

Dinámica de la estructura de comunidades del Cenozoico tardío de Norteamérica: Episodios de Recambio Rápido de Fauna (RTE) dentro del concepto de Cronofauna

Dynamics of community structure of macromammals in the late Cenozoic of North America: Rapid Turnover Fauna Episodes (RTE) under the concept of Chronofauna

R.E. Hernández Jasso^{1,2}

¹ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Ciudad Universitaria de Cantoblanco, CP. 28049, Madrid, España.

² Unidad de Educación Permanente, Cristóbal Colón entre Hidalgo y Juárez, Zona centro, Ciudad Victoria, Tamaulipas, México, C.P. 87000. Email: biohdz@yahoo.com. ORCID ID: <http://orcid.org/0000-0002-5875-1769>

RESUMEN

A lo largo del Cenozoico tardío la riqueza genérica máxima tendió hacia la pérdida de diversidad, aunque se reconocieron tres picos con tasas muy altas de primeros registros seguidos de una alta tasa de extinciones que se expresan como episodio de recambio rápido de faunas (RTE) (Hemfiliense temprano, Blancanense tardío e Irvingtoniano tardío). Sin embargo, la secuencia de estos sucesos forma un patrón que se ajusta al concepto de cronofauna de Olson (1952). Los episodios de RTE se considerarían en esta estructura como los eventos de transición entre cronofaunas. Mientras que los periodos de relativo equilibrio equivaldrían a la propia cronofauna, en la cual los nuevos ecomorfos van adquiriendo un papel dominante, persistiendo alrededor de una serie de intervalos, no así su composición taxonómica, la cual es alterada por pequeños reajustes de fauna de baja intensidad.

Bajo este patrón podemos deducir que en los últimos 9 millones de años se reconocen 4 cronofaunas distintas: cronofauna del Clarendoniano (sección tardía), cronofauna del Blancanense, cronofauna del Irvingtoniano y cronofauna del Holoceno (sección inicial).

Palabras Clave: Dinámica de la estructura de comunidades; Cronofauna; Recambio rápido de fauna; Norteamérica; Cenozoico tardío.

ABSTRACT

During the late Cenozoic the highest generic richness tended towards the loss of diversity, although three peaks were recognized with high rates of first records followed a high percentage of extinctions known as Rapid Turnover Fauna Episodes (RTE) (early Hemphillian, late Blancan and late Irvingtonian). However, these events define a pattern that fits the concept of Chronofauna of Olson (1952). The RTE episodes are considered in this

Recibido el 25 de octubre de 2016 / Aceptado el 15 de febrero de 2017 / Publicado online el 14 de junio de 2017

Citation / Cómo citar este artículo: Hernández Jasso, R.E. (2017). Dinámica de la estructura de comunidades del Cenozoico tardío de Norteamérica: Episodios de Recambio Rápido de Fauna (RTE) dentro del concepto de Cronofauna. *Estudios Geológicos* 73(1): e063. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.42668.434>

Copyright: © 2017 CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-Non Commercial (by-nc) Spain 3.0 License.

structure as transition events between a Chronofauna and another. While the period of relative stability is equivalent to the Chronofauna, in which new ecomorphs are taking a dominant role, persisting around a series of intervals, is not the case in their taxonomic composition, which is altered by small events of low intensity extinctions.

Under this pattern, we can deduce that in the last 9 million years, four different Chronofaunas can be recognized: Clarendonian chronofauna (later section), Blancan chronofauna, Irvingtonian chronofauna and Holocene chronofauna (initial section).

Keywords: Dynamics of community structure; Chronofauna; Rapid Turnover Episode fauna; North America; late Cenozoic.

Introducción

Durante el Cenozoico tardío de Norteamérica se registra una mezcla de taxones nativos y no nativos producto de numerosos cambios faunísticos como los eventos de dispersión intercontinental con Eurasia y Sudamérica, extinciones y endemismos (Potts & Behrensmeyer, 1992). Estos eventos permitieron a través del tiempo la configuración e interacción de dos entidades biogeográficas distintas en el subcontinente: la Proto-Neártica y la Mesoamericana (Ferrusquia-Villafranca, 1984). Sin embargo, estos recambios faunísticos no siempre se expresaron con la misma intensidad. En ocasiones se dieron episodios poco conspicuos con tasas exiguas de dispersión, endemismo y extinción; pero en otros momentos pudieron ser muy agudos, articulándose como episodios de recambio o rotación rápida de fauna (RTE Rapid Turnover Episodes), caracterizados por la extinción generalizada, rápida especiación entre los sobrevivientes, y el establecimiento de los inmigrantes. En general los episodios de rotación rápida 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 de fauna están sujetos en términos de forzamiento climático (Webb, 1983a; Martin, 1984; Vrba, 1985; Wing & Tiffney, 1987; Barry *et al.*, 1990; Figueirido *et al.*, 2012). 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 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).

Tanto los eventos de recambio de fauna de baja y alta intensidad independientemente de su génesis, pueden estar inmersos en la configuración del concepto de cronofauna. Por ejemplo, la transición entre una cronofauna y otra es indicada por un episodio de rotación rápida de fauna en el cual algunas formas nativas experimentan tasas de evolución rápida y otros taxones aparecen como inmigrantes intercontinentales (Webb & Opdyke, 1995). Recordemos 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 es efímera y se va estructurando hasta llegar a ella a través de pequeños eventos de recambios de fauna de baja intensidad.

Actualmente se reconocen de cinco 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 White River o Bosque semiabierto (Emry, 1981; Krishtalka *et al.*, 1987), cronofauna Sheep Creek o de sabanas arboladas (Webb, 1983b; Tedford *et al.*, 1987); cronofauna del Clarendoniano o de sabana de pastizales (Webb, 1983b; Tedford *et al.*, 1987), equivalente a la cronofauna Mio-Plioceno (Janis *et al.*, 1998). Tradicionalmente se ha argumentado que durante el superciclo Fanerozoico “Icehouse”

(Plioceno y 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 de mamíferos, interrumpidos por abruptos cambios faunísticos.

Nuestro objetivo es comprobar si existe un patrón hipotético en la configuración de las cronofaunas norteamericanas en los últimos 10 millones de años analizando algunos aspectos de la dinámica de la estructura de comunidades como 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 locomotoras)

Metodología

Datos utilizados

Como unidades taxonómicas se utilizaron los géneros de mamíferos registrados en los listados faunísticos de macromamíferos de los 164 yacimientos fosilíferos y 20 localidades actuales de México y Estados Unidos del Henfiliano, Blancano e Irvingtoniano y sus respectivas subdivisiones (Tabla 1).

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 Jaureguizar, 1998):

$$RGM = (N_{add} + N_{ad} + PA + UA) - U_n$$

En donde N_{add} indica el número total de géneros registrados antes, durante y después del intervalo

considerado; N_{ad} es la suma total de géneros ocurridos antes y después, pero no durante el intervalo; PA corresponde al número de géneros registrados en el intervalo por primera vez (primera aparición conocida), es decir registro más antiguo conocido de ellos; UA es el número total de géneros registrados por última vez en el intervalo (último registro conocido); U_n corresponde al número de géneros que solamente aparecen en ese intervalo.

Para ajustar sus valores 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, entonces 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 Jaureguizar, 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 Jaureguizar, 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 Jaureguizar, 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).

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

Tabla 1.—Dinámica de la estructura de comunidades (R.E.H.:J).

Taxones	Hemifiliano		Blancano		Irvingtoniano			Localidades
	Ci tardío	Hf temprano	Hf tardío	BI medio	BI tardío	limite BI/Irv	Irv temp	
<i>Adelphailurus</i>			1					Wikieup, Redington, Edson, Optima
<i>Machairodus</i>		1	1	1	1			Yepomera, El Ocotle, Rinconada, Redington, Edson
<i>Nimravides</i>	1	1						Love Bone Bed, Beckerdite, Black Hawk, Arnett
<i>Pseudaelurus</i>	1	1	1					Yepomera, El Ocotle, Coffee Ranch, Redington
<i>Barbourfelis</i>	1	1						Jack Swayze Quarry, Amett, Black Hawk, Love Bone Bed
<i>Homotherium</i>				1	1	1	1	El Golfo de Santa Clara, Camp Cady, Fairmead Landfill
<i>Puma</i>			1	1	1	1	1	Las Tunas, Marmot Quarry, Asphalto 2, Chapala, Acapulco
<i>Lynx</i>		1	1	1	1	1	1	Rexroad 3, Vallecito Creek, Cita Canyon, Silver C, Rancho la Brea, Durango
<i>Dinotefis</i>				1	1			Marmot Quarry, Mead Quarry, Marmot Quarry
<i>Panthera</i>					1	1	1	The Pit, Butler Spring 7, Smith Ranch, Cedazo, Terapa, R. La Brea, Tampico
<i>Smilodon</i>				1	1	1	1	Haile XVA, Cita Canyon, Mead Quarry, Pauba F. Irvington, R. la Brea
<i>Miracinonyx</i>				1	1	1	1	Rancho Viejo, Kissimmee Rive, Mead Quarry, Cita Canyon, Golfo de Santa Clara
<i>Hepailurus</i>				1	1	1	1	Reddick IA, Acapulco, Comitá, Merida, Manzanillo, Veracruz
<i>Leopardus</i>					1	1	1	Reddick IA, Acapulco, Comitá, Monterrey, Manzanillo, Veracruz
<i>Megantereon</i>			1	1	1	1	1	Rexroad 3, Broadwater Locality A
<i>Xenosmilus</i>					1	1	1	Haile 21A
<i>Metailurus</i>					1	1	1	North Prong Quarry
<i>Pratífelis</i>		1						Lost Quarry
<i>Aelurodon</i>	1	1	1	1	1	1	1	Black Hawk, Love Bone Bed
<i>Vulpes</i>	1	1	1	1	1	1	1	Yepomera, Coffee Ranch, Beck Ranch, The Pit, Butler Spring, Chihuahua, Durango
<i>Borophagus</i>	1	1	1	1	1	1	1	Rinconada, Tecolotlán, Cristian R., Currie R., Feltz R., Cosso Mountain, Sand Draw Quarry
<i>Agriotherium</i>	1	1	1	1	1	1	1	Yepomera, El Ocotle, Rinconada, Redington, Epsom, Camel Hill, Tehuichila, Rancho Viejo
<i>Arctotherium</i>				1	1	1	1	Rio Tomayate
<i>Arctodus</i>				1	1	1	1	Buck Horn, APAC Shell Pit, Kissimmee Rive, Vallecito Creek, California Oak, Camp Cady, Runnymede Plantation
<i>Tremarctos</i>				1	1	1	1	Arroyo Seco, Golfo de Santa Clara, Vallecito Creek, Reddick IA,
<i>Ursus</i>				1	1	1	1	Vallecito Creek, Cita Canyon, Camp Cady, R. la Brea, San Josecito, Turin Pit, Monterrey, Moab, Eureka
<i>Plionarctos</i>		1	1	1	1	1	1	Mout Eden, Palmetto Mine, Taunton
<i>Chasmaporthetes</i>				1	1	1	1	La Goleta, El Golfo de Santa Clara, Miñaca Mesa, Post Ranch, Duncan, Inglis IA, Santa Fe River XV, Fox Canyon, Cita Canyon
<i>Carpocyon</i>	1	1	1					Black Mountain, Palmetto Mine
<i>Leptocyon</i>	1	1						Black Hawk, Found Quarry, Optima, Rhino Hill Q.
Cerdocyon				1	1			Las Tunas
<i>Cuon</i>					1	1	1	Rock Creek
<i>Canis</i>			1	1	1	1	1	El Ocotle, Tecolotlán, Black R., Panaca F. Red Light Deer Park, North Prong Quarry, El Casco, Fresno, Yuma
<i>Urocyon</i>				1	1	1	1	Red Light, Beck R., Tranquility, R. la Brea, Inglis IA, Arredondo IIA, El Paso, Las Vegas
<i>Epiocyon</i>	1	1	1	1	1	1	1	Arnett, Thousand Creek, Love Bone Bed, Feltz R., Withlacoochee River, Moss Acres Racetrack
<i>Eucyon</i>			1	1	1	1	1	Coffee R, Wikieup, Optima, Epsom, Found Quarry, Rhino Hill, White Cone
<i>Indarctos</i>		1						Box T
<i>Bassariscus</i>	1	1	1	1	1	1	1	Found Quarry, Feltz R., Rexroad 3, Panaca F., Emery Borrow Pit, Rancho la Brisca, San Josecito

(Continued)

Tabla 1.—(continued)

Taxones	Hemifiliano			Blancano			Irvingtoniano			Localidades		
	CI tardío	Hf temprano	Hf medio	Hf tardío	BI temprano	BI medio	BI tardío	límite BI/Irv	Irv temp		Irv tard	Holoceno
<i>Nasua</i>					1	1	1	1	1	1	1	Beck Ranch, Palmetto Mine, Acapulco, Comitán, Chihuahua, Tampico, Veracruz, Oaxaca
<i>Parallurus</i>						1						Tauton
<i>Procyon</i>				1	1	1	1	1	1	1	1	Rexroad 3, Marmot Quarry, Wendell Fox Pasture, Kissimmee Rive, Santa Fe River, Taunton, El Paso, Las Vegas
<i>Artonasua</i>	1	1	1									Palmetto Mine, Optima
<i>Potos</i>									1			Barro Colorado I, Merida, Veracruz, Tampico
<i>Paranasua</i>	1	1	1									Love Bone Bed, Jack Swayze Quarry
<i>Mustela</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Cosso mountain, Beck Ranch, Santa Fe River, Borchers, The Pit, Silver Creek Junction, Dallas, Albuquerque
<i>Martes</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Keefe Canyon, Rattlesnake, Eureka, Moab
<i>Lontra</i>									1	1	1	American Cyanimid, Acapulco, Comitán, Manzanillo, Merida
<i>Pliogale</i>	1	1	1						1	1	1	Wikieup, Thousand Creek
<i>Plesiogulo</i>				1								Coffee Ranch, Wikieup, Optima, Epsom, Lost Quarry
<i>Pliotaxidea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Coffee Ranch, Wikieup, Axtel, Redington, Edson, Optima, Camel Canyon
<i>Taxidea</i>				1	1	1	1	1	1	1	1	Redec, Panaca F. Rexroad 3, Buckhorn, Red Ligth, The Pit, Little Box Elder Cave, Durango, Chihuahua, Fresno, Las Vegas
<i>Chamitaxus</i>				1								Rexroad 3, Beck Ranch, Carter Quarry, Osbornoceros Quarry
<i>Spilogale</i>									1	1	1	Buis Ranch, Curtis Ranch, Ingils IA, Rexroad L. 3, Carter Q., Beck Ranch, Cueva de San Josecito, Vallecito Creek, The Pit
<i>Buisnictis</i>				1	1	1	1	1	1	1	1	Rexroad 3, Bear Spring, Santa Fe River, Sand Draw Quarry, Big Springs Gravel Pit, Vallecito Creek, Cita Canyon
<i>Trigonictis</i>				1	1	1	1	1	1	1	1	Santee, Bear Springs, Vallecito Creek, Halle 16A, Cita Canyon, Big Springs Gravel Pit
<i>Mephitis</i>									1	1	1	The Pit, Emery Borrow, Reddick IA, Rancho la Brea, Albuquerque, Dallas, Austin
<i>Conepatus</i>				1	1	1	1	1	1	1	1	Reddick IA, San Josecito C., Merida, Veracruz, Acapulco, Comitán, Guaymas
<i>Brachyprotoma</i>									1	1	1	The Pit, Butler Spring,
<i>Eira</i>									1	1	1	Isia Barro Colorado, Acapulco, Comitán, Mazatlán, Oaxaca, Tampico, Veracruz
<i>Galictis</i>									1	1	1	Comitán, Acapulco, Merida
<i>Satherium</i>									1	1	1	Halle XVA, Broadwater Locality A, Rexroad 3, Hagerman
<i>Plionictis</i>	1	1	1									Love Bone Bed, Rome
<i>Mariogale</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Edson, Santee, Panaca Formation
<i>Lutravis</i>	1	1	1									Thousand Creek, Rattlesnake
<i>Ferimastrix</i>									1	1	1	Thousand Creek
<i>Sminthosinus</i>									1	1	1	Santee
<i>Leptarctus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Black Hawk, Long Island, Bemis
<i>Enhydritherium</i>				1	1	1	1	1	1	1	1	Palmetto Mine, Moss Acres Racetrack, Withlacoochee River Site 4, Gardiner Mine
<i>Hoplicis</i>	1	1	1									Love Bone Bed
<i>Sthenictis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Love Bone Bed, McGehee Farm, Cambridge, Box T.
<i>Brachyopsigale</i>												Santee, Beck Ranch, Fox Rach
<i>Eomellivora</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Box T, Higgins Quarries
<i>Cemictis</i>												White Cone
<i>Mionictis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	White Cone

(Continued)

Tabla 1.—(continued)

Taxones	Hemifiliano		Blancano		Irvingtoniano		Localidades
	CI tardío	Hf temprano	BI temprano	BI medio	límite BI/Irv	Irv temp	
<i>Thirobadistes</i>	1	1	1	1	1	1	Coffee Ranch, Black Hawk, Withlacoochee River Site 4A
<i>Megalonyx</i>	1	1	1	1	1	1	Buckhorn, San Diego F., Broadwater Locality A, Santa Fe R., Rattlesnake, El Golfo de Santa Clara, Vallecito Creek
<i>Paramylodon</i>							Rancho Viejo, Red Ligth, Cita Canyon, El Golfo de Santa Clara, Quinlan, Kanopolis, Gilliland, Cedazo, Holloman, Cedazo
<i>Holmesina</i>							Slaton Quarry, Gilliland, Kanopolis, Reddick IA, Tequixquiac I
<i>Nothrotherops</i>							Vallecito Creek, El Golfo de Santa Clara, Cambell Hill, Camp Cady, Cedazo, Quinlan, Chapala, Irvington, R. la Brea, San Josecito C.
<i>Dasypus</i>							APAC Shell Pit, Santa Fe River, Big Springs Gravel Pit, Slaton Quarry, Halle 16A, Inglis IA
<i>Glyptotherium</i>							APAC Shell Pit, Kissimmee Rive, Chamberino-Canutillo, Red Ligth, Gidley Rod, Holloman
<i>Pampatherium</i>							Chapala, Terapa
<i>Myrmecophaga</i>							El Golfo de Santa Clara, Valsequillo
<i>Glossotherium</i>							Arroyo del Tanque, Rancho Viejo, Arroyo Belen, 111 Ranch, Chamberino-Canutillo, Rock Springs
<i>Eremotherium</i>							Kissimmee River, Inglis IA, Trolley Road, Halle 21A
<i>Tamandua</i>							Borro Colorado, Comitán, Merida
<i>Pliomelanastes</i>	1						Chamilita F., Black Mountain
<i>Pachyammatharium</i>							Kissimmee River, Halle 16A, Leisey Shell Pit 3B
<i>Vassalla</i>							Arroyo del Tanque
<i>Amebelodon</i>	1	1	1	1	1	1	Moss Acres Racetrack, Rhino Hill Quarry, Box T, McGehee Farm
<i>Platybelodon</i>	1	1	1	1	1	1	Withlacoochee River 4, Minium Quarry
<i>Mammut</i>	1	1	1	1	1	1	Redington, Camel Canyon, Warren, Thousand Creek, Optima, Coso Mountains, Keefe Canyon, Cedazo, Vallecito Creek, Pauba F., Reddick IA
<i>Mammuthus</i>							Tequixquiac, El Golfo de Santa Clara, Camp Cady, California Oaks, Irvington, Pauba F., Reddick IA, Santa Fe River, R. La Brea, Terapa
<i>Cuvieronius</i>							Tehuichila, Tequixquiac, El Golfo de Santa Clara, Post Ranch, APAC Shell Pit, Leisey Shell Pit 3, UTEP 97, Gilliland, Terapa
<i>Stegomastodon</i>							Yepomera, Rancho El Ocoite, Wolf Ranch, Duncan, Curtis Floss, Black Ranch, Broadwater Locality, Gidley Rod, Vallecito Creek
<i>Morrilla</i>							Gilliland, Rock Creek
<i>Gomphotherium</i>	1	1	1	1	1	1	Tecolotlán Henfiliano, Tehuichila, Long Island Quarry, Arnett,
<i>Rhynchotherium</i>	1	1	1	1	1	1	R. El Ocoite, Rinconada, R. El Tanque, American Cyanimid Co, Warren, Mount Eden, Coffee Ranch, Currie Ranch, Christian R., Las Tunas, La Goleta
<i>Protohippus</i>	1	1	1	1	1	1	Love Bone Bed, Withlacoochee River Site 4, Long Island, Minium Quarry, Jack Swayze Quarry
<i>Hipparion</i>	1	1	1	1	1	1	Black Hawk Ranch, Love Bone Bed, Long Island Quarry, Lost Quarry, Rhino Hill, Optima, Arnett, Coffee Ranch
<i>Calippus</i>	1	1	1	1	1	1	Love Bone Bed, Tehuichila, Withlacoochee River Site 4, Moss Acres Racetrack, Minium Quarry,
<i>Hippotherium</i>	1	1	1	1	1	1	Jack Swayze Quarry, Minium Quarry, Long Island, Arnett, Coffee Ranch
<i>Pliohippus</i>	1	1	1	1	1	1	Long Island Q., Arnett
<i>Nannhippus</i>	1	1	1	1	1	1	American Cyanimid Compan, Love Bonde Bed, R. El Ocoite, Rinconada, Yepomera, Post Ranch, Bear Spring, Rextroad 3
<i>Neohipparion</i>	1	1	1	1	1	1	Bemis, Reansville, Yepomera, R. El Ocoite, Rinconada, Tehuichila, Leisey Shell Pit 1C, Minium Quarry, Edson, Rhino Hill

(Continued)

Tabla 1.—(continued)

Taxones	Hemifiliano			Blancano			Irvingtoniano			Localidades
	CI tardío	Hf	Hf	BI temprano	BI	límite BI/Irv	Irv temp	Irv tard	Holoceno	
		temprano	medio		tardío					
<i>Dinohippus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Bemis, Yepomera, R. El Ocoite, Rinconada, Tehuichilla, Yepomera, Redington, Wikieup, Lava Mountains, Mount Eden
<i>Astrohippus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Bemis, Yepomera, R. El Ocoite, Rinconada, Tehuichilla, Yepomera, Edson, Lost Quarry, Rhino Hill, Moss Acres Racetrack
<i>Equus</i>				1	1	1	1	1	1	Tequiquiac, San Diego F., Miñaca Mesa, Rancho Viejo, 111 Ranch, R. La Brea, APAC Shell Pit, Inglis IA, Borchers, Deer Park, Arroyo Seco
<i>Hippidion</i>		1	1	1	1	1	1	1	1	Vallecito Creek, Arroyo Seco
<i>Pseudhipparion</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Love Bonde Bed, Withlacoochee River Site 4, Beckerdtite, Buis Ranch
<i>Mixotoxodon</i>								1	1	Tampico locality, Panuco, Rio Tomayate
<i>Toxodon</i>								1	1	Ciudad Real, Rio de la Pasión
<i>Teleoceras</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	American Cyanimid Company, Love Bonde Bed, R. El Ocoite, Yepomera, Russell Pit, Mount Eden, Santee, Arnett, Optima, Coffee Ranch
<i>Aphelops</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Reamsville, Love Bone Bed, Long Quarry, Lava Moutains, Edson, Minium Quarry Rhino Hill, Moss Acres Racetrack
<i>Prosthennops</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	American Cyanimid Company, Bemis, Reamsville, Faltz Ranch, Axtel, Coffee Ranch, Box T., Rome
<i>Platygonus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Rancho El Ocoite, Wray, Edson, Santee, Coffee Ranch, Tequiquiac, San Diego F. Rancho Viejo, Cedazo, Gilliland, Rock Creek
<i>Catagonus</i>				1	1	1	1	1	1	Rancho El Ocoite, Yepomera,
<i>Tayassu</i>				1	1	1	1	1	1	Mount Eden, Ventana Cave Volcanic Debris Layer
<i>Mylohyus</i>				1	1	1	1	1	1	Haile XVA, Santa Fe River, APAC Shell Pit, Fairmead Landfill, Leisey Shell Pit 1A, Kanopolis
<i>Pecari</i>				1	1	1	1	1	1	Peace River 3A, Manzanillo, Mazatlan, Merida, Tampico, San Antonio, Prescott
<i>Tapirus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Love Bone Bed, Lee Creek Mine, San Diego F., Terapa, Kanopolis, Holloman, Gilliland, Merida
<i>Procamelus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Black Hawk Ranch, Love Bone Bed, Withlacoochee River Site 4A, Beckerdtite, Minium Quarry
<i>Gigantocamelus</i>				1	1	1	1	1	1	Saw Rock Ranch, Keefe Canyon, White Rock Sandpit, Broadwater Locality A, Big Springs Gravel Pit, Red Quarry, UTEP 97
<i>Megacamelus</i>				1	1	1	1	1	1	Mount Eden, Santee
<i>Blancocamelus</i>				1	1	1	1	1	1	Rancho Viejo, Red Light, Meade's Quarry 9, Red Quarry
<i>Aepycamelus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Moss Acres Racetrack, Love Bone Bed, Withlacoochee River Site 4, Arnett
<i>Camelops</i>				1	1	1	1	1	1	Las Tunas, Rancho Viejo, Golfo de Santa Clara, Tequiquiac, 111 Ranch, Curtis Ranch, Gidley Rod. R. La Brea, Kanopolis
<i>Alforjás</i>				1	1	1	1	1	1	Rancho El Ocoite, Camel Canyon, Redington, Wikieup, Wray, Redington, Edson, Rhino Hill, Coffee Ranch, Optima
<i>Pliuachenia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Black Hawk Ranch
<i>Palaeolama</i>				1	1	1	1	1	1	EL Golfo de Santa Clara, Emery Borrow Pit, Haile 21A, Leisey Shell Pit 1A, Santa Fe River
<i>Hemiauchenia</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Rancho El Ocoite, Yepomera, Redington, Camel Canyon, Las Tunas, Coso Mountains, Tiger Bay Mine, R. La Brea, Cedazo
<i>Megatylopus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Rancho El Ocoite, Yepomera, Wikieup, Lava Mountains, Warren, Rancho Viejo, Keefe Canyon, Cita Canyon, Panaca F.
<i>Hayoceros</i>								1	1	Rock Creek
<i>Tetrameryx</i>				1	1	1	1	1	1	El Golfo de Santa Clara, Duncan, Radec, Vallecito Creek, Arroyo Seco, Rancho la Brisca, Cedazo, Gilliland
<i>Capromeryx</i>				1	1	1	1	1	1	Black Hawk R., Rancho Viejo, Curtis Floss, 111 Ranch, White Rock Sandpit, Broadwater Locality A, Cedazo, Terapa

(Continued)

Tabla 1.—(continued)

Taxones	Cl		Hemifiliano		Blancano		Irvingtoniano		Localidades
	tardío	1	Hf temprano	Hf medio	BI temprano	BI medio	límite BI/Irv	Irv temp	
<i>Pediomeryx</i>	1		1	1					Mount Eden, Moss Acres Racetrack, Rhino Hill Quarry, Rhino Hill Quarry, Miniium Quarry, Amett, Optima, Coffee Ranch
<i>Yumaceras</i>		1							Love Bone Bed, Wray
<i>Cranioceras</i>		1							Plihippus Draw
<i>Osbomoceros</i>		1							Box T
<i>Antilocapra</i>						1	1	1	Medicine Hat Unit XIII, Camp Cady, California Oak, The Pit, Silver Creek Junction, Chihuahua, Prescott, Moab
<i>Stockoceros</i>		1	1	1				1	El Golfo de Santa Clara, Terapa, Cedazo, Cueva de San Jocesito, Ventana Cave Volcanic Debris Layer
<i>Texoceros</i>			1	1					Camel Canyon, Wikieup, Redington, Mount Eden, Wray, Plihippus Draw, Edson, Found Quarry, Optima, Coffee Ranch
<i>Hexobelomeryx</i>			1	1					Rancho EL Ocoté, Yepomera, Tehuichila, La Rinconada, Christian Ranch, Axtel, Rancho Viejo.
<i>Ilingoceros</i>		1							Thousand Creek
<i>Sphenophalos</i>		1	1	1					Wikieup, Lava Mountain, Warren, Thousand Creek
<i>Hexameryx</i>			1	1					Withlacoochee River Site 4
<i>Plioceros</i>	1		1	1					Osbomoceros Quarry
<i>Kyptoceras</i>		1	1	1					Lee Creek Mine, Tiger Bay Mine
<i>Synthetoceras</i>	1		1	1					McGehee Farm
<i>Pseudoceras</i>	1		1	1	1				Love Bone Bed, Feltz Ranch, Box T
<i>Floridameryx</i>			1	1	1				Withlacoochee River Site 4, McGehee Farm, Gardinier Mine
<i>Bretzia</i>			1	1	1	1	1	1	Santee, Black Ranch
<i>Cervus</i>			1	1	1	1	1	1	Vallecito Creek, Emery Borrow Pit, Tranquility, The Pit
<i>Alces</i>									Little Box Elder Cave, Yuma
<i>Odocoileus</i>			1	1	1	1	1	1	Peace River 3A
<i>Navahoceros</i>									Chamberino-Canutillo, Vallecito Creek, Cedazo
<i>Mazama</i>									Rio de la Pasion; Merida, Veracruz, Tampico
<i>Cervalces</i>									Runnymede Plantation
<i>Rangifer</i>					1	1	1	1	Turin Pit
<i>Sinocapra</i>									Panaca Formation
<i>Oreamnos</i>					1				The Pit, Quesnel Forks
<i>Ovis</i>					1	1	1	1	El Golfo de Santa Clara, Campbell Hill, Camp Cady, Pauba F., Medicine Hat Unit XIII
<i>Obivos</i>									Inspiration Wash
<i>Bison</i>									Tequixiac, El Golfo de Santa Clara, Mesa Maya, Medicine Hat Unit XIII, Campbell Hill, Newport Bay, Reddick IA, R. La Brea
<i>Eucatherium</i>								1	Vallecito Creek, Irvington
<i>Soergelia</i>								1	Courtland Canal, Rock Creek
<i>Bootherium</i>								1	North Prong Quarry, Gordon Fossil Quarry
<i>Neotragocerus</i>				1					Plihippus Draw
<i>Alouatta</i>								1	Barro Colorado I., Merida, Veracruz
<i>Ateles</i>								1	Barro Colorado I., Merida, Veracruz
<i>Sapiens</i>								1	Tequixiac, R. La Brea, Abquerque, Dallas, Austin, Comitán, Mazatlan, Durango, Merida, Veracruz, Chihuahua
<i>Didelphis</i>								1	Reddick IA, Cedazo, Chapala, Merida, Veracruz, Comitán, Tampico, Manzanillo

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

$$\text{RN} = \% \text{ PA} - \% \text{ UA}.$$

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 primera 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, comparando 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 categorías ecológicas de la estructura de comunidades de Andrews *et al.* (1979): taxonómicas, locomotoras y tróficas. 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

Recambio rápido de fauna (Mioceno tardío)

Uno de los mayores apogeo de diversidad de mamíferos terrestres de Norteamérica ocurrió durante la cronofauna del Clarendoniano (edades Barstoviano y Clarendoniano) (Webb & Opdyke, 1995). Dicho episodio se le ha considerado como el <Óptimo de sabana> debido a un rico mosaico de árboles, arbustos y pastos que soportan una extraordinaria variedad de grandes y pequeños ungulados, a tal grado que se ha comparado con la actual sabana del Este de África (Janis, 1998). Sin embargo, la relativa estabilidad de la estructura de comunidades que se registra en la cronofauna del Clarendoniano se ve abruptamente interrumpido por un episodio de Recambio rápido de fauna o reajuste de la estructura de comunidades hacia finales del Mioceno (Henfiliano temprano).

Henfiliano temprano

El equilibrio registrado durante los intervalos del Clarendoniano (Webb, 1984, 1989a), 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, Figura 1). Un total de 23 géneros de grandes mamíferos se registran por primera vez en este intervalo (Figura 2), 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 a). 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; Marshall *et al.*, 1979; Carranza-Castañeda & Miller, 2002; Webb, 2006)

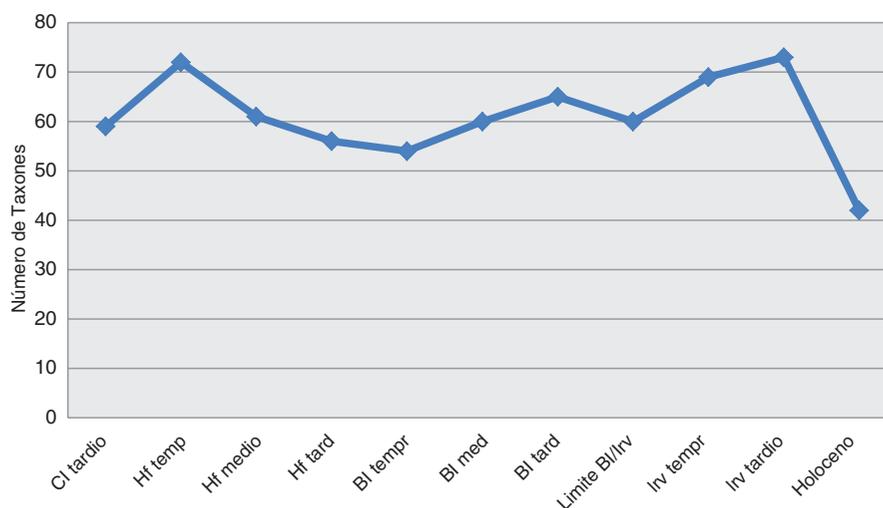


Fig. 1.—Riqueza Genérica Máxima (RGM) de las comunidades de mamíferos del Cenozoico tardío de Norteamérica: Cl.: Clarendoniano; Hf.: Henfiliano; Bl.: Blanco; Irv.: Irvingtoniano y Holoceno.

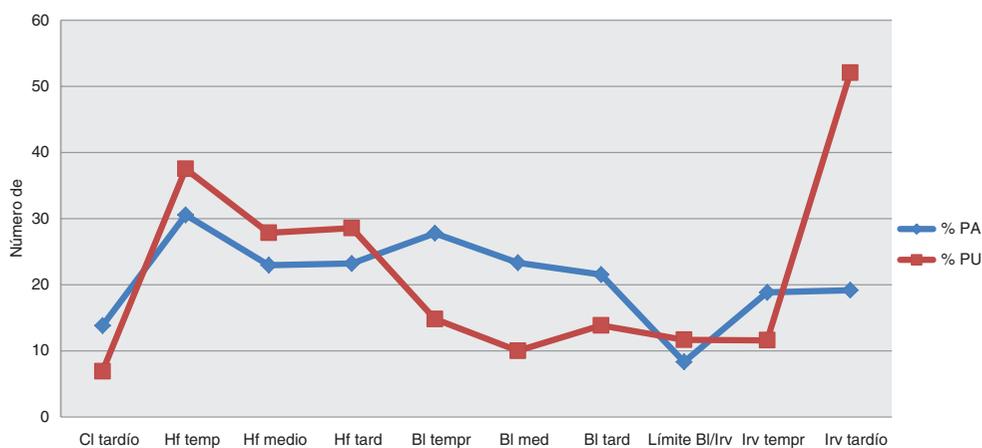


Fig. 2.—Tasas de Primeros (color azul) y últimos registros (color rojo) de las comunidades de mamíferos del Cenozoico tardío de Norteamérica: Cl.: Clarendoniano; Hf.: Henfiliano; Bl.: Blanco; Irv.: Irvingtoniano.

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 propuso Webb (1985). No se conoce evidencia faunística de que 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 b). Además existen diferencias taxonómicas entre las formas de las

Antillas y las de América del Norte (Castañeda & Miller, 2004; Laurito & Valerio, 2012 b). 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 *Mammot*, el zorro *Vulpes*, los osos *Indarctos* y *Agriotherium*; y el felido dientes de sable *Machairodus*.

El incremento del porcentaje de primeros registros proviene realmente de la especiación de las

formas nativas o ya establecidas en intervalos preterritos. En gran parte de estos grupos 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.

En el Henfiliano temprano se genera un episodio de recambio rápido de fauna, que representaría la transición entre la cronofauna del Clarendoniano y la entrada de una nueva (cronofauna del Blancano). La primera evidencia de este episodio de recambio no es en sí el incremento de las tasas de primeras apariciones, sino el hecho de que los nuevos taxones que se registran en este realce de diversidad son morfológicamente distintos a los miembros de la cronofauna anterior. Presentan adaptaciones cursoriales y dentarias a entornos abiertos y semiabiertos, con climas áridos y templados (Wang *et al.*, 1994; Janis *et al.*, 1998; Janis, 2008). En algunos 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.*, 1994). Un dato curioso es el bajo número de ungulados de pastoreo a pesar de una dramática pérdida de la vegetación C3. En general,

en Norteamérica, el descenso de isotopos es estimado hace 7 millones de años, el límite Henfiliano temprano - Henfiliano medio (Woodburne & Swisher, 1995). El cambio en los valores de isotopos de carbono en este momento fue catastrófico (Cerling *et al.*, 1997). Antes de 7 millones de años, los valores oscilaron entre -7 ‰ y -14 ‰ (todas las plantas C3), pero después de esta fecha, se dieron numerosos valores por encima -7 ‰ y algunas de hasta +5 ‰ (en su mayoría plantas C4) (Prothero, 1999).

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 CO₂ y un aumento mayor en la estacionalidad térmica y aridez (Webb & Opdyke, 1995). Los cambios climáticos y 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 % (Figura 2). A pesar de este elevado porcentaje de extinción la tasa de recambio neto se da en favor al porcentaje de primeros registros (Figura 3).

Los grupos más perturbados en este episodio de recambio faunístico drástico 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, gelócidos 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). Los carnívoros también fueron afectados, desaparecen un número importante de géneros arbóreos y trepadores (escansoriales); se extingue la Familia Barbourfelidae 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 taxones de dentición hipsodontos

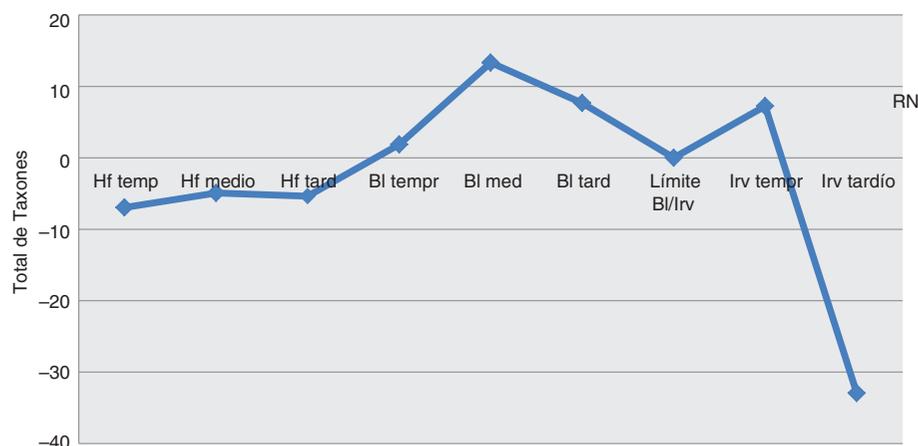


Fig. 3.—Tasa de recambio neto en las faunas del Cenozoico tardío de Norteamérica. Cl.: Clarendoniano; Hf.: Henfiliano; BI.: Blancano; Irv.: Irvingtoniano.

(incluyendo los mesodontos), fueron menos perturbados, 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).

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 y se distinguen por presentar adaptaciones a entornos abiertos y áridos. Los hipsodontos (incluyendo los mesodontos) son más comunes entre los ungulados; en carnívoros y algunos ungulados nativos proliferó la locomoción cursorial adaptada a la persecución y escape en línea recta. En general, estos 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 Webb &

Opdyke (1995) consideran como una unidad discreta a la que llamaron “expansión de las estepas” pero no la consideran cronofauna. Sin embargo, en este periodo, podemos hablar 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 %.

Henfiliano medio

Durante el Henfiliano medio se registra un total de 63 géneros de macromamíferos (Figura 1). Esta cifra fue menos diversa que su homóloga anterior a pesar que se genera un elevado porcentaje de primeros registros de inmigrantes y nativos (17 géneros equivalen al 26,98 %) (Figura 2). 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, y 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 adaptaciones cursoriales diseñadas para escapar o perseguir en sitios abiertos (Janis *et al.*, 1998; Prothero & Scott, 2007): 2 antilocápridos (*Hexobelomeryx* y *Hexameryx*), 1 camélido (*Megacamelus*), 1 canido (*Eucyon*), 1 mustélido (*Chamitaxus*), 1 úrsido (*Plionarctos*), 1 félido (*Pratifelis*). Sin embargo, aquellos grupos taxonómicos que no se adaptaron al nuevo entorno ambiental empezaron a extinguirse. Desaparecen 23 géneros de mamíferos; que equivale a una tasa de extinción o últimos registros de 36,5 % (Figura 2), lo que supera al porcentaje de primeros registros de este intervalo, provocando que el recambio neto sea negativo (Figura 3). Los grupos taxonómicos más perturbados fueron algunos miembros de la cronofauna del Clarendoniano: 4 géneros de mustélidos (*Artonasua*, *Lutravus*, *Hoplictis* y *Sthenictis*), 2 félidos (*Pratifelis*, *Adelphailurus*) 3 proboscidos (*Amebelodon*, *Ambelodon* y *Platybelodon*), y équidos (*Protohippus*, *Hipparion*, *Calippus* y *Pliohippus*).

Henfiliano tardío

El Henfiliano tardío fue el segundo intervalo de menos diversidad en todo el análisis, con un total de 56 géneros (Figura 1). 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,

13 géneros, ver Figura 2). 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 a muchos grupos taxonómicos, principalmente en miembros de comunidades de sabanas (relictos de la cronofauna del Clarendoniano) (Lundelius *et al.*, 1987; Potts & Behrensmeyer, 1992). Esta situación pronto condujo a la extinción de 18 géneros de grandes mamíferos, que equivalen a 31,5 % de la tasa de últimos registros (Figura 2). 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 félido (*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 (Figura 3).

Blancano temprano

Aunque los primeros miembros de la cronofauna del Blancano se perciben desde la mitad del Henfiliano, es a partir del Blancano temprano que

aparecen como dominantes en las comunidades. En este intervalo la riqueza genérica es muy baja (54 géneros en total), la más pobre de todo el análisis (Figura 1). A pesar de ello, se generó una alta tasa de primeros registros cercana a 27,7 % que equivalen a 15 géneros (Figura 2), 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> (Carranza-Castañeda & Miller, 2002, 2004; Laurito & Valerio, 2012 a, b; Webb, 2006; Cione *et al.* 2007; Woodburne, 2010). Dicho evento puede ser plasmado como un patrón de inmigración intermitente o como una serie de oleadas de arribo que dieron un porcentaje de primeros registros moderadamente alto por el arribo de xenartros (*Glossotherium*, *Glyptotherium*, *Vassallia*, *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; Woodburne, 2010). 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 & Valerio, 2012 a). 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 (1985) interpretó que en équidos, los metápodos esbeltos son indicadores de condiciones áridas, mientras que las formas robustas señalan un ambiente más húmedo.

La extinción en este intervalo temporal fue relativamente baja, la tasa de últimos registros no superó el 11,3 % de la riqueza genérica máxima (Figura 2). 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 (Figura 3), 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

La cronofauna del Blancano continuó durante el Blancano medio; la riqueza genérica máxima se incrementó en este intervalo hasta 60 géneros (Figura 1), gracias a un elevado porcentaje de primeros registros cercana al 25 % (Figura 2), 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 locomotoras 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 representados 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 *Pampatherium* (Familia Pampatheridae) 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 (Reynolds & Smith, 1995, Filippelli & Flores, 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.

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 (Figura 2). 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 (Figura 3) y se proyecte como la continuidad de ascensión de la cronofauna del Blancano.

Recambio rápido de fauna (Plioceno tardío)

A lo largo de la cronofauna del Blancano la diversidad de mamíferos fue poco a poco incrementándose, hasta alcanzar niveles casi semejantes a los de

la cronofauna del Clarendoniano. En este episodio las comunidades de mamíferos fueron dominados por taxones con adaptaciones a entornos abiertos y áridos. Sin embargo, hacia finales del Plioceno (Blancano tardío) esta estabilidad se ve interrumpida por un episodio de recambio rápido de fauna o reajuste de la estructura de comunidades que se correlaciona con el inicio del evento del Gran Intercambio Biótico Americano y del comienzo de los ciclos glaciares-interglaciares (glaciación Biber).

Blancano tardío

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 1) 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 (Figura 2). Aunque el primer indicio de recambio no en sí el aumento de diversidad, sino que entre los nuevos registros se observan en 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*, *Hippidion*, *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 (Figura 2). 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 (Figura 3).

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 como lo hemos dicho en anteriores párrafos. En esta cronofauna se registran por primera vez taxones con adaptaciones a entornos abiertos, secos y fríos, que con el tiempo tomaron un papel dominante. Desde el Blancano tardío se perciben los primeros miembros de la nueva cronofauna, pero no es hasta el Límite Blancano tardío – Irvingtoniano que las nuevas formas se vuelven comunes entre las comunidades. Estos ecomorfos persisten en las comunidades a pesar de los cambios climáticos de los ciclos glaciares – interglaciares.

Límite Blancano tardío/Irvingtoniano temprano

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*, comienza a experimentar cambios en sus extremidades y tamaño corporal (Forstén, 1993; Scott, 2004).

La riqueza genérica máxima que se da durante el límite Blancano/Irvingtoniano es inferior a la registrada durante el Blancano tardío, con un total de 60 géneros (Figura 1). Esta disminución de la RGM se debe a un bajo porcentaje de primeros registros, cercano al 12 % (Figura 2). 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 2). 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 indican que el recambio neto en este tiempo está en equilibrio (Figura 3).

Irvingtoniano temprano

El Irvingtoniano temprano presenta una de las tasas más altas de riqueza genérica máxima del Neógeno tardío, con un total de 69 géneros (Figura 1). Este elevado porcentaje de riqueza taxonómica es el resultado de una alta tasa de primeros registros de mamíferos, superior al 18 % (Figura 2). 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 (géneros Pantherinae) penetran en gran parte de Norteamérica. Por otro lado, 3 nuevas familias de abolengo sudamericano penetran en 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 % (Figura 2). 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 desplazan 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 (Figura 3).

Recambio rápido de fauna (Pleistoceno tardío)

Durante la cronofauna del Irvingtoniano se da una de las mayores tasas de diversidad de mamíferos del Cenozoico tardío. Grandes mamíferos adaptados a climas fríos y abiertos dominaron las comunidades

de Norteamérica. No obstante hacia finales del Pleistoceno (Irvingtoniano tardío), esta estabilidad se ve perturbada por un episodio de recambio rápido de fauna que marca el fin de la megafauna y el comienzo de una nueva cronofauna. Dicho episodio se correlaciona con el fin de la glaciación Wisconsin.

Irvingtoniano tardío

El Irvingtoniano tardío registró la riqueza genérica máxima más elevada del Pleistoceno con un total de 73 géneros (Figura 1). Esta diversidad se da gracias a un aumento del porcentaje de primeros registros (17 géneros se registran por primera vez, lo que equivale a un 23.2 % de la RGM, ver Figura 2) 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 a 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 intermitente, durante cada ciclo glacial 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. 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, 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 esperaba que se moverían hacia el norte, excepto para los pocos especialistas de sabana sudamericana que ya existían antes de 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 % (Figura 2). 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 persistencia 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 u “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 (Figura 3).

Discusión

Los episodios de recambios o reajuste rápidos de fauna (Rapid Turnover Episode) más que ser el fin de la cronofauna como lo mencionan Webb & Opdyke (1995), deben de tratarse mejor como un evento transitorio entre una cronofauna y otra, independientemente de su génesis. Por lo que las causas de estos eventos de recambio entre ambas cronofaunas no se les podría atribuir sólo a una intempestiva elevación de la riqueza de mamíferos o una dramática invasión de inmigrantes intercontinentales como lo sugiere Webb (1984b); o por alto incremento de ambos (por evolución de formas nativas y llegada de inmigrantes) cómo señalan Webb & Opdyke (1995). Sino más bien a una correlación en este episodio entre el decaimiento o culminación de la cronofauna anterior expresado en una elevada tasa de extinción y el surgimiento de la nueva cronofauna señalada por un alto porcentaje de primeros registros, en el que los nuevos miembros (inmigrantes o formas nativas) son morfológicamente diferentes a los de la cronofauna anterior, ecomorfos que en un principio eran raros o ausentes toman un papel dominante.

A pesar de que el concepto de cronofauna ha sido revisado en múltiples ocasiones (Olson, 1952, 1983; Webb, 1987; Webb & Opdyke, 1995; Eronen, 2007), a menudo se trata de utilizar como sinonimia del concepto de edades de mamíferos. Sin embargo, coincidimos con la idea de Webb (1984a) en que las edades de los mamíferos es una definición meramente biocronológica, representando el intervalo de tiempo sobre el cual las comunidades de mamíferos mantienen cierta homogeneidad taxonómica.

Incluso el propio reconocimiento de las cronofaunas de Norteamérica ha sido tema de debate entre los paleontólogos, en particular el rango temporal del Plio-Pleistoceno. Webb & Opdyke (1995) no reconocieron cronofaunas en este rango temporal justificando la continuidad de las comunidades de mamíferos, pero aun así la dividieron en dos unidades discretas, la “diseminación de las estepas” (Plioceno temprano) y de “continentalidad y provincialismo” (Plioceno tardío y Pleistoceno). La primera unidad incluye a la continuidad de las comunidades del Henfiliano tardío y Blancano temprano-B. medio, la

cual se correlaciona con la cronofauna Mio-Plioceno de Janis *et al.*, (1998), el episodio “asociación de carnívoros félido-úrsido-cánido” de Hunt & Tedford (1993) y la cronofauna del Blancano descrita en este trabajo. La segunda unidad se refiere a la continuidad y permanencia de las faunas del Blancano tardío al Rancholabreano. Tradicionalmente se considera que las oscilaciones climáticas de los ciclos glaciares-interglaciares del Pleistoceno han afectado directa e indirectamente las biotas terrestres causando significativos cambios en su evolución y distribución. Sin embargo, en las últimas décadas diferentes trabajos han considerado que dichos cambios climáticos no han estimulado la especiación entre las comunidades, ni tampoco se han traducido en cambios graduales en el tamaño o la forma del cuerpo (Bennett, 1990, 1997; Barnosky, 1994; 2005; McGill *et al.*, 2005; Prothero, 1999). Estas propuestas coinciden en gran parte con nuestra propuesta de considerar a éste ciclo de estabilidad morfológica como la cronofauna del Pleistoceno.

Conclusiones

Mediante la revisión de la riqueza genérica máxima y las tasas de origen y extinción de las comunidades de mamíferos de Norteamérica, se pudo reconocer la dinámica de la estructura de comunidades a través de los últimos 9 millones de años. A lo largo de este intervalo temporal la riqueza genérica máxima tendió hacia una pérdida de diversidad. Sin embargo, se reconocen 3 picos o intervalos con altas tasas de riqueza taxonómica: Henfiliano temprano, Blancano tardío e Irvingtoniano tardío. En cada uno

de estos intervalos de alta diversidad se correlacionaban con un alto porcentaje de primeros registros (taxones nativos e inmigrantes intercontinentales) y con una tasa elevada de excitación. Consideramos a estos intervalos como episodios de recambios o reajuste rápidos de fauna (Rapid Turnover Episode), no por el hecho de registrar tasas elevadas de primeras y últimas apariciones, sino que las nuevas formas que se registran por primera vez son morfológicamente distinta a los ecomorfos pretéritos que se extinguen en gran parte aquí. Estos reajustes de comunidades parecen ser correlacionables con el inicio de importantes eventos de cambios climáticos: el primero se correlaciona con el decaimiento de las temperaturas y el incremento de la aridez y la estacionalidad a finales del Mioceno tardío (entre 6 - 7 Ma); el segundo episodio se reconoce poco antes de la entrada de la primera glaciación del Plioceno tardío que marca el comienzo de los ciclos glaciación - interglaciación; y el último da inicio hacia finales del Irvingtoniano, previo al inicio al deshielo del Holoceno. Por lo tanto podríamos decir que en estos tres episodios de recambio rápido de fauna, el clima jugó un papel importante como mecanismo de cambio, aunque en ciertos casos no fue el detonante.

Por otro lado, se reconoció un patrón de intensidad de los eventos de primeros y últimos registros que se correlacionan con la estructura de la cronofauna (Figura 4). Podemos considerar que el primer paso para delimitar una cronofauna es reconocer los episodios de recambio o reajuste de faunas. Este episodio de reajuste de las comunidades se considera como la fase transicional entre una cronofauna y

Hol.	Irvingtoniano			Ir / Bl.	Blancano			Henfiliano			Clarend.	
	Ir. tar	Ir. med.	Ir. temp	L í m i t e	Bl. tardío	Bl. medio	Bl. temp	Hf. tardío	Hf. medio	Hf. temprano	Cl. tardío	
Relativo equilibrio entre las comunid. de mamif. de mamif.	Episodio de Recambio de Fauna (RTE)		Relativo equilibrio entre las comunidades de mamíferos		Episodio de Recambio de Fauna (RTE)		Relativo equilibrio entre las comunidades de mamíferos			Episodio de Recambio de Fauna (RTE)		Relativo equilibrio entre las comunidades de mamíferos
Cronofaun. del Holoc.	Cronofauna del Irvingtoniano				Cronofauna del Blancano				Cronofauna del Clarendoniano			

Fig. 4.—Patrón de los eventos de primeros y últimos registros correlacionados con la estructura de las Cronofaunas del Cenozoico tardío de Norteamérica.

otra. En él los miembros de la cronofauna saliente sufren una drástica caída de la riqueza taxonómica y morfológica, mientras que los miembros de la cronofauna entrante hacen su primer registro, en donde los ecomorfos que anteriormente eran raros o inexistentes comienzan a tomar un papel dominante. El segundo paso, consiste en reconocer al periodo de estabilidad morfológica que prosigue del episodio de RTE. Este periodo de relativo equilibrio de la estructura de comunidades equivaldría a la cronofauna entrante. Las nuevas adaptaciones morfológicas persistirían a lo largo de esta, pero no así su composición taxonómica, que es alterada por pequeños reajustes de fauna de baja intensidad, en donde los últimos registros suelen ser mayores que los primeros registros (siendo en algunos casos el porcentaje de endemismos mayor al de inmigrantes) sin que la estabilidad de las comunidades se vea afectada.

En total se pudo reconocer tres Cronofaunas distintas que concuerdan con este patrón 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, la cual inicia en el Henfiliano medio con registro y dominio de taxones adaptados a ambientes abiertos y semiabiertos. Formas hipsodontas con adaptaciones locomotoras a escapar o perseguir en línea recta comienzan a dominar los entornos cada vez más abiertos. El decaimiento de esta cronofauna se da en el recambio drástico de fauna ocurrido en el Blancano tardío. La tercera, cronofauna del Irvingtoniano inicia en la transición entre el Blancano tardío – Irvingtoniano temprano. Los nuevos miembros son ecomorfos adaptados a climas fríos, secos y abiertos. Esta cronofauna finaliza en el recambio brusco de fauna que se da a finales del Irvingtoniano tardío (sinónimo de Rancholabreano). Las formas nuevas que sustituyen a los miembros de la cronofauna del Irvingtoniano presentan adaptaciones a climas cálido-templados, dominando las dietas omnívoras en carnívoros, y otros grupos taxonómicos, aunque la característica de estos nuevos miembros es la reducción de la masa corporal. Estos ecomorfos pertenecerían a la naciente cronofauna del Holoceno.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los doctores Manuel Hernández Fernández y Jorge Morales Romero por sus inestimables aportaciones teóricas y metodológicas durante las revisiones de esta investigación. Así como una mención especial al grupo de investigación de la UCM-CAM 910607 sobre Evolución de Mamíferos y Paleoambientes Continentales Cenozoicos, por sus aportaciones.

Esta investigación fue realizada gracias a la beca de manutención para estudios de doctorado del programa PROMEP-UAT, México.

Referencias

- Alroy, J. (2000). A Quantitative North American Mammalian Time Scale. Available at 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. <https://doi.org/10.1126/science.1059342>
- Andrews, P.; Lord, J. & Nesbit, E.E. (1979). Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of Linnean Society*, 11: 177–205. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1979.tb00034.x>
- Barnosky, A.D. (1987). Punctuated equilibrium and phyletic gradualism: some facts from the Quaternary mammalian record. In: *Current Mammalogy, Volume 1* (Genoways, H.H., Ed.), Plenum Press, New York, 109–147. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9909-5_4
- Barnosky, A.D. (1994). Defining climate's role in ecosystem evolution: Clues from late Quaternary mammals. *Historical Biology*, 18: 173–190. <https://doi.org/10.1080/10292389409380476>
- Barnosky, A.D. (2005). Effects of Quaternary climatic change on speciation of mammals. *Journal of Mammalian Evolution*, 12: 247–264. <https://doi.org/10.1007/s10914-005-4858-8>
- Barnosky, A.D.; T.I. Rouse, E.A. Hadly, D.L. Wood, F.L. Keesing, & Schmidt, V.A. (1996). Comparison of mammalian response to glacial-interglacial transitions in the middle and late Pleistocene. In: *Paleoecology and Paleoenvironments of Late Cenozoic Mammals: Tributes to the Career of C.S. (Rufus) Churcher* (Stewart, K. & Seymour, K., Eds.), University of Toronto Press, Toronto, 16–33.
- Barry, J.C.; Flynn, L.J. & Pilbeam, D.R. (1990). Faunal diversity and turnover in a Miocene terrestrial sequence. In: *Causes of evolution: A Paleontological Perspective* (R. M. Ross & Allmon, W.D., Eds.), University Chicago Press, Chicago, 381–421.
- Bennett, K.D. (1990). Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. *Paleobiology*, 16: 11–21. <https://doi.org/10.1017/S0094837300009684>

- Bennett, K.D. (1997). *Evolution and Ecology: The Pace of Life*. Cambridge University Press, Cambridge, 260 pp.
- Boltovskoy, D. (1988). The range through method and first-last appearance data in paleontological surveys. *Journal of Paleontology*, 62: 157–159. <https://doi.org/10.1017/S0022336000059060>
- Cannon, D.M. (2004). Geographic variability in North American mammal community richness during the terminal Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, 23: 1099–1123. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.11.008>
- Carranza-Castañeda, O. & Miller, W.E. (2002). Inmigrantes sudamericanos en las faunas del terciario tardío del centro de México. In: *Avances en los estudios pleomastozoológicos en México*. Colección Científica 443 (Montellanos-Ballesteros, M. & Arroyo-Cabrales, J., Eds.), Serie Arqueológica del Instituto Nacional de Arqueología e Historia, Ciudad de México, 69–80.
- 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.
- Cerling, T.E.; Harris, J. M.; MacFadden, B.J.; Leakey, M.G.; Quade, J.; Eisenmann V. & Ehleringer, J. R. (1997). Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 389: 153–158. <https://doi.org/10.1038/38229>
- Cione A.L.; Tonni, E.P.; Bargo, S.; Bond, M.; Candela, A.M.; Carlini, A.A.; Deschamps, C.M.; Dozo, M.T.; Esteban, G.; Goin, F.J.; Montalvo, C.I.; Nasif, N.; Noriega, J.I.; Ortiz Jaureguizar, E.; Pascual, R.; Prado, J.L.; Reguero, M.A.; Scillato-Yané, G.J.; Soibelzon, L.; Verzi, D.H.; Vieytes, E.C.; Vizcaino, S.F. & Vucetich, M.A. (2007). Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en Argentina: cincuenta años de estudios. *A.P.A. Publicación Especial 11, Ameghiniana 50º aniversario*, 257–278.
- Cortés-Ortiz, I.; Bermingham, E.; Rico, C.; Rodríguez-Luna, E.; Sampaio, I. & Ruiz-García, M. (2003). Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 64–8. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00308-1](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00308-1)
- Croxen III, F.W.; Shaw, C.A. & Sussman, D.R. (2007). *Geología y Paleontología del Pleistoceno del Delta del Río Colorado, El Golfo de Santa Clara, Sonora, México*. In: *Wild, Scenic and Rapid: a trip down the Colorado River trough. The 2007 Desert Symposium Field Guide and Abstracts* (Reynolds, R.E., Ed.), California State University, Fullerton, 84–89.
- Edwards, E.; Osborne, C.; Strömberg, C.; Smith S. & Consortium, G. (2010). The origins of C4 grasslands: Integrative evolutionary and ecosystem science. *Science*, 328: 587–591. <https://doi.org/10.1126/science.1177216>
- Eisenmann, V. (1981). Indications paléocéologiques fournies par les Equus (Mammalia, Perissodactyla) pliocènes et pléistocènes d’Afrique. In: *L’environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène* (Beden, M.M.; Behrensmeyer, A.K.; Noel, M.; Boaz, T.; Raymonde, M.; Brain, C.K.; Cooke, B.; Coppens, Y.; Dechamps, R.; Eisenmann, V.; Gentry, A.; Ger-aads, D.; Geze, R.; Guerin, C.; Harris, J.; Koeniguer, J.C.; Letoizey, R.; Petter, G.; Vincens, A. & Vrba E., Eds.), Actes Colloque international Fondation Singer-Polignac, Masson. 57–79.
- 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.
- Eronen, J.T. (2007). Locality coverage, metacommunities and chronofauna: concepts that connect paleobiology to modern population biology. *Vertebrata Palasiatica*, 10: 137–144.
- Ferrusquia-Villafranca, I. (1984). A review of the Early and Middle Tertiary Mammal Faunas of Mexico. *Journal Vertebrate of Paleontology*, 4: 187–198. <https://doi.org/10.1080/02724634.1984.10012002>
- Figueirido, B.; Janis, C.M.; Pérez-Claros, J.A.; De Renzi, M. & Palmqvist, P. (2012). Cenozoic climate change influences mammalian evolutionary dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 109: 722–727. <https://doi.org/10.1073/pnas.1110246108>
- Filippelli, G. M. & J. A. Flores. (2009). From the warm Pliocene to the cold Pleistocene: A tale of two oceans. *Geology*, 37: 959–960. <https://doi.org/10.1130/focus102009.1>
- Flynn, J.J.; Kowallis, B.J.; Nuñez, C.; Carranza-Castañeda, O.; Miller, W.E.; Swisher III, C.C. & Lindsay, E. (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. <https://doi.org/10.1086/428806>
- Forstén, A. (1993). Size decrease in Late Pleistocene Holocene caballoid horses (genus *Equus*), intra- or interspecific evolution? A discussion of alternatives. *Quaternary international*, 19: 71–75. [https://doi.org/10.1016/1040-6182\(93\)90025-B](https://doi.org/10.1016/1040-6182(93)90025-B)
- Gingerich, P.D. (1984). Pleistocene extinctions in the context of origination-extinction equilibria in Cenozoic mammals. In: *Quaternary Extinctions* (Martin P.S. & Klein, R.G., Eds.), University of Arizona Press, Tucson, 211–222.
- Graham, R.W.; Lundelius, E.L.; Graham, M.A.; Schroeder, E.K.; Toomey III, R.S.; Anderson, E.A.; Barnosky, D.; Burns, J.A.; Churcher, C.S.; Grayson, D.K.; Guthrie, R. D.C.; Harington, R.; Jefferson, G.T.; Martin, L.D.; McDonald, H.G.; Morlan, R.E. Semken Jr, H.A.; Webb, S.D.; Werdelin, L. & Wilson,

- M.C. (FAUNMAP Working Group). (1996). Spatial response of mammals to late Quaternary environmental fluctuations. *Science*, 272: 1601–1606. <https://doi.org/10.1126/science.272.5268.1601>
- Grayson, D. 2006. The Late Quaternary biogeographic histories of some Great Basin mammals (western, USA). *Quaternary Science Reviews*, 25: 2964–2991 <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.03.004>
- Haq, B.U.; Hardenbol, J. & Vail, P.R. (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.
- Harrison, J. (1981). A Review of the Extinct Wolverine, *Plesiogulo* (Carnivora: Mustelidae), from North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 46: 1–27. <https://doi.org/10.5479/si.00810266.46.1>
- Hoffstetter, R. (1981). Historia biogeográfica de los mamíferos terrestres sudamericanos: Problemas y enseñanzas. *Acta Geológica Hispánica*, 16: 71–88.
- Hodell, D.A.; Elmstrom, K.M. & Kennett, P. (1986). Latest Miocene benthic $\delta^{18}O$ changes, global ice volume, sea level and Messinian salinity crisis. *Nature*, 320: 411–413. <https://doi.org/10.1038/320411a0>
- Hunt, R.M. Jr. & Tedford, R.H. (1993). Phylogenetic relationships within the Aeluroid Carnivora and implications of their temporal and geographic distribution. In: *Mammal Phylogeny (Placentals)* (Szalay, F.S.; Novacek, M.J. & McKenna M.C., Eds), Springer Verlag, New York, 53–73. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-9246-0_5
- Janis, C.M. (2008). An Evolutionary history of Browsing and Grazing ungulates. In: *The ecology of Browsing and Grazing*. (Gordon, L.J. & Herbert, H.T., Eds), *Ecological studies* 195, Springer, Berlin, 21–45. https://doi.org/10.1007/978-3-540-72422-3_2
- Janis, C.M.; Damuth, J. & Theodor, J.M. (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. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2003.09.032>
- Janis, C.M.; Scott, K.M. & Jacobs L.L. (Eds.) (1998). *Evolution of Tertiary Mammals of North America*. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate-like Mammals. Cambridge University Press, Cambridge, 691 pp.
- Krause, D.W. & Maas, M.C. 1990. The biogeographic origins of Late Paleocene-Early Eocene mammalian immigrants to the Western Interior of North America. In: *Dawn of the Age of Mammals in the Northern Part of the Rocky Mountain Interior* (Brown, T.M. & Rose, K.D., Eds.), Geological Society of America Special Paper, 243, Boulder (Colorado), 71–105. <https://doi.org/10.1130/spe243-p71>
- Kerr, R.A. (1996). New Mammal Data Challenge Evolutionary Pulse Theory. *Science*, 273: 431–432. <https://doi.org/10.1126/science.273.5274.431>
- Krishtalka, L.; West, R.M.; Black, C.C.; Dawson, M.R.; Flynn, J.J.; Turnbull, W.D.; Studky, R.K.; McKenna, M.C.; Bown, T.M.; Golz, D.J. & Lillegraven, J.A. (1987). Eocene (Wasatchian through Duchesnean) biochronology of North America. In: *Cenozoic Mammals of North America: Geochronology and Biostratigraphy* (Woodburne, M.O., Ed.), University of California Press, Berkeley, 77–117.
- Laurito, C. & Valerio, A.L. (2012a). 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. & Valerio, A.L. (2012b). 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.
- Lisiecki, E.L. & Raymo, M.E. (2005). A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}O$ record. *Paleoceanography*, 20: 1–17. <https://doi.org/10.1029/2004PA001071>
- Lourens, L.J.; Becker, J.; Bintanja, R.; Hilgen, F.J.; Tunter, E.; van de Wal, R.S.W. & Ziegler, M. (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. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.10.018>
- Lundelius, E.; Downs T.; Lindsay, E.H.; Semken, H.A.; Zakrzewski, R.J.; Churcher, C.S.; Harinton, C.R.; Schultz, G.E. & Webb, S.D. (1987). The North American Quaternary Sequence. In: *Cenozoic mammals of North America* (Woodburne M.O., Eds.), University of California Press, Berkeley, California, 211–235.
- MacFadden, B.J.; Solounias, N. & Cerling, T.E. (1999). Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science*, 283: 824–827. <https://doi.org/10.1126/science.283.5403.824>
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (Eds) (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203 pp.
- Martin, L.D. (1984). Phyletic trends and evolutionary rates. *Special Publication Carnegie Museum Natural History*, 8: 526–538.
- Martin, L.D. & Meehan, T.J. (2005). Extinction may not be forever. *Naturwissenschaften*, 92: 1–19. <https://doi.org/10.1007/s00114-004-0586-9>
- Marshall, L.G. (1988). Land Mammals and the Great American Interchange. *American Scientist*. 76: 380–388.

- Marshall, L.G.; Butler, R.F.; Drake, R.E.; Curtis, G.H. & Tedford, R.H. (1979). Calibration of Great American Interchange. *Science*, 215: 1351–1357. <https://doi.org/10.1126/science.215.4538.1351>
- McGill, B.J.; Dalí, E.A. & Maurer, B.A. (2005). Community inertia of Quaternary small mammal assemblages in North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 16701–16706. <https://doi.org/10.1073/pnas.0504225102>
- McMichael, A.J. (2001). *Human Frontiers, Environments and Disease: Past Patterns, Uncertain Futures*. Cambridge University Press, Cambridge, 430 pp. <https://doi.org/10.1017/cbo9781139106924>
- Miller, K.G.; Wright J.D. & Fairbanks, R.G. (1991). Unlocking the ice house: Oligocene-Miocene oxygen isotopes, eustasy, and margin erosion. *Journal of Geophysical Research*, 96: 6829–6848. <https://doi.org/10.1029/90JB02015>
- Olson, E.C. (1952). The evolution of a Permian vertebrate chronofauna. *Evolution*, 6: 181–196. <https://doi.org/10.2307/2405622>
- Olson, E.C. (1983). Coevolution or Coadaptation? Permo-Carboniferous vertebrate chronofauna. In: *Coevolution* (Nitecki M.H., Eds), University of Chicago Press, Chicago, 307–338.
- Ortiz Jaureguizar, E. (1998). Paleocología y Evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante La «Edad de las Planicies Australes» (Mioceno Superior-Plioceno superior). *Estudios Geológicos*, 54: 161–169. <https://doi.org/10.3989/egeol.98543-4215>
- Patterson, R. & Pascual, R. (1968). Evolution of mammals on southern continents. V: The fossil mammal fauna of South America. *The Quaternary review of biology*, 43: 409–451.
- Piperno, D.R. & Jones, J. G. (2003). Paleocological and archaeological implications of a Late Pleistocene/Early Holocene record of vegetation and climate from the Pacific coastal plain of Panama. *Quaternary Research*, 59: 79–87. [https://doi.org/10.1016/S0033-5894\(02\)00021-2](https://doi.org/10.1016/S0033-5894(02)00021-2)
- Potts, R. & Behrensmeyer A.K. (1992). Late Cenozoic terrestrial ecosystems. In: *Terrestrial Ecosystems through Time: Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals* (Behrensmeyer, A.K.; Damuth, J.D.; Di Michele, W.A.; Posst, R.; Sues H. & Wing, S.L., Eds.), The University Chicago Press, Chicago, 418–519.
- Prothero, D.R. (1999). Does climatic change drive mammalian evolution?. *GSA Today*, 9: 1–7.
- Prothero, D.R. & Scott, E.F. (Eds.) (2007). *The Evolution of the Artiodactyls*. The Johns Hopkins University press, Baltimore, 384 pp.
- Prothero, D.R. & Heaton, T.H. (1996). Faunal stability during the Early Oligocene climatic crash. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 127: 257–283. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(96\)00099-5](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(96)00099-5)
- Reynolds, R.W. & Smith, T.M. (1995). A high-resolution global sea surface temperature climatology. *Journal of Climatology*. 8: 1571–1583. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1995\)008<1571:AHRGSS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1995)008<1571:AHRGSS>2.0.CO;2)
- Rose, K.D. (1981). Composition and species diversity in Paleocene and Eocene mammal assemblages: an empirical study. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1: 367–388. <https://doi.org/10.1080/02724634.1981.10011907>
- Scott, E. (2004). Pliocene and Pleistocene horse. In: *Biodiversity response to climate change in the middle Pleistocene, the Porcupine cave fauna from Colorado* (Barnosky, A., Eds.), University of California Press, Berkeley, 263–280. <https://doi.org/10.1525/california/9780520240827.003.0020>
- Semprebon, G. & Rivals, F. (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. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.06.006>
- Simpson, G.G. (1956). *Zoogeography of West Indian Land Mammals*. American Museum Novitates, 1759: 1–28.
- Stucky, R.K. (1990). Evolution of land mammals diversity in North America during the Cenozoic. *Current mammal*, 2: 355–432.
- Tedford, R.H.; Skinner, M.F.; Fields, R.W.; Rensberger, J.M.; Whistler, D.P.; Galusha, T.; Taylor, B.E.; Macdonald, J.R. & Webb, S.D. (1987). Faunal succession and biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (late Oligocene through earliest Pliocene epochs). In: *Cenozoic mammals of North America: biostratigraphy and geochronology* (Woodburne M. O., Eds.), University of California Press, Berkeley, 153–210.
- Tomiya, S. (2013). Body Size and Extinction Risk in Terrestrial Mammals Above the Species Level. *The American Naturalist*, 128: 196–213. <https://doi.org/10.1086/673489>
- Vrba, E. (1985). Environment and evolution: alternative causes if the temporal distribution of evolutionary event. *South Africa Journal Science*, 81: 229–236.
- Vrba, E. (1992). Mammals as a key to evolutionary theory. *Journal of mammals*, 73: 1–28.
- Villafañe, A. L.; Ortiz Jaureguizar, E. & Bond, M. (2006). Cambios en la riqueza taxonómica y en las tasas de primera y última aparición de los Protheroheriidae (Mammalia, Litopterna) durante el Cenozoico. *Estudios Geológicos*, 62: 155–166. <http://doi.org/10.3989/egeol.0662115>
- 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. In: Stable isotope and trace-element geochemistry of vertebrate fossil interpreting ancient diets and climates (McFadden, B.J. & Bruant, J.D., Eds.), *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology, Special Issue*, 107: 269–280.
- 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. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.002035>
- Webb, S.D. (1983a). The rise and fall of the late Miocene ungulate fauna in North America. In: *Coevolution* (Nitecki, M. Eds.). University of Chicago Press, Chicago, 267–306.
- Webb, S.D. (1983b). One two kinds of rapid faunal turnover. In: *Catastrophes and Earth History* (Berggren, W.A. & Van Couvering, J.A., Eds), The New Uniformitarianism. Princeton University Press, Princeton, 189–210.
- Webb, S.D. (1984a). One two kinds of rapid fauna turnover. In: *Catastrophes and Earth History* (Berggren W.A. & Van Couvering J.A., Eds.), Princeton University Press, Princeton, 417–436. <https://doi.org/10.1515/9781400853281.417>
- Webb, S.D. (1984b). Ten million years of mammalian extinction in North America. In: *Quaternary extinctions, and Prehistoric Revolution* (Martin, P.S. & Klein, R.G., Eds.), Tucson, University Arizona Press, 189–210.
- Webb, S.D. (1985). Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. In: *The Great American Biotic Interchange* (Stehli, F.G. & Webb, S.D., Eds.), *Topics in Geobiology* 4, Springer, 357–386. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-9181-4_14
- Webb, S.D. (1989). The fourth dimension in North American terrestrial mammal communities, in *Patterns*. In: *The Structure of Mammalian Communities* (Morris, D.W. Abramsky, Z.; Fox, B.J. & Willig, M.R., Eds), Special Publications, Museum of Texas Technical University, Lubbock, 181–203.
- Webb, S.D. (2006). The Great American Biotic Interchange: Patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93: 245–257. [https://doi.org/10.3417/0026-6493\(2006\)93\[245:TGABIP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3417/0026-6493(2006)93[245:TGABIP]2.0.CO;2)
- Webb S.D. & Opdyke, N.D. (1995). Global climatic influence on Cenozoic Land Mammal faunas. In: *Effects of Past Global Change on Life*. (National Research Council, Eds.), National Academies Press, Washington, 184–208.
- Webb, T.III. (1987). The appearance and disappearance of major vegetational assemblages: long-term vegetational dynamics in eastern North America. *Vegetation*, 69: 177–187. <https://doi.org/10.1007/BF00038699>
- Wing, S.L. & Tiffney, B.H. (1987). The reciprocal interaction of angiosperm evolution and tetrapod herbivory. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 50: 179–210. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(87\)90045-5](https://doi.org/10.1016/0034-6667(87)90045-5)
- Woodburne, M.O. (2010). The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal Mammals Evolution*, 17: 245–264 <https://doi.org/10.1007/s10914-010-9144-8>
- Woodburne, M.O. & Swisher III, C.C. (1995). Land mammal high-resolution geochronology, intercontinental overland dispersal sea level, climate, and vicariance. In: *Geochronology, time-scales and global stratigraphic correlation: framework for an historical geology* (Berggren, W.A.; Kent, D.V. & Hardenbol, J., Eds). Society of Stratigraphic Geology, Special Publication 54, Oklahoma, 335–364.
- Woodburne, M.O, Cione, A.L. & Tonni, E.P. (2006). Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange. In: *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange* (Carranza-Castañeda, O. & Lindsay, E.H., Eds), *Publicación Especial del Instituto de Geología y Centro de Geociencias de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 4: 73–101.