Bosque esclerófilo
C.3.4	Rancho La Brea 2	California. E.U.A.	Californiana	Bosque esclerófilo

Capítulo II: Paleoecología de la estructura de comunidades de mamíferos del Neógeno tardío de Norteamérica meridional

C.3.4	Cedazo	Aguascalientes, Mex	Altiplano mexicano	Sabana subtropical
C.3.4	Redick IA	Florida, E.U.A.	Austroriparia	Sabana subtropical
C.3.4	Arredondo IIA	Florida, E.U.A.	Austroriparia	Sabana subtropical
C.3.3	Terapa	Sonora, México	Altiplano mexicano	Bosque esclerófilo
C.3.3	Smith Ranch	Texas, E.U.A.	Altiplano mexicano	Estepa
C.3.3	Tequixquiac I	Edo. Mex. México	Altiplano mexicano	Sabana subtropical
C.3.3	Campbell Hill	California, E.U.A.	Pacífico norte Mesoamericano	Bosque esclerófilo
C.3.3	Newport Bay	California, E.U.A.	Pacífico norte Mesoamericano	Bosque esclerófilo
C.3.3	La Brisca	Sonora, México	Pacífico norte Mesoamericano	Bosque esclerófilo
C.3.3	Cueva de San Agustín	Oaxaca, México	Pacífico norte Mesoamericano	Bosque laurisilva
C.3.3	Teichart Gravel Pit	California, E.U.A.	Artemisiana	Estepa
C.3.2	Silver Creek	Utah, E.U.A.	Artemisiana	Bosque esclerófilo
C.3.2	Mesa de Maya	Colorado, E.U.A.	Artemisiana	Estepa
C.3.2	Tranquility	California, E.U.A.	Artemisiana	Estepa
C.3.2	Cragyn Quarry Loc.	Kansas, E.U.A.	Kansana	Sabana subtropical
C.3.2	Gordon Fossil Locality	Nebraska, E.U.A.	Kansana	Estepa
C.3.2	Angus	Nebraska, E.U.A.	Kansana	Sabana subtropical
C.3.2	Buttler Spring 4-59	Kansas, E.U.A.	Kansana	Estepa
C.3.2	Buttler Spring 7	Kansas, E.U.A.	Kansana	Estepa
C.3.2	North Prong Quarry	Nebraska, E.U.A.	Kansana	Estepa
C.3.2	Arkalon	Kansas, E.U.A.	Kansana	Estepa
C.3.2	Cudhay	California, E.U.A.	Kansana	Bosque templado caduco
C.3.1	Fairmead Landfill	California, E.U.A.	“Camelops”	Estepa
C.3.1	Irvington	California, E.U.A.	“Camelops”	Bosque templado caduco
C.3.1	Pauba Formation	California, E.U.A.	“Camelops”	Estepa
C.3.1	Hay Spring Fossil Quarry	Nebraska, E.U.A.	“Camelops”	Estepa
C.3.1	Camp Cady	California, E.U.A.	“Camelops”	Estepa



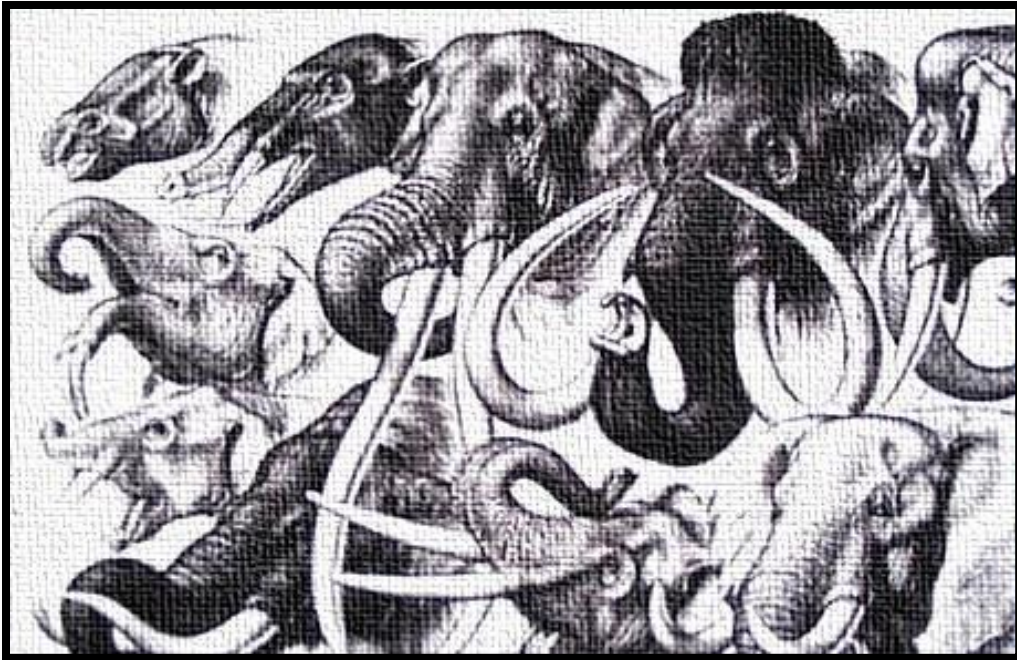
## CONCLUSIONES

El método de diversidad ecológica de Andrews *et al.*, (1979) modificado fue una excelente herramienta que permitió no sólo reconocer la organización de las comunidades de mamíferos Neógeno tardío, sino también la inferencia de los biomas y el paleoclima de Norteamérica meridional de los últimos 9 millones de años. Bajo este método se reconoce una tendencia paulatina hacia el enfriamiento y la aridez durante los últimos 9 millones de años, con un moderado repunte de las temperaturas y la humedad en el Plioceno medio que sólo duró menos de 2 millones de años. Sin embargo, es a partir Blancano tardío, que se reinicia el decaimiento de temperaturas, y humedad, dando inicio a los ciclos glacial – interglacial que durarían hasta el final del Irvingtoniano tardío. Esta tendencia climática es sincrónica en toda Norteamérica, no obstante, su intensidad no fue la misma para todo el subcontinente, el grado de diferenciación es principalmente latitudinal y aunque también esta influido por otros factores regionales cómo el relieve local.

Si bien los biomas abiertos y semi-abiertos comenzaron a percibirse desde principios del Henfiliano temprano (apéndice 3), su expansión y dominio en Norteamérica se da a partir de los 7 millones de años. Hacia finales del Mioceno tardío, los biomas templados como las estepas, bosques esclerófilos y caducifolios sustituyeron al reinado de las sabanas subtropicales de la región biogeográfica Proto-Neártica. Sin embargo, las sabanas subtropicales persisten en gran parte la entidad Mesoamérica, permitiendo la continuidad de taxones braquiodontos de la cronofauna del Clarendoniano. Ya en el Blancano temprano y medio reaparecieron sabanas subtropicales en algunas partes de la región biogeográfica Proto-Neártica. Pero al parecer este tipo de sabanas no fueron tan similares a las que prevalecieron en la región Mesoamericana. En el centro de México se dieron sabanas de inundación, con cuerpos de aguas permanentes, condiciones más afines a las existentes en el noroeste de América del Sur (Kay & Madden, 1997), de allí que facilitara el avance de la fauna sudamericana hasta el esta zona 1 millón antes al Gran Intercambio de fauna entre las Américas. Sin embargo, en el norte México, y Texas, las sabanas subtropicales fueron semiáridas, con alta estacionalidad, lo que resultó en un filtro efectivo para que los heraldos sudamericanos no avanzaran más al norte. Por otro lado, en Kansas se infirieron sabanas más templadas y húmedas.

No se reconocen biomas fríos como bosques boreales o tundras en ninguna de las localidades analizadas, incluso durante el máximo glacial Wisconsin. Incluso cerca de los 40° de latitud norte se infirieron bosques caducifolios, estepas semi-arboladas y abiertas. La ausencia de los biomas de tundra y bosque boreal se puede explicar por una de las siguientes causas: 1) Por razones de muestreo, ambos biomas pudieron haberse distribuido más al norte de nuestra área de estudio, o que simplemente el análisis no tuvo un muestreo lo suficiente representativo de todas las paleocomunidades de la región, pues si estos biomas llegaron a ocupar algunas áreas de las Grandes Llanuras como lo sugieren algunas evidencias de polen en el caso del bosque boreal sólo se restringiría a zonas ribereñas a lo largo de ríos u otras fuentes de agua, mientras que la evidencia palinológica de tundra se mezcla con otros elementos florísticos como los de estepa; 2) Por razones metodológicas, el análisis de diversidad ecológica sólo permite inferir las paleocomunidades que son análogas a las comunidades del presente bajo el precepto de que “la estructura de comunidades de mamíferos del pasado sigue mecanismos muy semejantes que las comunidades actuales”. Sin embargo, existen algunas propuestas que sugieren que durante el Pleistoceno de Norteamérica, se desarrollaron comunidades con una estructura distinta a las actuales, a las que nombraron como “comunidades no armónicas” o “conjuntos no análogos” para describir la naturaleza heterogénea de la composición de las especies (Porten *et al.*, 1983). Por ejemplo, el bioma de “Tundra-Esteba” incluye una mezcla de miembros de tundra alpina y pastizales xerófilos en la misma comunidad. También hay evidencia de que algunos pastizales que se desarrollaron al sur de las Grandes Llanuras tuvieron rodales compuestos de miembros de taiga como abetos (*Abies*) y alerces (*Larix*) (Mehring *et al.*, 1968).

## CAPÍTULO 3



## CAPÍTULO III

### PATRONES DE DIVERSIDAD: RECAMBIOS Y CRONOFAUNAS.

*"Si descubrimos una teoría completa, con el tiempo habrá de ser, en sus líneas maestras, comprensible para todos y no únicamente para unos pocos científicos."*

**-Stephen Hawking-**

## **PATRONES DE DIVERSIDAD: RECAMBIOS Y CRONOFAUNAS.**

### **INTRODUCCIÓN:**

En las últimas décadas se han dado importantes avances en el conocimiento de la dinámica de diversidad del Cenozoico de Norteamérica, en particularmente en los episodios de recambio de fauna (Webb, 1984; Gingerich, 1984; Maas *et al.*, 1988; Webb, 1989; Stucky, 1990; Webb & Opdyke, 1995; Morris *et al.*, 1995; Alroy, 1996; Prothero, 1999). Sin embargo, estos recambios no siempre se expresaron con la misma intensidad. En ocasiones tenemos episodios poco intensos con tasas exiguas de dispersión, endemismo y extinción; pero en ocasiones pudieron ser muy intensos, articulándose como breves episodios de reorganización de las comunidades, caracterizados por la extinción generalizada, rápida especiación entre los sobrevivientes, y el establecimiento de los inmigrantes. Sin embargo, estos recambios siguen hasta cierto punto un patrón, una serie de extinciones periódicas de baja intensidad es seguida por una re-evolución de los tipos de adaptación (episodios de reorganización de las comunidades), estos hechos no son aislados sino que están integrados dentro de los sistemas ecológicos complejos que evolucionan, se extinguen, y se repiten en sincronía temporal (Martin & Meehan, 2005)

Aunque en general los episodios de cambio de fauna se han reconocido y estudiado durante los últimos diez años (Webb Opdyke, 1995), aún existen varias propuestas sobre la génesis de estos sucesos. Algunos consideran que los patrones de rotación rápida están sujetos en términos de forzamiento climático (Webb, 1983; Martin, 1984; Vrba, 1985; Wing & Tiffney, 1987; Barry *et al.*, 1990; Figueirido *et al.*, 2012; Bidgley *et al.*, 2008). Por contraparte otros proponen que la evolución de los mamíferos no siempre responde rigurosamente a los cambios de hábitat y que los controles bióticos pueden ser más importantes que los controles intrínsecos medioambientales (Prothero & Heaton, 1996; Prothero, 1999; Kerr, 1996; Tomiya, 2013). Una tercera propuesta formula que incluso durante una rotación rápida de fauna se mantiene la correlación entre el número de primeras apariciones y últimas apariciones, lo que indica un proceso de equilibrio en el que la interacción de la fauna mantiene un equilibrio entre ganancias y pérdidas (Gingerich, 1984; Webb, 1989; Stucky, 1990; Martin & Meehan, 2005).

Los episodios de recambios de fauna independientemente de su génesis, son compatibles con el concepto de cronofauna. Dado que la idea original de Cronofauna de Olson (1952) se refiere a “un conjunto natural de poblaciones que interactúan y han mantenido su estructura básica durante un periodo significativo de tiempo, en una región limitada geográficamente”. Entonces podríamos decir que la cronofauna mantiene hipotéticamente una cierta homogeneidad en su estructura de comunidades gracias a un equilibrio en las tasas de extinciones y primeras apariciones a través del tiempo. Sin embargo, esta homogeneidad no se persive inicialmente, sino que se va generando a través de los recambios de fauna de baja intensidad que se dan en a lo largo de la Cronofauna hasta alcanzar un su equilibrio entre el porcentaje de extinciones y apariciones

La transición entre una cronofauna y otra es el episodio de ajuste abrupto de comunidades o pulso faunístico de Vrba (1985), siendo el motor principal de cambio los grandes reajustes climáticos; o los factores no abióticos (Kerr, 1996; Prothero, 1999). Por lo que la sustitución de un cronofauna por otro implica la revisión del sistema anterior, en el cual la nueva cronofauna se distinguirá, por la aparición de taxones morfológicamente distintos que poco a poco que asumirán el papel dominante y los ecomorfos que en un principio eran raros o ausentes comienzan a prevalecer.

En este capítulo, se analizó la riqueza taxonómica (riqueza genérica máxima), las tasas de primeras y últimas apariciones en el registro y algunos parámetros de la estructura de comunidades (variables tróficas y locomotrices) con la fin de ver la tendencia de la dinámica de la estructura de comunidades durante los últimos 9 millones de años. Esta tendencia nos permitirá reconocer las cronofaunas y sus respectivos patrones de eventos que la conforman.

**Palabra clave:** Cronofauna, patrones, recambios de fauna, riqueza genérica máxima, Norteamérica.

## **METODOLOGÍA:**

### **Datos utilizados.**

Como unidades taxonómicas se utilizaron los géneros de mamíferos registrados en los listados faunísticos de macromamíferos de las 164 localidades fosilíferas del Neógeno tardío empleadas en los capítulos previos (ver anexos 1). Se seleccionó como escala de tiempo las unidades biocronológicas (edades y subedades) obtenidas en el capítulo de biocronología.

### **Riqueza genérica máxima (RGM):**

Como medida de la riqueza taxonómica se empleó la riqueza genérica máxima (RGM), que corresponde al número total de géneros registrados en cada intervalo temporal. Este parámetro se calculó de la siguiente manera (Ortiz, 1998):

$$\mathbf{RGM} = (\mathbf{N}_{\text{add}} + \mathbf{N}_{\text{ad}} + \mathbf{PA} + \mathbf{UA}) - \mathbf{U}_n.$$

En donde  $\mathbf{N}_{\text{add}}$  indica el número total de géneros registrados antes, durante y después del intervalo considerado;  $\mathbf{N}_{\text{ad}}$  es la suma de total de géneros ocurridos antes y después, pero no durante el intervalo;  $\mathbf{PA}$  corresponde al número de géneros registrados en el intervalo por primera vez (primera aparición conocida), es decir registro más antiguo conocido de ellos;  $\mathbf{UA}$  es el número total de géneros registrados por última vez en el intervalo (último registro conocido);  $\mathbf{U}_n$  corresponde al número de géneros que solamente aparecen en ese intervalo.

Para ajustar sus valores se eliminaron los sesgos derivados de una escasez en nuestro conocimiento del registro, se utilizó el criterio «range-through method» (Boltovskoy, 1988). Este modelo considera que si un taxón está ausente en la fauna de un intervalo de tiempo, pero ha sido registrado en las faunas inmediatamente precedentes y subsiguientes, por lo que dicho taxón debe ser tomado en cuenta como presente en la fauna en cuestión.

### **Recambios faunísticos.**

Las tasas de recambio faunístico se obtuvieron a partir del cálculo de los porcentajes del número de géneros registrados por primera y última aparición en el registro (%PA y %UA) (Ortiz, 1998; Villafañe *et al.*, 2006).

La Tasa de Primeras Apariciones o Registros (% PA) se estimó mediante la relación entre el número total de primeras apariciones en el intervalo de tiempo dado y el resultante de la riqueza genérica máxima (RGM) de cada intervalo (Ortiz, 1998; Villafañe *et al.*, 2006).

Expresándose de la siguiente manera:

$$\%PA = PA / RGM.$$

Por otra parte la Tasa de Últimas Apariciones o Registros (%UA) se calculó mediante la relación presente entre el número total de últimas apariciones de un intervalo dado y el valor obtenido de la riqueza genérica máxima (RGM) (Ortiz, 1998; Villafañe *et al.*, 2006):

$$\%UA = UA / RGM.$$

El recambio absoluto (RA) se expresa como la suma entre la Tasa de las Primeras apariciones (%PA) y la Tasa de las últimas apariciones (%UA).

$$RA = \%PA + \%UA.$$

El recambio neto (RN) se expresa como la diferencia entre los %PA y % UA. El RN se deduce como (Ortiz, 1998):

$$RN = \%PA - \%UA.$$

El recambio neto (RN) es una medida del equilibrio de la fauna en un intervalo. Por lo que si el recambio neto (RN) expresa valores = 0, se considera que existe un equilibrio entre el porcentaje de primeras y últimas apariciones (%PA = %UA). Si el recambio neto es mayor a cero (RN > 0) esto significa que hay balance a favor de los taxones que hacen su primer aparición en el intervalo (%PA). Si por lo contrario, el recambio neto es menor a cero (RN



< 0), el balance es a favor de los taxones que hacen su última aparición. Aunque nuestro principal objetivo es reconocer si el intervalo experimentó un recambio drástico de fauna (desajuste intenso de la estructura de comunidades), para ello tenemos que observar si los nuevos taxones que conforma el % PA son morfológicamente distintos a los que aparecen en intervalos previos. La forma de poder medir estos recambios drásticos, es comparado los cambios en la estructura de comunidades de cada intervalo.

### **Cambios en la estructura de comunidades**

Para estimar los cambios evolutivos de la estructura de comunidades de mamíferos se comparó la diversidad ecológica utilizando las mismas categorías ecológicas usadas en los análisis de la estructura de comunidades (Andrews *et al.*, 1979): taxonómicas, locomotoras y trófica. La comprensión de los cambios evolutivos en la estructura de comunidades (la dinámica de la estructura) permitirá dar el primer paso para entender el comportamiento de las cronofaunas (Ortiz, 1998). Pues en esencia, la evolución de la comunidad se refiere sólo a aquellos cambios complejos entre las faunas después de una continuidad directa de la estructura ecológica básica a través del tiempo. La relativa homogeneidad en la estructura de comunidades permitirá reconocer la Cronofauna, mientras que el desajuste drástico de esta estructura de comunidades es el indicador de un recambio rápido de fauna.

**RESULTADOS Y DISCUSIONES**

---

**RECAMBIO FAUNISTICO INTENSO (LÍMITE DE LA CRONOFAUNA DEL CLARENDONIANO/BLANCANO).****Henfiliano temprano***Dinámica de la estructura de comunidades*

El relativo equilibrio registrado durante los intervalos del Clarendoniano (Webb, 1989), es perturbado al principio del Henfiliano temprano por un incremento en las tasas de primeros registros de inmigrantes y nativos, que hizo que la riqueza genérica máxima se viera como una de las más elevadas del registro de mamíferos del Neógeno tardío norteamericano (72 géneros, fig 38). Un total de 23 géneros de grandes mamíferos se registran por primera vez en este intervalo (fig. 39), catorce de ellos son endémicos de Norteamérica y nueve son emigrantes de dos eventos de dispersión intercontinental que se correlacionan con el descenso de nivel de mar Tipo 2 TB3.2 (Haq *et al.*, 1988). El intercambio con Sudamérica fue muy limitado en ambos lados. A Norteamérica llegan por primera vez tres géneros de xenartros *Thinobadistes*, *Pliometanastes* y *Pampatherium*, este último se limita a Centroamérica (Laurito & Valerio, 2012). Estos taxones representan un grupo morfológicamente distinto entre las faunas norteamericanas, en donde poco a poco asumirán un papel transcendental. La invasión sudamericana aparentemente se hizo por una migración accidental (Simpson, 1956) de organismos saltadores de islas, el descenso del nivel facilitó la dispersión de una isla a otra <<island-hopping>> hasta llegar a Panamá e internarse por Centroamérica (Hofstetter, 1981) y no una invasión a través de islas de las Antillas hasta la Florida como lo propuso Webb (1985). No se conoce evidencia faunística de que en las Antillas hayan estado alguna vez conectadas con las áreas continentales adyacentes en el Cenozoico mediante un territorio emergido continuo (Patterson & Pascual, 1968; Laurito & Valerio 2012). Además que existe diferencias taxonómicas entre las formas de las Antillas y las de América del Norte (Castañeda & Miller, 2004; Laurito & Valerio 2012). Por otro lado, la inmigración eurasiática fue también poco conspicua, a pesar de estar disponible el puente de Beringia con la regresión del nivel de mar (Woodburne & Swisher, 1995). En este intervalo llegan por primera vez cinco géneros

eurasiáticos: el mastodonte *Mammuthus*, el zorro *Vulpes*, los osos *Indarctos* y *Agriotherium*; y el férido dientes de sable *Machairodus*.

El incremento del porcentaje de primeros registros proviene realmente de la especiación de las faunas nativas. En gran parte de los grupos nativos se reconoce por lo menos uno o dos nuevos géneros en este intervalo temporal (équidos, gelócidos, camélidos, merycodontidos), sólo los antilocápridos son los que experimentan mayor diversidad con 4 nuevos géneros. Esta diversificación de las formas nativas es una respuesta a la fragmentación del hábitat que se da por un gradual incremento en la estacionalidad térmica y aridez, sobre todo en latitudes medias y altas de Norteamérica (Webb, 1977; Webb & Opdyke, 1995). Los mosaicos de sabanas arboladas comenzaron a reducirse y fragmentarse, quedando así aisladas las poblaciones de ungulados braquiodontos y carnívoros de locomoción arbórea o escansorial, dentro de un “mar” de pastizales y estepas. Estas poblaciones aisladas en algunos casos tendieron a extinguirse, pero otras respondieron con una especiación, por ejemplo en équidos se reconocen diez géneros cada uno con una gran diversidad de especies (Janis *et al.*, 2004). Este incremento de diversidad que se registra a lo largo de este intervalo temporal condujo hacia una sobresaturación o desequilibrio de diversidad en réplica del estrés medioambiental.

El Henfiliano temprano se considera como un episodio de desajuste de las comunidades o de recambio intenso de fauna. La primera evidencia de este desajuste no es en sí el incremento de las tasas de primeras apariciones, sino el hecho que los nuevos taxones que se registran en este realce de diversidad son morfológicamente distintos a los miembros de la cronofauna del Clarendoniano. Presentan adaptaciones cursoriales y dentarias a entornos abiertos y semiabiertos, con climas áridos y templados (Wang *et al.*, 1993; Janis *et al.*, 1998; Janis, 2008). En herbívoros se incrementa la dentición de corona alta o hipsodoncia a pesar de que los hábitos ramoneadores seguían dominando en una parte de los biomas terrestres norteamericanos. Esta dentición se da básicamente en ungulados endémicos de Norteamérica: antilocápridos, équidos y camélidos (Semprebon & Rivals, 2007; Wang *et al.*, 1993).

La segunda evidencia del recambio drástico de fauna se da a partir de los 7 millones de años. Las comunidades experimentan un desequilibrio negativo (extinción intensa) que se correlaciona con un descenso abrupto en los niveles de CO<sub>2</sub> y un aumento mayor en la

estacionalidad térmica y aridez (Webb & Opdyke, 1995). Los cambios climáticos, el avance de la vegetación abierta provocaron la eliminación de los linajes que estaban menos adaptados. En este episodio desaparecen 27 géneros de grandes mamíferos, lo que equivale a una tasa de últimos registros de 36,11% (Fig. 66). Los grupos más perturbados fueron aquellos taxones que aferraron su nicho ecológico (especialistas) a los cada vez más reducidos hábitats forestales. Por ejemplo, entre los ungulados braquiodontos, se extinguen la mayor parte de los miembros de la Familia Merycodontidae y se reduce la diversidad de camélidos, équidos, dromomerycidos, protocéridos, gelocidos y gonfotéridos. La Familia Equidae que dominó rotundamente durante gran parte de la cronofauna del Clarendoniano (12 géneros), sufren una extinción importante, en el que desaparecen cerca de la mitad de géneros. Estas formas extintas se caracterizaron por poseer dentición braquiodonta (MacFadden *et al.*, 1999). Sin embargo, los taxones menos afectados, fueron aquellos que pudieron extender su nicho ecológico al nuevo entorno ambiental: los taxones de dentición hipsodontos (incluyendo los mesodontos), fueron menos afectados, al parecer esta adaptación dentaria les permitió ampliar el rango del nicho para el consumo tanto de pastoreo, como el ramoneo (Edwards *et al.*, 2010; Semprebon & Rivals, 2007).

Los carnívoros también fueron afectados, desaparecen un número importante de géneros arbóreos y trepadores (escansoriales); se extinguen los barbourofelidos y se pierden varios miembros de los mustélidos.

En carnívoros desaparecen un número importante de géneros arbóreos y trepadores (escansoriales); se extingue la Familia Barbourofelidae y se pierden varios miembros de los mustélidos. Sin embargo, los taxones menos afectados, fueron aquellos que pudieron extender su nicho ecológico al nuevo entorno ambiental: los ungulados hipsodontos (incluyendo los mesodontos), fueron menos perturbados, al parecer esta adaptación dentaria les permitió ampliar el rango del nicho de tanto de consumo de plantas c4, cómo c3 (Edwards *et al.*, 2010; Semprebon & Rivals, 2007).

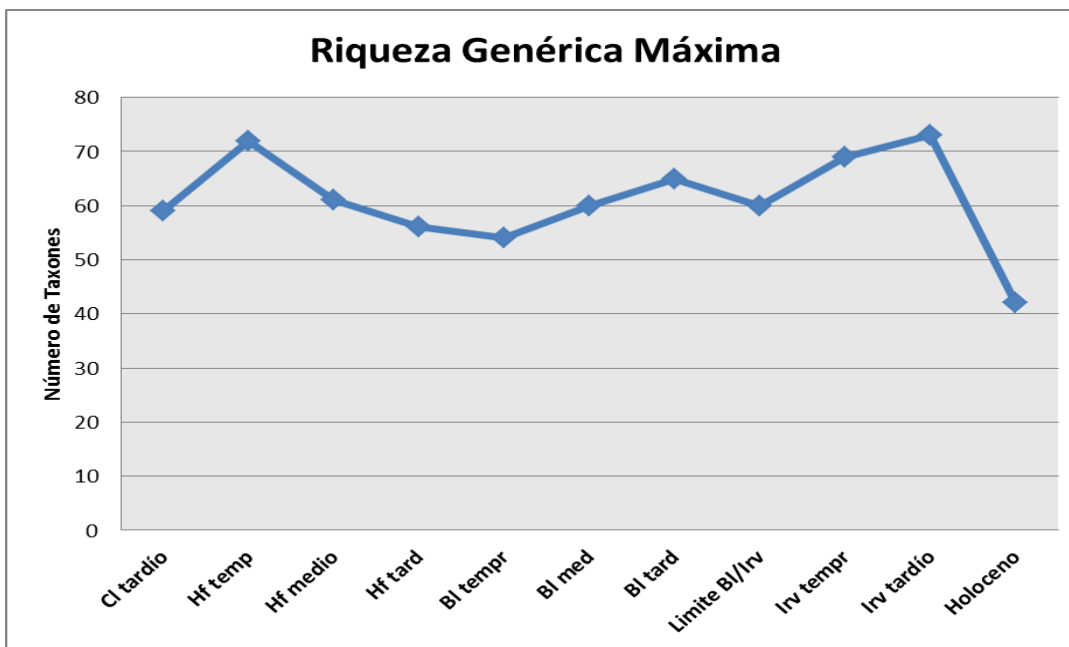


Figura 38. Riqueza Genérica Máxima (RGM) de las faunas del Henfiliano temprano representada en el punto rojo. En este intervalo se da un incremento extenuante de la Riqueza Genérica Máxima superior al que se da en intervalos previos.

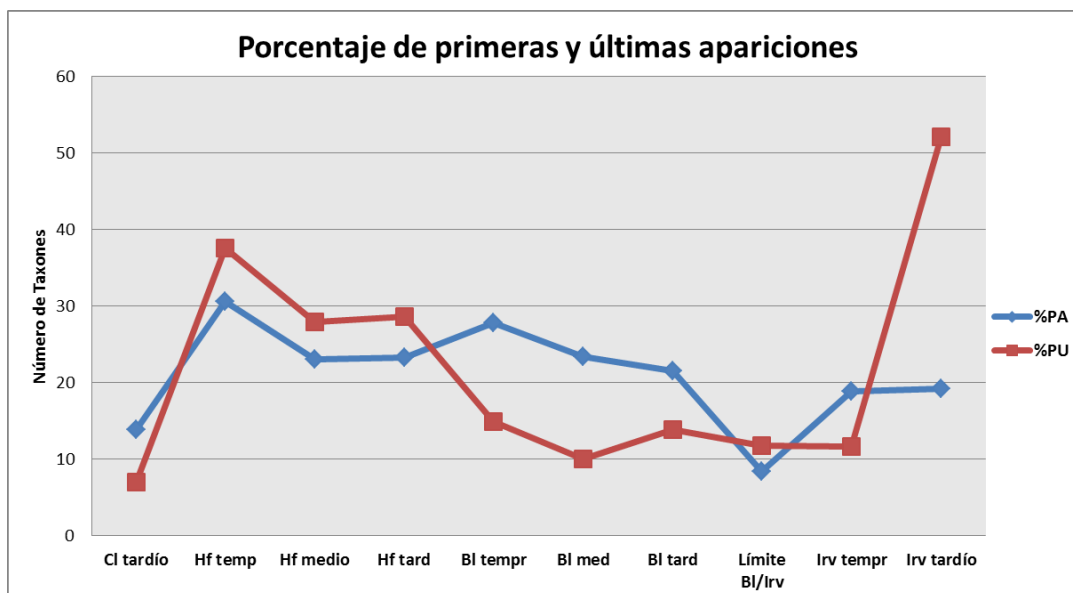


Figura 39. Porcentaje de Primeros (color azul) y últimos registros (color rojo) de las faunas del Henfiliano temprano. Esta temporalidad se considera como la etapa de desequilibrio de la Cronofauna del Clarendoniano debido a un incremento extenuante de primeros registros que provocó una respuesta brusca entre las comunidades reflejada en una elevada tasa de últimos registros.

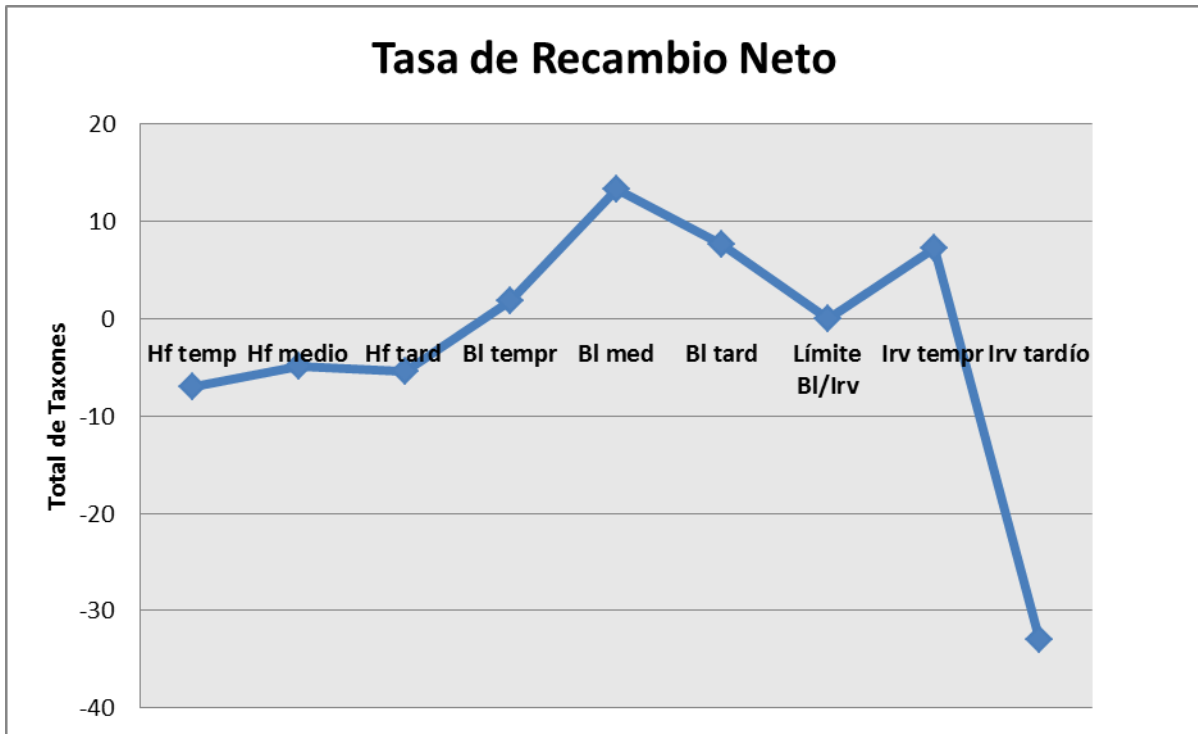


Figura 40. La Tasa de recambio neto del Henfiliano temprano se da en favor de las últimas apariciones. A pesar de la alta tasa de primeros registros, la tasa de extinciones fue muy elevada, eliminando una gran parte de la cronofauna del Clarendoniano.

### CRONOFAUNA DEL BLANCANO O “EXPANSIÓN DE ESTEPAS”

Después de la extinción del Henfiliano temprano, viene un periodo de relativo equilibrio entre la estructura de comunidades que abarcó desde el Henfiliano medio hasta el Blancano medio. A pesar de que en un inicio las tasas de primeros registros fueron un poco más bajas que el porcentaje de extinciones. Los nuevos taxones que van apareciendo a lo largo de este periodo (ya sea por inmigración o endemismo) son morfológicamente distintos a los de la cronofauna del Clarendoniano, se distinguen por presentar adaptaciones a entornos abiertos, áridos y templados. Los ecomorfos que en un principio eran raros o ausentes comienzan a tomar un papel dominante entre los ecosistemas. A este periodo de equilibrio Janis *et al.*, (1998), lo nombra como Cronofauna Mio-Plioceno o asociación de carnívoros de “félidos-úrsidos-canidos” de Hunt & Tedford (1993). Pero, para Webb & Opdyke (1995), lo considera como una unidad discreta a la que llamó “expansión de las estepas” pero no la consideró cronofauna. Sin embargo, en este periodo, se habla de equilibrio entre las

comunidades por la continuidad de las adaptaciones morfológicas en la estructura de comunidades a través del tiempo y no por la persistencia taxonómica, pues las extinciones que se dan entre cada intervalo continúan siendo moderadas. La tasa de supervivencia que se dan entre cada recambio de fauna (Henfiliano temprano al Blancano medio) se mantiene superior al 70 %, ajustándose a la hipótesis de estasis coordinado o estasis morfológico de Brett & Baird (1995). Por lo tanto, consideramos que debe tratarse como cronofauna a la cual nombramos como Cronofauna del Blancano o expansión de estepas.

## **Henfiliano medio**

### ***Dinámica de la estructura de comunidades***

Durante el Henfiliano medio se registra un total de 63 géneros de macromamíferos (Figura 38). Esta cifra fue menos diversa que su homólogo anterior a pesar que se genera un elevado porcentaje de primeros registros de inmigrantes y nativos (superior al 26,98%) (fig. 39). Este descenso de las tasas de primeros registros con respecto al periodo anterior se correlacionan con varios fenómenos climáticos relacionados con la tendencia positiva de los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  que refleja un enfriamiento en las aguas del mundo (Miller *et al.*, 1991) y la disminución del nivel de mar TB3.3 Tipo I (Haq *et al.*, 1988). A pesar de que este último fenómeno permitió que la vía de intercambio con Eurasia estuviera disponible a través del puente de Beringia, sólo ocho inmigrantes del Viejo Mundo invaden latitudes medias y altas de Norteamérica: *Agriotherium*, *Plesiogulo*, *Martinogale*, *Adelphailurus*, *Cernictis*, *Lynx* y *Neotragocerus*. Estos taxones son miembros de la cronofauna del Blancano, presentan adaptaciones morfológicas que indican zonas abiertas (Webb & Opdyke, 1995; Janis *et al.*, 1998), lo que da evidencia de la incesante expansión de pastizales en la entidad biogeográfica Proto-Neártica. Por ejemplo, en carnívoros como *Lynx*, *Cernictis*, *Plesigulo*, se observa una marcada adaptación cursorial, que les permitía cazar mediante una persecución sostenida (Harrison, 1981).

Las faunas endémicas, tanto nativas como de estirpe Euroasiático también experimentaron cierto incremento de diversidad. La tendencia hacia la aridez y la estacionalidad, dio origen a nuevas formas con adaptaciones a entornos abiertos. De los nueve géneros endémicos que se registraron por primera vez en este intervalo, siete de ellos tienen adaptados cursoriales diseñadas para escapar o perseguir en en sitios abiertos (Janis

*et al.*, 1998; Prothero & Scott, 2007): 2 antilocápridos (*Hexobelomeryx*, *Hexameryx*), 1 camélido (*Megacamelus*), 1 canido (*Eucyon*), 1 mustélido (*Chamitaxus*), 1 úrsido (*Plionarctos*), 1 férido (*Pratifelis*). Sin embargo, aquellos grupos taxonómicos que no se adaptaron al nuevo entorno ambiental empezaron a extinguirse. Desaparecen 20 géneros de mamíferos; que equivale a una tasa de extinción o últimos registros de 31,73% (Fig. 39), lo que supera al porcentaje de primeros registros de este intervalo, lo que hace que el recambio neto sea negativo (fig. 40). Los grupos taxonómicos más perturbados fueron algunos miembros de la cronofauna del Clarendoniano: 4 géneros de mustélidos (*Artonasua*, *Lutravus*, *Hoplictis* y *Sthenictis*), 2 féridos (*Pratifelis*, *Adelphailurus*) 3 proboscidos (*Amebelodon*, *Ambelodon* y *Platybelodon*), y équidos braquiodontos (*Protohippus*, *Hipparion*, *Calippus* y *Pliohippus*).

## **Henfiliano tardío**

### ***Dinámica de la estructura de comunidades***

El Henfiliano tardío fue el segundo intervalo de menos diversidad en todo el análisis, con un total de 56 géneros (fig. 38). Esta exigua riqueza genérica, es el resultado de un bajo porcentaje de primeros registros de mamíferos inmigrantes y nativos, que no pudo generar reemplazamientos de los miembros perdidos en los intervalos anteriores (23.21% PA, ver fig. 39). Durante el Plioceno temprano la inmigración entre Eurasia y Norteamérica fue quizás la más baja de todo el Terciario tardío, con sólo 5 géneros del Viejo Mundo: mustélidos (*Trigonictis* y *Sminthosinis*), un tigre dientes de sable (*Megantereon*) y un ciervo (*Eocoileus*). Esta casi nula inmigración se correlaciona bien con la ausencia de episodios de reducción del nivel de mar descritos por Haq *et al.* (1988) y con un mayor descenso de temperaturas (valores positivos de  $\delta^{18}\text{O}$  según Hodell *et al.*, 1986). Estos cambios ambientales pronto conducirían a la ruptura definitiva de los biomas arbolados, y su sustitución por biomas abiertos. Ante esta fragmentación del hábitat, las faunas nativas respondieron con mayor especiación. El norte de México y sur de Estados Unidos jugaron un papel importante como centro de diversificación de los grupos taxonómicos como tayassuidos (*Catagonus*, *Tayassu*, *Mylohyus*) mustélidos (*Taxidea* y *Brachyopsigale*), canidos (*Canis*), prociónidos (*Procyon*), proboscidos (*Stegomastodon*) y équidos (*Onohippidium*).



El nuevo entorno ambiental a su vez provocaría estrés muchos grupos taxonómicos, principalmente en miembros de comunidades de sabanas (relictos de la cronofauna del Clarendoniano) (Lundelius *et al.*, 1987; Potts & Behrensmeyer, 1995). Esta situación pronto condujo a la extinción de 18 géneros de grandes mamíferos, que equivalen a 31,5% de la tasa de últimos registros (fig. 39). Esta extinción marcó el final de la cronofauna del Clarendoniano; desaparecen por completo las Familias Dromomerycidae (*Hexameryx*), Protoceridae (*Kyptoceras*), Gelocidae (*Floridameryx*) y se extinguen varios géneros de équidos (*Pliohippus*, *Neohipparion*, *Dinohippus*, *Astrohippus* y *Pseudhipparion*), antilocápridos (*Texoceros*, *Hexobelomeryx*, *Sphenophalos* y *Hexameryx*), mustélidos (*Plesiogulo* y *Pliotaxidea*), camélidos (*Megacamelus* y *Alforjas*), un férido (*Pseudaelurus*) y un rinoceróntido (*Aphelops*). En términos generales, se considera que en el Henfiliano tardío se da un recambio faunístico en favor a los últimos registros (fig. 40).

### **Blancano temprano.**

#### *Dinámica de la estructura de comunidades*

Aunque los primeros miembros de la cronofauna del Blancano se perciben desde la mitad del Henfiliano, es a partir del Blancano temprano en que estos comienzan a tomar un papel dominante. Taxones morfológicamente distintos y ecomorfos que en un principio eran raros o ausentes se vuelven cada vez más comunes entre las comunidades del Blancano. En este intervalo la riqueza genérica es muy baja (54 géneros en total), la más pobre de todo el análisis (fig. 38). A pesar de ello, se generó una alta tasa de primeros registros cercana a 27,7% (fig. 39), resultado de dos eventos migratorios intercontinentales y una mayor especiación entre las formas nativas. El primero atañe al intercambio intercontinental entre Eurasia y Norteamérica a través del puente de Beringia (Woodburne & Swisher, 1995). Sin embargo, este movimiento de dispersión fue muy limitado al principio, tan sólo se registran los carnívoros *Ursus abstrusus*, *Satherium piscinarium*, *Chasmaporthetes* y *Ferinetrix*; el rumiante *Sinocapra willdownsi* y algunos roedores (Lundelius *et al.*, 1987; Woodburne & Swisher, 1995). Este bajo porcentaje de inmigrantes se correlaciona con el episodio de transgresión del nivel de mar del Tipo II TB3.6 (Flynn *et al.*, 2005).

El segundo evento corresponde al intercambio de fauna con Sudamérica anterior al <Gran Intercambio Biótico Americano> de Marshall (1988) conocido como <Pre-GABI>.

Dicho evento puede ser plasmado como un patrón de inmigración intermitente o como una serie de oleadas de arribo que dieron un porcentaje primeros registros moderadamente alto por el arribo de xenartros (*Glossotherium*, *Glyptotherium*, *Plannia*, *Pampatherium*) y caviomorfos (no incluidos en el análisis) que se confina a Norteamérica tropical, alcanzando su límite norte en el Faja Neovolcánica Transmexicana (Carranza-Castañeda & Miller, 2002). Cabe destacar que este intercambio fue prácticamente en un solo sentido durante el Blancano temprano, es decir de América del Norte hacia América del Sur (Laurito & Valerios, 2012). El patrón de arribo en oleadas se asocia a un simple acortamiento de los pasos oceánicos por incremento de las superficies del Arco de Islas Costa Rica-Panamá, producto de la conjugación de la elevación del territorio del istmo de Panamá (Carranza-Castañeda & Miller, 2004).

La fauna nativa experimentó una baja diversificación a nivel genérico con 7 nuevos registros. Sin embargo, a nivel específico, esta situación se invierte. Se genera una nueva radiación adaptativa en algunos grupos de ungulados (camélidos, équidos, antilocápridos) y carnívoros (canidos, mustélidos, félidos). Estas nuevas formas se consideran también como miembros de la cronofauna del Blancano y se caracterizan por presentar adaptaciones morfológicas para entornos más abiertos y áridos. Por ejemplo, en équidos se observan modificaciones en sus extremidades y tamaño corporal (Forsten, 1993; Scott, 2004). Eisenmann's (1981) interpretó que las modificaciones morfológicas en las extremidades delgadas son indicadores de ambientes xéricos y las alargadas señalan a praderas arbustivas desérticas.

La extinción en este intervalo temporal fue relativamente baja, la tasa de últimos registros no superó el 11,3% de la riqueza genérica máxima (fig. 39). Los carnívoros fueron los más perturbados con 4 géneros extintos, seguido de los ungulados con sólo 2 (desaparecen el último género del linaje de los rinocerontes norteamericanos y el segundo registro de bóvidos). El recambio neto se vuelve positivo aunque muy cercano del equilibrio (fig. 40), gracias al repunte de las tasas de primeros registros generado por varios eventos migratorios intercontinentales y que la fauna autóctona experimentó una importante radiación.

## Blancano medio

### *Aspectos de la dinámica de la estructura de comunidades*

La cronofauna del Blancano continuó durante el Blancano medio; la riqueza genérica máxima se incrementó en este intervalo hasta 60 géneros (fig. 38), gracias a un elevado porcentaje de primeros registros cercana al 25 % (fig. 39), que equivalen a un total de 14 géneros entre inmigrantes y nativos. La inmigración eurasiática fue muy intensa, 11 géneros de mamíferos del Viejo Mundo invadieron Norteamérica a través del puente de Beringia; la mayoría de estos eran carnívoros con variadas adaptaciones locomotrices indicadoras de entornos abiertos: cursoriales diseñados a perseguir sus presas a larga distancia (*Miracinonyx*, *Homotherium*, *Cerdocyon*, *Urocyon*); de acecho (*Dinofelis*, *Parailurus*, *Puma*); y semi-fosoriales (*Conepatus*, *Mephitis*). Los ungulados sólo fueron resentados por dos géneros de la familia Cervidae (*Cervus* y *Rangifer*). Este elevado porcentaje de inmigración eurasiática se correlaciona bien con el episodio de reducción del nivel del mar TB3.7. de Haq *et al.* (1988).

En cambio la inmigración sudamericana fue casi nula, el armadillo *Pamphatherium* (Familia Pamphatheridae) es el único género que llega en esta temporalidad, aunque sólo alcanza a invadir hasta la Faja Neovolcánica Transmexicana (centro de México). Se desconoce qué factores impidieron el avance de los taxones sudamericanos hacia latitudes más septentrionales de Norteamérica durante este intervalo (Carranza-Castañeda & Miller, 2004; Woodburne *et al.*, 2006), pero al parecer las condiciones de temperatura no fueron el principal impedimento, pues las temperaturas medias globales fueron en promedio 3°C más calientes que en la actualidad (Ryomoa *et al.*, 1995, Filippelli & Abel, 2009). Al parecer, las sabanas que prosperaron a lo largo de Norteamérica meridional, no fueron muy semejantes entre sí. En el centro de México se desarrollaron sabanas subtropicales húmedas y cálidas, con cuerpos de agua permanente (Carranza-Castañeda & Miller, 2004). Mientras que en el norte de México y sur de Estados Unidos, prosperaron sabanas secas, y semiáridas. Lo que posiblemente funcionó como barrera para el paso de los inmigrantes sudamericanos (Hernández-Jasso, en preparación).

Es probable que los cambios climáticos no fueran tan intensos en este intervalo temporal como para generar una mayor fragmentación del hábitat. Por un lado, las faunas nativas no experimentan un proceso de radiación adaptativa significativa. El único grupo

taxonómico que registró una diferenciación moderada fue la familia Antilocapridae, con el registro de dos nuevos géneros (*Tetrameryx* y *Capromeryx*). Por otro lado, las tasas de extinciones alcanzaron sólo 10%, siendo una de las más bajas en todo el análisis (fig. 39). Los grupos taxonómicos más perturbados fueron los carnívoros, en particular los mustélidos y félidos. La baja tasa de últimos registros (UA) hace que el recambio neto esté en favor de las faunas de las primeras apariciones (fig. 40) y se proyecte como la continuidad de ascensión de la cronofauna del Blancano.

## RECAMBIO FAUNÍSTICO INTENSO

### Blancano tardío

#### *Aspectos de la dinámica de la estructura de comunidades*

Durante el Blancano tardío, se da un nuevo episodio de recambio de fauna intenso. La riqueza genérica máxima alcanzó niveles muy altos (65 géneros, figura 38) semejante a las que se dan en la cronofauna del Clarendoniano. Este alto nivel de diversidad se da debido al registro de 14 nuevos géneros de inmigrantes y formas nativas, que equivalen a más del 21% de la tasa de primeros registros (fig. 39). Aunque el primer indicio de recambio no es el aumento de diversidad, sino que entre los nuevos registros se observan miembros morfológicamente distintos a los de la cronofauna del Blancano. Estas nuevas formas son principalmente inmigrantes de dos eventos de dispersión intercontinental. El primero de ellos, comprende al intercambio intercontinental con Eurasia a través del puente de Beringia (Woodburne & Swisher, 1995); el cual incluye la llegada de tres géneros de supercarnívoros: *Smilodon*, *Arctodus* y *Arctotherium*. Es difícil saber qué factores ecológicos funcionaron como filtros para que sólo este reducido número de inmigrantes eurasiáticos llegaran a Norteamérica, aun cuando estaban disponibles las vías de intercambio (puente terrestre de Beringia) entre ambos continentes. El segundo evento de dispersión comprende el <Gran Intercambio Biótico Americano>. Las faunas de origen sudamericano amplifican su límite septentrional hacia latitudes medias y altas de Norteamérica; En total 6 géneros de origen sudamericano llegan por primera vez a Norteamérica: *Pachyarmatherium*, *Holmesina*, *Paramylodon*, *Eremotherium*, *Dasypus* y *Erethizon* (no incluido en el análisis). Algunos miembros de la cronofauna del Blancano trasladaron su rango de distribución hacia latitudes medias y bajas de Norteamérica (región

biogeográfica Mesoamericana) como una respuesta al descenso de las temperaturas en Norteamérica septentrional: *Nasua*, *Conepatus*, *Cerdocyon*, *Chasmaporthetes*, *Onohippus*, *Catagonus*, *Platygonus*, *Tayassu*, *Tapirus*, *Stegomastodon*.

El segundo indicio de recambio drástico de fauna se da con la extinción de 10 géneros de grandes mamíferos en Norteamérica, que equivalen a más del 15% de últimos registros (fig. 39). Esta pérdida de taxones se correlaciona con la bajada de temperaturas derivada del inicio de los ciclos glaciares-interglaciares. Se extinguen la subfamilia Borophaginae y los caballos Hipparionini; aunque otros grupos taxonómicos simplemente trasladaron su área de distribución hacia Sudamérica, desapareciendo por completo del registro fósil norteamericano, como *Cerdocyon*, *Rhynchotherium*, *Onohippidium*, *Catagonus*. A pesar de esta extinción, el recambio neto en este intervalo temporal sigue siendo positivo (fig. 40).

### **CRONOFAUNA DEL IRVINGTONIANO.**

Posterior a los 2.2 millones de años, viene un periodo de relativo equilibrio entre la estructura de comunidades que abarcó gran parte del Pleistoceno. Este equilibrio no se debe a la persistencia taxonómica, sino a una continuidad morfológica o “estasis morfológico” de los taxones que presentan adaptaciones a entornos abiertos, secos y fríos. Desde el Blancano tardío se perciben los primeros miembros de la nueva cronofauna, pero no es hasta el Límite Blancano tardío – Irvingtoniano temprano que los taxones morfológicamente distintos comienzan a tomar un papel dominante. Estos cambios morfológicos en la estructura de comunidades se correlacionan con los ciclos glaciares – interglaciares.

#### **Límite Blancano tardío/Irvingtoniano temprano**

##### ***Dinámica de la estructura de comunidades***

La transición del Blancano/Irvingtoniano se le puede considerar como el inicio de la cronofauna del Irvingtoniano, ya que los ecomorfos adaptados a entornos más fríos, y abiertos, que en un principio eran raros comienzan a tomar un papel dominante. Por ejemplo, los nuevos miembros de la familia Antilocapridae experimentan modificaciones morfológicas, reducen su tamaño o combinan una mejor selección de pastoreo entre

gramíneas C3 y C4 para disminuir la competencia con otros mamíferos de mayor tamaño (Semprebon & Rivals, 2007). El género *Equus*, comienzan experimentar cambios en sus extremidades y tamaño corporal (Forsten, 2003; Scott, 2004).

La riqueza genérica máxima que se da durante el límite Blancano/Irvingtoniano es inferior a la registrado durante el Blancano tardío, con un total de 60 géneros (fig. 38). Esta disminución de la RGM se debe a un bajo porcentaje de primeros registros, cercano al 12% (Fig. 83). La inmigración fue muy baja, tan sólo 5 géneros, de los cuales dos son de origen sudamericano (*Nothrotheriops* y *Didelphis*) y tres eurasiáticos (*Xenosmilus*, *Tremarctos* y *Navahoceros*). El endemismo en formas nativas fue igualmente bajo con sólo 1 género (*Antilocapra*). El bajo nivel de inmigración de este episodio temporal se correlaciona en parte con intermitentes regresiones y trasgresiones del nivel de mar (Haq *et al.*, 1988).

Por otro lado, el porcentaje de últimos registros fue semejante al de primeras apariciones (12% UA, ver figura 39). Se extinguen un total de 7 géneros, entre ellos algunos miembros de linajes nativos supervivientes de cronofaunas anteriores y se reduce el número de géneros de las tribus Camelini y Equini. Aunque varios géneros de la cronofauna del Blancano amplifican o trasladan su área de distribución hacia Sudamérica, muchos de ellos desaparecen del registro norteamericano. Las tasas similares entre primeros y últimos registros nos indica que el recambio neto en esta temporalidad esta en equilibrio (fig. 40)

### **Irvingtoniano temprano**

#### ***Dinámica de la estructura de comunidades***

El Irvingtoniano temprano presenta una de las tasas más altas de riqueza genérica máxima del Neógeno tardío, con un total de 69 géneros (fig. 38). Este elevado porcentaje de riqueza taxonómica es el resultado una alta tasa de primeros registros de mamíferos, superior al 18% (fig. 39). Se registran por primera vez en este intervalo 3 géneros de taxones nativos y 10 de inmigrantes de Eurasia y Sudamérica. Se le considera como el segundo intervalo de estasis morfológico o cronofauna del Irvingtoniano, ya que representa la continuidad de los ecomorfos de entornos abiertos, áridos y fríos que aparecen desde el Blancano tardío. Sin embargo, en el Irvingtoniano temprano comienzan a tomar el papel dominante entre los ecosistemas norteamericanos. Los bóvidos reaparecen nuevamente en el registro

Norteamericano, representado por varios géneros de Bovidae (*Euceratherium*) y Caprinae (*Oreamnos*, *Ovis*) de mediano a gran tamaño; a su vez, la familia Elephantidae (género *Mammuthus*) y los panterinos (generos Panterinae) penetran en gran parte de Norteamérica. Por otro lado, 3 nuevas familias de abuelo sudamericano penetran diferentes latitudes de Norteamérica: Atelidae (*Ateles* y *Alouatta*) invaden sólo hasta Centroamérica, Myrmecophagidae (*Myrmecophaga*) penetra en el norte de México y *Nothrotheriops* alcanza el sur de Estados Unidos (Alroy, 2000; Cortés-Ortiz *et al.*, 2003; Croxen III *et al.*, 2007).

Estos eventos de dispersión se correlacionan con una serie de fluctuaciones climáticas de corto tiempo pero de mayor amplitud, que pertenecen a la etapa glacial Pre-Illinoiano (Lisiecki & Raymo, 2005; Lourens *et al.*, 2010). Las cambiantes condiciones climáticas y la llegada de nuevos invasores provocaron un incremento del estrés ambiental entre las formas nativas, obligando a que experimentaran modificaciones morfológicas (Forsten, 1993; Scott, 2004). Sin embargo, algunos grupos taxonómicos, no respondieron positivamente al nuevo entorno ambiental. Se extinguen 8 géneros del registro norteamericano, que representa una tasa de extinción cercana del 12 % (fig. 39). Los grupos más perturbados fueron los miembros supervivientes de la cronofauna del Blancano como los camellos de la tribu Camelini (*Blancocamelus*, *Gigantocamelus*, *Megatylopus*) y las hienas cazadoras (*Chasmaporthetes*). Mientras que otros géneros desplaza su rango de distribución hacia América del Sur, desapareciendo del registro fósil norteamericano (*Stegomastodon*). Sin embargo, esta tasa de últimos registros es poco significativa frente al alto porcentaje de primeras apariciones, esto quiere decir que las nuevas formas ocuparían nuevos nichos o los vacantes dejados en la anterior extinción. Esto nos indica que el recambio neto se da de manera positiva (fig. 40).

## **RECAMBIO INTENSO DE FAUNA**

### **Irvingtoniano tardío**

#### ***Dinámica de la estructura de comunidades***

Durante el Irvingtoniano tardío continuaron apareciendo nuevos miembros de la Cronofauna del Irvingtoniano, caracterizados por sus adaptaciones a climas fríos y abiertos. En este intervalo se registra la riqueza genérica máxima más elevada del Pleistoceno con un

total de 73 géneros (fig. 38). Esta diversidad se da gracias a un aumento del porcentaje primeros registros (17 géneros se registran por primera vez, lo que equivale a un 23.2 % de la RGM, ver figura 39) producto de intermitentes inmigraciones y de una significativa tasa de especiación en la fauna autóctona. La inmigración fue relativamente alta con un total de 9 géneros, de los cuales 7 son inmigrantes eurasiáticos que llegan través del puente de Beringia (*Bison*, *Euceratherium* *Bootherium*, *Ovibos*, *Alces*, *Metailurus*, *Homo*), mientras que de Sudamérica llegan tres familias representadas con un miembro cada una; familias Toxodontidae (*Mixotoxodon*), Megalonychidae (*Meizonyx*) y Myrmecophaga (*Tamandua*).

Esta inmigración puede estar relacionada con el establecimiento de puentes terrestres con otras masas continentales; con Eurasia se da en forma intermiten, durante cada ciclo glaciario el nivel de mar disminuyó significativamente, permitiendo que las conexiones estuvieran disponibles. Con Sudamérica la conexión se da de manera continua, pero a pesar de esto la inmigración fue muy limitada. Esta baja tasa de inmigración sudamericana se puede explicar en parte con la teoría del equilibrio de MacArthur y Wilson (1967), en donde las oportunidades ecológicas en Norteamérica pudieron ser muy limitadas para permitir la diversificación de los taxones sudamericanos (Potts & Lauder, 1968). La tendencia gradual hacia el equilibrio positivo durante el Pleistoceno y una mayor especiación de las formas nativas saturaron la disponibilidad de recursos en Norteamérica, dejando pocas oportunidades para inmigrantes sudamericanos. Otra explicación se puede hacer mediante la teoría del hábitat de Vrba (1992), la cual considera que a partir del enfriamiento que se da hace 2,5 millones de años, los biomas abiertos como las sabanas y bosques abiertos comenzaron a desplazarse hacia latitudes medias del continente americano (Piperno & Jones, 2003), y con ello muchos taxones Neárticos especialistas en sabanas se movieron hacia latitudes bajas. Por lo contrario, los taxones generalistas de Sudamérica raramente se esperarían que se moverían hacia el norte, excepto para los pocos especialistas de sabana sudamericana que ya existían antes del surgimiento del Istmo de Panamá.

Hacia finales del Irvingtoniano tardío, la fauna nativa experimentó un incremento de diversidad con un total de 8 géneros; *Leopardus*, *Mazama*, *Herpailurus*, *Potos*, *Pecari*, *Eira*, *Galictis*). Estos nuevos miembros son morfológicamente distintos a los de la cronofauna del Irvingtoniano. Presentan adaptaciones a hábitats variados, desde semiabiertos a cerrados, pero que tienen en común un clima cálido; predomina la dieta



omnívora y su talla corporal es de mediana a pequeño tamaño. Muchos de ellos extendieron su área de distribución desde Norteamérica meridional hasta Sudamérica.

La segunda evidencia de este recambio drástico de fauna se da entre el límite Pleistoceno tardío/Holoceno. Se extinguen 36 taxones del registro norteamericano, ocasionando que la tasa de últimos registros sea muy elevada, superior al 40% (fig. 39). La mayor parte de los taxones extintos son de gran masa muscular, adaptados a hábitats abiertos y fríos, como los biomas “no análogos” de tundra-estepa. Sin embargo, el nuevo régimen climático que se da tras la Glaciación de Wisconsin es menos frío y más estacional, lo que no permitió la sustancia de estos biomas. Aunque las causas de esta extinción sigue siendo muy discutida entre los paleontólogos: 1) una excesiva depredación de la fauna por causa antrópicas o “overkill” (Martin, 1984; Alroy, 2001); 2) La posible introducción por los seres humanos de enfermedades pandémicas para los herbívoros nativos (McMichael, 2001); 3) Cambios climáticos como el calentamiento de la tierra y el aumento de la aridez también afectaron a la disponibilidad de ambientes (Graham *et al.* 1996; Cannon 2004; Grayson 2006. A pesar de la elevada tasa de primeros registros que se dan en este intervalo, el porcentaje de las últimas apariciones fue muy elevado, haciendo que el recambio neto sea negativo (fig. 40).

## **CONCLUSIONES.**

Mediante la revisión de la riqueza taxonómica y las tasas de origen y extinción de las faunas de Norteamérica meridional, se pudo reconocer la dinámica de la estructura de comunidades de los últimos 9 millones de años. En esta evolución de las comunidades se reconocen 3 intervalos con los niveles más altos de riqueza taxonómica. Estos episodios son equivalentes a los recambios o reajuste rápidos de comunidades, al estar caracterizados por tasas muy elevadas de primeros registros (origen) y últimos registros (extinciones). Sin embargo, estos reajustes de fauna comienzan a darse al inicio de importantes eventos de cambios climáticos: el primero se relaciona con el decaimiento de las temperaturas y el incremento de la aridez y la estacionalidad a finales del Mioceno tardío (entre 6 – 7Ma.); el segundo episodio se reconoce poco antes de la entrada de la primera glaciación del Plioceno tardío que marca el comienzo de los ciclos glacial – interglacial; y el último da

inicio hacia finales del Irvingtoniano, previo al inicio al deshielo del Holoceno. En estos tres drásticos reajustes, el clima jugó el papel principal como mecanismo de cambio.

Posterior a cada recambio rápido de fauna, se reconoce un periodo de relativo equilibrio de la estructura de comunidades, en donde las nuevas adaptaciones morfológicas persisten alrededor de una serie de intervalos, no así su composición taxonómica, la cual es alterada por pequeños de reajustes de fauna de baja intensidad, en donde los últimos registros suelen ser mayores que los primeros registros (siendo el porcentaje de endemismos mayor al de inmigrantes). Estos periodos de cierta estabilidad morfológica equivaldrían al periodo de estasis coordinada (“stasis coordinated”) o estasis morfológico propuesto Brett & Baird (1995). Incluso el porcentaje de supervivencia es muy semejante, con una tasa superior al 70%. Sin embargo, en el intervalo pretérito al episodio de recambio rápido de fauna, las tasas de primeros registros son ligeramente más altas a las de extinciones, pero muy próxima al equilibrio entre estas.

A partir de esta serie de episodios de recambios de alta y baja intensidad podemos distinguir un patrón en de la cronofaunas. El primer indicio de una nueva cronofauna se percibe desde el episodio de recambio faunístico de alta intensidad. Aquí los miembros de la cronofauna anterior sufren una drástica caída de la riqueza taxonómica, mientras que los miembros de la cronofauna entrante hacen su primer registro. Estos taxones morfológicamente distintos presentan adaptaciones al nuevo ambiente. Sin embargo, prosigue una segunda etapa, en donde continúan apareciendo más miembros con las nuevas características morfológicas hasta tomar un papel dominante. Se habla aquí de un equilibrio por la continuidad de esta nueva estructura de comunidades la cual se ajusta al periodo de “estasis coordinado o estasis morfológico” de Brett & Baird (1995). En esta fase se mantienen los mismos ecomorfos, no así la misma composición taxonómica, pues las extinciones en este periodo son moderadas a discretas con un índice de supervivencia superior al 70 %. El cierre de esta cronofauna se da con un nuevo recambio faunístico intenso, que abrirá paso a la siguiente cronofauna.

Este patrón permite reconocer tres cronofaunas distintas en Norteamérica en los últimos 9 millones de años. La primera corresponde a la Cronofauna del Clarendoniano, que incluye los vestigio de las formas clarendonianas, y finaliza en el recambio faunístico

ocurrido a finales del Henfiliano temprano. La segunda se trata de la Cronofauna del Blancano, que se inicia en el Henfiliano medio y decae en el recambio faunístico del Blancano tardío. Esta cronofauna se distingue por la aparición gradual de taxones con adaptaciones morfológicas para ambientes abiertos y semiabiertos. La tercera cronofauna inicia en la transición entre el Blancano tardío – Irvingtoniano temprano y finaliza en el recambio de fauna que se da a finales del Irvingtoniano temprano. Los taxones de esta cronofauna se caracterizaron por presentar adaptaciones especializadas a climas fríos de vegetación abierta. Una cuarta cronofauna podría reconocerse a partir del Holoceno, pero ese será un tema para futuros estudios.

# SINTESIS FINAL



## **SINTESIS FINAL.**

La información suministrada por el uso de diversos métodos multivariantes, ha permitido una aproximación tanto cualitativa como cuantitativa a los aspectos biocronológicos, paleobiogeográficos y paleoecológicos de los mamíferos continentales del Neógeno tardío de Norteamérica meridional. Sin embargo, estos tres contextos al estar interconectados entre sí, nos permiten alcanzar una síntesis globalizadora de la historia enigmática de los mamíferos del Cenozoico tardío.

Dentro del intervalo temporal que nos ocupa, la comprensión de la edad Henfiliano es fundamental responder la transición entre los superciclos climáticos del Cenozoico “Greenhouse” y “Icehouse” propuestos por Fischer (1983). Durante el Henfiliano temprano se registran los últimos vestigios del superciclo “Greenhouses” y las primeras evidencias del de enfriamiento. Los biomas subtropicales y tropicales persisten en gran parte de Norteamérica a pesar de un incremento gradual de la aridez y una caída paulatina de las temperaturas que se venía dando en latitudes septentrionales del subcontinente (ver figura 91). El más extenso fue el de sabana subtropical, que abarcó desde el centro de las Grandes Llanuras hasta el centro de México. Sin embargo, estas sabanas no fueron muy semejantes entre sí: en latitudes septentrionales (entidad Proto-Neártica), prosperaron sabanas semi-abiertas con una mezcla de mamíferos braquiodontos e hipsodontos y algunos carnívoros eurasiáticos con adaptaciones a ambientes abiertos; en Mesoamérica, las sabanas fueron más arboladas e incluso se reconocen bosques tropicales caducifolios en el centro de México, dominados por taxones de la cronofauna del Clarendoniano adaptados al consumo de vegetación C3 y los primeros taxones de origen sudamericano; en la Llanura Costera del Golfo, se reconocen sabanas en parque y marismas que contienen mamíferos de abolengo septentrional y tropical, pero muchos de ellos con características propias.

El Henfiliano temprano se le considera como el último intervalo temporal de la cronofauna del Clarendoniano. Los integrantes de esta cronofauna tuvieron que interactuar con aquellos taxones de reciente aparición (inmigrantes y formas nativas) que morfológicamente distintos, caracterizados por tener adaptaciones a entornos abiertos y templados. Sin embargo, la tendencia hacia el enfriamiento y la aridez condujo hacia finales de este intervalo temporal a la sustitución en latitudes altas, de los mosaicos de

vegetación de sabana por pastizales y estepas.; Los ungulados braquiodontos tenían que competir con aquellos de dentición hipsodonta o mesodonta, pues esta adaptación les permitía ampliar el rango del nicho para el consumo de pastoreo, como el ramoneo (Edwards et al., 2010; Semprebon & Rivals, 2007).

Posterior al recambio intenso de fauna del Henfiliano temprano, viene un periodo de relativo equilibrio gradual entre las comunidades, que abarcó desde finales del Mioceno hasta Plioceno tardío (desde Henfiliano medio hasta el Blancano medio). Los nuevos taxones que van apareciendo a lo largo de este periodo (ya sea por inmigración o especiación local) son morfológicamente distintos a los de la cronofauna del Clarendoniano, se distinguen por presentar adaptaciones a entornos abiertos y templados; Estos ecomorfos poco a poco van tomando un papel dominante entre las comunidades, en contraparte los taxones relictos de la cronofauna anterior se extinguirán por completo. Por ello, nos referimos a equilibrio sólo por la continuidad de las adaptaciones morfológicas en la estructura de comunidades a través del tiempo y no por la persistencia taxonómica pues las extinciones que se dan entre cada intervalo son moderadas. Aunque la tasa de supervivencia se mantiene superior al 70 %, ajustándose a la idea de los periodos de estasis coordinado o estasis morfológico de Brett & Baird (1995).

Las primeras dos subedades de este periodo de estasis coordinado son el Henfiliano medio y Henfiliano tardío. En ambos intervalos el regionalismo biogeográfico es más evidente. Se reconoce una mayor diferenciación entre las entidades biogeográfica Proto-Neártica y Mesoamericana, así como un incremento en el provincialismo biogeográfico en ellas. Los motores principales de este regionalismo pueden estar asociados a las variaciones climáticas latitudinales, importantes actividades tectónicas (elevación de algunos sistemas montanos), refugios ecológicos de fauna relictos y a que los principales eventos de inmigración y endemismo se dieron en regiones muy puntuales. Esta particular configuración biogeográfica incluso dificulta su comprensión temporal a la hora de correlacionar la fauna del Henfiliano.

Algunos miembros relictos de la cronofauna del Clarendoniano seguían persistiendo en latitudes bajas de Norteamérica, particularmente el centro de México. Esta supervivencia se explica debido a que en la región biogeográfica Mesoamericana, el frío y la aridez

tendieron a ser menos intensos a medida que se descendía por la gradiente latitudinal, permitiendo que se refugiaron los ecosistemas subtropicales en latitudes meridionales de México. Mientras que en el norte de México y sur de Estados Unidos, prosperaron estepas y algunas sabanas abiertas, que funcionaron como laboratorio de especiación y diversificación de algunos grupos nativos: tayassuidos, mustélidos, canidos, prociónidos, proboscidos y équidos. Sin embargo, en latitudes altas dominan los biomas templados de estepas, bosques templados caducos y bosques esclerófilos, gracias a la persistencia de las condiciones áridas y frías. Aquí el endemismo fue menos intenso, no así la inmigración con Eurasia, la cual se correlaciona con la disminución del nivel de mar TB3.3 Tipo I (Haq et al., 1988).

En general, los nuevos miembros que se registran en ambas subedades, son morfológicamente distintos a los de la cronofauna del Clarendoniano, presentan adaptaciones a entornos templados y abiertos. Estos tipos de ecomorfos no sólo persisten con éxito, sino que poco a poco van tomando un papel dominante frente a las lagunas que van dejando las especies relictas que se extinguen. Las tasas de extinción son algo elevadas, desaparece cerca del 30% de la riqueza taxonómica. Entre los grupos que se extinguen por completo están las Familias Dromomerycidae, Protoceridae y Gelocidae; así como algunos géneros de équidos, camélidos y otros ungulados. La mayoría de ellos eran miembros relictos de la cronofauna anterior. El principal motor de estas extinciones es la reducción de los biomas subtropicales de vegetación semi-arbolada por aquellos biomas templados y abiertos causado principalmente por el incremento de la aridez, estacionalidad y el decaimiento de las temperaturas.

La fractura significativa que separa los conglomerados del Henfiliano y el Blancano, no es el resultado de cambios morfológicos entre los miembros de las comunidades de una edad a otra. Esta fractura más bien indica una sucesión a nivel taxonómico importante. Desde el principio del Blancano, comienzan a registrarse oleadas de inmigraciones intercontinentales desde Eurasia y Sudamérica; y aunque el endemismo no fue tan significativo a nivel genérico como en el Henfiliano, la fauna nativa experimenta nuevas radiaciones a nivel específico. Esta tendencia continuó durante el Plioceno y Pleistoceno, lo cual se correlaciona con el inicio del superciclo de cambio climático

“Icehouse”, la conexión terrestre con Sudamérica a través del Istmo de Panamá y los disensos de nivel de mar.

Las subedades Blancano temprano y Blancano medio se caracterizaron por una alta tasa de primeros registros (cercana al 27 % de la riqueza taxonómica). Este alto porcentaje se debe a intensas inmigraciones intercontinentales y una mayor especiación entre las formas nativas. De Eurasia llegan principalmente carnívoros adaptados a entornos abiertos y algunos cérvidos; Mientras que de Sudamérica invaden varios géneros de Xenartros.

El incremento de las temperaturas y la humedad asociado al cierre del Istmo de Panamá, favoreció la expansión de los pastizales C4 en gran parte de Norteamérica. Sabanas templadas en parque dominaron el centro de las Grandes Llanuras; sabanas semiáridas prosperaron al norte de México y sur de Estados Unidos; y sabanas cálidas de inundación en el centro de México. A pesar de las diferencias existentes entre estas sabanas, no evitaron el dinámico desplazamiento latitudinal entre muchos inmigrantes eurasiáticos y nativos generalistas. Esto provocó que las similitudes faunísticas entre las regiones biogeográficas Proto-Neártica y Mesoamérica fueran más grandes. Los nuevos inmigrantes eurasiáticos que llegan a Norteamérica, en su mayoría fueron carnívoros generalistas lo que les permitió invadir prácticamente las sabanas templadas y áridas de la región biogeográfica Proto-Neártica. Aunque algunos félidos y úrsidos alcanzan a desplazarse hasta las sabanas de inundación del centro de México. Las formas endémicas también tuvieron un rango de distribución bastante amplio ocupando en muchos casos ambas regiones biogeográficas de Norteamérica. Sólo los taxones sudamericanos se restringen exclusivamente a las sabanas y bosques húmedos de Mesoamérica, limitan su área de distribución septentrional a la Faja Neovolcánica Transmexicana.

Ya en el Blancano tardío, se reconoce un nuevo reajuste intenso de comunidades que se correlaciona con el inicio de la primera glaciación Pre-Illinoiana que trajo consigo una nueva caída de las temperaturas e incremento de la aridez en gran parte de Norteamérica. El primer indicio de este episodio de recambio es el alto porcentaje de primeros registros (superior al 30% de la riqueza taxonómica máxima), resultado del intercambio de fauna con Eurasia y Sudamérica. Estos nuevos inmigrantes son morfológicamente distintos a los miembros de la cronofauna anterior, ecomorfos que en un



principio eran raros o ausentes comienzan a tomar un papel dominante. La mayor parte de los invasores eurasiáticos son carnívoros de mediana a gran talla con adaptaciones morfológicas especializadas a entornos fríos y abiertos. Mientras que de Sudamérica llegó una gama de formas con diferentes adaptaciones anatómicas: Taxones de pequeña talla con adaptaciones escansoriales y arbóreas invaden Centroamérica; Xenartros de mediana a gran talla de dieta mixta de pastos y hojas, llegan hasta el sur de Estados Unidos; Perezosos terrestres omnívoros de casi una tonelada, alcanzan latitudes templadas y frías de Estados Unidos.

Con el descenso de temperaturas en gran parte de Norteamérica, los biomas templados retornan nuevamente a las latitudes septentrionales. Una particular estepa cubre gran parte de Kansas y Nebraska, con algunos manchones de bosques templados en terrenos elevados o cercanos a cuerpos de agua permanente. Sin embargo, estos biomas no debieron ser tan fríos y su estructura de comunidades parece no tener un análogo en el presente. En ellos convive una mezcla de elementos faunísticos subtropicales y taxones adaptados entornos abiertos, áridos y fríos. Varios grados más al sur, en el centro y sur de Texas, se desarrollaron estepas más cálidas, y bosque caducos con árboles y arbustos latifolios cerca de las márgenes de ríos y lagos. En el suroeste de Estados Unidos, el clima es menos templado que en las Grandes Llanuras, aunque aparecen algunas estepas en Arizona, los bosques y matorrales esclerófilos dominan en el sur de California. En ellos se reconoce una mezcla de elementos sudamericanos con afinidades tropicales asociados a taxones nativos con adaptaciones a entornos abiertos y semiáridos.

Este episodio de recambio de faunas culmina con la desaparición de muchos grupos taxonómicos adaptados a estepas poco templadas y sabanas subtropicales. La tasa de últimos registros es inferior a la ocurrida en el anterior reajuste del Henfiliano temprano, alcanzando sólo el 20% de la riqueza genérica máxima. Se reconoce un patrón morfológico entre los miembros extintos, en particular entre los carnívoros y herbívoros. Desaparecen varios taxones con extremidades gráciles con alta capacidad cursorial para perseguir a su presa por más tiempo. También varios grupos herbívoros fueron perjudicados, en particular aquellos adaptados a sabanas y estepas secas. Algunos desaparecen del registro

norteamericano como *Cerdocyon*, *Rhynchotherium*, *Onohippidium*, *Catagonus*, pero sobreviven en las sabanas de Sudamérica.

Posterior a este episodio de recambio intenso de fauna viene un periodo de relativo equilibrio entre la estructura de comunidades que abarcó gran parte del Pleistoceno al que consideramos como la cronofauna del Irvingtoniano. Desde el Blancano tardío se perciben los primeros miembros de la nueva cronofauna, pero es hasta el Límite Blancano tardío – Irvingtoniano temprano que los taxones morfológicamente distintos comienzan a tomar un papel dominante. Las adaptaciones a entornos abiertos, secos y fríos son comunes entre los nuevos inmigrantes eurasiáticos y las formas nativas. Estos cambios morfológicos en la estructura de comunidades se correlacionan con el inicio de los ciclos glaciares – interglaciares. Las transiciones entre estos ciclos fueron caracterizadas por oscilaciones climáticas muy rápidas y de alta amplitud que tuvieron lugar en un tiempo muy corto de duración (Barnosky, 2005). Incluso la duración de cada ciclo glaciar o interglaciar sería también de un tiempo muy breve, por lo que los posibles cambios en la frecuencia de genes que fueron inducidos por la deriva del azar o la selección durante el aislamiento de cada ciclo glaciar/interglaciar, tendría pocas posibilidades de fijarse en este corto periodo.

El Límite Blancano tardío – Irvingtoniano temprano es un intervalo considerado tradicionalmente como transitorio. No obstante, contiene elementos para considerarse como una subedad perteneciente al Irvingtoniano. Desafortunadamente, este episodio es poco representado en nuestro análisis de similitud, con algunas localidades fosilíferas en el sur de Estados Unidos, Las Grandes Llanuras y el noroeste de México. A pesar de esto, los nuevos miembros que se registran en este intervalo son morfológicamente distintos, con adaptaciones a entornos abiertos, templados y semiáridos. En el caso del género *Equus*, experimentan cambios en sus extremidades y tamaño corporal: las extremidades delgadas son indicadores de ambientes xéricos y las alargadas señalan a praderas desérticas arbustivas (Eisenmann's, 1985). La aparición de estas nuevas formas se correlaciona con la caída de las temperaturas mínimas invernales, un incremento de la estacional térmica anual y la aridez en gran parte de Norteamérica. El nuevo entorno conllevaría a la extinción de varios taxones relictos de la cronofauna del Blancano (o expansión de las estepas) como *Borophagus*, *Satherium*, *Equus (Plesippus)*, *Nannippus* y *Rhynchotherium*.

El Irvingtoniano temprano es el segundo intervalo del periodo de equilibrio o cronofauna del Irvingtoniano. Esta subedad tiene hasta cierto punto dificultades para definirse ya que es un intervalo que se caracteriza por una escasez de taxones que se limitan a él. El número de taxones que aparecen por primera vez en este intervalo es elevado, pero sólo el género *Mammuthus* cumple con las expectativas para utilizarlo como indicador biocronológico, ya que su primer registro en Norteamérica se da hace 1.5 y además tiene una distribución biogeográfica muy amplia en todo el subcontinente. En general, el Irvingtoniano temprano se caracterizó por una inmigración intensiva con Eurasia a través del puente terrestre de Beringia gracias a un descenso del nivel de mar. Por otro lado, 3 nuevas familias de abuelo sudamericano penetran diferentes latitudes de Norteamérica. La fauna nativa experimentó un incremento bajo de endemismos a nivel genérico, pero a nivel específico se invierte en équidos, camélidos y antilocápridos.

El dominio de los taxones con adaptaciones a entornos abiertos, áridos y fríos no es más que una respuesta a los cambios ambientales asociado al inicio de los ciclos glaciares – interglaciares. Este dominio se correlaciona con la expansión de los biomas templados en latitudes altas de Norteamérica. Aunque parte estos biomas presentan comunidades con una estructura distinta a las actuales. Este tipo de comunidades se les nombra como “comunidades no armónicas” o "conjuntos no análogos" para describir la naturaleza heterogénea de la composición de las especies. Algunos bosques esclerófilos de suroeste de Estados Unidos contienen una mezcla de elementos tropicales y boreales. Situación que se asemeja en las faunas de Florida. En los ciclos glaciares, se da una mayor similitud en la composición taxonómica de gran parte de la región biogeográfica Neártica, haciendo que el provincialismo biogeográfico fuera poco perceptible. Situación que se revierte en los ciclos interglaciares.

La expansión de estos biomas no análogos incrementó el estrés medioambiental en aquellas formas menos adaptadas al nuevo entorno. Hacia el final de este intervalo 8 géneros hacen su última aparición, lo que equivale a menos de un 12% de la riqueza genérica máxima. Los grupos más perturbados fueron los miembros supervivientes de la cronofauna del Plioceno. Otros géneros desaparecen del registro norteamericano, pero persisten en entornos más cálidos de América del Sur, como el Gonfotérido *Stegomastodon*.

La última subedad del Irvingtoniano y de nuestro análisis es el Irvingtoniano tardío, que agrupa las faunas de las subedades Cudahyanense, Sheridanianense de Lundelius *et al.*, (1987) y de la edad provincial Rancholabreano. Aunque las faunas pertinentes se conjuntan dentro de la secuencia de eventos aproximadamente en el orden previsto, la cantidad de recambios faunísticos entre estos intervalos no son significativos. Las breves distancias que existen entre ellas, reflejan más bien efímeras rupturas temporales en el Pleistoceno tardío que están más asociadas a los ciclos glaciares e interglaciares, así como a las diferencias espaciales (latitudinales).

El Irvingtoniano tardío se considera como un episodio de recambio drástico de fauna del Neógeno tardío. La tasa de la riqueza genérica máxima esta entre las más altas, con un total de 73 géneros. Esta alta tasa de diversidad se da gracias a un aumento del porcentaje primeros registros, 14 géneros se registran por primera vez, lo que equivale a un 19.17 % de la RGM. Sin embargo, su llegada o aparición se dio en forma intermitente. Inicialmente los nuevos géneros que se registran son morfológicamente similares a los de la cronofauna del Irvingtoniano, caracterizados por tener adaptaciones a entornos abiertos, secos y fríos. Estos ecomorfos continúan repitiéndose durante gran parte de esta temporalidad, pero hacia finales del Pleistoceno se perciben nuevas formas morfológicamente distintas.

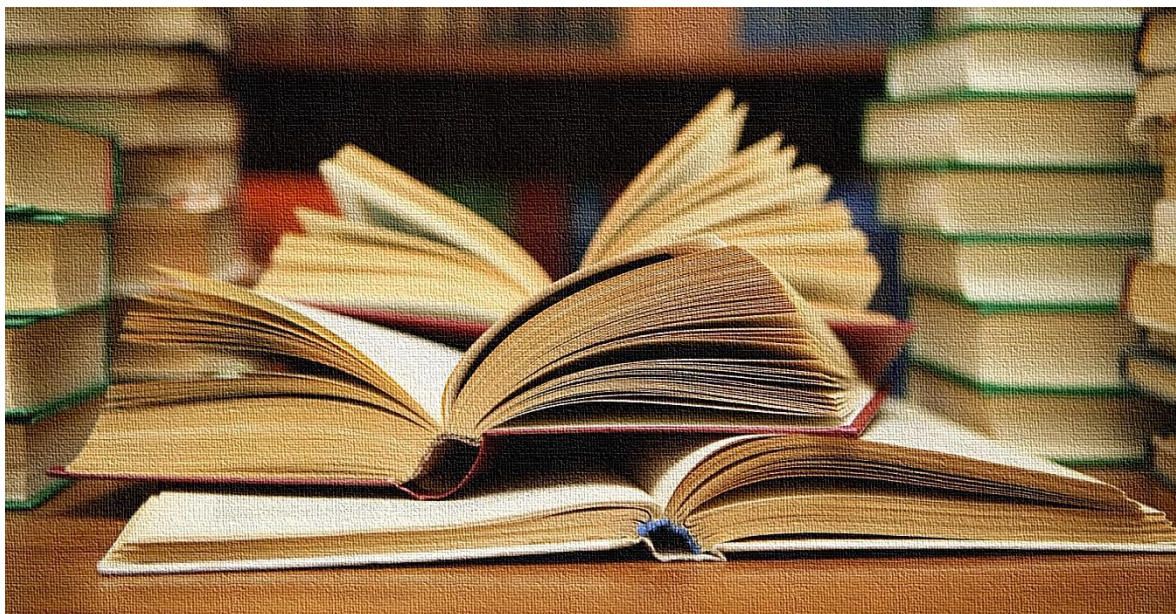
Durante el Irvingtoniano tardío, los biomas análogos se expanden y dominan prácticamente toda la región Neártica. Por ejemplo, se reconocen biomas distintos en latitudes meridionales de Estados Unidos. En Florida se reconocen sabanas subtropicales mezcladas con elementos boreales. Lo mismo ocurre con el bioma de bosque esclerofilio del oeste estadounidense. En las Grandes Llanuras se reconocen pastizales con elementos de taiga como los rodales compuestos de abetos (*Abies*) y alerces (*Larix*) (Mehring *et al.*, 1968).

Sin embargo, el segundo indicio de recambio intenso de fauna es la extinción de una gran parte de la megafauna ocurrida a finales del intervalo. Desaparecen 36 taxones del registro norteamericano, que representan una tasa de últimos registros superior al 40%. Existen varias hipótesis acerca de la causas de esta extinción, que van desde una excesiva depredación de la fauna por causa antrópicas o “overkill” (Martin, 1984; Alroy, 2001); La

posible introducción por los seres humanos de enfermedades pandémicas para los herbívoros nativos (McMichael, 2001); Hasta cambios climáticos como el calentamiento de la tierra y el aumento de la aridez también afectaron a la disponibilidad de ambientes (Graham et al. 1996; Cannon 2004; Grayson 2006). El nuevo régimen climático que se da posterior a la Glaciación de Wisconsin es menos frío y más estacional, ocasionando la pérdida de biomas “no análogos” y el desplazamiento de algunas comunidades hacia otras latitudes. Es posible que las comunidades vegetales que se desarrollan posteriormente no fueran lo suficientemente productivas como para sustentar a la megafauna de la cronofauna del Irvingtoniano. Por lo que incluso podemos considerar que el Holoceno forma parte de una nueva cronofauna



# BIBLIOGRAFÍA



## BIBLIOGRAFÍA

- Abels, H. 1999. Global Standard Stratotype section and Point (GSSP) and Working groups. Available: <http://www.geo.uu.nl/sns/index.php?contentid=500>
- Aguilar, F & Velasco-De León, P. 2002. El clima durante el Plioceno en la región de Santa María Amajac, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 71: 71:81
- Alberdi, M. T., Azanza, B., Cerdeño E., & Prado, J. L. 1997. Similarity relationship between Mammal faunas and biochronology from Latest Miocene to Pleistocene in Mediterranean area. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 90: 115-132.
- Alcaraz, F. 2008. Biomas templados, Geobotánica. Geobot Aviable: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/deed> Accessed: 05, april 2010.
- Alroy, J. 1994. Appearance even ordination: A New Biochronologic Method. *Paleobiology*, 20: 191-207.
- Alroy, J. 1996. Constant extinction, constrained diversification, and uncoordinated stasis in North American mammls. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 127: 285-311.
- Alroy, J. 1998. Equilibrial Diversity Dynamics in North American Mammals. Pp 232-287. *In* McKinney M. L., & J. A. Drake (Ed.), *Biodiversity Dynamics: turnover of populations, taxa, and communities*. Casebound editions of Columbia University Press, United State of America.
- Alroy, J. 2000. A Quantitative North American Mammalian Time Scale. Available at [www.nceas.ucsb.edu/~alroy/TimeScale.html](http://www.nceas.ucsb.edu/~alroy/TimeScale.html). Accessed November 12, 2006.
- Alroy, J. 2001. A Multispecies Overkill Simulation of the End-Pleistocene Megafaunal Mass Extinction. *Science*, 292: 1893-1896.
- Alroy, J., Kosnik, M.A., 2006. Conjunction Version OS 10.4.6 Available online <http://www.nceas.ucsb.edu/~alroy/biochronology.html> Accessed September 2010
- Alroy, J. (NCEAS). 2000. The Paleobiology database. University of California-Santa Barbara Available at <http://paleodb.org/>. Acceso, Octubre de 2006.
- Andrews, P., Lord J. & Nesbit Evans, E.1997. Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of Linnean Society*, 11: 177-205.
- Andrews, P. Lord. 1992. Community evolution in forest habitat. *Journal of Human Evolution*, 22: 423-438.



- Andrews, P. 1996. Palaeoecology and hominoid paleoenvironments. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 71: 257-300.
- Arroyo-Cabrales, J. & Johnson, E. 2003. Catálogo de los ejemplares tipo precedentes de la Cueva de San Jocesito, Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 20: 79-93.
- Arroyo-Cabrales, J., E. Jonson, H. Haas, M. R. Paredes, R. W. Ralph & W. T. Hartwell. 1995. First radiocarbone dates for San Josecito Cave, Nuevo León, México. *Quaternary Research*, 43: 225-258.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. J. Laurito, C., Johnson, E., Alberdid, M. T. & A. L. Valerio-Zamora. 2007. The proboscideans (Mammalia) from Mesoamerica. *Quaternary International*, 169–170: 17–23.
- Artemiou, C. 1984. Mammalian community Palaeoecology: a review of recent methods with special reference to Miocene mammalian faunas of Europe. *Paléobiologie continentale*, 14: 91-109.
- Axelrod, D. I. 1939. A Miocene flora from the western border of the Mohave desert. *Carnegie Institute Publications*, 516: 1-129
- Axelrod, D. I. 1944. Pliocene Floras of California and Oregon: The Black Hawk Ranch Flora. *Carnegie Institute Publications*, 553: 91-101.
- Axelroad, D. I. 1950. The evolution of desert vegetation in wester North America. *Carnegie Institute Washington Publishing*, 590: 215-306.
- Axelrod, D. 1980. *Contributions to the Neogene Paleobotany of central California*. Berkeley, University of California Press, 212 pp.
- Axelrod, D. 1985. Rise of the grassland biome of central North America. *Botanical Review*, 51: 163-201.
- Azanza, B., Alberdi, M. T., Cerdeño, E. & J. L., Prado. 1997. Contribución de los análisis multivariantes a la biocronología continental. Pp. 37–40. Calvo, J. P. & J. Morales (Eds.), *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*, Madrid, España.
- Bacon, C. R., Giovannetti, D. M., Duffield, W. A., and Dalrymple, G. B. 1979. New Constraints on the Age of the Coso Formation, Inyo County, California: *Geological Society of America Abstracts with programs*, 11: 1-67.

- Badgely, C., & D.L. Fox. 2000. Ecological biogeography of North American mammals: species density and ecological structure in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 27: 1437-1467.
- Badgley, C., Barry, J. C., Morgan, M. E., Nelson, S. V., Behrensmeyer, A. K., Cerling, T. E. & D. Pilbeam. 2008. Ecological changes in Miocene mammalian record show impact of prolonged climatic forcing. *Proceedings of the National Academy Sciences of the USA*, 105: 12145-12149.
- Barbour E. H. & C. B. Schultz. 1937. An early Pleistocene fauna from Nebraska. *American Museum Novitates*, 942: 1-10.
- Barbour, M. G, Keeler-Wolf, T. & A. A. Schoenherr. 2007. *Terrestrial vegetation of California*. University of California Press. Berkeley. 714 pp.
- Bargo, M. S., De Iuliis, G. & S. F. Vizcaíno. 2006. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51:53–61.
- Barnosky, A. D., C. J. Bell, S. D. Emsile, H. T. Goodwin, J. Mead. C. A. Repenning, E. Scott, & A. B. Shabel. 2004. Exceptional record of mid-Pleistocene vertebrates helps differentiate climatic from anthropogenic ecosystem perturbations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101: 9297-9302.
- Barnosky, A. D. 2005. Effects of Quaternary Climatic Change on Speciation in Mammals. *Journal of Mammalian Evolution*, 12: 247-256.
- Barry, J. C., Flynn, L. J., & D. R. Pilbeam, 1990. Faunal diversity and turnover in a Miocene terrestrial sequence. Pp. 381-421. *In*: R. M. Ross & W. D. Allmon (Eds.), *Causes of evolution: A Paleontological Perspective*. University Chicago Press.
- Baskin, J. A. 2005. Carnivora from the late Miocene Love Bone Bed of Florida. *Bulletin of the Florida Museum Natural History*, 45: 419-440.
- Behrensmeyer A. K., Damuth J. D., DiMichele, W. A., Posst R., Sues H. & S. L. Wing. 1992 *Terrestrial Ecosystems through Time: Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*, The University Chicago Press, Chicago, 568 Pp.
- Bell, C. J., E. L. Lundelius, A. D. Barnosky, R. W. Graham, E. H. Lindsay, D. R. Ruez Jr., H. A. Semken, S. D. Webb, & R. J. Zakrzewski. 2004. The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean Mammals ages. pp. 232-314. *In*: M. O. Woodburne (ed.), *Late Cretaceous*

- and Cenozoic Mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology. Columbia University Press, New York.
- Berggren, W. A. 1972. Late Pliocene-Pleistocene glaciation. Deep Sea Drilling Project Reports and Publications, 12: 953–963.
- Berger, W. H. & E. Jansen. 1994. Mid-Pleistocene climate shift: the Nansen connection: 85. Pp 295–311. *In*: Johannessen O. M., Muench R. D. & J. E. Overland (eds). Polar Oceans and Their Role in Shaping the Global Environment. American Geophysical Union as part Geophysical Monograph Series.
- Bernal & Roy, 2010. Revisión a algunos geocronómetros radiométricos aplicables al Cuaternario. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 62: 305-323.
- Blakey, R. 2006. North America Paleogeography Map. Available at <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7>. Acceso, Junio de 2007.
- Boltovskoy, D. 1988. The range through method and first-last appearance data in paleontological surveys. Journal of Paleontology, 62:157-159.
- Bonis, L. De; Boubrain, G; Geraads, D. & G. Koufos. 1992. Diversity and palaeoecology of Greek late Miocene mammalian faunas. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 91: 99-121.
- Brattstrom, H., 1961. Some new fossil tortoises from western North America with remarks on the zoogeographic and paleoecology of tortoises. Journal Paleontology, 35: 543-560.
- Brett, C. E., & Baird, G. C. 1995. Coordinated stasis and evolutionary ecology of Silurian to Middle Devonian faunas in the Appalachian Basin. 6. Pp. 427-443. *In*: Erwin D. H. & R., L. Anstey: New Approaches to Speciation in the Fossil Record. Columbia University Press. New York.
- Buja, A. & N. Eyuboglu. 1992. Remarks on parallel analysis. Multivariate Behavioral Research, 27: 509-540.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, & B. Ortega. 2010. Evidencia de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último Máximo Glacial. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 62: 359-377.
- Cande, S. C. & D. V. Kent. 1995. Revised calibration of the geomagnetic polarity timescale for the Late Cretaceous and Cenozoic. Journal of Geophysical Research, 100: 6093-6095.

- Cannon, D. M. 2004. Geographic variability in North American mammal community richness during the terminal Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, 23: 1099-1123.
- Carlyle, T. 1843. *Past and Present*. Editorial Chapman & Hall. Harvard, Massachusetts, Estados Unidos. 268 Pp.
- Carranza-Castañeda, O. 1989. Rinocerontes de la Fauna Local Rancho El Ocote, Mioceno tardío (Hemfiliano tardío) del Estado de Guanajuato. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 8: 88-99.
- Carranza-Castañeda, O. 1992. Una nueva localidad del Hemfiliano Tardío en la Mesa Central de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 10: 179-196.
- Carranza-Castañeda, O. & Espinoza-Arrubarrena. 1994. Late Tertiary equids from the State of Hidalgo, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 11: 182-192.
- Carranza-Castañeda, O. & Miller, W. E. 1996. Hemphillian and Blancan Felids from Central México. *Journal of Paleontology*, 70: 509-518.
- Carranza-Castañeda, O. & Miller, W. E. 2002. Inmigrantes sudamericanos en las faunas del terciario tardío del centro de México. Pp. 69-80. *In: Montellanos-Ballesteros, M. & J. Arroyo-Cabrales (eds.). Avances en los estudios pleomastozoológicos en México. Colección Científica 443, Serie Arqueológica del Instituto Nacional de Arqueología e Historia. México, D.F.*
- Carranza-Castañeda, O., W. E. Miller, & J. B. Kowallis. 2003. Relevance of the late Tertiary mammalian faunas in Central México, and the Great American Biotic Interchange. *Geological Society of America, abstracts with the program*, (35): 30-33.
- Carranza-Castañeda, O. & Miller, W. 2004: Late Tertiary Terrestrial Mammals from Central Mexico and their relationship to South American Inmigrants. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7: 249-261.
- Carranza-Castañeda, O. & J. Roldán-Quintana. 2007. Mastofaunula de la Cuenca de Moctezuma, Cenozoico tardío de Sonora, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24: 81-88.
- Carrasco, M.A., B.P. Kraatz, E.B. Davis, & A. D. Barnosky. 2005. Miocene Mammal Mapping Project (MIOMAP). University of California Museum of Paleontology, Available: <http://www.ucmp.berkeley.edu/miomap/> Accessed: 18, 20, September of 2007.

- Cassiliano, M. L. 1999. Biostratigraphy of Blancan and Irvingtonian mammals in the Fish Creek-Vallecito Creek section, southern California, and a review of the Blancan-Irvingtonian boundary. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 169-186.
- Castañeda, P. C. & S. Ceballos, 2006. Las plantas como indicadoras de cambios climáticos por efecto del nacimiento del Eje Neovolcánico Transmexicano. Sesión Regular de Paleontología, Geos, Vol. 26, N° 1. Orizaba, Veracruz.
- Chaney, R. W., & M. K. Elias. 1936. Late Tertiary floras from the High Plains: Carnegie Institution for Science, 476:1-46.
- Christiansen, P. 1999. What size *Arctodus simus* and *Ursus spelaeus* (Carnivora: Ursidae)?. *Annales Zoologici Fennici*, 36: 93-102.
- Churchill, J. L. & K. Nehauser. 1992. Depositional Environment of the Ogallala Group (Miocene), Minium Quarry, Graham County, Kansas. Fort Hays State University, 92 pp.
- Cisneros, J. C. 2011. Los fósiles de Tomayate. Edición del autor Teresina, Teresina. El Salvador, 87 pp.
- Clague, J. J. 1989. Quaternary geology of the Canadian Cordillera. Pp. 15–96. *In*: Fulton, R.J. (Ed.). *Quaternary Geology of Canada and Greenland*. Geology of Canada, 1. Geological Survey of Canada. Ontario, Canada.
- Coltrain, J. B., John M. H., Thure E. C., James R. E., Dearing M. D., Ward J. & J. Allen. 2004. Rancho La Brea stable isotope biogeochemistry and its implications for the palaeoecology of late Pleistocene, coastal southern California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 205: 199–219
- Connin, S., J. Betancourt & J. Quade. 1998. Late Pleistocene C<sub>4</sub> plant dominance and summer rainfall in the southwestern United States from isotopic study of herbivore teeth. *Quaternary Research*, 50: 179-193.
- Cortés-Ortiz, I., Bermingham, E., Rico, C., Rodríguez-Luna, E., Sampaio, I. & M. Ruiz-García. 2003. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 64–8.
- Croft, D. A. 2001. Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and Distributions*, 7: 271-287.
- Crowder, L. B. 1980. Ecological convergence of community structure: a neutral model analysis. *Ecology*, 61: 194-204.

- Croxen III, F. W., Shaw, C. A. & David R. Sussman. 2007. Geología y Paleontología del Pleistoceno del Delta del Río Colorado, El Golfo de Santa Clara, Sonora, México. Pp. 84-89. *In*: R.E. Reynolds, (ed.). Wild, Scenic and Rapid: a Trip Down the Colorado River Trough. The 2007 Desert Symposium Field Guide and Abstracts from Proceedings. California State University, Fullerton, Desert Studies Consortium. California, EUA.
- Czaplewski, N. J., W. L. Puckette, & C. Russell. 2002. A Pleistocene tapir and associated mammals from the southwestern Ozark Highland. *Journal of Cave and Karst Studies*, 64: 97-107.
- Dalquest, W. W. 1977. Mammals of the Holloman Local Fauna, Pleistocene of Oklahoma. *The Southwestern Naturalist*, 22: 255-268.
- Dalquest, W. W. 1978. Early Blancan Mammals of the Beck Ranch Local Fauna of Texas. *Journal of Mammalogy*, 59: 269-298.
- Darwin, C. 2008. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, Or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Jhon Murray, Oxford University, 502 pp.
- Davis, O. K., A. H. Cutler, K. H. Meldahl, M. R. Palacios-Fest, J. F. Schreiber, Jr., B. E. Lock, L. J. Williams, N. Lancaster, C. A. Shaw, & S. M. Sinitiere. 1990. Quaternary and environmental geology of the northeastern Gulf of California. Pp. 136-154. *In*: *Geologic Excursions through the Sonoran Desert Region, Arizona and Sonora, Field Trip Guidebook, 86<sup>th</sup> Annual Meeting, Cordilleran Section, Geological Society of America*, George E. Gehrels and Jon E. Spencer (eds.) Arizona Geological Survey Special Paper 7.
- Dawson, M. R. 1958. Later Tertiary Leporidae of North America. *University of Kansas Paleontological Contribution, Vertebrata*, 6: 1-75.
- Dawson, M. R.. 1967. Lagomorph history and the stratigraphic record. Pp. 286-316. *In*: C. Teichert & E. L. Yochelson (Eds). *Essays in paleontology and stratigraphy*. The University of Kansas Paleontological Contributions: Special Publication 2, Kansas, USA.
- Demant A. 1982. Interpretación geodinámica del vulcanismo del Eje Neovolcánico transmexicano. *Revista del Instituto de Geología*, 5: 217-222.
- Dice, L. R. 1943. *The biotic provinces of North America*. University of Michigan Press. Ithaca, New York, 78 pp.
- Dibblee, T. 1967. *Areal Geology of the Wester Mohave Desert California*. Geological survey professional paper, 522. Washintong, 148 pp.

- Dix, R. L., 1964, A history of biotic and climatic changes within the North American grassland. Pp. 78-89. *In*: D. J. Crisp, (ed.), *Grazing in terrestrial and marine environment*. Blackwell Scientific Publications, Dorking, Oxford.
- Dundas, R. G., R. B. Smith, & K. L. Verosub. 1996. The Fairmead Landfill Locality (Pleistocene, Irvingtonian), Madera County, California: preliminary report and significance. *PaleoBios*, 17: 50-58.
- Dundas, R. G. 1999. Quaternary records of the dire wolf, *Canis dirus*, in North and South America, in North and South America. *Boreas*, 28: 375-385.
- Dundas, R. G. 2005. The Late Pleistocene Vertebrate Fauna. Pp.79-90. *In*: Hill, Christopher and Davis, Leslie B. (eds.). *The Merrell Locality & Centennial Valley, Southwest Montana, Pleistocene Geology, Paleontology & Prehistoric Archaeology Bureau of Land Management Cultural Resources Series No.4*, Montana State Office, Montana.
- Edwards, E., C. Osborne, C. Strömberg, S. Smith & G. Consortium. 2010. The origins of C<sub>4</sub> grasslands: Integrative evolutionary and ecosystem science. *Science*, 328: 587-591.
- Eguiluz, S., Aranda, M., & Marrett, R. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 53: 1-26.
- Ehleringer, J., T. Cerling & B. Helliker. 1997. C<sub>4</sub> photosynthesis, atmospheric CO<sub>2</sub>, and climate. *Oceanologia*, 112: 285-299.
- Eisenmann. 1985. Indications paléoécologiques fournies par les *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) pliocènes et pléistocènes d'Afrique. Pp. 57-79. *In*: Beden, M. M., Behrensmeier, A. K., Noel, M., Boaz, T., Raymonde, M., Brain, C. K., Cooke, B., Coppens, Y., Dechamps, R., Eisenmann, V., Gentry, A., Geraads, D., Geze, R., Guerin, C., Harris, J., Koeniguer, J. C., Letoizy, R., Petter, G., Vincens, A. & E. Vrba (Eds.). *L'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène*. Actes Colloque international Fondation Singer-Polignac, Masson.
- Emry, R. J. 1981. Additions to the mammalian fauna of the type Duchesnean, with comments on the status of the Duchesnean "age,". *Journal of Paleontology*, 55: 563-570.
- Enzel, Y., Wells, S.G. & N. Lancaster. 2003. Late Pleistocene lakes along the Mojave River, southeast California. Pp. 61-77. *In*: Enzel, Y., Wells, S.G., & N. Lancaster., (eds.). *Paleoenvironments and paleohydrology of the Mojave and southern Great Basin Deserts*. Boulder, CO: Geological Society of America Special Paper 368, California.

- Escalantes, T., Espinosa, D. N, & J. Llorentes. 2003. Métodos para la identificación, descubrimiento y comparación de patrones biogeográficos: Ejemplos en México. Pp 303-310. *In*: Morrone, J. J. & J. Llorentes (eds.). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las prensas en la Ciencia, UNAM, Cd. de México.
- Escalantes, T., G. Rodríguez & J. J. Morrone. 2004. The diversification Neartic mammals in the Mexicana transition zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 327-339.
- Escalantes, T., G. Rodríguez & J. J. Morrone. 2005. Las provincias biogeográficas del Componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 199-205.
- Escalantes, T., G. Rodríguez, N. Cao, M. C. Ebach & J. J. Morrone. 2007. Cladistic biogeographic analysis suggests an early Caribbean diversification in Mexico. *Naturwissenschaften*, 94: 561-565.
- Escalante, T. G. 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80: 551–560.
- Espinosa, E. J. 1976. Excavaciones arqueológicas en “El Bosque”. Instituto Geográfico Nacional, Managua. Departamento de Antropología e Historia, Instituto Geográfico Nacional, Ministerio de Obras Públicas, México, D.F., 140 pp.
- Espinosa-Organista, D. C. & J. Llorente (eds.). 1993. Fundamentos de Biogeografía Filogenético. Universidad Autónoma de México, México, D.F., 133 pp.
- Espinosa-Organista, D. C. Aguilar y T. Escalante. 2001. Endemismo, área de endemismo y regionalización biogeográfica. Pp. 31-37. *In*: J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: conceptos, teorías, métodos y aplicaciones*, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Espinosa-Organista, D. C., Morrone, J. J., Llorente, J., & O. Flores-Villela. 2005. Introducción al análisis de patrones en Biogeografía Historica. UNAM, México, D.F., 133 pp.
- Evernden, J. F., D. E. Savage, G. H. Curtis, & G. T. James. 1964. Potassium–argon dates and the Cenozoic mammalian chronology of North America. *American Journal of Science*, 262: 145-198.
- Feduccia, J. A. 1968. The Pliocene Rails of North America. *Auk*, 85: 441-453.
- Fejfar, O. & C. A. Repenning. 1992. Holarctic dispersal of the arvicolids (Rodentia, Cricetidae); pp. 205–212 in Koenigswald W. v. and L. Werdelin (ed.), *Mammalian migration and*



- dispersal events in the European Quaternary, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 153, Frankfurt.
- Fernández González, F. 1997. Bioclimatología. Pp. 607–682. *In*: Izco, J., Barreno, E., Brugués, M., Costa, Devesa, J., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Salvo, S. Talavera & B. Valdés (eds.). McGraw-Hill, Botánica, Interamericana, Madrid.
- Feranec, R. S. 2004. Geographic variation in the diet of hypsodont herbivores from the Rancholabrean of Florida. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207: 359-369.
- Feranec, R & B. MacFadden. 2006. Isotopic discrimination of resource partitioning among ungulates in C<sub>3</sub>-dominated communities from the Miocene of Florida and California. *Paleobiology*, 32: 191-205.
- Feranec, R. S. 2007. Ecological generalization during adaptive radiation: evidence from Neogene mammals. *Evolutionary Ecology Research*, 9: 555-577.
- Ferrusquia-Villafranca, I. 1984. A review of the Early and Middle Tertiary Mammal Faunas of Mexico. *Journal Vertebrate Paleontology*, 4: 187-198.
- Figueirido, B., Janis, C. M., Pérez-Claros, J. A., De Renzi, M., & P. Palmqvist. 2012. Cenozoic climate change influences mammalian evolutionary dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109: 722-727.
- Figueras, S. 2000: "Análisis Discriminante", 5campus.com, Estadística. Aviable in: <http://www.5campus.com/leccion/discr/> Acceded: in 10 July 2009.
- Fischer, A.G. 1983. The two Phanerozoic supercycles. Pp. 129-150. *In*: Berggren & Van Couvering (eds.). *Catastrophes and Earth History*, Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Flemming, T. H. 1973. Number of mammalian species in north and central american forest communities. *Ecology*, 54: 555-562.
- Filippelli, G. M. & J. A. Flores. 2009. From the warm Pliocene to the cold Pleistocene: A tale of two oceans. *Geology*, 37: 959-960.
- Flynn, J. J., B. J. Kowallis, C. Nuñez, O. Carranza-Castañeda, W. E. Miller, C. C. Swisher III, & E. Lindsay. 2005. Geochronology of Hemphillian-Blancan aged strata, Guanajuato, Mexico, and implications for the timing of the Great American Biotic Interchange. *Journal of Geology*, 113: 287-307.

- Fortelius, M., J. T. Eronen, J. Jernvall, L. Liu, D. Pushkina, J. Rinne, A. Tesakov, I. A. Vislobokova, Z. Zhang, & L. Zhou, 2002. Fossil Mammals Resolve Regional Patterns of Eurasian Climate Change During 20 Million Years. *Evolutionary Ecology Research*, 4: 1005-1016.
- Forten, A. 1993. Size decrease in Late Pleistocene-Holocene caballoid horses (genus *Equus*), intraintra- or interspecific evolution?. A discussion of alternatives. *Quaternary international*, 19: 71-75.
- Fox, D. L. & P. L. Koch. 2004. Carbon and oxygen isotopic variability in Neogene paleosol carbonates: constraints on the evolution of the C<sub>4</sub>-grasslands of the Great Plains, USA. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, 207: 305-329.
- Frye, J. C. & Hibbard, C. W. 1944. Pliocene and Pleistocene Stratigraphy and Paleontology of the Meade Basin, Southwestern Kansas. *Kansas Geological Survey*, 38: 389-424.
- Frye, J. C. & A. Byron. 2005. Pleistocene Geology of Kansas, (on line), Available [www.kgs.ku.edu/Publications/Bulletins/99/index.html](http://www.kgs.ku.edu/Publications/Bulletins/99/index.html), Accessed: in 18 July 2011.
- Gabel M., D. C. Backlund & J. Haffner. 1998. The Miocene macroflora of the northern Ogallala group, northern Nebraska and southern South Dakota. *Journal of Paleontology*, 72: 388-397.
- García Yelo, B. A., Gómez Cano, A. R., Cantalapiedra, J. L., Alcalde, G. M., Sanisidro, O., Oliver, A., Hernández-Ballarín, V., López-Guerrero, P., Fraile, S. & M. Hernández Fernández. 2014. Palaeoenvironmental analysis of the Aragonian (middle Miocene) mammalian faunas from the Madrid Basin based on body-size structure. *Journal of Iberian Geology*, 40: 129-140.
- Gaylord, G. 1941. Large Pleistocene felines of North America. *American Museum Novitates*, 1136: 2-27.
- Gingerich, P. D. 1984. Pleistocene extinctions in the context of origination-extinction equilibria in Cenozoic mammals, in *Quaternary Extinctions*. Pp. 211-222. *In*: Martin P. S. & R. G. Klein, (eds.). University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- Gingerich, P. D. 1989. New earliest Wasatchian mammalian fauna from the Eocene of northwestern Wyoming: Composition and diversity in a rarely sampled high-floplain assemblage- *University of Michigan Papers in Paleontology*, 28: 1-97.
- Godfray, H. C. & J. Lawton. 2001. Scale and species number. *Tree*, 16: 400-404.

- Graham, A. 2008. Flora of North America Association. Available at [www.fna.org/Volume/V01/Chapter03](http://www.fna.org/Volume/V01/Chapter03). Accessed: in 22 August 2010.
- Graham, R. W. 1998. The Pleistocene terrestrial mammal fauna of North America. Pp 66-71. *In*: Janis, C.M., Scott, K.M., & Jacobs, L.L. (eds.). Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals. Cambridge University Press, Cambridge.
- Graham, R. W., E. L. Lundelius, M. A. Graham, E. K. Schroeder, R. S. Toomey III, E. Anderson, A. D. Barnosky, J. A. Burns, C. S. Churcher, D. K. Grayson, R. D. Guthrie, C. R. Harington, G. T. Jefferson, L. D. Martin, H. G. McDonald, R. E. Morlan, H. A. Semken Jr, S. D. Webb, L. Werdelin, & M. C. Wilson. (FAUNMAP Working Group). 1996. Spatial response of mammals to late Quaternary environmental fluctuations. *Science*, 272: 1601-1606.
- Grant, V. 1971. The origin of adaptation. Columbia University Press, New York, USA, 564 pp.
- Grayson, D. 2006. The Late Quaternary biogeographic histories of some Great Basin mammals (western, USA). *Quaternary Science Reviews*, 25: 2964-2991.
- Gómez-Cano, A. & Hernández-Fernández. 2007. Bondad del análisis bioclimático en estudios paleoambientales de faunas de mamíferos tropicales. Pp. 215-225. *In*: Cambra-Moo, O., Martínez-Pérez, C., Chamero, B., Escaso, F., de Esteban Trivigno, S. & J. Marugán-Lobón (eds.). *Cantera Paleontológica*. Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca, España.
- Gómez-Cano, A., Hernández-Fernández, M., & M. Álvarez-Sierra. 2011. Biogeographic provincialism in rodent faunas from the Iberocccitanian Region (southwestern Europe) generates severe diachrony within the Mammalian Neogene (MN) biochronologic scale during the Late Miocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 307: 193-204.
- Grimm, E. C., Watts, W. A., Jacobson Jr., G. L., Hansen, B.C.S., Almquist, H. R. & A.C., Dieffenbacher. 2006. Evidence for warm wet Heinrich events in Florida. *Quaternary Science Reviews*, 25: 2195-2211.
- Guerrero-Arenas, R., Jiménez-Hidalgo, E. & Héctor Santiago Romero. 2010. La transformación de los ecosistemas de la Mixteca Alta oaxaqueña desde el Pleistoceno tardío hasta el Holoceno. *Ciencia y Mar*, 40: 61-68.

Guerrero-Arenas, R., Jiménez-Hidalgo, E. & Cabrera-Pérez L. 2009. Paleobiología de moluscos dulceacuícolas y terrestres del Pleistoceno tardío de la Mixteca Alta Oaxaqueña. Resumen publicado en las memorias de la Reunión Anual 2009 del de la Unión Geofísica Mexicana. Geos, Vol. 29(1).Puerto Vallarta, Jalisco

- Halfpeter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. Pp. 87-97. *In*: J. J. Morrone J. & Llorente-Bousquets (eds.). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Halfpeter, G., Llorente-Bousquets, J., & J. J. Morrone. 2008. La perspectiva biogeográfica histórica. Pp. 67- 86. *In*: José Sarukhán (ed.). Capital natural de México, vol. I : Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México, México.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America; in Wiley, J. & Sons Inc. The Blackburner Press, New Jersey, 181 pp.
- Hall, S. A. 2005. Ice Age vegetation and flora of New Mexico. Pp. 171-183. *In*: Lucas, S. G., Morgan, G. S. & K. E. Zeigler (eds.). New Mexico's ice ages. Bulletin New Mexico Natural Museum Natural History & Science, 28.
- Hall, C. A. 2007. Introduction to the Geology of Southern California and its native plants. University California Press, Berkeley, 512 pp.
- Hansen, B. C. S., Grimm, E. C. & W. A. Watts. 2001. Palynology of the Peace Creek Site, Polk County, Florida. Geological Society American Bulletin, 113:682-692.
- Haq, B. U., J. Hardenbol, & P. R. Vail. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and eustatic cycles, in Sea-Level Changes: An Integrated Approach. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication, 42:71-108.
- Harington, C. R. 2003. Annotated Bibliography of Quaternary Vertebrates of Northern North America: With Radiocarbon Dates. University of Toronto Press, Canada, 539 pp.
- Harrison, J. 1981. A Review of the Extinct Wolverine, *Plesiogulo* (Carnivora: Mustelidae), from North America. Smithsonian Contributions to Paleobiology, 46: 1-27.
- Harrison, J. 1983. Carnivora of the Edson Local Fauna (Late Hemphillian), Kansas. Smithsonian Contributions to Paleobiology, 54: 1-28.
- Harrison, J. 1985. Giant Camels from the Cenozoic of North America. Smithsonian Contributions to Paleobiology, 57: 7-14.

- Haug, G. H., Konrad, A. H., Sigman, D. M., Peterson, L. C. & U. Röhl. 2001. Southward Migration of the Intertropical Convergence Zone Through the Holocene. *Science*, 293: 1304-1308.
- Haywood, A.M., Valdes, P.J. & B.W. Sellwood. 2000. Global scale palaeoclimate reconstruction of the middle Pliocene climate using the UKMO GCM: initial results. *Global and Planetary Change*, 25: 239-256.
- Head, M. J. & P. L. Gibbard. 2005. Early-Middle Pleistocene transitions: an overview and recommendation for the defining boundary. Geological Society, London, Special Publications, 247: 1-18.
- Head, M. J., Gibbard, P. L. & A. Salvador. 2008. The Quaternary: its character and definition. *Episodes*, 31: 234-238.
- Hedberg, H. 1976. International stratigraphic guide: A guide to stratigraphic classification, terminology, and procedure, by International Subcommittee on Stratigraphic Classification of IUGS Commission on Stratigraphy Wiley, New York, 200 pp.
- Heffelfinger, J. R., O' Gara, B. W., Janis, C. M. & R. Babb. 2004. A bestiary of ancestral antilocaprids. *Proceedings of the 20th Biennial Pronghorn Workshop*, 20: 87-111.
- Hernández-Fernández, M. 2001. Análisis Paleoecológico y Paleoclimático de las sucesiones de mamíferos del Plio-Pleistoceno Ibérico. Dirección Peláez-Campomanes de Labra, P. y M. A. Álvarez-Sierra. Tesis para la obtención de grado de doctor, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Madrid, UCM.
- Hernández-Fernández, M., Salesa, M. J., Sánchez, J. M. & J. Morales. 2003. Paleoecología del género *Anchitherium* von Meyer, 1834 (Equidae, Perissodactyla, Mammalia) en España: evidencias a partir de las faunas de macromamíferos. *Coloquios de Paleontología*, 1: 253-280.
- Hernández-Fernández, M., Anzaza, B., & M. A. Alvarez-Sierra. 2004. Iberian Plio-Pleistocene biochronology: micromammalian evidence for MNs and ELMAs calibration in southwestern Europe. *Journal of Quaternary Science*, 19: 605-616.
- Hernández-Fernández, M & P. Peláez-Campomanes. 2005. Quantitative palaeoclimatic inference based on terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 39-56.

- Hernández-Fernández, M., Alberdi, M. T., Azanza, B., Montoya, Morales, J., Nieto, M., & P. Peláez-Campomanes. 2006. Identification problems of arid environments in the Neogene-Quaternary mammal record of Spain. *Journal of Arid Environments*, 66: 585-608.
- Hibbard, C. W. 1955. Pleistocene Vertebrates from The Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, Valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene forms. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 12: 47-96.
- Hibbard, C. W. 1960. An interpretation of Pliocene and Pleistocene climates in North America. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 62: 5-30.
- Hibbard C. W. 1963. *Tanupolama vera* (Matthew) from the Late Hemphillian of Beaver County, Oklahoma. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 66:267-269.
- Hibbard, C. W. & Dalquest, W. 1966. Fossils from the Seymour Formation of Knox and Baylor Counties, Texas, and their bearing on the late Kansan climate of that region. *Contributions from the Museum of Paleontology*, 21: 1-66.
- Hibbard, C. W. & Taylor D. 1960. Two Late Pleistocene Faunas from Southwestern Kansas. *Contributions from the Museum of Paleontology*, 16: 1-223.
- Hibbard, C. W., Ray, D. E., Savage, D. E., Taylor , D. W. & J. E. Guilday. 1965. Quaternary mammals of North America. 509–525 pp. In Wright Jr., H. E. & D. G. Frey (eds.): *The Quaternary of the United States, A review volume for the VII congress of the International Association for Quaternary Research*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hibbard, C. W. & E. S. Riggs. 1949. Upper Pliocene vertebrates from Keefe Canyon, Meade County, Kansas. *The Geological Society America Bulletin*, 60: 829-860.
- Hibbard C. W., R. J. Zakrzewski, R. E. Eshelman, G. Edmund, C. D. Griggs, & C. Griggs. 1978. Mammals from The Kanopolis local fauna, Pleistocene (Yarmouth) of Ellsworth County, Kansas. *Contributions from the Museum of Paleontology*, 25: 11-44.
- Hirschfeld, S.E. 1981. *Pliometanastes protistus* (Edentata, Megalonychidae) from Knight's Ferry, California, with discussions of early Hemphillian megalonychidos. *PaleoBios*, 36: 1-16.
- Hodell, D. A., Elmstrom, K. M. & P. Kennett. 1986. Latest Miocene benthic  $\delta^{18}O$  changes, global ice volume, sea level and Messinian salinity crisis. *Nature*, 320: 411-413.
- Hoffstetter, R. 1981. *Historia biogeográfica de los mamíferos terrestres sudamericanos: Problemas y enseñanzas*. *Acta Geológica Hispánica*, 16: 71-88.

- Hofreiter, M. & J. Stewart. 2009. Ecological change, range fluctuations and population dynamics during the Pleistocene. *Current Biology*, 19: 584-594.
- Holman, J. A. 1971. Climatic significance of giant tortoises from the Wood Mountain Formation (Upper Miocene) of Saskatchewan. *Canadian Journal of Earth Science*, 8: 1148-1151.
- Holliday, V., Bozarth, S., Elias, S., Hass, H., Hall, S., Jacobs, P., & R. W. Neck. 1995. Stratigraphy and Paleoenvironments of Late Quaternary Valley Fills on the Southern High Plains. *Geological Society of America Memoirs*, 186. Boulder, Colorado, 131 pp.
- Holmes, A. S. 1966. Stratigraphy and Paleontology of the McPherson Equus Beds (Sandhals local fauna), McPherson Country, Kansas. *Contributions from the Museum of Paleontology*, 20: 121-178.
- Horn, J. 1965. A rationale and test for the number of factors in factor analysis. *Psychometrika*, 30: 179-185.
- Hulbert, R. C. 2005. Late Miocene *Tapirus* (Mammalia, Perissodactyla) from Florida, with description of a new species, *Tapirus webbi*. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45: 465-494.
- Hunt, R. M., Jr. 2004. Global climate and the evolution of mammalian carnivores during the Cenozoic in North America, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 285 :139-156.
- IBM Corp Released. 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, version 20.0, Armonk, New York, USA. Available in <http://www.spss.com> Accessed in 19 de August, 2011.
- INEGI, 2000. Características edafológicas, fisiográficas, climáticas e hidrológicas de México. *Tecnología Educativa, Capacitación*, 1-31.
- Jacobs, L. 1977. Rodents of the Hemphillian age Redington local fauna, San Pedro Valley, Arizona. *Journal of Paleontology*, 51: 505-519.
- James, G. T. 1963. Paleontology and nonmarine stratigraphy of the Cuyama Valley badlands, California; Part 1, Geology, faunal interpretations, and systematic descriptions of Chiroptera, Insectivora, and Rodentia. Editorial, University of California Publications in Geological Sciences, California, 45:1-154 pp.
- Janis, C. M., Damuth, J. & J. M. Theodor. 2000. Miocene ungulates and terrestrial primary productivity: Where have all the browsers gone?. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America*, 97: 7899-7904.

- Janis, C. M., Damuth, J. & J. M. Theodor. 2004. The species richness of Miocene browsers, and implications for habitat type and primary productivity in the North American grassland biome. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207:371-398.
- Janis, C. M., Scott, K. M., & L. L. Jacobs. 1998. Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals. Cambridge University Press, Cambridge, 691 pp.
- Janis, C. M., Baskin, J. A., Berta, A., Flynn, J. J., Gunnell, G. F., Hunt Jr. R. M., Martin, L. D., & K. Munte. 1998. Carnivorous mammals. Pp. 73-90. *In*: Janis, C. M., Scott, K.M., & L. L. Jacobs, (eds). Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals. Cambridge University Press, Cambridge.
- Janis, C. M. 2008. An Evolutionary history of Browsing and Grazing ungulates, *In*: Gordon, L. J. & Herbert, H. T. (eds). The ecology of Browsing and Grazing. Ecological studies 195, Berlin, 328 pp.
- Jefferson, G. T., & L. Lindsay. 2006. Fossil Treasures of the Anza-Borrego Desert. Sunbelt Publications, El Cajon, California, 394 pp.
- Jiang, D., Wang, H., Ding, Z., Lang, X., and Drange, H. (eds): Modeling the Middle Pliocene climate with a global atmospheric general circulation model. *Journal Geophysical Research*, 110: 1-14.
- Johnson, N. M., Opdyke, N. D. & E. H. Lindsay. 1975. Magnetic polarity stratigraphy of Pliocene–Pleistocene terrestrial deposits and vertebrate faunas, San Pedro Valley, Arizona. *Geological Society of America Bulletin*, 86: 5-12.
- Kapp, R. O. 1965. Illinoian and Sangamon vegetation in southwestern Kansas and adjacent Oklahoma. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 19: 167-255.
- Kay, R.F. & R.H. Madden. 1997. Mammals and rainfall: paleoecology of the middle Miocene at La Venta (Colombia, South America). *Journal Human Evolution*, 32: 161-199.
- Kehel, H. 2000. Vegetationsökologie Tropischer & Subtropischer Klimate / LV-TWK (B.8) Available <http://lv-twk.oekosys.tu-berlin.de/project/lv-twk/04-intro-3-twk.htm> Accessed: 12, July of 2009.



- Kelly, T. 1994. Two Pleistocene (Blancan) vertebrates faunas from Douglas County, Nevada. *PalaBios*, 16: 1-23.
- Kelly, T. 1998. Additional late Cenozoic (latest Hemphillian to earliest Irvingtonian) mammals from Douglas County, Nevada. *Palabios*, 18: 1-31.
- Kennett, J. P. & P. F. Huddleston. 1971. Subantarctic Late Pleistocene Climatic and Paleoglacial Fluctuations. *Antarctic Journal of the United States*, 6: 180-181.
- Kent, S. & R. Cifelli. 2000. A synopsis of the Pleistocene vertebrates of Oklahoma. *Oklahoma Geological Survey*, 147: 1-30.
- Kerr, R. A. 1999. New Mammal Data Challenge Evolutionary Pulse Theory. *Science*, 273: 431-432.
- Kirby, M. & B. MacFadden. 2005. Was southern Central America an archipelago or a peninsula in the middle Miocene? A test using land-mammal body size. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 228: 193-202.
- Knight, P. J., Lucas, S. G. & A. Cully. 1996. Early Pleistocene (Irvingtonian) plants from the Albuquerque area, New Mexico. *The Southwestern naturalist*, 41: 207-217.
- Koch, P. L. & A. D. Barnosky. 2006. Late Quaternary Extinctions: state of Debate. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37:215-250.
- Kocha, P., Diffenbaugh, N. & K. O. Hopp. 2003. The effects of late Quaternary climate and pCO<sub>2</sub> change on C<sub>4</sub> plant abundance in the south-central United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 207: 331-357.
- Kowallis, B. J., C. C. Swisher, O. Carranza-Castaneda, W. E. Miller, & D. G. Tingey. 1998. Preliminary radiometric dates in selected late Tertiary vertebrate faunas from Mexico. Pp. 103-108. *In*: O. Carranza Castaneda and D. A. Cordoba Mendez (eds.). *Avances en investigación, paleontología de vertebrados*, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Publicación Especial Volumen 1, Pachuca, México.
- Krause, D. W., & M. C. Maas. 1990. The biogeographic origins of Late Paleocene-Early Eocene mammalian immigrants to the Western Interior of North America. Pp. 71-105. *In*: T. M. Brown & K. D. Rose, (Eds.): *Dawn of the Age of Mammals in the Northern Part of the Rocky Mountain Interior*. Geological Society of America Special Paper, 243, Boulder, Colorado.

- Krishtalka, L., R. M. West, C. C. Black, M. R. Dawson, J. J. Flynn, W. D. Turnbull, R. K. Studky, M. C. McKenna, T. M. Bown, D. J. Golz, & J. A. Lillegraven. 1987. Eocene (Wasatchian through Duchesnean) biochronology of North America. Pp. 77-117. *In*: M. O. Woodburne, (Ed.): *Cenozoic Mammals of North America: Geochronology and Biostratigraphy*, University of California Press, Berkeley.
- Kurtén, B. 1971. *The age of mammals*. Columbia University Press, New York, 250 pp.
- Kurtén, B. & E. Anderson. 1980. *Pleistocene mammals of North America*. Columbia University Press, New York, 442 pp.
- Lambert, W. D. 1997. The Osteology and paleoecology of the giant otter *Enhydritherium terraaneovea*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17: 738-749.
- Latorre, C., Quade, J. & W. McIntosh. 1997. The expansion of C<sub>4</sub>, grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science letters*, 146: 83-96.
- Laurito, C. A. 1988. Los Proboscidos fósiles de Costa Rica y su contexto en la América Central. *Vínculos: Revista de Antropología del Museo Nacional de Costa Rica* 14:29-58.
- Laurito, C. & Aguilar, D. H. 2006. El registro de *Mammuthus* (Proboscidea, Elephantidae) en la República de El Salvador, América Central. *Revista Geológica América Central*, 34: 73-81.
- Laurito, C. & A. L. Valerio. 2010. Los caballos fósiles de la Formación Curré, cantón de Coto Brus, Costa Rica. Museo Nacional de Costa Rica, San José. 131 pp.
- Laurito, C. & A. L. Valerio. 2012(A). Paleobiogeografía del arribo de mamíferos suramericanos al sur de América Central de previo al Gran Intercambio Biótico Americano: un vistazo al GABI en América Central. *Revista Geológica de América Central*, 46: 123-144.
- Laurito, C. & A. L. Valerio. 2012(B). Primer registro fósil de *Pliometanastes* sp. (Mammalia, Xenarthra, Megalonychidae) para el Mioceno superior de Costa Rica, América Central, una nueva pista en la comprensión del PRE-GABI. *Revista Geológica de América Central*, 47: 95–108.
- Liggett, G. A. 1997. The Beckerdite Local Biota (Early Hemphillian) and the First Tertiary Occurrence of a Crocodylian from Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 100: 101-108.
- Lindsay, E. H. 1984. Late cenozoic mammals from Northwestern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleobiology*, 4: 208-215.

- Lindsay, E. H., Johnson, N. M. & N. D. Opdyke. 1975. Preliminary correlation of North American land mammal ages and geomagnetic chronology. Pp. 111-119. *In*: Smith, G. R. & N. E. Fried (eds.). Studies on Cenozoic paleontology and stratigraphy in honor of Claude W. Hibbard, Claude W. Hibbard Memorial Vol. 3. University of Michigan, The Museum of Paleontology Papers on Paleontology 12, Michigan.
- Lindsay, E. H., Opdyke, N. & M. J. Noye. 1984. Blancan-Hemphillian Land Mammal Ages and Late Cenozoic mammal dispersal event. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 12: 445-488.
- Lindsay, E., Mou, Y., Downs, W., Pederson, J., Kelly, T.S., Henry, C. & J. Trexler. 2002. Recognition of the Hemphillian/Blancan boundary in Nevada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 429-442.
- Lindsay, E. H., Jacobs, L. L. & N. D. Tesson. 2006. Vertebrate fossils from Yepómera, Chihuahua, Mexico. Pp. 19–32. *In*: Carranza-Castañeda, O. & E.H. Lindsay (eds). Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange. Publicación Especial 4. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Ciudad de México.
- Lisiecki, E. L. & M. E. Raymo. 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic  $\delta^{18}\text{O}$  record. *Paleoceanography*, 20: 1-17.
- Lourens, L. J., Becker, J., Bintanja, R., Hilgen, F. J., Tuenter, E., van de Wal, R. S.W. & M. Ziegler. 2010. Linear and non-linear response of late Neogene glacial cycles to obliquity forcing and implications for the Milankovitch theory. *Quaternary Science Reviews*, 29: 352–365.
- Lundelius, E., Downs T., Lindsay, E. H., Semken, H. A., Zakrzewski, R. J., Churcher, C. S., Harinton, C. R., Schultz, G. E. & S. D. Webb. 1987. The North American Quaternary Sequence; pp. 211-235 in M. O. Woodburne (eds.). *Cenozoic mammals of North America*. University of California Press, Berkeley, California.
- Lyman, L. 2008. Climatic implications of latest Pleistocene and earliest Holocene mammalian sympatries in eastern Washington state, USA, *Quaternary Research*, 70: 426-342.
- MacArthur, R. H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1:19-30.

- MacFadden, B. J., Johnson, N. M., & N. D. Opdyke. 1979. Magnetic polarity stratigraphy of the Mio-Pliocene mammal-bearing Big Sandy Formation of western Arizona: *Earth and Planetary Science Letters*, 44: 349-364.
- MacFadden, B. J. 1992. *Fossil Horses, Systematics, Paleobiology and Evolution of the Family Equidae*. Cambridge University Press, New York, 362 pp.
- MacFadden, B. J. 1998. Tale of two Rhinos: Isotopic Ecology, Paleodiet, and Niche Differentiation of *Aphelops* and *Teloceras* from the Florida Neogene. *Paleobiology*, 24: 274-286.
- MacFadden, B. J. 2006. Extinct mammalian biodiversity of the ancient New World tropics. *Trends in Ecology & Evolution*, 21: 157-165.
- MacFadden, B. J., Solounias, N. & T.E., Cerling. 1999. Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science*, 283: 824-827.
- Macphee, R. D. E. & M. A., Iturralde-Vinent, 1994. First Tertiary land mammal from Greater Antilles: and Early Miocene sloth (*Xenarthra*, *Megalonychidae*) from Cuba. - *American Museum Novitates*, 3094:1-13.
- Macphee, R. D. E., Iturralde-Vinent, M. A. & E.S. Gaffney. 2003. Domo de Zaza, an Early Miocene vertebrate locality in south-central Cuba, with notes on the tectonic evolution of Puerto Rico and the Mona Passage. *American Museum Novitates*, 3394: 1-42.
- Marshall, L. G. & M., K., Hecht. 1978. Fauna equilibrium? Mammalian Fauna Dynamics of the Great American Interchange: an Alternative Interpretation. *Paleobiology*, 4: 203-209.
- Marshall, L. G., Butler, R. F., Drake, R. E., Curtis, G. H. & R. H. Tedford. 1979. Calibration of the great American interchange. *Science*, 204: 272-279.
- Manin, L. D. & A. M. Neuner. 1978. The end of the Pleistocene in North America: *Transactions of the Nebraska Academy of Science*, 6: 117-126.
- Mandujano, S. & E. Naranjo. 2010. Ungulate biomass across a rainfall gradient: a comparison of data from neotropical and palaeotropical forests and local analyses in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 26: 13-23.
- Martin, P. S., & B. E. Harrell. 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in México and eastern United States. *Ecology*, 38: 468-480.
- Martin, L. D. 1979. The biostratigraphy of arvicoline rodents in North America. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*, 7: 91-100.

- Martin, L. D. 1984. Phyletic trends and evolutionary rates. *Special Publication Carnegie Museum Natural History*, 8: 526-538.
- Martin, L. D. 1995. Tertiary extinction cycles and the Pliocene–Pleistocene boundary. In *Institute for Tertiary–Quaternary Studies, TER-QUA symposium series*, 1: 33-40.
- Martin, L. D. & J. B. Martin. 1987. Equability in the Late Pleistocene. Pp. 123-127. *In*: Johnson, W. C. (ed.). *Quaternary Environments of Kansas*. Kansas Geological Survey, Lawrence, Kansas.
- Martin, L. D. & T. J. Meehan. 2005. Extinction may not be forever. *Naturwissenschaften*, 92: 1-19.
- Manin, L. D., & A. M. Neuner. 1978. The end of the Pleistocene in North America: *Transactions of the Nebraska Academy of Science*, 6: 117-126.
- Martin, L. D., von Koenigswald, W., & J. D. Stewart. 1986. Pleistocene *Phenacomys* from Kansas with Remarks on Other Fossil Records. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences and Affiliated Societies*, 213: 35-39.
- Martin, L. D. & A. D. Barnosky. 1993. *Morphological change in Quaternary Mammals of North America*. Cambridge University Press, Cambridge, England, 415 pp.
- Martin, R., Ryan, H., Honey, J. & P. Pelaez-Campomanes. 2003. Late pliocene and early Pleistocene rodents from the Northern Borchers Badlands (Meade County, Kansas), with comments on the Blancan-Irvingtonian boundary in the meade basin. *Journal of Paleontology*, 77: 985-1001.
- Martin, R. H. 2003. Biochronology of latest Miocene through Pleistocene Arvicolid Rodents from the Central Great Plains of North America. *Coloquios de Paleontología*, 1: 373-383.
- Martin, L. D. & R. S. Hoffmann. 2010. Pleistocene faunal provinces and Holocene biomes of the central Great Plains. Available [www.kgs.ku.edu/Publications/Bulletins/GB5/Martin2/index.html](http://www.kgs.ku.edu/Publications/Bulletins/GB5/Martin2/index.html) Accessed: 24 February, 2011.
- Maurer, B. A. 1989. Diversity-dependent species dynamics: incorporating the effects of population-level processes on species dynamics. *Paleobiology*, 15: 133-146.
- McDonald, J. N. & C. E. Ray. 1989. The Autochthonous North American Musk Oxen *Bootherium*, *Symbos*, and *Gidleya* (Mammalian: Artiodactyla: Bovidae). *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 66: 1-77.

- McDonald, J. N. & G. Morgan. 2004. The earliest records of Bison in midlatitude North America. *Journal Vertebrate Paleontology*, 24: (3 supplement)1A
- McDonald, H. G. 2005. Paleoecology of the extinct Xernarthras and The Great American Biotic Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45: 319-340.
- McKenna, M. C. & S. K. Bell. (eds.) 1997. Classification of mammals above the species level. Columbia University Press, New York, 631 pp.
- Meade, G. E. 1945. The Blanco Fauna. University of Texas Publication, 4401: 509-556.
- Mead, J. I., C. Manganaro, C. A. Repenning, & L. D. Agenbroad. 1996. Early Rancholabrean mammals from Salamander Cave, Black Hills, South Dakota. Pp. 458-482. *In*: Stewart, K. M. & K. L. Seymour (eds.). *Palaeoecology and palaeoenvironments of late Cenozoic mammals: Tributes to the career of C. S. (Rufus) Churcher*, Toronto: University of Toronto Press, Toronto, Canada.
- Mead J. I. & L. H. Taylor. 2005. New species of *Sinocapra* (Bovidae, Caprinae) from the lower Pliocene Panaca Formation, Nevada, USA. *Paleontología Electrónica* 8(1.11A):1-10. Available at [www.palaeoelectronica.org/paleo/2005\\_1/mead11/issue1\\_05.htm](http://www.palaeoelectronica.org/paleo/2005_1/mead11/issue1_05.htm). accessed: May 22, 2007.
- Mead, J. I., Baez, A., Swift, S. I., Carpenter, M. C., Hollenshead, M., Czaplewski N. J., Steadman, D. W., Bright, J. & J. Arrollo-Cabrales. 2006. Tropical marsh and savanna of the late Pleistocene in Northeastern Sonora, México. *The Southwestern Naturalist*, 51: 226-239.
- Mehring-Jr. P., Schweger, C., & W., Wood. 1986. Late-Pleistocene Boreal Forest in the Western Ozark Highlands?. *Ecology*, 49: 567-568.
- Mendoza, M., Janis, C., & P. Palmqvist. 2005. Ecological patterns in the trophic-size structure of large mammal communities: a 'taxon-free' characterization. *Evolutionary Ecology Research*, 7: 505-530.
- Millar, C. I. 1996. Tertiary vegetation history. Sierra Nevada Ecosystem Project, Final report to Congress, Volume II, Assessments and Scientific Basis for Management Options, Centers for water and Wildland Resources, Report No. 37, University of California, Davis California, 5:71-122.
- Miller. E. W. 1971. Pleistocene vertebrates of the Los Angeles basin and vicinity: (exclusive of Rancho La Brea). *Bulletin of the Los Angeles County Museum of Natural History, Science*, 10: 1-124.

- Miller, E. W. 1976. Late Pleistocene vertebrates of the Silver Creek local fauna from northcentral Utah. *Great Basin Naturalist* 36:387-424.
- Miller, E. W. 1980. The Late Pliocene Las Tunas Local Fauna, from Southwestern Baja California Sur, México. *Journal of Paleontology*, 54: 762-805.
- Miller, E. W. & Carranza-Castañeda, O. 1984. Late Cenozoic Mammals from Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* ,4: 216-236.
- Miller, E. W. & O. Carranza-Castañeda. 1998. Late Tertiary Canids from Central México. *Journal of Paleontology*, 72: 546-556.
- Miller, E. W. & O. Carranza-Castañeda. 2002. Importante of Mexico`s late Tertiary mammalian faunas. Pp. 83-102. In: Montellano-Ballesteros M. & J. Arroyo-Cabrales (eds.). *Avances de los estudios paleomastozoológicos. Colección Científica 443. Serie Arqueológica del Instituto Nacional de Arqueología e Historia, México, D.F.*
- Miller, K. G., R. G. Fairbanks & G. S. Mountain. 1987. Tertiary oxygen isotope synthesis, sea-level history, and continental margin erosion, *Paleoceanography*, 2: 1-19.
- Miller, K. G., J. D. Wright & R. G. Fairbanks. 1991. Unlocking the ice house: Oligocene-Miocene oxygen isotopes, eustasy, and margin erosion. *Journal of Geophysical Research*, 96: 6829-6848.
- Minnich, R. 2007. Climate, Paleoclimate and Paleovegetation. Pp. 43-70. *In: Barbour, G., Keeler-Wolf, T & Schoenherr (eds.). Terrestrial vegetation of California. California Press, Berkeley, California.*
- Montellano-Ballesteros, M. & O. Carranza-Castaneda. 1986. Descripción de un milodontido del Blancano temprano de la Mesa Central de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 6: 193-203.
- Montellano-Ballesteros, M. 1992. Una edad del Irvingtoniano al Rancholabreano para la fauna Cedazo del Estado de Aguascalientes. *Revista del Instituto de Geología*, 9:195-203.
- Montellano-Ballesteros, M. 2002. New Cuvieronius finds from the Pleistocene of Central México. *Journal of Paleontology*, 76: 578-583.
- Mooser, O. & W. Dalquest. 1975. Pleistocene from Aguascalientes central Mexico. *Journal of Mammalogy*, 56: 181-820.
- Morgan, G.S. 2005. The Great American Biotic Interchange in Florida. *Bulletin of Florida Museum Natural History*, 45: 271-311.

- Morgan, G. S. & R. C. Hulbert, Jr. 1995. Overview of the geology and vertebrate paleontology of the Leisey Shell Pit, early Pleistocene of Florida. Pp. 363-370. *In*: Hulbert, R. C., Jr. Morgan & S. D. Webb (eds.). Paleontology and geology of the Leisey Shell Pit, early Pleistocene of Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 37, Florida.
- Morgan, G. S. & R. B. Ridgway. 1987. Late Pliocene (late Blancan) vertebrates from the St. Petersburg Times site, Pinellas County, Florida, with a brief review of Florida Blancan faunas. *Papers in Florida Paleontology*, 1: 1-22.
- Morgan G. S. & R. White. 2005. Miocene and Pliocene Vertebrates from Arizona. *Vertebrate Paleontology in Arizona. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 29: 115-135.
- Morgan G. S. & S.G. Lucas. 2003. Mammalian Biocronology Blancan and Irvingtonian (Pliocene and Early Pleistocene) faunas from New Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 279: 269-320.
- Morgan G. S. & S.G. Lucas. 2005. Pleistocene vertebrate faunas in New Mexico from alluvial, fluvial, and lacustrine deposits. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 28: 185-248.
- Morgan, G. S., Lucas, S. G. & J. W. Estep. 1998. Pliocene (Blancan) vertebrate fossils from the Camp Rice Formation near Tonuco Mountain, Dona Ana County, southern New Mexico. Pp. 237-249. *In*: Mack, G. H.; Austin, G. S.; Barker, J. M. (eds.). *Las Cruces Country II, New Mexico Geological Society, Guidebook, 49th Field Conference*.
- Morgan G. S., & E. S. Emslie. 2010. Tropical and western influences in vertebrate faunas from the Pliocene and Pleistocene of Florida. *Quaternary International*, 217: 143-158.
- Morrone J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 207-252.
- Morrone J. J., D. Espinosa-Organista & J. Llorente-Bousquets. 2002. Mexican biogeographic provinces: preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana*, 85: 83-108.
- Myers, P., R. Espinosa, C. S. Parr, T. Jones, G. S. Hammond, and T. A. Dewey. 2013. The Animal Diversity Web (online). Available <http://animaldiversity.org>. Accessed: at 30, September, 2008.



- Naeser, C. W., G. A. Izett, & R. E. Wilcox. 1973. Zircon fission-track ages of Pearlette family ash beds in Meade County, Kansas. *Geology*, 1: 187-189.
- Nieto, M. & J. Rodríguez. 2003. Inferencia Paleoecológica en mamíferos cenozoicos: limitaciones metodológicas. *Coloquios de paleontología*, 1: 459-474.
- Noss, R. F. 2013. *Forgotten Grasslands of the South: Natural History and Conservation*. Island press, Washington, 336 pp.
- O'Dea, A., Rodríguez, F., De Gracia, C., & A. G. Coates. 2007. Patrimonio paleontológico: La paleontología marina en el Istmo de Panamá. *Canto Rodado*, 2:149-179.
- Olson, E. C. 1952. The evolution of a Permian vertebrate chronofauna. *Evolution*, 6: 181-196.
- Pagani, M., K. Freeman & M. Arthur. 1999. Late Miocene atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations and the expansion of C<sub>4</sub> grasses. *Science*, 285: 876-879.
- Palmqvist, P., Gröcke, D., Arribas A., & R. A. Fariña. 2003. Paleoeological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ , Sr: Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology*, 29: 205-229.
- Passey, H. B., Cerling, T. E., Perkins, M. E., Voorhies, M. R., Harris, J. M. & S. T. Turker. 2002. Timing of C<sub>4</sub> biomass expansion and environmental change in the Great Plains: an isotopic record from fossil horses. *Journal of Geology*, 110: 123-140.
- Patterson, R. & R. Pascual. 1968. "Evolution of mammals on southern continents. V: The fossil mammal fauna of South America". *The Quaternary review of biology*, 43: 409-451.
- Peláez-Campomanes, P., J. Morales, M. A. Álvarez Sierra, B. Azanza, S. Fraile, I. García Paredes, M. Hernández Fernández, E. Herráez, M. Nieto, B. Pérez, V. Quiralte, M. J. Salesa, I. M. Sánchez, & D. Soria. 2003. Updated biochronology of the Miocene mammal faunas from the Madrid basin (Spain). Pp. 431-441. *In: Reumer, J.W.F. & W. Wessels (eds.). Distribution and Migration of Tertiary Mammals in Eurasia. Deinsea 10, Rotterdam, Holland.*
- Pérez, B. y Soria, D. 1989-90. Análisis de las comunidades de mamíferos del Plioceno de Layna (Soria) y La Calera (Teruel). *Paleontologia i Evolució*, 23: 231-238.
- Pérez-Crespo, V. A., Rodríguez, J., Arroyo-Cabrales, J., & L. Alva-Valdivia. 2013. Variación ambiental durante el Pleistoceno tardío y Holoceno temprano en Guilá Naquitz (Oaxaca, México). *Revista Brasileira de Paleontologia*, 16:487-494.

- Perrilliat, M. C. 1993. Catálogo de ejemplares Tipo de vertebrados fósiles de la colección paleontológica del Instituto de Geología, UNAM, México. *Paleontología Mexicana*, 61: 1-52.
- Posst, R. & Behrensmeyer A. K. 1992. Late Cenozoic terrestrial ecosystems. Pp. 418-519. *In*: Behrensmeyer A. K., Damuth J. D., DiMichele, W. A., Posst R., Sues H. & S. L. Wing (eds.) *Terrestrial Ecosystems through Time: Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*, The University Chicago Press, Chicago.
- Pickford, M., & J. Morales. 1994. Biostratigraphy and palaeobiogeography of East Africa and the Iberian Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 112: 297-322.
- Planet Observer. 2014. North America from space Aviable <http://www.astrosshop.es/continentes/planet-observer-mapa-continental-norteamerica/p,3189> Accesed: 20. junary of 2014
- Powell, C. L. II., Grant, L. B. & S. Conkling. 2005, Paleoecologic analysis and age of a new late Pleistocene fossil locality in upper Newport Bay, Orange County, California. *The Veliger*, 47: 171-180.
- Prothero, D. R. 1995. Geochronology and Magnetostratigraphy of Paleogene North American Land Mammals "Ages". Pp. 305-315. *In*: Beggren, W. A., Kent, D. V., Aubry, M. P. & J. Hardenbol (eds.) *An Update. Geochronology, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation*. Special publications 54, Tulsa, Oklahoma.
- Prothero, D. R. & T. H. Heaton, 1996. Faunal stability during the Early Oligocene climatic crash. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 127: 257-283.
- Prothero, D. R. 1998. The chronological, climatic and paleobiogeographic background to North American mammalian evolution, pp. 9-36. *In* Janis C. N., Scott K. M. & L. L. Jacobe (ed.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America: Terrestrial Carnivores. Ungulates and Unungulatelike mammals*, Cambridge University Press, United Kingdom.
- Prothero, D. R. 1999. Does climatic change drive mammalian evolution?. *GSA Today*, 9: 1-7.
- Prothero, D. R. 2007. Magnetic Stratigraphy of the upper Miocene Thousand Creek Formation, Northwestern Nevada. Abstracts of the 2007 the Annual Meeting Geological Society of America, Denver, Colorado 55 pp.
- Prothero, D. R. & Scott, E. F. 2007. *The Evolution of the Artiodacyls*. The Johns Hopkins University press, Baltimor, 384 pp.

- Preston, Robert. 1971. Pleistocene Turtles from the Arkalon Local Fauna of Southwestern, Kansas. *Journal of Herpetology*, 5:208-211.
- Raven, P. & D. Axelrod, 1978. Origin and relationships of the California flora. University of California publications in botany. 72: 1-174.
- Ray, E. C. 1964. The Jaguarundi in the Quaternary of Florida. *Journal of Mammalogy* 45:330-332.
- Reed, K. E. 1998. Using large mammals communities to examine ecological and taxonomic structure and predict vegetation in extant and extinct assemblages. *Paleobiology*, 24: 384-408.
- Repenning, C. A. 1978. Faunal exchanges between Siberia and North America. Pp. 40-55. In American Quaternary Association abstracts of the fifth biennial meeting, September 2-4, 1978, University of Alberta, Edmonton, Alberta.
- Repenning, C. A. 2001. Beringian climate during intercontinental dispersal: A mouse eye view. *Quaternary Science Reviews*, 20: 25-40.
- Repenning, C. A. & O. Fejfar. 1977. Holarctic correlations of microtid rodents. Pp. 234-250. *In*: V. Šibrava (ed.). Project 73/1/24 Quaternary glaciations in the Northern Hemisphere, report no. 4 on the session in Stuttgart, Federal Republic of Germany. Prague.
- Repenning, C. A. 1987. Biochronology of the microtine rodents of the United States. Pp. 236-268. *In*: Woodburne, M. O. (ed.). *Cenozoic mammals of North America: Geochronology and biostratigraphy*. University of California Press, Berkeley.
- Repenning, C. A., O. Fejfar, and W.-D. Heinrich. 1990. Arvicolid rodent biochronology of the northern hemisphere. In *International symposium: Evolution, phylogeny and biostratigraphy of arvicolids (Rodentia, Mammalia)*, ed. O. Fejfar and W.-D. Heinrich. Prague: Geological Survey, pp. 385-417.
- Reyes-Castillo, P. 2003. Las ideas biogeográficas de Gonzalo Halffter: Importancia e Impacto. 99-108. In Morrone, J. J. & J. Llorentes (eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. La Prensa de las Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México.
- Riddle, B. & D. Hafner. 2006. *Biogeografía histórica de los desiertos cálidos de Norteamérica*. New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin, 32: 57-65.
- Ríos-Muñoz, C. 2013. ¿Es posible reconocer una unidad biótica entre América del Norte y del Sur?. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 1022-1030.

- Rivas-Martínez, S. 2004. Global bioclimatics. Phytosociological Research Center, Madrid, Aviable: [http://www.globalbioclimatics.org/book/bioc/global\\_bioclimatics\\_0.htm](http://www.globalbioclimatics.org/book/bioc/global_bioclimatics_0.htm)  
Accesed: in 14, Aphril of 2008.
- Rodríguez, J., Alberdi, M., Azanza, B., & J. L. Prado. 2004. Body size structure in north-western Mediterranean Plio-Pleistocene mammalian faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 163-176.
- Rodríguez, Xosé P. 2005. Norteamérica. Pp. 627. *In*: Carbonell, E (Ed.), *Hominidos, la primera ocupación de los continentes*. Edit. Ariel, S.A. Barcelona, España.
- Rose, K. D. 1981. The Clarkforkian land mammal age and mammalian faunal composition across the Paleocene-Eocene boundary. *University of Michigan Papers in Paleontology*, 26: 1-196.
- Rose, K. D. 1981. Composition and species diversity in Paleocene and Eocene mammal assemblages: an empirical study. *Journal of Vetebrate Paleontology*, 1: 367-388.
- Rowe T. 2007. Cueva de San Agustín. Vertebrate Paleontology Laboratoy, Collection Database. The University of Texas at Austin. Available at <http://www.npl.utexas.edu/vpl/databases/index.php?mode=search&action=search&searchtype=&locality=Cueva%20San%20Augustin>. Accessed: 17, October of 2006.
- Raymo, M.E., Grant, B., Horowitz, M., & G. H. Rau. 1996. Mid-Pliocene warmth: Stronger greenhouse and stronger conveyor. *Marine Micropaleontology*, 27: 313-326.
- Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- Shaw, C. A. & H. G. McDonald. 1987. First record of giant anteater (*Xenarthra*, *Myrmecophagidae*) in North America. (*Myrmecophaga tridactyla* metacarpal from Pleistocene age). *Science*, 236: 186-8.
- Shepherd, U. L. 1998. A comparison of species diversity and morphological diversity across the North American latitudinal gradient. *Journal of Biogeography*, 25: 19-29.
- Savage, D. E. 1951. Late Cenozoic vertebrates of the San Francisco Bay region. University of California Publications, *Bulletin of the Department of Geological Sciences*, 28: 215-314.
- Schultz, C. B. & L. D. Martin. 1970. Quaternary mammalian sequence in the central Great Plains. *In* *Pleistocene and Recent environments of the central Great Plains*. Pp. 341-353. W. Dort Jr. & J. K. Jones Jr. (eds.) Department of Geology, University of Kansas Special Publication 3. University of Kansas Press, Lawrence.

- Schultz, C. B., & J. M. Hillerud. 1977. The antiquity of *Bison latifrons* (Harlan) in the Great Plains of North America. Transactions of the Nebraska Academy of Sciences and Affiliated Societies, 4: 103-116.
- Schultz, C. B., Martin, L. D., Tanner, L. G. & R. G. Corner. 1977. Provincial land mammal ages for the North American Quaternary. Pp. 408. *In*: Abstracts, X INQUA Congress, Birmingham.
- Schultz, C. B., Martin, L. D., Tanner, L. G. & Corner, R. G. 1978. Provincia Land Mammal Ages For The North American Quaternary. Transactions Nebraska Academy Of Sciences, 5: 59-64.
- Schultz, G. E. 1990. Stop 16: Late Hemphillian faunas of the Texas and Oklahoma panhandles. Pp. 104-111. *In*: Gustavson, T. C. (ed.). Tertiary and Quaternary stratigraphy and vertebrate paleontology of parts of northwestern Texas and eastern New Mexico, Bureau of Economic Geology, University of Texas at Austin, Texas.
- Scott, W. E., K. L. Pierce, J. P. Bradbury, & R. M. Forester. 1982. Revised Quaternary stratigraphy and chronology in the American Falls area, southeastern Idaho. Pp. 581-595. *In*: B. Bonnicksen & R. M. Breckenridge (eds.). Cenozoic geology of Idaho. Idaho Department of Lands, Bureau of Mines and Geology Bulletin 26, Idaho.
- Scott, E. 2004. Pliocene and Pleistocene horse. Pp. 263-280. *In*: Barnosky, A. (ed.). Biodiveristy response to climate change in the middle Pleistocene, the Porcupine cave fauna from colorado. University of California Press, Berkely.
- Segal, Roland. 1965. New fossil fruit (Compositae) from the Pliocene of western Kansas. American Midland naturalist, 713: 430-432.
- Selden, P. & J. Nudds. 2012. Evolution of Fos-sil Ecosystems. 2<sup>nd</sup> ed. Manson Publishing., London, 288pp.
- Semken, H. A. 1966. Stratigraphy and Paleontology of McPherson Equus Beds (Sandhal local fauna) McPherson County, Kansas. Contributions from the Museum of Paleontology, 20: 121-178.
- Semprebon, G., Janis, C. & N. Solounias. 2004. The diets of the Dromomerycidae (Mammalia: Artiodactyla) and their response to Miocene vegetational change. Journal of Vertebrate Paleontology, 24: 427-444.

- Semprebon, G. & F. Rivals. 2007 Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptation of Miocene to Recent Antilocapridae (Mammalia: Artiodactyla). *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology*, 253: 332-347.
- Sepkoski, Jr., J. 1978. A Kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity, Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, 10: 246-267.
- Shackleton, N. J., Backman, J. Zimmermann H., Kent, D. V., Hall, M. A., et al., 1984. Oxygen and carbon isotope stratigraphy of Deep Sea Drilling Project Hole 552A: Plio-Pleistocene glacial history. 599-609. In Roberts, D. G. Schnitker, D., et al., *Init. Repts. DSDP*, 81: Washington.
- Shackleton, N. J. & ND Opdyke. 1977. Oxygen isotope and palaeomagnetic evidence for early Northern Hemisphere glaciation. *Nature*, 270:216 – 219.
- Shapiro, B., Drummond, A. J., Rambaut, A., Wilson, M. C., Matheus, P. E., Sher5, A. V., Pybus, O. G., Gilbert, M. T. P., Barnes, I., Binladen, J., Willerslev, E., Hansen, A. J., Baryshnikov, G. F., Burns, J. A., Davydov, S., Driver, J. C., Froese, D. G., Harington, C. R., Keddie, Grant., Kosintsev, P., Kunz, M. L., Martin, L. D., Stephenson, R. O., Storer, J., Tedford, R., Zimov, S. & A. Cooper. 2004. Rise and Fall of the Beringian Steppe *Bison*. *Science*, 306:1561-1565.
- Shaver, W. B., Schubert, & S. Wallace. 2006. The cave of sloths: A description *Megalonyx jeffersonii* remains from ACb-3 Cave, Colbert County, Alabama. *Journal Vertebrate Paleontology* 26(3, Supplemente):24A.
- Shotwell, J. A. 1961. Late Tertiary biogeography of horses in the northern Great Basin. *Journal of Paleontology* 35:203-217.
- Shotwell, J. A. 1963. The Juntura Basin: studies in earth history and paleoecology. *Transactions of the American Philosophical Society*, 53: 1-77.
- Shi, G. R. 1993. Multivariate data analysis in palaeoecology and palaeobiogeography: a review. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 105:199-234.
- Siegmar & W. Breckle. 2002. Walter's vegetation of the earth. *Ecological systems of the Geobiosphere*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Germany, 527 pp.
- Simpson, G. G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York, 237 pp.

- Skinner, M. F., Skinner, S. M., & R. J. Gooris. 1977. Stratigraphy and biostratigraphy of late Cenozoic deposits in central Sioux County, western Nebraska. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 158: 263-370.
- Smith, H. M. 1960. An evaluation of the Biotic province concept. *Systematic Zoology*, 9: 41:44.
- Smith, S. A., Stephens, P. R., & J. Wiens. 2005. Replicate patterns of species richness, historical biogeography, and phylogeny in holarctic treefrogs. *Evolution*, 59: 2433-2450.
- Steadman, D. W. & J. I. Mead. 2010. Late Pleistocene Bird Community at the Northern Edge of the Tropics in Sonora, Mexico. *The American Midland Naturalist* Available; [www.readperiodicals.com/201004/2004744701](http://www.readperiodicals.com/201004/2004744701), Accessed: 18 November of 2011.
- Stirton, R. A. 1947. Observations on evolutionary rates in hypsodonty. *Evolution*, 1: 34-41.
- Stirton, R. A. 1951. Prehistoric Land Animals of the San Francisco Bay Region, in *Geologic Guidebook to the San Francisco Bay Counties*. California Division of Mines Bulletin, 154: 177-186.
- Strömberg, C. A. 2002. The origin and spread of grass-dominated ecosystems in the late Tertiary of North America: preliminary results concerning the evolution of hypsodonty. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177: 59-75.
- Stock, C., Harris, J.M., 1992. Rancho La Brea: A Record of Pleistocene Life in California. *Science Series No. 37*. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, 83 pp.
- Stults, D. C. & B. J. Axsmith, 2011. Filling the gaps in the Neogene plant fossil record of eastern North America: New data from Pliocene of Alabama. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 167: 1-9.
- Szumik, C. A., F. Cuzzo, P. A. Goloboff & A. E. Chalup. 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, 51: 806-816.
- Tedford, R. H. 1970. Principles and practices of mammalian geochronology in North America. *Proceedings North American Paleontological Convention Pt. F*. Chicago, 703. Pp.
- Tedford, R. H. 1981. Mammalian biochronology of the late Cenozoic basins of New Mexico. *Geological Society of America Bulletin*, 92: 1008-1022.
- Tedford, R. H., M.F. Skinner, R.W. Fields, J.M. Rensberger, D.P. Whistler, T. Galusha, B.E. Taylor, J.R. Macdonald, & S.D. Webb. 1987. Faunal succession and biochronology of the Arikarean through Hemphillian interval (late Oligocene through earliest Pliocene epochs).

- Pp 153-210. In: M. O. Woodburne (ed.), *Cenozoic mammals of North America: biostratigraphy and geochronology*. University of California Press, Berkeley.
- Tedford, R. H., L.B. Albright III, A. D. Banosky, I. Ferrusqui-Villafranca, R. M. Hunt, Jr., J. E. Storer, C. C. Swisher III, M. R. Voorhies, S. D. Webb, & D.P. Whistler. 2004. *Mammalian Biochronology of the Arikareean Through Hemphillian Interval (Late Oligocene Through Early Pliocene Epochs)*. Pp. 169-215. In: M. O. Woodburne (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: biostratigraphy and geochronology*, Columbia University Press, New York.
- Thomason, J. 1979. *Late Cenozoic grasses and other angiosperms from Kansas, Nebraska, and Colorado: Biostratigraphy and relationships to living taxa*. Geological Survey, 218., University of Kansas, Lawrence, Kansas, 68 pp.
- Thomasson, J.R., 1986. *Miocene fossil grasses: Possible adaptation in reproductive bracts (lemma and palea)*. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 72: 843-851.
- Thomason, J. 2005. *Berriochloa gabeli* and *Berriochloa huletti* (Gramineae: Stipeae), two new grass species from the late Miocene ASH Hollow Formation of Nebraska and Kansas. *Journal of Paleontology*, 29: 185-199.
- Thorne, R. F. 2008. *Phytogeography of North America North of Mexico*. *Flora of North America Association*, V.8. C.6. (on line), Aviable in <http://floranorthamerica.org/Volume/V01/Chapter06>, Accesed in: 10, October of 2009.
- Tomak, C. H. 1982. *Dasypus bellus* and Other Extinct Mammals from the Prairie Creek Site. *Journal of Mammalogy*, 63: 158-160.
- Tomida, Y. 1987. *Small mammal fossils and correlation of continental deposits, Safford and Duncan Basins, Arizona, USA*. Tokyo: National Science Museum, 16-114 pp.
- Tomiya, S. 2013. *Body Size and Extinction Risk in Terrestrial Mammals Above the Species Level*. *The American Naturalist*, 128: 196-213.
- Tyrberg, T. 2010. *Avifaunal Responses to Warm Climate: The Message from Last Interglacial Faunas*. *Records of the Australian Museum*, 62: 193-205.
- Van Couvering, J. A. 1997. *The Pleistocene boundary and the beginning of the Quaternary*. Cambridge University Press. Cambridge, U.K., 296 pp.



- Van Devender, T. R., 1973. Late Pleistocene plants and animals of the Sonoran Desert: A survey of ancient packrat middens in Southwestern Arizona. Ph.D. Dissertation, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.
- Velasco-De León M.P. 1999. Estudio paleoecológico de una comunidad del Terciario en el estado de Puebla. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 120 pp.
- Voorhies, M. R. 1977. Fossil moles of late Hemphillian age from northeastern Nebraska. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences and Affiliated Societies* 4:129–138.
- Voorhies, M. R. 1990. Vertebrate biostratigraphy of the Ogallala Group in Nebraska. Pp. 115–151. In: T. C. Gustavson (Ed). *Austin Geologic framework and regional hydrology: Upper Cenozoic Blackwater Draw and Ogallala formations, Great Plains*. The University of Texas at Austin, Bureau of Economic Geology, Texas.
- Vrba, E. 1985. Environment and evolution: alternative causes if the temporal distribution of evolutionary event. *South Africa Journal Science*, 81: 229-236.
- Walker, T. D. & Valentine, J. W. 1984. Equilibrium models of evolutionary species diversity and the number of empty niches. *American Naturalist*, 124: 887-899.
- Walsh, S. 2005. The role of stratotypes in stratigraphy Part 2. The debate between Kleinpell and Hedberg, and a proposal for the codification of biochronologic units. *Earth-Science Reviews*, 70: 47-73.
- Wallas, A. R. 2011. *The Geographical Distribution of Animals 2 Volume Set: With a Study of the Relations of Living and Extinct Faunas as Elucidating the Past Changes of the Earth's Surface*. Ed. Cambridge Library Collection, United Kingdom, 1216 pp.
- Wallgren, Märtha 2008. Mammal community structure in a world of gradients: Effects of resource availability and disturbance across scales and biomes. Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences.
- Walter, H. 1970. *Zonas de vegetación y clima*. Omega, Barcelona. 245 pp.
- Wang, Y., Cerling, T.E., MacFadden, B.J. & Bryant, J.D. 1994. Fossil horses and carbon isotopes: New evidence for Cenozoic dietary, habitat, and ecosystem changes in North America. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 107: 269-280.

- Wang, X. & O. Carranza-Castañeda. 2008. Earliest hog-nosed skunk, *Conepatus* (Mephitidae, Carnivora), from the early Pliocene of Guanajuato, Mexico and origin of South American skunks. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154: 386-407.
- Webb, S. D. & S. C. Perrigo. 1984. Late Cenozoic vertebrate from Honduras and El Salvador. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4: 237-254.
- Webb, S. D. 1969. Extinction–origination equilibria in late Cenozoic land mammals of North America. *Evolution*, 23: 688-702.
- Webb, S. D. 1976. Mammalian faunal dynamics of the great American interchange. *Paleobiology*, 2: 220-234.
- Webb, S. D. 1977. A History of Savanna Vertebrates in the New World. Part I: North America. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 355-380.
- Webb, S. D. 1983. One two kinds of rapid faunal turnover. Pp. 189-210. In: Berggren, W. A. & J. A. Van Couvering (eds). *Catastrophes and Earth History: The New Uniformitarianism*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Webb, S. D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. Pp. 357-386 In: Stehli, F.G. & S.D. Webb, (eds): *The Great American Biotic Interchange*. *Topics in Geobiology*, 4. Springer US.
- Webb, S. D. 1989. The fourth dimension in North American terrestrial mammal communities, in *Patterns*, 181-203 pp. In Morris, D. W. *et al.*, (Eds): *the Structure of Mammalian Communities*. Special Publications, Museum of Texas Technical University,
- Webb, S. D. 2000. Evolutionary history of New World Cervidae. Pp. 38-64- In: Vrba, E. S. & G. B. Schaller (eds.). *Antelopes, deer, and relatives: Fossil record, behavioral ecology, systematics, and conservation*. Yale University Press, New Haven, CT.
- Webb S. D., & N. D. Opdyke. 1995. Global climatic influence on Cenozoic Land Mammal faunas; Pp. 184-208. In: National Research Council (eds.). *Effects of Past Global Change on Life*. National Academies Press, Washington, D.C.
- Webb, S. D. & A. Rancy. 1996. Late Cenozoic evolution of the Neotropical mammal fauna. Pp. 335-358. In: Jackson, J. B. C., Budd, A. F. & A. G. Coates. *Evolution & environment in tropical America*, ed.. Chicago: University of Chicago Press.
- Webb, S. D., MacFadden, B. J. & J. A. Baskin. 1981. Geology and paleontology of the Love Bone Bed from the Late Miocene of Florida. *American Journal of Science*, 281:5 13-544.

- Weber R. y Cevallos-Ferriz S.R.S. 1994. Perfil actual y perspectivas de la paleobotánica en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 55: 141-148
- White, J., & R. D. E. MacPhee. 2001. The sloths of the West Indies: a systematic and phylogenetic review. Pp. 201-236. In: Woods, C.A. & F.E. Sergile, (eds). *Biogeography of the West Indies, Patterns and Perspectives* [2<sup>a</sup> ed.]. Boca Raton, FL.
- White, R., & G. Morgan. 2005 Arizona Blancan vertebrate faunas in regional perspectiva. *Vertebrate Paleontology of Arizona, Mesa Southwest Museum Bulletin*, 11: 117-134.
- White, R.S., J.I. Mead, A. Baez y S.L. Swift. 2010. Localidades de vertebrados fósiles del Neógeno (Mioceno, Plioceno y Pleistoceno): una evaluación preliminar de la biodiversidad del pasado. Pp. 51-72. In: Molina-Freaner, F. E. & T. R. Van Devender, (eds). *Diversidad biológica de Sonora*, UNAM, México.
- Wing, S. L., & B. H. Tiffney. 1987. The reciprocal interaction of angiosperm evolution and tetrapod herbivory. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 50: 179-210.
- Withers, K. & J. I. Mead. 1993. Late Quaternary vegetation and climate in the Escalante River Basin on the central Colorado Plateau. *Great Basin Naturalist*, 53: 145-161
- Wood II, H. E., Chaney, R. W., Clark, J., Colbert, E. H., Jepsen, G. L., Reside Jr., J. B., & C. Stock. 1941. Nomenclature and correlation of the North American continental Tertiary. *Bulletin of Geological Society of America*, 52: 1-48.
- Woodard, G.D., & L.F. Marcus. 1973. Rancho La Brea fossil deposits: a re-evaluation from stratigraphic and geological evidence. *Journal of Paleontology*, 47:54-69.
- Woodburne, M. O., 1987. *Cenozoic mammals of North America: geochronology and biostratigraphy*. Berkeley, University of California Press, 336 pp.
- Woodburne, M.O. 2004. *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology*. Columbia University Press, New York, 410 pp.
- Woodburne, M. O. & Swisher, III, C. C. 1995. Land mammal high-resolution geochronology, intercontinental overland dispersal sea level, climate, and vicariante. Pp. 335-364. In: W. A. Berggren, D. V. Kent, & J. Hardenbol (eds). *Geochronology, time-scales and global stratigraphic correlation: framework for an historical geology*. Society of Stratigraphic Geology, Special Publication 54, Oklahoma.
- Woodburne, M. O, Cione, A. L., & E. P. Tonni. 2006. Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange. Pp. 73-101. In: Carranza-Castañeda, O., & Lindsay, E.

H., (eds). *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, *Publicación Especial 4*. Ciudad de México.

Zhanxiang, Q. 2003. Dispersals of Neogene Carnivorans between Asia and North America. *Bulletin American Museum of Natural History*, 279: 18-31.

# ANEXOS

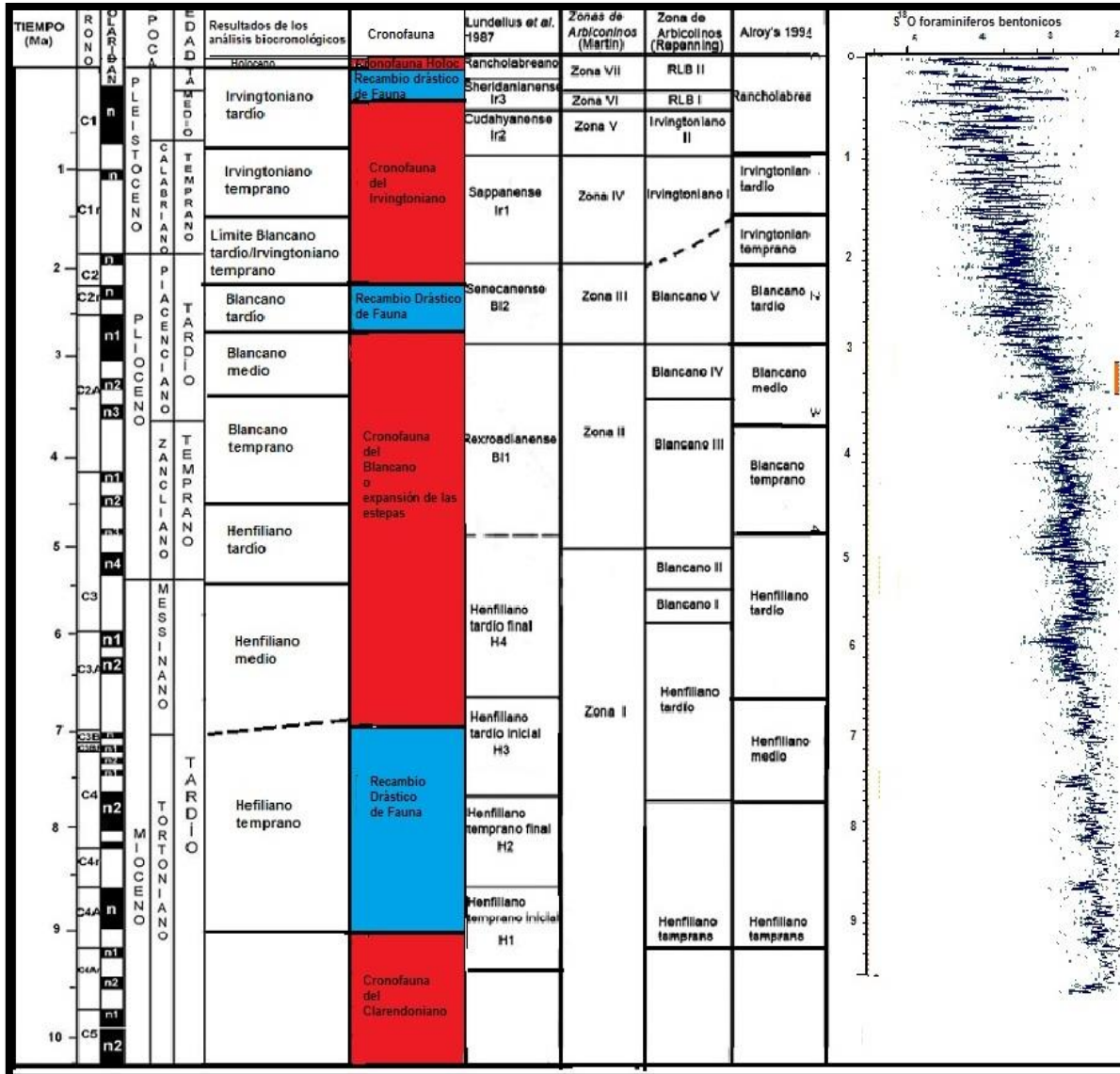


**Apéndice 1.** 31 dataciones geocronológicas disponibles para calibrar temporalmente la escala relativa de distribución del análisis de parsimonia biocronológica

Localidad	Fechamiento	Método de datación	Edad promedio	Bibliografía
Tequixquiác I	9,000 - 14,000	C14.	11500	Hibbard, 1995; Adams, 2005.
Rancho La Brea General	15,000	C14	29000	Coltrain <i>et al.</i> . 2003; Faunmap, 2005
San Josecito	28,005 a 45,520	C14	36762	Arroyo-Cabrales <i>et al.</i> , 1995; Arroyo-Cabrales & Johnson; Arroyo-Cabrales <i>et al.</i> , 2009
Rancho La Brea 2	30,000 - 35,000	C14	32500	Coltrain <i>et al.</i> 2003; Faunmap, 2005
Silver Creek Junction	40,000 - 10,000	C14	25000	Miller 1976; Faunmap, 2005
Newport Bay Mesa L. 1066	120,000–125,000	Isotopos de oxígeno marino (s 18 O).	122500	Powell, Grant and Cocking, 2004.
Quinlan	120,000 - 150,000	C14	135000	Akersten & McDonald, 1991; Faunmap, 2005
Terapa	310,000 - 570,000	40Ar/39Ar	440000	Mead <i>et al.</i> 2006
Rock Creek	586,000-614,000	KA en sanidina	620000	Nazer <i>et al.</i> , 1973.
Fairmead Landfill (AKA UCMP V-93128)	780000	Paleomagnetismo	780000	Dudas, G.R., Smith, & Verosub. K. 1996
El Casco (AKA SBCM 5.3.3; SITE 350)	1,300,000–1,400,000	Paleomagnetismo	1350000	Albright, 1999.
Vallecito Creek (CU 56)	1,770,000 - 1,950,000	Paleomagnetismo	1860000	Cassiliano M. L., . 1999; Bell & Lundelius. 2004
Borchers	1,900,000	Cenizas volcánicas Fussion-Track	1900000	Nazer <i>et al.</i> , 1973.
ARROYO SECO (CU 37)	2,300,000	Cenizas de Fission-Track	2300000	Lundelius <i>et al.</i> , 1987; Cande & Kent 1995
Tecolotlan (Irvingtonian)	2,600,000 ± 200,000	ceniza volcánica con el método 40Ar/39Ar	2600000	Kowallis <i>et al.</i> , 1998 en Carranza-Castañeda, 2006
Coso Mountains 131	3,140,000 +/-250,000 a 2,990,000 +/-200,000	En la parte superior de la formación mediante F-T	3065000	Duffield <i>et al.</i> , 1980
Black Ranch	33,900,000	Fussion-Track de Toba	3390000	Evernden <i>et al.</i> 1964
Post Ranch	3,440,000	FT en Zirconio y paleomagnetismo	3440000	Johnson <i>et al.</i> , 1975
La Goleta	3,600,000	FT de lentes de	3600000	Miller & Carranza, 1984

		ceniza volcánica		
Rancho Viejo	3,360,000 +/- 40,000	metodo de 40Ar/39Ar	3360000	Flynn <i>et al.</i> , 2005
Rinconada	4,400,000 +/- 300,000	Fission-Track Zirconio	4400000	Flynn <i>et al.</i> , 2005
El ocote medial	4,740,000 +/- 140,000	datación con 40Ar/39Ar	4740000	Flynn <i>et al.</i> , 2005
El Ocote basal	4,800,000 +/- 200,000	datos mediante Fission-Track	4800000	Flynn <i>et al.</i> , 2005
Tecolotlan	4.89 ± 0.016	datación con 40Ar/39Ar	4890000	Flynn <i>et al.</i> , 2005
El ocote medial	4,740,000 +/- 140,000	datación con 40Ar/39Ar	4740000	Flynn <i>et al.</i> , 2005
El Ocote basal	4,800,000 +/- 200,000	datos mediante Fission-Track	4800000	Flynn <i>et al.</i> , 2005
Tecolotlan	4.89 ± 0.016	datación con 40Ar/39Ar	4890000	Flynn <i>et al.</i> , 2005
Santee	5,000,000+/- 200,000	Fussion-Track cristales	5000000	Flynn <i>et al.</i> , 2005
Redington	5,210,000 a 6,250,000	metodo de K-Ar	5730000	Jacobs, 1977
Wikieup	5,500,000 +/- 200,000	mediante Fission-Track de circon	5500000	MacFadden <i>et al.</i> , 1979; Lindsay <i>et al.</i> , 1984
Black Hawk	5,900,000 + / - 600,000	metodo Fussion Track de toba,	5900000	Tedford <i>et al.</i> 1987
Camel Canyon	5,900,00 +/- 500,000	metodos de fission-Track y paleomagnetism o	5900000	Lindsay <i>et al.</i> 1984
Coffee Ranch	6,800,000 + / - 200,000	metodo de circón Fission- Track	6800000	Matthew & Stirton ,1930
Thousand Creek	7,050,000 a 7,260,000	metodos 40 Ar/39Ar	7155000	Potero, 2007

**Apéndice 2.** Comparación entre la escala de tiempo del Neogeneo tardío (edades Henfiliano, Blancano e Irvingtoniano) obtenida en esta tesis contra las propuestas de Shultz *et al.*, (1978); Tedford *et al.*, (1987); Martin (1979); Repenning (1987); Repenning *et al.*, (1990), y Alroy 1994. Además se señala en rojo los episodios de cronofauna inferidos en el análisis de patrones de diversidad. Al costado derecho se muestra las variaciones de los niveles de isotopos de oxígeno de carbonatos bentónicos de los últimos 9 millones de años en base a Shackleton *et al.*, 1984; Shackleton & Hall, 1997.





**Apéndice 3.** Resumen de los resultados biocronológicos, paleobiogeográficos y paleoecológicos de las faunas de mamíferos del Neógeno tardío de Norteamérica meridional.

Congl	Localidad	País	Estado	Datación numérica	Edad NALMA	Región biogeográfica	Provincia	Bioma inferido	Cronofauna	Referencias
A.1.2	Moss Acres	E.U.A.	Florida	7.35±0.515	Hf. temp.	Llanura Cost. Del Golfo	Austroriparia	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Tedford <i>et al.</i> , 1987; Alroy (NCEAS) 2000.
A.1.2	Withlacoochee River	E.U.A.	Florida	7.37±0.49	Hf. temp.	Llanura Cost. Del Golfo	Austroriparia	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Tedford <i>et al.</i> , 1987; Alroy (NCEAS) 2000.
A.1.2	Love Bond Bed	E.U.A.	Florida	8.35±0.045	Hf. temp.	Llanura Cost. Del Golfo	Austroriparia	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Webb <i>et al.</i> , 1981; Tedford <i>et al.</i> , 1987; Alroy (NCEAS) 2000.
A.1.1	Jack Swayze	E.U.A.	Kansas	7.06±0.220	Hf. temp.	Proto-Neart.	Gran. Llanuras	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000
A.1.1	Arnett	E.U.A.	Oklahoma	7.36±0.11	Hf. temp.	Proto-Neart.	Gran. Llanuras	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Tedford, <i>et al.</i> 1987; 2004
A.1.1	Long Island	E.U.A.	Kansas	7.19±0.30	Hf. temp.	Proto-Neart.	Gran. Llanuras	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000.
A.1.1	Minium Quarry	E.U.A.	Kansas	7.38±0.09	Hf. temp.	Proto-Neart.	Gran. Llanuras	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000.
A.1.1	Beckerdite	E.U.A.	Kansas	8.515±1.73	Hf. temp.	Proto-Neart.	Gran. Llanuras	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Tedford <i>et al.</i> 1987; Liggett 1997.
A.1.1	Feltz Ranch	E.U.A.	Nebraska	7.31±0.05	Hf. temp.	Proto-Neart.	Gran. Llanuras	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Voorhies. 1990
A.1.1	Reamsville	E.U.A.	Kansas	7.32±0.06	Hf. temp.	Proto-Neart.	Gran. Llanuras	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Tedford <i>et al.</i> 1987; 2004
A.1.1	Bemis	E.U.A.	Kansas	7.31±0.055	Hf. temp.	Proto-Neart.	Gran. Llanuras	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000.
A.1.1	Honey Creek	E.U.A.	Nebraska	7.31±0.05	Hf. temp.	Proto-Neart.	Gran. Llanuras	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Voorhies. 1990
A.1.4	Thousand Creek	E.U.A.	Nevada	7.31. ±0.05	Hf. temp.	Proto-Neart.	Suroeste E.	Bosque esclerófilo V	Recambio drástico de fauna	Tedford <i>et al.</i> 1987, 2004; Woodburne & Swisher 1995.
A.1.3	Black Hawk R.	E.U.A.	California	7.03±0.23	Hf. temp.	Mesoamérica	Suroeste E.	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Axelrod, 1944; Tedford <i>et al.</i> , 1987; 2004.
A.1.3	Tehuichila	México	Hidalgo	7.78±0.445	Hf. temp.	Mesoamérica	Meseta central	B. tropical c. II	Recambio drástico de fauna	Miller & Carranza-Castañeda 1984; Carranza-Castañeda & Miller 1993; Carranza-Castañeda & Espinoza-Arrubarrena. 1994.
A.2.1	Coffee Ranch	E.U.A.	Texas	6.24±0.284	Hf. medio	Proto-Neárt.	Kansas	Sabana II/III	Cronofauna del Blancano	Tedford <i>et al.</i> , 1987; Woodburne & Swisher 1995.
A.2.1	Wiekieup	E.U.A.	Arizona	5.40±0.080	Hf. medio	Proto-Neárt.	Navahoyano	Estepa VII	Cronofauna del Blancano	Lindsay <i>et al.</i> 1984; Cande & Kent 1995; Morgan & White 2005.
A.2.1	Edson	E.U.A.	Kansas	6.10±0.145	Hf. medio	Proto-Neárt.	Illinoiana	B. templ. VI	Cronofauna del Blancano	Harrison 1983.
A.2.1	Optima	E.U.A.	Oklahoma	6.10±0.14	Hf. medio	Proto-Neárt.	Kansas	Sabana II/III	Cronofauna del Blancano	Tedford <i>et al.</i> 1987; Woodburne &

										Swisher 1995.
A.2.1	Rhino Hill	E.U.A.	Kansas	6.21±0.31	Hf. medio	Proto-Neárt.	Illinoiana	Estepa VII	Cronofauna del Blanco	Harrison 1983.
A.2.1	Lost Quarry	E.U.A.	Kansas	6.22±0.009	Hf. medio	Proto-Neárt.	Illinoiana	Estepa VII	Cronofauna del Blanco	Hibbard 1963, 1964; Tedford et al., 1987
A.2.1	Buis Ranch	E.U.A.	Oklahoma	5.65±0.65	Hf. medio	Proto-Neárt.	Kansas	Estepa VII	Cronofauna del Blanco	Hibbard 1963, 1964; Tedford et al., 1987
A.2.1	Found Quarry	E.U.A.	Kansas	5.67±0.66	Hf. medio	Proto-Neárt.	Illinoiana	B. templ. VI	Cronofauna del Blanco	Alroy (NCEAS) 2000
A.2.2	Redington	E.U.A.	Arizona	5.51±0.005	Hf. medio	Proto-Neárt.	Arizona	Des. Subt. III	Cronofauna del Blanco	Tedford et al. 1987; Cande & Kent 1995; Morgan & White 2005.
A.2.2	Camel Canyon	E.U.A.	Arizona	5.90±0.01	Hf. medio	Proto-Neárt.	Arizona	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Lindsay et al. 1984; Morgan & White 2005
A.3.1.1	American Cyanuid Comp.	E.U.A.	Florida	5.49±0.08	Hf. tardío	Proto-Neárt	Austroriparia	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Tedford <i>et al.</i> , 1981; Woodburne & Swisher 1995
A.3.1.1	Santee	E.U.A.	Nebraska	5.68±0.09	Hf. tardío	Proto-Neárt	Illinoiana	B. templ. VI	Cronofauna del Blanco	Woodburne & Swisher 1995;
A.3.2.1	Walnut Canyon	E.U.A.	Texas	5.36±0.12	Hf. tardío	Mesoamérica	Chihuahuaense	Estepa VII	Cronofauna del Blanco	Tedford et al. 1987; Morgan & Lucas 2003.
A.3.2.1	Axtel	E.U.A.	Texas	5.24±0.08	Hf. tardío	Mesoamérica	Chihuahuaense	Estepa VII	Cronofauna del Blanco	Miller & Carranza-Castañeda, 1984; Schultz 1990.
A.3.2.1	Christian Ranch	E.U.A.	Texas	5.14±0.15	Hf. tardío	Mesoamérica	Chihuahuaense	Estepa VII	Cronofauna del Blanco	Miller & Carranza-Castañeda 1984; Schultz 1990.
A.3.2.1	Currie Ranch	E.U.A.	Texas	5.15±0.16	Hf. tardío	Mesoamérica	Chihuahuaense	Estepa VII	Cronofauna del Blanco	Miller & Carranza-Castañeda 1984; Schultz 1990.
A.3.2.2	Yepomera	E.U.A.	Chihuahua	5.09±0.04	Hf. tardío	Mesoamérica	Chihuahuaense	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Blanco	Lindsay 1984; Lindsay et al. 1984; Miller & Carranza-Castañeda 1984; Perriat 1993.
A.3.2.2	El Ocote (basal)	México	Guanajuata	4.91±0.20	Hf. tardío	Mesoamérica	Altiplano mexicano	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Miller & Carranza-Castañeda 1984; Carranza-Castañeda 1989; Perriat 1993; Carranza-Castañeda & Miller 2002; Flynn et al. 2005
A.3.2.2	La Rinconada	México	Guanajuata	4.92±0.32	Hf. tardío	Mesoamérica	Altiplano mexicano	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Carranza-Castañeda 1992; Perrilliat 1993; Flynn et al. 2005
A.3.2.2	Tecolotlan (Hf)	México	Jalisco	4.81±0.14	Hf. tardío	Mesoamérica	Altiplano Mexicano	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Miller & Carranza-Castañeda 2002; Carranza-Castañeda et al. 2003.
A.3.2.2	El Ocote (med.)	México	Guanajuata	4.71±0.07	Hf. tardío	Mesoamérica	Altiplano Mexicano	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Miller & Carranza-Castañeda, 1984; Carranza-Castañeda, 1989; Carranza-Castañeda & Miller 2002; Flynn et al. 2005.
A.3.2.3	Warren	E.U.A.	California	5.25±0.01	Hf. tardío	Mesoamérica	California	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Blanco	Dibblee, 1967
A.3.2.3	Lava Mountains	E.U.A.	California	5.32±0.05	Hf. tardío	Mesoamérica	California	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Blanco	Tedford <i>et al.</i> 2004.

A.3.2.3	Mount Eden	E.U.A.	California	5.36±0.09	Hf. tardío	Mesoamérica	Mohaviana	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Tedford <i>et al.</i> 2004.
B.1.1	Mead Quarry 9	E.U.A.	Texas	4.24±0.37	Bl. tempr.	Proto-Neártica.	Comanchiana	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Meade, 1945; Alroy (NCEAS) 2000.
B.1.1	Tonuco Mountains	E.U.A.	New Mexico	3.25±0.02	Bl. tempr.	Proto-Neártica	kComanchiana	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Morgan & Lucas 2003;
B.1.1	Buckhorn	E.U.A.	New Mexico	3.66±0.18	Bl. tempr.	Proto-Neártico	Comanchiana	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Morgan & White 2005.
B.1.1	Keefe Canyon	E.U.A.	Kansas	3.62±0.02	Bl. tempr.	Proto-Neártico	Kansas	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	White & Morgan 2005
B.1.2	Coso Mountains 131	E.U.A.	California	4.46±0.07	Bl. tempr.	Proto-Neártico	Californiana	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Bacon <i>et al.</i> 1979 ; Lundelius <i>et al.</i> 1987; Bell <i>et al.</i> 2004.
B.1.2	Coso Mountains 264	E.U.A.	California	4.46±0.07	Bl. tempr.	Proto-Neártico	Californiana	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Bacon <i>et al.</i> 1979 ; Lundelius <i>et al.</i> , 1987; Bell <i>et al.</i> 2004.
B.1.2	Panaca Formation	E.U.A.	Nevada	4.52±0.005	Bl. tempr.	Proto-Neártico	Artemisiana	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Woodburne & Swisher 1995; Linsay <i>et al.</i> 2002; Bell <i>et al.</i> 2004.
B.1.2	Black Ranch	E.U.A.	California	3.34±0.095	Bl. tempr.	Proto-Neártico	Artemisiana	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Evernden <i>et al.</i> , 1964; Alroy (NCEAS) 2000; Tedford <i>et al.</i> 2004.
B.2.1	Rexroad Loc. 3	E.U.A.	Kansas	2.79±0.27	Bl. medio	Proto-Neártico	Kansas	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Tedford <i>et al.</i> 1987; Alroy (NCEAS) 2000.
B.2.1	Beck Ranch	E.U.A.	Texas	2.74±0.22	Bl. medio	Proto-Neártico	Kansas	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Dalquest 1978; Alroy (NCEAS) 2000.
B.2.1	Wendell Fox Pasture	E.U.A.	Kansas	2.8±0.25	Bl. medio	Proto-Neártico	Kansas	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Alroy (NCEAS) 2000
B.2.1	Deer Park	E.U.A.	Kansas	2.91±0.23	Bl. medio	Proto-Neártico	Kansas	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Alroy (NCEAS) 2000; White & Morgan 2005
B.2.2	Marmot Quarry	E.U.A.	Texas	2.7±0.01	Bl. medio	Mesoamérica	Chihuahuense	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Alroy (NCEAS) 2000.
B.2.2	Cuchillo Negro	E.U.A.	New Mexico	3.02±0.15	Bl. medio	Mesoamérica	Chihuahuense	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Morgan & Lucas 2003.
B.2.2	Miñaca Mesa	México	Chihuahua	2.61±0.23	Bl. medio	Mesoamérica	Apachiana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Blanco	Lindsay 1984.
B.2.2	Duncan	E.U.A.	Arizona	2.9±0.14	Bl. medio	Mesoamérica	Apachiana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Blanco	Morgan & White 2005.
B.2.2	Rancho Viejo	México	Guanajuato	3.20±0.40	Bl. medio	Mesoamérica	Altiplanic mexicana	Sabana II/III	Cronofauna del Blanco	Miller & Carranza-Castañeda 1984; Montellano-Ballesteros & Carranza-Castañeda 1986; Flynn <i>et al.</i> 2005.
B.2.2	La Goleta	México	Michoacán	3.43±0.,18	Bl. medio	Mesoamérica	Altiplanic mexicana	Bosque tropical caducifolio	Cronofauna del Blanco	Miller & Carranza-Castañeda, 1984.
B.2.2	Las Tunas	México	Baja Calif. Sur	2.75±0.15	Bl. medio	Mesoamérica	Sanlucana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Blanco	Miller 1976; Miller & Carranza-Castañeda 1984
B.2.2	Post Ranch	E.U.A.	Arizona	2.77±0.27	Bl. medio	Mesoamé	Arizoni	Bosque	Cronofauna	Cande & Kent 1995;

			a			rica	ana	esclerófilo V	del Blanco	Morgan & White 2005.
B.2.2	Bear Spring	E.U.A.	Arizona	2.70±0.36	Bl. medio	Mesoamérica	Arizona	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Blanco	Morgan & White 2005.
C.3.1	Broadwater Loc. A	E.U.A.	Nebraska	2.47±0.06	Bl. tardío	Neártica	Kansana	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Barbour & Schultz. 1937.
C.3.1	Big Spring Gravel P.	E.U.A.	Nebraska	2.42±0.27	Bl. tardío	Neártica	Kansana	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000.
C.3.1	Sand Draw Quarry	E.U.A.	Nebraska	2.43±0.26	Bl. tardío	Neártica	Kansana	Bosque templ. cad. VI	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000.
C.3.1	Red Light 40855	E.U.A.	Texas	2.72±0.05	Bl. tardío	Neártica	Comanchiana	Bosque templ. cad. VI	Recambio drástico de fauna	Tedford <i>et al.</i> 1987; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.3.1	Red Light 40664	E.U.A.	Texas	2.81±0.04	Bl. tardío	Neártica	Comanchiana	Bosque templ. cad. VI	Recambio drástico de fauna	Tedford <i>et al.</i> 1987; Bell, <i>et al.</i> 2004.
C.3.1	Red Quarry	E.U.A.	Texas	2.42±0.24	Bl. tardío	Neártica	Comanchiana	Bosque templ. cad. VI	Recambio drástico de fauna	Meade 1945; Alroy (NCEAS) 2000.
C.3.1	Carter Quarry	E.U.A.	Texas	2.7±0.14	Bl. tardío	Neártica	Comanchiana	Bosque templ. cad. VI	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000; Bell, <i>et al.</i> , 2004.
C.3.1	111 Ranch (Middle)	E.U.A.	Arizona	2.71±0.03	Bl. tardío	Neártica	Arizoniana	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Cande & Kent 1995; Morgan & White 2005.
C.3.1	111 Ranch (Upper)	E.U.A.	Arizona	2.64±0.10	Bl. tardío	Neártica	Arizoniana	Bosque templ. cad. VI	Recambio drástico de fauna	Cande & Kent 1995; Morgan & White 2005.
C.3.1	111 Ranch (Lower)	E.U.A.	Arizona	2.71±0.17	Bl. tardío	Neártica	Arizoniana	Bosque templ. cad. VI	Recambio drástico de fauna	Cande & Kent 1995; Morgan & White 2005.
C.3.1	San Diego Formation	E.U.A.	California	2.72±0.05	Bl. tardío	Neártica	Arizoniana	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000.
C.3.1	Pearson Mesa	E.U.A.	Nuevo Mexico	2.7±0.30	Bl. tardío	Neártica	Comanchiana	Bosque esclerófilo V	Recambio drástico de fauna	Morgan & Lucas 2003.
C.3.1	Cita Canyon	E.U.A.	Texas	2.40±0.12	Bl. tardío	Neártica	Comanchiana	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000; Bell, <i>et al.</i> , 2004.
C.3.1	Red Light 40856	E.U.A.	Texas	2.65±0.06	Bl. tardío	Neártica	Comanchiana	Bosque templ. cad. VI	Recambio drástico de fauna	Meade 1945; Alroy (NCEAS) 2000.
C.3.1	Radec	E.U.A.	Arizona	2.39±0.14	Bl. tardío	Neártica	Arizoniana	Bosque esclerófilo V	Recambio drástico de fauna	Tedford, <i>et al.</i> 1987; 2004.
C.3.2	Kissimmee River	E.U.A.	Florida	2.29±0.24	Bl. tardío	Llanura Coste. del Golfo	Austroriparia	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Morgan & Hulbert, Jr. 1995
C.3.2	Santa Fe River I	E.U.A.	Florida	2.29±0.24	Bl. tardío	Llanura Coste. del Golfo	Austroriparia	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000.
C.3.2	Haile XVA	E.U.A.	Florida	2.31±0.08	Bl. tardío	Llanura Coste. del Golfo	Austroriparia	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Morgan & Hulbert, Jr. 1995
C.3.2	APAC Shell Pit	E.U.A.	Florida	2.31±0.08	Bl. tardío	Llanura Coste. del Golfo	Austroriparia	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Morgan & Ridgway. 1987
C.1.1	Vallecito Creek 53	E.U.A.	California	9.19±0.01	Lím Bl/Ir	Zona de transic.	Californiana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.

						Neárt- Neotrop.			Irvingtoniano	
C.1.1	Vallecito Creek 47	E.U.A	Califo rnia	2.19±0.01	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt- Neotrop.	Californi ana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.1	Vallecito Creek 57	E.U.A	Califo rnia	2.19±0.09	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt- Neotrop.	Californi ana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.1	Vallecito Creek 60	E.U.A	Califo rnia	1.89±0.08	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt- Neotrop.	Californi ana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.1	Vallecito Creek 59	E.U.A	Califo rnia	1.89±0.08	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt- Neotrop.	Californi ana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> , 2004.
C.1.1	Vallecito Creek 56	E.U.A	Califo rnia	2.19±0.09	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt- Neotrop.	Californi ana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.1	Vallecito Creek 58	E.U.A	Califo rnia	1.92±0.28	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt- Neotrop.	Californi ana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.1	Vallecito Creek 51	E.U.A	Califo rnia	2.19±0.01 5	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt- Neotrop.	Californi ana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.1	Vallecito Creek 52	E.U.A	Califo rnia	2.24±0.06	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt- Neotrop.	Californi ana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.1	Vallecito Creek 62	E.U.A	Califo rnia	1.91±0.06	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt- Neotrop.	Californi ana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.2	Vallecito Creek 50	E.U.A	Califo rnia	1.92±0.28 5	Lím Bl/Ir	Neártica	“Camelo ps”	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> , 2004.
C.1.2	Whit Rock Sandpit	E.U.A	Califo rnia	2.19±0.01	Lím Bl/Ir	Neártica	“Camelo ps”	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.2	Arroyo Seco 44	E.U.A	Califo rnia	2.18±0.02	Lím Bl/Ir	Neártica	“Camelo ps”	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.2	Arroyo Seco 45	E.U.A	Califo rnia	2.19±0.02	Lím Bl/Ir	Neártica	“Camelo ps”	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.2	Vallecito Creek 49	E.U.A	Califo rnia	1.92±0.2. 85	Lím Bl/Ir	Neártica	“Camelo ps”	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.2	Vallecito Creek 54	E.U.A	Califo rnia	1.92±0.2. 85	Lím Bl/Ir	Neártica	“Camelo ps”	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.1.2	Vallecito Creek 61	E.U.A	Califo rnia	2.21±0.06	Lím Bl/Ir	Neártica	“Camelo ps”	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cassiliano 1999; Bell <i>et al.</i> , 2004.
C.1.3	California Oak 05.006.303	E.U.A	Califo rnia	1.90±0.07	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt- Neotrop.	Arizonian a	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cande & Kent 1995
C.1.3	California Oak 5.6.155	E.U.A	Califo rnia	1.9±0.06	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt- Neotrop.	Arizonian a	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cande & Kent 1995
C.1.3	Curtis Floss	E.U.A	Arizo na	2.20±0.06	Lím Bl/Ir	Zona de transic.	Arizonian a	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del	Cande & Kent 1995; Morgan & White

						Neárt-Neotrop.			Irvingtoniano	2005
C.1.3	Gidley Road	E.U.A	Arizona	2.06±0.03	Lím Bl/Ir	Zona de transic. Neárt-Neotrop.	Arizoniana	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Cande & Kent 1995; Morgan & White 2005
C.1.3	Tecolotlan (Irv)	México	Jalisco	1.875±0.25	Lím Bl/Ir	Región b. Neotropical	Bajío mexicano	Bosque esclerófilo V	Cronofauna del Irvingtoniano	Miller & Carranza-Castañeda 2002; Carranza-Castañeda <i>et al.</i> 2003.
C.2.1	Courtlan Canal	E.U.A	Kansas	0.86±0.06	Irtemp r.	Neártica	Kansana	Bosque templado caduco	Cronofauna del Irvingtoniano	Alroy (NCEAS) 2000; Bell <i>et al.</i> , 2004.
C.2.1	Rock Creek	E.U.A	Texas	0.94±0.14	Irtemp r.	Neártica	Kansana	Estepa VII	Cronofauna del Irvingtoniano	Hibbard & Dalquest 1966; Naeser <i>et al.</i> , 1973
C.2.1	Gilliland	E.U.A	Texas	0.92±0.08	Irtemp r.	Neártica	Kansana	Estepa VII	Cronofauna del Irvingtoniano	Hibbard & Dalquest 1966; Lundelius, <i>et al.</i> 1987
C.2.1	Holloman	E.U.A	Oklahoma	0.90±0.04	Irtemp r.	Neártica	Kansana	Bosque templ. Cad. VI	Cronofauna del Irvingtoniano	Hibbard & Dalquest 1966; Dalquest, 1977; Lundelius <i>et al.</i> 1987.
C.2.1	Slaton Quarry	E.U.A	Texas	0.60±0.04	Irtemp r.	Neártica	Kansana	Estepa VII	Cronofauna del Irvingtoniano	Hibbard & Dalquest 1966; Lundelius <i>et al.</i> 1987.
C.2.1	UTEP 97	E.U.A	Nuevo México	1.15±0.26	Irtemp r.	Neártica	Kansana	Estepa VII	Cronofauna del Irvingtoniano	Morgan & Lucas 2003.
C.2.2	Inglis IA	E.U.A	Florida	1.81±0.02	Irtemp r.	Neotropical	Austroriparia	Sabana II/III	Cronofauna del Irvingtoniano	Alroy (NCEAS) 2000;
C.2.2	Leisey Shell Pit IA	E.U.A	Florida	1.81±0.02	Irtemp r.	Neotropical	Austroriparia	Sabana II/III	Cronofauna del Irvingtoniano	Morgan, G. C. & R. C. Hulbert, Jr. 1995; Bell <i>et al.</i> , 2004.
C.2.2	Haile 16 <sup>a</sup>	E.U.A	Florida	1.81±0.02	Irtemp r.	Neotropical	Austroriparia	Sabana II/III	Cronofauna del Irvingtoniano	Morgan, G. C. & R. C. Hulbert, Jr. 1995
C.2.2	EL Golfo de Santa Clara	México	Sonora	1.73	Irtemp r.	Neotropical	Sonorenses	Sabana II/III	Cronofauna del Irvingtoniano	Lindsay 1984; Alroy (NCEAS) 2000;
C.3.4	Rancho La Brea Gral.	E.U.A.	California	0.014±0.001	Irv. tardío	Zona de transic. Neárt-Neotrop.	Californiana	Bosque esclerófilo V	Recambio drástico de fauna	Woodard & Marcus 1973; Coltrain <i>et al.</i> , 2003; Carrasco <i>et al.</i> , [Faunmap], 2005.
C.3.4	Rancho La Brea 2	E.U.A.	California	0.014±0.001	Irv. tardío	Zona de transic. Neárt-Neotrop.	Californiana	Bosque esclerófilo V	Recambio drástico de fauna	Woodard & Marcus 1973; Coltrain <i>et al.</i> 2003; Carrasco <i>et al.</i> , [Faunmap], 2005.
C.3.4	Cedazo	México	Agua Calientes	0.151±0.03	Irv. tardío	Zona de transic. Neárt-Neotrop.	Altiplano mexicano	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Mooser & Dalquest 1975; Montellano-Ballesteros 1992; Bell <i>et al.</i> 2004.
C.3.4	Redick IA	E.U.A.	Florida	0.056±0.016	Irv. tardío	Zona de transic. Neárt-Neotrop.	Austroriparia	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000;
C.3.4	Arredondo IIA	E.U.A.	Florida	0.022±0.004	Irv. tardío	Zona de transic. Neárt-Neotrop.	Austroriparia	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000;
C.3.3	Terapa	México	Sonora	0.681±0.148	Irv. tardío	Zona de transic. Neárt-Neotrop.	Altiplano mexicano	Bosque esclerófilo V	Recambio drástico de fauna	Carranza-Castañeda & Roldán-Quintan, 2007; Mead <i>et al.</i> , 2006

C.3.3	Smith Ranch	E.U.A.	Texas	0.149±0.061	Irv. tardío	Zona de transic. Neárt-Neotrop.	Altiplano mexicano	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Dalquest 1962
C.3.3	Tequiquiac I	México	Edo. Mex	0.010±0.002	Irv. tardío	Zona de transic. Neárt-Neotrop.	Altiplano mexicano	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Hibbard 1955.
C.3.3	Campbell Hill	E.U.A.	California	0.105,5±0.075,5	Irv. tardío	Zona de transic. Neárt-Neotrop.	Pacífico norte Mesoamericano	Bosque esclerófilo V	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000
C.3.3	Newport Bay	E.U.A.	California	0.115±0.015	Irv. tardío	Neotropical	Pacífico norte Mesoamericano	Bosque esclerófilo V	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000; Powell, Grant & Cocking, 2004.
C.3.3	La Brisca	México	Sonora	0.115,5±0.051,5	Irv. tardío	Neotropical	Pacífico norte Mesoamérica	Bosque esclerófilo V	Recambio drástico de fauna	Mead et al. 2006.
C.3.3	Cueva de San Agustín	México	Oaxaca	0.115,5±0.078,5	Irv. tardío	Neotropical	Pacífico norte Mesoamérica	Bosque laurisilva IV	Recambio drástico de fauna	Rowe 2007
C.3.3	Teichart Gravel Pit	E.U.A.	California	0.121±0.029	Irv. tardío	Neotropical	Artemisia na	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000.
C.3.2	Silver Creek	E.U.A.	Utha	0.149±0.061	Irv. tardío	Neotropical	Artemisia na	Bosque esclerófilo V	Recambio drástico de fauna	Miller, W. E. 1976; Carrasco et al. Recambio drástico de fauna, [Faunmap], 2005
C.3.2	Mesa de Maya	E.U.A.	Colorado	0.273±0.017	Irv. tardío	Neotropical	Artemisia na	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Hager 1975.
C.3.2	Tranquility	E.U.A.	California	0.120±0.030	Irv. tardío	Neotropical	Artemisia na	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000
C.3.2	Cragyn Quarry Loc. 1	E.U.A.	Kansas	0.077±0.011	Irv. tardío	Neártica	Kansana	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Hibbard & Taylor, 1960
C.3.2	Gordon Fossil Locality	E.U.A.	Nebraska	0.607±0.074	Irv. tardío	Neártica	Kansana	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000; Bell <i>et al.</i> , 2004
C.3.2	Angus	E.U.A.	Nebraska	0.0141±0.0057	Irv. tardío	Neártica	Kansana	Sabana II/III	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000
C.3.2	Buttler Spring 4-59	E.U.A.	Kansas	0.396,6±0.019,5	Irv. tardío	Neártica	Kansana	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Hibbard & Taylor 1960.
C.3.2	Buttler Spring 7	E.U.A.	Kansas	0.490±0.043	Irv. tardío	Neártica	Kansana	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Hibbard & Taylor 1960.
C.3.2	North Prong Quarry	E.U.A.	Nebraska	608±0.077	Irv. tardío	Neártica	Kansana	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	McDonald, J. N. & C. E. Ray. 1989.
C.3.2	Arkalon	E.U.A.	Kansas	671.5±0	Irv. tardío	Neártica	Kansana	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Preston 1971
C.3.2	Cudhay	E.U.A.	California	0.755±0.027	Irv. tardío	Neártica	Kansana	Bosque templ. Cad. VI	Recambio drástico de fauna	Hibbard & Dalquest 1966; Lundelius, et al. 1987
C.3.1	Fairmead Landfill	E.U.A.	California	0.608±0.075	Irv. tardío	Neártica	“Camelops”	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Dundas <i>et al.</i> , 1996

C.3.1	Irvington	E.U.A.	California	0.522.5±0.127,5	Irv. tardío	Neártica	“Camelops”	Bosque templ. Cad. VI	Recambio drástico de fauna	Savage 1951; Bell et al. 2004; Bell & Bever 2006
C.3.1	Pauba Formation	E.U.A.	California	0.676±0.076	Irv. tardío	Neártica	“Camelops”	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Pajak III, Scott & Bell. 1996.
C.3.1	Hay Spring Fossil Quarry	E.U.A.	Nebraska	0.630,5±0.050,5	Irv. tardío	Neártica	“Camelops”	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000
C.3.1	Camp Cady	E.U.A.	California	0.369±0.019	Irv. tardío	Neártica	“Camelops”	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Lundelius, <i>et al.</i> 1987; Bell <i>et al.</i> , 2004
D.4	Borchers	E.U.A.	California	0.878±0.034	Irv. tempr.	Neártica	Indeterminada	Estepa VII	Cronofauna del Irvingtoniano	Lundelius, <i>et al.</i> 1987; Alroy (NCEAS) 2000
D.4	Emery Borrow	E.U.A.	California	0.018±0.022	Irv. tardío	Neártica	Indeterminada	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Alroy (NCEAS) 2000
D.4	Pit	E.U.A.	Colorado	0.012±0.003	Irv. tardío	Neártica	Indeterminada	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Lundelius, <i>et al.</i> , 1987; Alroy (NCEAS) 2000
D.4	Cueva de San Josecito	México	Nuevo León	0.022±0.013	Irv. temp	Neártica	Indeterminada	Estepa VII	Recambio drástico de fauna	Arroyo-Cabrales <i>et al.</i> , 1995; Arroyo-Cabrales & Johnson, 2003.;
D.3	Acapulco	México	Guerrero		Holoceno	Neotropical			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.3	Comitán	México	Chiapas		Holoceno	Neotropical			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.3	La Paz	México	Baja Calif. Sur		Holoceno	Neotropical			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.3	Manzanillo	México	Colima		Holoceno	Neotropical			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.3	Mazatlan	México	Sinaloa		Holoceno	Neotropical			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.3	Merida	México	Yucatán		Holoceno	Neotropical			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.3	Oaxaca	México	Oaxaca		Holoceno	Neotropical			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.3	Tampico	México	Tamaulipas		Holoceno	Neotropical			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.3	Veracruz	México	Veracruz		Holoceno	Neotropical			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.2	Monterrey	México	Nuevo León		Holoceno	Zona de transic. Neárt-Neotrop.			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.2	Morelia	México	Michoacán		Holoceno	Zona de transic. Neárt-Neotrop.			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.2	Chihuahua	México	Chihuahua		Holoceno	Zona de transic. Neárt-Neotrop.			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.2	Durango	México	Durango		Holoceno	Zona de transic. Neárt-Neotrop.			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.2	Guaymas	México	Sonora		Holoceno	Zona de transic. Neárt-Neotrop.			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	Albuquerque	E.U.A.	Texas		Holoceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	Austin	E.U.A.	Texas		Holoceno	Neártica			Cronofauna	Hall 1981.



					ceno				del Holoceno	
D.1	Dallas	E.U.A.	Texas		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	Danver	E.U.A.	Color ado		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	El Paso	E.U.A.	Texas		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	Eureka	E.U.A.	Califo rnia		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	Fresno	E.U.A.	Califo rnia		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	Las Vegas	E.U.A.	Neva da		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	Lubbock	E.U.A.	Texas		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	Moab	E.U.A.	Utah		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	Prescott	E.U.A.	Arizo na		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	San Antonio	E.U.A.	Texas		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	San Diego	E.U.A.	Califo rnia		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	Wichita	E.U.A.	Kansa s		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.
D.1	Yuma	E.U.A.	Califo rnia		Holo ceno	Neártica			Cronofauna del Holoceno	Hall 1981.



































Anexos

**Apéndice 5.** Rango temporal de los géneros de los maíferos norteamericanos durante el Néogeno tardío. La fila azul enumerada indica el o los intervalos (edades NALMA's) que ocupó el taxón en cuestión, el número en rojo indica el intervalo en que hace su primera aparición o registro (Pa), mientras que el amarillo señala la el intervalo de su último registro (Ua). El número en color blanco indica el taxón se registra únicamente en ese intervalo. Esta tabla también brinda información de la estructura de comunidades del Néogeno tardío para analizar los cambios de hábitos tróficos, taxonómicos y de masa corporal. Los datos son basados en Alroy (NCEAS) 2000; Bargo *et al.*, 2006; Bell *et al.*, 2004; Carranza-Castañeda & Miller, 1996; Czaplewski *et al.*, 2003; Connin *et al.*, 1998; Feranec, 2004; Feranec & MacFadden. 2006; Gaylord, 1941; Harrison, 1985; Janis *et al.*, 2000, 2004; Lundelius *et al.*, 1987; Montellano-Ballesteros, 2002; Passey *et al.*, 2003; Ray, E. C. 1964; Shotwell, 1961; Tedford *et al.*, 1987; 2004; Zhanxiang, 2003.

Taxon	Familia	Masa C.	Dieta	Heming	Barst	Clarendonian			Hemfiliano			Blancano			Irvingtoniano			Holoceno	Distribución geográfica
						Cl tempr	Cl medic	Cl tardío	Hf temp	Hf medic	Hf tard/t	Bl temp	Bl med	Bl tard	Bl/Ir	Ir temp	Ir tardío		
<b>Carnivora</b>																			
<i>Adelphailuru</i>	felidae	10-45kg	C							1									Oeste de EUA
<i>Machairodus</i>	felidae	>45kg	C							1	1	1	1	1					EUA y centro de México
<i>Nimravides</i>	felidae	>45kg	C						1	1									EUA
<i>Pseudaelurus</i>	felidae	10-45kg	C		1	1	1	1	1	1	1	1							EUA y centro de México
<i>Barbourofelis</i>	Barbourc	>45kg	C			1	1	1	1										EUA meridional (centro , suroeste y Flor
<i>Homotherium</i>	felidae	>45kg	C										1	1	1	1			EUA
<i>Puma</i>	felidae	10-45kg	C										1	1	1	1	1	1	Canadá a Panamá
<i>Lynx</i>	felidae	10-45kg	C							1	1	1	1	1	1	1	1	1	Neártico (Canadá, EUA, norte de Méx.)
<i>Dinofelis</i>	felidae	>45kg	C										1	1					Neártico (Canadá, EUA, norte de Méx.)
<i>Panthera</i>	felidae	>45kg	C														1	1	de Canada a Panamá
<i>Smilodon</i>	felidae	>45kg	C										1	1	1				de Canada a Panamá
<i>Miracinonyx</i>	felidae	10-45kg	C										1	1	1	1			USA y centro de México
<i>Herpailurus</i>	felidae	5-10kg	C															1	Neotropico (sur de EUA a Panamá)
<i>Leopardus</i>	felidae	10-45kg	C															1	Neotropico (sur de EUA a Panamá)
<i>Megantereon</i>	Felidae	>45kg	C								1	1	1						USA (centro de EUA y FI)
<i>Xenosmilus</i>	felidae	>45kg	C										1	1					Florida
<i>Metailurus</i>	Felidae	10-45kg	C															1	Grandes Llanos (EUA)
<i>Pratifelis</i>	felidae	>45kg	C								1								Grandes Llanos (EUA)
<i>Aelurodon</i>	canidae	10-45kg	C			1	1	1	1	1									EUA
<i>Vulpes</i>	canidae	5-10kg	OC							1	1	1	1	1	1	1	1	1	Canadá, EUA y norte de Méx.
<i>Borophagus</i>	canidae	10-45kg	C			1	1	1	1	1	1	1	1	1					Norte y Centroamerica
<i>Paratomarct</i>	canidae	10-45kg	C			1	1	1	1	1									Norteamérica (Canadá, EUA, norte de N
<i>Agriotherium</i>	ursidae	>45kg	OC							1	1	1	1						Norte y Centroamérica
<i>Arctotherium</i>	ursidae	>145kg	C										1	1	1				Neotropico (centro de Méx. a Panamá).
<i>Arctodus</i>	ursidae	>45kg	OC										1	1	1				Neártico y Neotropico
<i>Tremarctos</i>	ursidae	>45kg	O											1	1	1			Neártico meridional
<i>Ursus</i>	ursidae	>45kg	O									1	1	1	1	1			Neartico
<i>Plionarctos</i>	ursidae	>45kg	O							1	1	1	1	1					Neártico
<i>Chasmaporth</i>	hyanidae	>45kg	C								1	1	1	1	1	1			Sur de EUA y norte de Méx. ( quizás zon
<i>Carpocyon</i>	canidae	10-45kg	O			1	1	1	1	1	1								Occidente de EUA
<i>Leptocyon</i>	canidae	1-5kg	O		1	1	1	1	1										EUA



Anexos

Taxon	Familia	Masa C.	Dieta	Heming	Barst	Clarendonian			Hemfiliano			Blancano			Irvingtoniano			Holoceno	Distribución geográfica	
						Cl tempr	Cl medio	Cl tardío	Hf tempr	Hf medio	Hf tard/t	Bl tempr	Bl med	Bl tard	Bl/Ir	Ir tempr	Ir tardío	Holoceno		
<i>Cerdocyon</i>	canidae	5-10kg	O											1	1					Noroeste de México
<i>Cuon</i>	canidae	10-45kg	C															1		Grandes Llanos (Nea)
<i>Canis</i>	canidae	10-45kg	C									1	1	1	1	1	1	1	1	Neártica y Neotropical
<i>Urocyon</i>	canidae	1-5kg	OC											1	1	1	1	1	1	Neártica y el norte del Neotrop
<i>Epicyon</i>	canidae	10-45kg	O			1	1	1	1	1	1									Neártico
<i>Eucyon</i>	canidae	5-10kg	O								1	1	1							Neártico
<i>Indarctos</i>	ursidae	>45kg	O						1											Estados Unidos
<i>Bassariscus</i>	procyonid	5-10kg	O			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Estados Unidos al Sur de Mex
<i>Nasua</i>	procyonid	1-5kg	O									1	1	1	1	1	1	1	1	Neártica y Neotropical
<i>Parailurus</i>	Ailuridae	>45kg	OC											1						Norte de EUA (Nea)
<i>Procyon</i>	procyonid	5-10kg	O									1	1	1	1	1	1	1	1	Neártica y Neotropical
<i>Artonasua</i>	Procyonid	10-45kg	O			1	1	1	1	1	1									Este de EUA y Florida
<i>Potos</i>	Procyonid	1-5kg	Fru																1	Neotropical
<i>Paranasua</i>	Procyonid	1-5kg	O						1	1										Grandes Llanos y Florida (Nea)
<i>Mustela</i>	mustelid	<1kg	O			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Neártico
<i>Martes</i>	mustelid	1-5kg	C			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Neártico
<i>Lontra</i>	mustelid	5-10kg	C													1	1	1	1	Neártica y Neotropical
<i>Pliogale</i>	mustelid	>45kg	O			1	1	1	1	1	1									EUA
<i>Plesiogulo</i>	mustelid	10-45kg	C								1									Neártico
<i>Pliotaxidea</i>	mustelid	1-5kg	C						1	1	1									EUA (hasta el sur de texas)
<i>Taxidea</i>	mustelid	5-10kg	O								1	1	1	1	1	1	1	1	1	Hf (Neártico-Mesoamérica), I
<i>Chamitaxus</i>	mustelidae		c							1										Sur de EUA (Texas, Nuevo Me
<i>Spilogale</i>	mephitid	<1kg	O										1	1	1	1	1	1	1	Neártico y Neotropico
<i>Buisnictis</i>	mephitid	<1kg	O						1	1	1	1								Neartico
<i>Trigonictis</i>	mephitid	1-5kg	C								1	1	1	1	1	1	1	1	1	Neártico
<i>Mephitis</i>	mephitid	1-5kg	O										1	1	1	1	1	1	1	Neartico y Neotropical (meso
<i>Conepatus</i>	mephitid	1-5kg	O									1	1	1	1	1	1	1	1	Neartico y Neotropical (meso
<i>Brachyproton</i>	mustelid	<1kg	In																1	Neártico septentrional (norte
<i>Eira</i>	mustelid	1-5kg	O																	Neotropical
<i>Galictis</i>	mustelid	1-5kg	C																	Neotropical
<i>Satherium</i>	mustelid	1-5kg	CP									1	1	1	1	1				Neartico (EUA)
<i>Plionictis</i>	mustelid	1-5kg	O			1	1	1	1	1	1									Neartico y mesoamericano

Anexos

			Heming	Barst	Clarendonian			Hemfiliano			Blancano			Irvingtoniano			Holoceno	
Taxon	Familia	Masa C.	Dieta		Cl tempr	Cl medic	Cl tardío	Hf temp	Hf medic	Hf tard/t	Bl temp	Bl med	Bl tard	Bl/Ir	Ir temp	Ir tardío	Holoceno	Distribución geográfica
<b>CARNIVORA</b>																		
<i>Martigale</i>	mustelid	<1kg	O					1	1	1	1	1						Neartico meridional (sureste de EUA)
<i>Lutravus</i>	mustelid	5-10kg	CP					1	1									Costa Oeste de EUA
<i>Ferinestrix</i>	mustelid	1-5kg	C									1						Norte de EUA
<i>Sminthosinis</i>	mustelid	1-5kg	O								1	1	1					Norte de USA (Nea)
<i>Leptarctus</i>	mustelid	1-5kg	O		1	1	1	1	1									Neotropical (Bar) y Neártico (Hf)
<i>Enhydritheriu</i>	mustelid	10-45kg	CP						1	1	1	1						Florida y California
<i>Hoplictis</i>	mustelid	10-45kg	OC					1	1									Florida y California
<i>Sthenictis</i>	mustelid	5-10kg	OC		1	1	1	1	1									EUA (excepto el sur de Tex)
<i>Brachyopsisg</i>	mustelid	<1kg	OC								1	1	1					Grandes Llanos
<i>Eomellivora</i>	mustelid	5-10kg	OC					1	1									Texas (Grandes Llanos)
<i>Cemictis</i>	mustelid	1-5kg	C							1								
<i>Mionictis</i>	mustelid	5-10kg	C		1	1	1	1	1	1								
<b>XENARTHRA</b>																		
<i>Thinobadiste</i>	mylodon	>1000kg	H.R.O						1	1								Neotropical
<i>Megalonyx le</i>	me galon	361-1000	H.O						1	1	1	1	1	1	1	1		Neártico y Neotropical
<i>Paramylodon</i>	mylodon	361-1000	H.P.O										1	1	1			Neártico y Neotropical
<i>Holmesina se</i>	pam path	181-360k	I										1	1	1			Centro-sureste de EUA
<i>Nothrotherio</i>	nothrothe	181-360k	H.R.O	BI-RLB										1	1	1		Neotropical y transicional (suroeste de
<i>Dasyopus bellu</i>	dasypodi	1-10kg	I										1	1	1	1		Neotropical y centro-este de EUA
<i>Glyptotheriu</i>	glyptodo	361-1000	P.O								1	1	1	1	1	1		Neotropical y transicional (sur de EUA)
<i>Pam patheriu</i>	pam path	181-360k	H.P									1	1	1	1	1		Neotropical
<i>Myrmecopha</i>	myrmme	11-45kg	I													1		Neotropical
<i>Glossotheriu</i>	mylodon	361-1000	H.P.O								1	1	1	1	1	1		Neotropical y zona de transicion
<i>Eremotheriu</i>	mega the	361-1000	H.R.O										1	1	1	1		Neotropical y sueste de EUA
<i>Tamandua m</i>	myrmme	1-10kg	I														1	Neotropical
<i>Pliometanast</i>	me galon	361-1000	H.R.O						1									Neártico y Neotropical
<i>Pachyarmath</i>	incertae	91-180kg	O										1	1	1	1		Florida
<i>Vassalla</i>	pam path	91-180kg	O								1	1	1	1	1	1		Florida
<b>PROBOSCIDEA</b>																		
<i>Amebelodon</i>	gomphot	>1000	R			1	1	1	1	1								Neártico
<i>Platybelodon</i>	gomphot	>1000	R					1	1									Neártico

Anexos

Taxon	Familia	Masa C.	Dieta			Cl tempr	Cl medic	Cl tardío	Hf temp	Hf medic	Hf tard/t	Bl temp	Bl med	Bl tard	Bl/lr	lr temp	lr tardío	Holoceno	Distribución geográfica
<b>PROBOSCIDEA</b>																			
<i>Mammut ma</i>	mammut	>1000	R									1	1	1	1	1	1		Neártico y Neotropical
<i>Mammuthus</i>	elephant	>1000	P														1		Neártico y Neotropical
<i>Cuvieronius p</i>	gomphot	>1000	R									1	1	1	1	1	1		Neotropical
<i>Stegomastod</i>	gomphot	>1000	P									1	1	1	1	1	1		Neotropical
<i>Morrillia bar</i>	gomphot	>1000	P																Grandes Llanuras (Neárico)
<i>Gomphother</i>	gomphot	>1000	R			1	1	1	1	1	1								Neártico y Mesoamerica (Nic
<i>Rhynchother</i>	gomphot	>1000	R									1	1	1	1				Neártico y Mesoamerica (Hondur
<b>EQUIDAE</b>																			
<i>Protohippus</i>	equidae	91-180kg	P				1	1	1	1									Neártico
<i>Hipparion for</i>	equidae	91-180kg	R				1	1	1	1									Neártico y Neotropical
<i>Calippus hon</i>	equidae	46-90kg	P			1	1	1	1	1	1								Neártico meridional y Neotrc
<i>Hippotherium</i>	equidae	91-180kg	P			Cl-Bl temp/?	1	1	1	1	1	1	1	1	1				Neártico y Neotropical
<i>Pliohippus no</i>	equidae	181-360k	PR				1	1	1	1	1	1							Neártico y Neotropical
<i>Nannippus be</i>	equidae	91-180kg	PR				1	1	1	1	1	1	1	1	1				Neártico meridional y Neotrc
<i>Neohipparion</i>	equidae	91-180kg	P				1	1	1	1	1	1							Neártico y Neotropical
<i>Dinohippus le</i>	equidae	361-1000	PR				1	1	1	1	1	1							California
<i>Astrohippus</i>	equidae	91-180kg	R				1	1	1	1	1	1							Neotropico
<i>Equus simplic</i>	equidae	181-360k	P										1	1	1	1	1		Neártico y Neotropical
<i>Onohippidiur</i>	equidae	181-360k	P									1	1	1	1				Neotropico
<i>Hippidion</i>	equidae	361-1000	P									1	1	1	1	1	1		Neotropico
<i>Pseudhippari</i>	equidae	46-90kg	P				1	1	1	1	1	1							Neártico y Neotropico septer
<b>Toxodontidae</b>																			
<i>Mixotoxodon</i>	Toxodont	>1000	P														1	1	Noreste de México (neotropi
<i>Toxodon</i>	Toxodont	>1000	P														1	1	Centroamérica (Neotropico)
<b>RHINOCEROTIDA</b>																			
<i>Teleoceras fo</i>	Rhinocer	>1000	P			1	1	1	1	1	1	1	1						Neártico y Neotropical
<i>Aphelops ma</i>	Rhinocer	>1001	R			1	1	1	1	1	1	1							Neártico

Anexos

				Heming	Barst	Clarendonian			Hemfiliano			Blancano			Irvingtoniano			Holoceno		
Taxon	Familia	Masa C.	Dieta			Cl tempr	Cl medio	Cl tardío	Hf temp	Hf medio	Hf tard/t	Bl tempr	Bl med	Bl tard	Bl/Ir	Ir temp	Ir tardío	Holoceno	Distribución geográfica	
<b>TAYASSUIDAE</b>																				
<i>Prosthennops</i>	Tayssuid	46-90kg	OH		1	1	1	1	1	1	1									Neártico y Neotropical
<i>Prosthennops</i>	Tayssuid	46-90kg	Ro								1	1	1	1	1	1	1			Neártico y Neotropical
<i>Prosthennops</i>	Tayssuid	46-90kg	OH									1	1	1	1					Neotropico
<i>Prosthennops</i>	Tayssuid	11-45kg	OH									1	1	1	1	1	1		1	Neotropico
<i>Prosthennops</i>	Tayssuid	46-90kg	B									1	1	1	1	1	1			EUA (Este y sureste)
<i>Prosthennops</i>	Tayssuid	11-45kg	OH																1	Neártico y Neotropical
<b>TAPIROIDAE</b>																				
<i>Tapirus veroe</i>	Tapiroid	361-1000	R			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			Neártico meridional y Neotropical
<b>MERYCOIDONTIDAE</b>																				
<i>Merychys m</i>	Merycoid	46-90kg	RH		1	1	1	1	1	1										Neártico y Neotropical
<b>CAMELIDAE</b>																				
<i>Procamelus g</i>	Camelid	181-360k	RM		1	1	1	1	1	1										Neártico y Neotropical
<i>Gigantocame</i>	Camelid	361-1000	RM									1	1	1	1	1	1			Neártico
<i>Megacamelu</i>	Camelid	>1000kg	RM								1	1								Neártico
<i>Blancocamel</i>	Camelid	>1000kg	R									1	1	1	1	1	1			Neártico meridional y Neotropical
<i>Aepycamelus</i>	Camelid	361-1000	R		1	1	1	1	1	1										EUA
<i>Camelops hes</i>	Camelid	361-1000	R									1	1	1	1	1	1			Neártico y Neotropico septentrional
<i>Alforjas taylo</i>	Camelid	361-1000	RM							1	1	1								Neártico y Neotropico septentrional
<i>Pliauchenia r</i>	Camelid	91-180kg	R			1	1	1	1	1										Neártico
<i>Palaeolama r</i>	Camelid	91-180kg	R													1	1			Neártico meridional y Neotropical
<i>Michenia yav</i>	Camelid	46-90kg	R		1	1	1	1	1	1										Neártico
<i>Hemiauchen</i>	Camelid	46-90kg	R			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			Neártico y Neotropical
<i>Megatylopus</i>	Camelid	361-1000	RM						1	1	1	1	1	1	1	1	1			Neártico y Neotropico septentrional

Anexos

				Heming	Barst	Clarendonian			Hemfiliano			Blancano			Irvingtoniano			Holoceno	
Taxon	Familia	Masa C.	Dieta			Cl tempr	Cl medio	Cl tardío	Hf tempr	Hf medio	Hf tard/t	Bl tempr	Bl med	Bl tard	Bl/lr	Ir tempr	Ir tardío	Holoceno	Distribución geográfica
<b>ANTILOCAPRIDAE Y PALEOMERYCIDAE</b>																			
<i>Hayoceros fal</i>	antiloca	46-90kg	P															1	centro deEUA (Neártico)
<i>Tetrameryx ir</i>	antiloca	45-90kg	P											1	1	1	1		EUA al centro de México (Neártico)
<i>Capromeryx t</i>	antiloca	11-45kg	PR											1	1	1	1		EUA al centro de México (Neártico)
<i>Pediomeryx f</i>	palaeom	91.-180kg	R				1		1	1	1	1							EUA al centro de México (Neártico)
<i>Yumaceras ha</i>	palaeom	181-360k	R							1									centro y sur de EUA(Neártico)
<i>Cranioceras</i>	palaeom	91-180kg	R						1	1									EUA
<i>Osbornoceros</i>	antiloca	46.90	R						1	1									EUA
<i>Antilocapra s</i>	antiloca	46-90kg	R													1	1	1	EUA al centro de México (Neártico)
<i>Stockoceros c</i>	antiloca	46-90kg	M														1		sur EUA - centro de México (zona de Neártico)
<i>Texoceros sp.</i>	antiloca	11-45kg	P						1	1	1								centro de EUA (Neártico)
<i>Hexobelomer</i>	antiloca	11-45kg	P							1	1								Sur de EUA y México (Zona de Neártico)
<i>Ilingoceros al</i>	antiloca	46-90kg	P						1										Suroeste de EUA
<i>Sphenophala</i>	antiloca	46-90kg	M						1	1	1								Suroeste de EUA
<i>Hexameryx si</i>	antiloca	11-45kg	GR							1	1								Florida
<i>Plioceros</i>	antilocapridae					1	1	1	1	1	1								sur de EUA
<b>PROTOCERATIDAE</b>																			
<i>Kyptoceras</i>	Protoceratidae		R							1	1	1							Occidente de EUA
<i>Synthetocera</i>	Protocera	180-36kg	R			1	1	1	1										Oriente de EUA
<b>GELOCIDAE</b>																			
<i>Pseudoceras</i>	Gelocida	11-45kg	H			1	1	1	1										Sur de EUA(California a Florida)
<i>Floridameryx</i>	Gelocidae		p							1	1	1	1						Florida

Anexos

Taxon	Familia	Masa C.	Dieta			Cl tempr	Cl medio	Cl tardío	Hf temp	Hf medio	Hf tard/t	Bl temp	Bl med	Bl tard	Bl/lr	lr temp	lr tardío	Holoceno	Distribución geográfica
<b>CERVIDAE</b>																			
<i>Bretzia pseud</i>	Cervidae	91-181kg	P										1	1	1	1	1		Centro y oeste de EUA (Neár
<i>Cervus elaphu</i>	Cervidae	181-360k	R											1	1	1	1	1	Neártico
<i>Alces</i>	Cervidae	361-1000	R																Norte de Estados unidos
<i>Odocoileus h</i>	Cervidae	91-180kg	R										1	1	1	1	1	1	Neártica y Neotropico
<i>Navahoceros</i>	Cervidae	91-180kg	P													1	1		SE de EUA al centro de mex (
<i>Mazama ame</i>	Cervidae	11-45kg	R															1	Neotropical
<i>Cervalces sca</i>	Cervidae	361.-1000	P.M																Noreste de Estados Unidos
<i>Rangifer</i>	Cervidae	181-360k	P											1	1	1	1	1	Norteamérica septentrional
<b>BOVIDAE</b>																			
<i>Sinocapra wil</i>	Bovidae	11-45kg	P										1						Nevada (Neártico)
<i>Oreamnos ha</i>	Bovidae	46-90kg	P														1	1	Oeste de EUA
<i>Ovis canaden</i>	Bovidae	91-181kg	P														1	1	O de EUA y NE de México
<i>Obivos</i>	Bovidae																	1	Canadá, Calif y New Jersey
<i>Bison antiquu</i>	Bovidae	361-1000	P															1	Norte a Centroamérica
<i>Euceratheriu</i>	Bovidae	361-1000	P														1		EUA (excepto el sureste)
<i>Soergelia maj</i>	Bovidae	46-90kg	P																Grandes Llanos y Yucon
<i>Bootherium b</i>	Bovidae	361-1000	P																Canadá y EUA central
<i>Neotragoceru</i>	Bovidae	46-90kg	PM							1									Nebraska (NA)
<b>PRIMATE</b>																			
<i>Alouatta pall</i>	Atelidae	1-10kg	F														1	1	Mesoamerica (centro de Méx
<i>Ateles geoffro</i>	Atelidae	1-10kg	F														1	1	Mesoamerica (centro de Méx
<i>Sapiens</i>	Hominid	46-90kg	O															1	Nea y Neotropic
<b>MARSUPIALA</b>																			
<i>Didelphis</i>	Didelphi	1-10kg	O												1	1	1	1	Neotropico y sur de EUA



**Madrid, España**

**Mayo de 2015**

