

Biocronología y paleobiogeografía de mamíferos del Cenozoico tardío de Norteamérica meridional: un enfoque espacio-temporal

Roberto Emmanuel HERNÁNDEZ-JASSO

Dirección de Educación Permanente, Universidad Autónoma de Tamaulipas, Calle Cristóbal Colón entre Hidalgo y Juárez, Zona centro. C.P. 87000, Ciudad Victoria, Tamaulipas, México. Correo de contacto: biohdz@yahoo.com

Abstract: Biochronology and paleobiogeography of mammals in the late Cenozoic of North America souther: space-time approach. By multivariate methods (similarities and biochronological parsimony) an adjustment is made in the definitions of the biochronological units NALMA's of the last 9 million years (from late Miocene to Holocene). The temporal limits of each unit time, were adjusted according to the proposed of biochronological indicator "shared-taxon". This proposal allowed each time limit to be less diachronic in its definition. On this basis, we can consider that the late Cenozoic can be divided into three hierarchical temporal categories: "Superages", "Ages" and "Subages". The first seems to be associated with the faunal succession of two Phanerozoic climatic supercycles of Fischer's: Greenhouse and Icehouse, and not with the known chronofaunas. The second category comprises basically the mammals ages proposed by different authors. Of these, only three mammalian ages were recognized: Hemphillian, Blancan and Irvingtonian. Treating the Rancholabrean age only as an extension of the late Irvingtonian. Finally, the third category represents the "Subage" or subdivisions of each age of mammals. This is the most basic biochronological unit of the NALMA's system, so we consider the use of inferior biochronological categories inappropriate. However, an intermediate interval between the early Blancan and late Irvingtonian is recognized, which we consider it to be part of the Irvingtonian age, it is traditionally called Blancan-Irvingtonian boundary.

Key words: Biochronology; North America; Biogeographics regions; late Cenozoic; NALMA's.

Resumen: Mediante métodos multivariantes (similitudes y parsimonia biocronológica) se hace un ajuste en las definiciones de las unidades biocronológicas de las Edades NALMA's de los últimos 9 millones de años (del Mioceno tardío al Holoceno). Los límites temporales de cada unidad de tiempo fueron ajustados en función de la propuesta de indicador biocronológico "taxones compartidos". Dicha propuesta permitió que cada límite temporal fuera menos diacrónica en su definición. En base a esto, podemos considerar que el Cenozoico tardío se puede dividir en tres categorías temporales jerárquicas: "Superedades", "Edades" y "Subedades". La primera parece estar asociada a las sucesiones de fauna de los superciclos climáticos fanerozoicos de Fischer: Greenhouse e Icehouse, y no con las cronofaunas conocidas. La segunda categoría comprende básicamente las edades de los mamíferos propuestas por diferentes autores. De estas tan sólo se reconocieron tres edades de los mamíferos: Henfiliano, Blanco y Irvingtoniano. Tratando al Rancholabreano únicamente como una prolongación del Irvingtoniano tardío. Por último, la tercera categoría representa las subedades o subdivisiones de cada edad de los mamíferos. Se trata de la unidad biocronológica más básica del sistema NALMA's, por lo que consideramos inapropiado el uso de categorías biocronológicas inferiores. Sin embargo, se reconoce un intervalo intermedio entre el Blanco tardío e Irvingtoniano temprano, al que sugerimos tratarlo como una subedad, se trata del límite Blanco tardío-Irvingtoniano.

Palabras clave: Biocronología; Norteamérica; Regiones biogeográficas; Cenozoico tardío; NALMA's.

INTRODUCCIÓN

Los vertebrados son a menudo la principal fuente de información paleoecológica, paleogeográfica y biocronológica en series sedimentarias continentales. Siendo el registro de mamíferos la principal fuente y la más completa entre los vertebrados del Cenozoico, junto al hecho de

que muchos de estos géneros siguen viviendo en el presente, lo que da la oportunidad de disponer de una amplia reserva de conocimientos. El abundante registro fósil que existe actualmente de mamíferos terrestres del Cenozoico norteamericano, proporciona no sólo una excelente panorámica de los procesos evolutivos, sino que también permite valorar la historia de los cam-

bios faunísticos en la región, como respuesta a variaciones climáticas, eventos tectónicos o derivados de las propias interacciones biológicas (Graham *et al.*, 1996; Barnosky, 2005). En particular el registro de mamíferos terrestres del Cenozoico tardío es muy extenso en gran parte de Norteamérica, siendo Estados Unidos el país con mayor número de localidades fosilíferas (Hunt, 2004). Cifra menos amplia, pero con igual importancia, en México y Canadá; y casi ausente en Centroamérica. Las sucesiones de faunas de mamíferos de los últimos 9 millones de años, permiten evidenciar una enigmática crónica de las dispersiones transcontinentales, extinciones, radiación adaptativa y los cambios climáticos ocurridos hacia finales del superciclo fanerozoico de “Invernadero” (Greenhouse) y durante el superciclo de “Enfriamiento” (Icehouse) (Webb & Opdyke, 1995).

Durante el Cenozoico tardío la fauna norteamericana experimentó distintos pulsos de dispersión, especiación y extinción (Potts & Behrensmeyer, 1992). El registro de mamíferos se caracterizó a lo largo de este intervalo por la alternación de oleadas de inmigración con periodos de elevado endemismo (Tedford *et al.*, 1987). Antiguas comunidades fueron invadidas por taxones exóticos inmigrantes, que con el tiempo desarrollaron su propio carácter endémico, causado por una evolución local. Cerca de un 20% de los taxones modernos de Norteamérica pueden ser ligados a antecesores endémicos del Eoceno; la mayor parte de las familias de mamíferos de hoy son en gran parte una fauna “expatriada” de origen foráneo (Potts & Behrensmeyer, 1992). Esta mezcla de fauna endémica y no endémica no es algo fortuito en el registro fósil, sino que es el resultado del intermitente contacto terrestre con otras masas continentales. La conexión de Norteamérica con Europa y Asia ha sido discontinua y por zonas muy septentrionales (Rodríguez, 2005): con Europa se dio muy tempranamente, durante el Paleoceno cuando aún ambas formaban parte del supercontinente Laurasia, y con Asia en varias ocasiones a través del puente terrestre de Beringia. Finalmente se conecta con Sudamérica, luego de la emersión del Istmo de Panamá a principios del Plioceno (Laurito & Valerio, 2012). Dichas conexiones han funcionado como corredores faunísticos intercontinentales, que por su situación geográfica con el paso del tiempo geológico, han actuado como filtro ecológico para que la fauna que potencialmente pudo haberse trasladado desde y hacia Norteamérica (Ferrusquia-Villafranca, 1984). Estos corredores

faunísticos se han establecido de manera intermitente y en extremos latitudinales del subcontinente, permitiendo que las faunas de afinidades boreales y templadas se desplacen hacia la zona septentrional de Norteamérica, y las tropicales y subtropical a los territorios australes del subcontinente. Esto condujo a través del Cenozoico a la coexistencia y la interacción de dos entidades biogeográficas distintas, la Proto-Neártica (= Norteamericana) y la Mesoamericana (= Peninsular) (Ferrusquia-Villafranca, 1984). El grado de diferencia aumenta entre estas regiones con la distancia latitudinal y desde luego con las diversas condiciones ambientales locales. A ello se ha de añadir el papel que han jugado los eventos tectónicos, como la elevación de las montañas de la costa oeste de Estados Unidos (Sierra Nevada, Cascade Mountain y las Montañas Rocosas) (Potts & Behrensmeyer, 1992; Riddle & Hafner, 2006), las cordilleras de México y Centroamérica (la Sierra Madre Oriental, Occidental y del Sur, la Faja Neovolcánica Transmexicana) (Demant, 1982; Eguiluz *et al.*, 2000).

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

Hasta la fecha el campo de la biogeografía histórica (regionalismo biogeográfico) y la biocronología de mamíferos de Norteamérica (sistema de edades NALMA's) se han mantenido con cierta divergencia el uno del otro. Son menos de cuatro décadas que apenas se propuso la idea de que la mastofauna del Neógeno de Centroamérica y México contiene ejemplos de una evolución endémica (Webb, 1974; Ferrusquia-Villafranca, 1984; Lindsay *et al.*, 1984; Webb & Perrigo, 1984). Estos descubrimientos permitieron nuevas revisiones del sistema NALMA's con diferentes enfoques y métodos (Woodburne, 1987; Prothero, 1995; Woodburne & Swisher, 1995; Alroy, 1994; 2000; Woodburne, 2004; Woodburne, 2006; Barnosky *et al.*, 2014). La incorporación de nuevas localidades fósiles de regiones apartadas de Norteamérica (Alaska y Centroamérica), el desarrollo revisiones sistemáticas, estratigráficas, y el uso de dataciones radiométricas y paleomagnéticas condujeron a que en las últimas décadas se dieran importantes avances en la calibración del sistema NALMA's (MacFadden, 2005; Woodburne, 2006) lo que ha permitido que las edades del sistema sean el principal estándar cronológico para los depósitos terrestres del Cenozoico norteamericano (Alroy, 2000; Walsh, 2005; Woodburne, 2006). Estas revisiones al sistema han generado métodos sólidos, con resultados muy robustos cuantitativamente que se ajustan adecuadamente a las faunas de la región Neártica (Lundelius *et al.*, 1987; Tedford *et al.*, 1987; Woodburne & Swisher, 1995; Bell *et al.*, 2004). Sin embargo, en ocasiones no resultan muy útiles para reconocer las unidades biocronológicas en faunas de latitudes bajas de Norteamérica.

Los indicadores biocronológicos suelen acarrear dos inconvenientes, los ocasionados por el muestreo y los biogeográficos, en su definición (Alroy, 2000). El primero se refiere a que el primero y último dato de aparición (First Appearance Datum o FAD y Last Appearance Datum o LAD) del taxón indicador siempre será empujado en el tiempo en una dirección u otra entre más descubrimientos fósiles se haga de él. Estos nuevos descubrimientos solamente conducirán al aumento de su rango temporal y nunca se tornara a la inversa. Además, los propios conceptos de primer dato de aparición y el último dato de aparición de un taxón, son a menudo inapropiados, pues los términos "Aparición", "Desaparición" y "Dato" implican una precisión eficaz que rara vez se puede confirmar, pero que resultan a menudo inexactas (Pickford & Morales, 1994).

El segundo inconveniente se observa cuando

el criterio biocronológico es basado en taxones que tienen: 1) un registro muy empobrecido; y/o 2) una distribución biogeográfica limitada a una provincia o región biogeográfica particular. Estos pueden ocasionar problemas si queremos estandarizar la distribución de los organismos entre ambas regiones en un mismo marco temporal, pues puede haber casos en que su primer registro se de en forma diacrónica entre una zona y otra (extemporal) o incluso no se registre nunca.

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

MATERIALES Y MÉTODOS

En total se logró compilar un listado faunístico de 303 unidades taxonómica (ver Anexo 1) provenientes de 164 localidades fósiles y 29 localidades actuales (Hall, 1981). Este listado de fauna, englobó tan sólo los sitios con mejor representación de Norteamérica septentrional (Estados Unidos) y meridional (México) de los últimos 9 millones de años. Las localidades fosilíferas se les consideraron representativas si estas contaban por lo menos con seis taxones de macromamíferos de los cuales tres deberían ser de los órdenes Carnívora, Perissodactyla y Artiodactyla (Hernández-Jasso, 2015). Los análisis biocronológicos fueron realizados a nivel de especie. Para ello se ignoraron los taxones indeterminados (indet.), así como las determinaciones de identidad incierta (?), taxones "afinis" (aff.) y "confer" (cf.) que fueron asignados a la especie nominada (Alroy, 1994; 2000; Azanza *et al.*, 1997; Hernández-Fernández *et al.*, 2004; Domingo *et al.*, 2007; Gómez-Cano *et al.*, 2011). No obstante, en numerosos listados un cierto número de géneros no pudieron identificarse a nivel de especie. Por ello, para no perder la información biocronológica que estos taxones pudieran aportar, en el caso de los géneros monoespecíficos

de Norteamérica durante el periodo estudiado se combinaron los registros de género y especie (Alroy, 1994; 2000). Del mismo modo, los registros de un género cuya especie aparece en todos los listados como indeterminada también fueron incluidos en el análisis como una única unidad taxonómica de estudio adicional.

Las unidades biocronológicas fueron establecidas mediante la agrupación y ordenación de las asociaciones de mamíferos del Neógeno tardío en base a dos tipos de métodos multivariantes: (1) los basados en las similitudes y (2) los métodos de parsimonia biocronológica. Los primeros permiten reconocer asociaciones o grupos de faunas locales, basados en la mayor o menor similitud entre ellas en función de la presencia/ausencia compartida de los taxones. El programa estadístico aplicado a los listados faunísticos fue el IMB SPSS Statistics 20 (*Statistical Package for the Social Sciences*). El método empleado en este análisis fue el de conglomerados jerárquicos (clúster), basados en el promedio no ponderado UPGMA (Unweighted Pair-Group Method, Arithmetic) como método de agrupación. Como índice de similitud se escogió el coeficiente de Jaccard, ya que tiene únicamente valores positivos entre 0 y 1, es métrico, simétrico, poco afectado por las diferencias en el tamaño de la muestra, y sobre todo que no considera las ausencias compartidas (Shi, 1993).

El segundo método multivariantes utiliza como datos básicos las diferentes relaciones temporales existentes entre los taxones. Estos datos son compilados por medio de la búsqueda de asociaciones de taxones en listados faunísticos de yacimientos, o por asociación virtual por superposición de rangos estratigráficos (Azanza *et al.*, 1997). El método de parsimonia biocronológica seleccionado fue el de Ordenación de Eventos de Aparición (OEA, "Appearance Ordination Event" de Alroy, 1994), mediante el programa informático CONJUNCTION OS 10.4.6. Este método al igual que su predecesor (Disjunction Distribution Ordinations, DDO) se basa en la información cronológica que se infiere de la constatación de que la aparición de un taxón precede de la extinción de otro. Los pasos que prosiguen dentro del método de Ordenación de Eventos de Aparición son muy extensos y se encuentran desarrollados en las publicaciones de Alroy (1994) y Alroy & Kosnik (1996) por lo consiguiente sólo haremos un breve resumen:

En primer lugar, se estableció una matriz de relaciones de Primeros / Últimos registros (F / L "First / Last records") a partir de las listas

de los conjuntos faunísticos. Esto demuestra que los "eventos primera aparición" (FAE) son antecedente a los "eventos de última aparición" (LAE) (Alroy, 1994). Si dos taxones i y j se encuentran en la misma localidad fosilífera o en el mismo horizonte estratigráfico, entonces su rango de edad de las zonas se superponen: $FAE_i < LAE_j$ y $FAE_j < LAE_i$. De manera similar, si un fósil de taxón i se encuentra en una sección inferior de un taxón de j, $FAE_i < LAE_j$. El criterio de parsimonia se utiliza para obtener una ordenación secuencia que implica un número mínimo de F / L relaciones que no han sido probadas (Alroy, 1994).

En segundo lugar, la presencia de las especies en diferentes sitios fósiles de secuencias estratigráficas pueden mostrar nuevos registros conocidos de F / L utilizando las relaciones estratigráficas entre las listas de fauna, y tercero, por medio de un algoritmo llamado gráficos cuadrados o "square graph method" (Alroy & Kosnik, 1996) se infieren las relaciones de registros F / L entre taxones que parecen ser geográfica o ecológicamente disyuntas. Este patrón implica que al menos dos de los taxones tienen realmente rangos de edad solapados, incluso aunque los datos iniciales no puedan demostrarlo. Un algoritmo heurístico es utilizado para encontrar el conjunto más pequeño de conjunciones nuevas que resolverá todos los gráficos cuadrados en una matriz F / L. El resultado es una secuencia de eventos numerados de apariencia mayor a menor, del que se deriva el evento posición de cada lista faunística. La posición cronológica de cada lista está definido por un conjunto de taxones (Alroy, 1994), que es el intervalo entre el más joven y el más antiguo FAE / LAE de cualquiera de las especies dentro de estas listas (Alroy, 1994).

Una vez que las localidades fosilíferas fueron ordenadas se utilizaron 29 dataciones geocronológicas disponibles para calibrar temporalmente la escala relativa de distribución de las mismas. Siguiendo a Hernández-Fernández *et al.*, (2004) se hizo con una regresión lineal entre el máximo y el mínimo de edades numéricas obtenido de las dataciones geocronológicas.

Definición de los límites temporales

Aunque los métodos de similitud permitieron reconocer las unidades temporales en diferentes niveles jerárquicos y los métodos de parsimonia proporcionaron un orden temporal de las localidades, las unidades biocronológicas (edades y subedades) fueron definidas mediante un criterio biocronológico que permitiera reducir la diacronía que se da al correlacionar las faunas

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

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

RESULTADOS

El análisis de conglomerado jerárquico proporcionó una excelente herramienta como primer paso para el reconocimiento de las unidades biocronológicas y biogeográficas de acuerdo a sus semejanzas. Los rasgos característicos y semejanzas de las faunas permitieron que estas unidades se dividieran en seis niveles jerárquicos informales (Fig. 1 A y B): los tres primeros niveles representan a unidades temporales (“superedades”, “edades” y “subedades”); mientras que las categorías inferiores restantes son biogeográficas (Regiones o entidades biogeográficas, dominio biogeográfico y provincia biogeográfica).

El dendograma se estructura en 2 conglomerados de primer nivel jerárquico. Este primer nivel no es muy claro, parece estar asociado a las

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

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

Conglomerado A (Henfiliano)

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

Tradicionalmente esta edad se divide en 4 intervalos biocronológicos o subedades: Henfiliano temprano-inicial (Hf1) Henfiliano

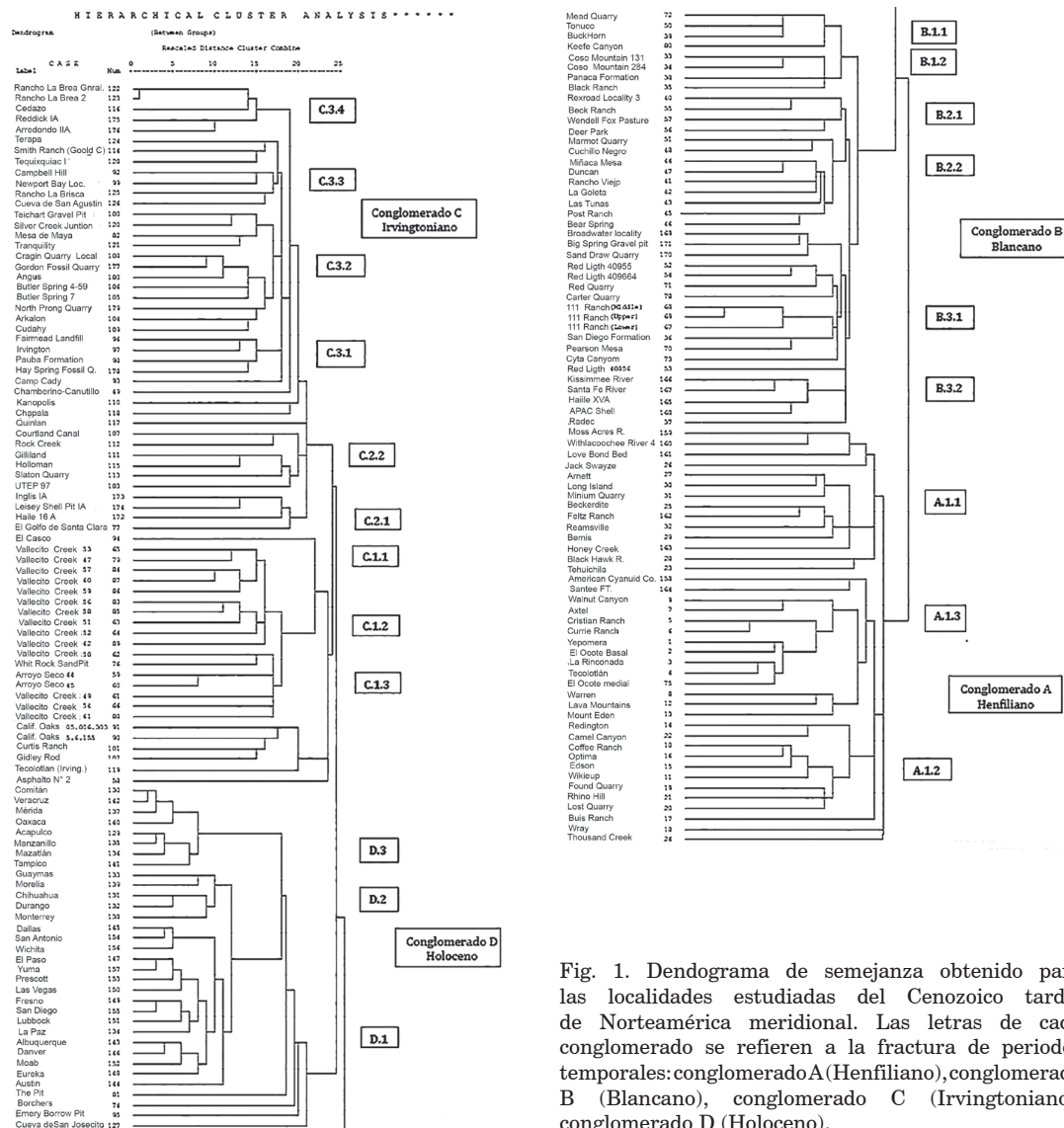


Fig. 1. Dendrograma de semejanza obtenido para las localidades estudiadas del Cenozoico tardío de Norteamérica meridional. Las letras de cada conglomerado se refieren a la fractura de periodos temporales: conglomerado A (Henfiliano), conglomerado B (Blancano), conglomerado C (Irvingtoniano), conglomerado D (Holoceno).

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

nombrarlos como Henfiliano medio y Henfiliano tardío respectivamente.

Aspectos paleobiogeográficos. Durante el Henfiliano el provincialismo biótico comenzó a ser más evidente. El grado de diferenciación, no sólo comenzó a expresarse latitudinalmente, sino también longitudinalmente debido a un incremento en las actividades tectónicas (elevación de las cordilleras, vulcanismo), y sobre todo por una tendencia hacia condiciones más áridas y secas (Webb, 1977; Webb & Opdyke, 1995; Potts & Behrensmeier, 1992). Desde principios del Henfiliano se reconocen tres entidades

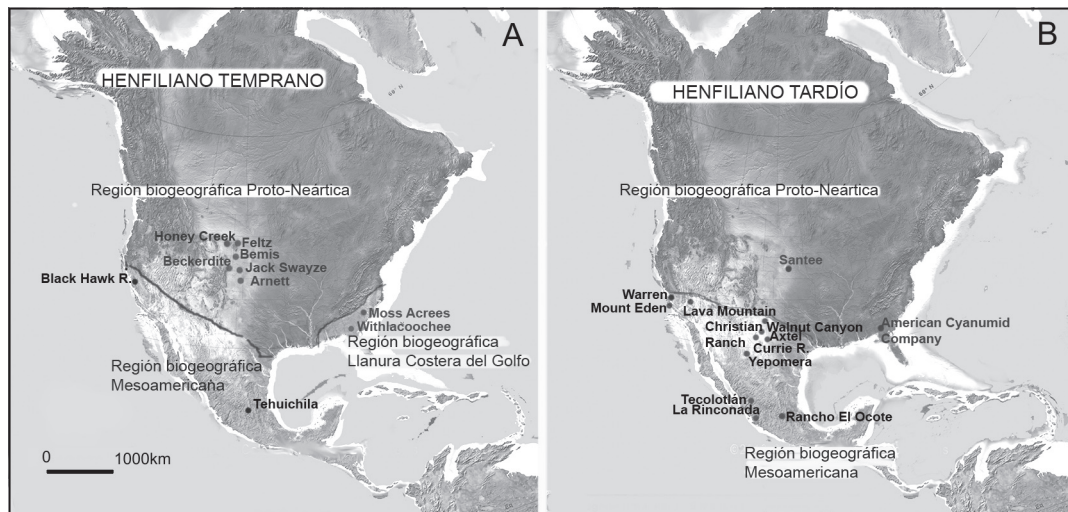


Fig. 2. Mapas paleobiogeográficos del Mioceno tardío: A) Henfiliano temprano, a pesar de que aún no era tan evidente el provincialismo biogeográfico, se reconocen 3 entidades o regiones biogeográficas en Norteamérica; B) Henfiliano tardío, el provincialismo biogeográfico es muy evidente a partir de los 7 Ma. Imagen en base a la reconstrucción paleogeográfica de Blakey (2006).

biogeográficas distintas: la Proto-Neártica (= Norteamérica septentrional), Mesoamericana (= Norteamérica tropical) y la Península de la Florida (Fig. 2). Esta última sólo no se expresó durante el Henfiliano medio, su diferenciación pareciera estar más relacionada con descenso de nivel de mar, eventos de intercambio intercontinentales y un descenso de temperaturas que obligó a que la fauna de afinidades tropicales y subtropicales de Norteamérica septentrional se desplazara hacia latitudes más bajas. En particular, esta tendencia se observa en el Henfiliano tardío que es cuando las condiciones más áridas y templadas son más marcadas.

Conglomerado A.1 (Henfiliano temprano).

El conglomerado A.1, incluye principalmente faunas locales del Henfiliano temprano propuestas por Tedford *et al.* (1987; 2004) y Woodburne & Swisher (1995). Sin embargo, no se reconoce en el análisis las subdivisiones o fases: Henfiliano temprano-inicial y Henfiliano temprano-final. Al parecer, el cambio faunístico entre estas dos divisiones fue poco significativo, prácticamente imperceptible en el registro fósil de macromamíferos. El principal problema que sostiene el Henfiliano temprano-final es que la mayor parte de los taxones que lo definen (*Thinobadistes*, *Enhydratherium*, *Indarctos*, *Lutravus*, *Machairodus*, y *Neotragocerus*), tiene su primer registro conocido en faunas del Henfiliano temprano-inicial. Ejemplo, *Thinobadistes* es conoci-

do en la localidad de McGehee, Florida, estimada en 9.0 ma. (Morgan, 2005); el oso *Indarctos* se registra por primera vez en Smith Valley Fauna, Nevada (datada en 9.55 ma.) (Tedford *et al.*, 2004); el mustélido *Lutravus* en las localidades de Roma, Oregón y Thousand Creek, Nevada; *Machairodus* en Greenwood Canyon Quarry, Nebraska, (9.3 +/- 0.8 ma.) (Marshall *et al.*, 1979); el bóvido *Neotragocerus*, es encontrado en la localidad de Aphelops Draw, Nebraska; y *Enhydratherium* en Withlacoochee 4A, Florida (Woodburne & Swisher, 1995).

Tedford *et al.* (1987), indicaron que el Henfiliano temprano (Hh1) comenzó con la llegada de inmigrantes provenientes de dos regiones zoogeográficas diferentes. El primer contingente corresponde al intercambio con Eurasia a través del puente de Beringia, en el que llegan los roedores arvicolininos *Microscoptes*, *Paramicroscoptes* y el cricetidontino *Pliomotodon* (Woodburne & Swisher, 1995). El segundo evento migratorio se da con Sudamérica de forma muy reducida, aun cuando no estaba completo el Istmo de Panamá. Llegan por primera vez los xenartrós *Pliometanastes* y *Thinobadistes*. La propuesta original consideró que *Pliometanastes* llegó durante el Henfiliano temprano-inicial y *Thinobadistes* hasta más tarde. Sin embargo, ahora se sabe que ambos taxones invadieron Norteamérica desde principios del Henfiliano temprano, mientras que otros dos géneros de xenartrós (*Megalonyx* y *Pampatherium*)

llegaron un poco más tarde (Laurito & Valerio, 2012). Los registros más tempranos de xenartras en Norteamérica se dan en Estados Unidos en la localidad de Oshkosh Quarry, Nebraska, Estados Unidos, estimada entre los 9 - 9.5 Ma. (Marshall *et al.*, 1979) y McGehee, Florida calculada entre 8 y 9 millones de años (Morgan, 2005). En nuestro análisis, sólo las localidades de Florida, Withlacoochee River Site 4 A y Moss Acres Racetrack registran los xenartras *Thinobadistes* y *Pliometanastes*; ambas faunas locales son datadas por el análisis de parsimonia biocronológica en 7.4 millones de años (ver Tabla 1).

El final del Henfiliano temprano se caracterizó por una pérdida significativa de diversidad producto de una serie de extinciones. Un número importante de taxones llegan al límite de su rango cronológico en Norteamérica. Siendo gran parte de ellos miembros de la cronofauna del Clarendoniano (Tedford *et al.*, 1987, Woodburne & Swisher, 1995; Hernández-Jasso, 2017). Durante este evento se extingue la subfamilia Merycodontidae, así como se reduce la diversidad de los camélidos, équidos, tayassuidos, dromomerycidos, protocéridos, gelócidos y gonfotéridos. La fecha en que ocurre esta extinción sigue siendo discutida entre la comunidad científica. De acuerdo a nuestros datos, este evento de pérdida de diversidad ocurrió hace 7.1 – 6.9 millones de años, semejante a la fecha propuesta por MacFadden *et al.*, (1999). Otros trabajos biocronológicos presumen que dicho evento se dio próximo al límite Mio-Plioceno, cercano a los 5 millones de años (Webb, 1977, 1983; Webb & Opdyke, 1995).

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

ran hacia el norte de Estados Unidos por algún limitante ambiental.

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

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

El Henfiliano medio abarcó alrededor de un millón de años, hacia finales del Mioceno tardío. Tedford *et al.*, (1987) indicaron que el Henfiliano tardío-inicial comenzó con la llegada de los carnívoros eurasiáticos *Agriotherium*, *Megantereon*, *Felis* y *Plesiogulo*. Sin embargo, Tedford *et al.*, (2004), agregaron a la definición del Henfiliano tardío-inicial, la llegada del xenartro *Megalonyx* de Sudamérica y excluyeron la presencia de *Megantereon* y del cérvido *Odocoileini* como indicadores. En nuestro análisis, gran parte de estos taxones se registran por primera vez alrededor de los 6.8 millones de años de acuerdo a la edad fechada de Coffee Ranch, Texas. Localidad considerada como la más temprana de las faunas del Conglomerado A.2. (Tabla 1). Fecha que se correlaciona con la fase de retroceso del nivel de mar Tipo I, TB.3.3 y la mitad del Crón C3A (Woodburne & Swisher, 1995).

El Henfiliano medio se caracterizó por la llegada de un gran número carnívoros euroasiáticos *Agriotherium*, *Plionarctos*, *Plesiogulo marshalli*, *Pratifelis*, *Martinogale alveodens*, *Adelphailurus kansensis*, *Lynx proterolyncis*, *Cernictis*. Estos inmigrantes presentan características morfológicas adaptadas a entornos fríos y abiertos (Harrison,

1981; Hernández-Jasso, 2017). Algunas formas nativas también experimentaron modificaciones morfológicas como una respuesta a estas nuevas condiciones ambientales (Janis *et al.*, 1998; 2004). Hacia finales del Henfiliano medio desaparecen del registro norteamericano varios miembros supervivientes de la cronofauna del Clarendoniano como *Prosthennops serus*, *Lutravus*, *Amebelodon*, *Gomphotherium*, *Platybelodon*, *Ilingoceros*. El cierre del Henfiliano medio es estimado en una edad posterior a los 5.4 millones de años, fecha inferida en Wikieup (Arizona) y Buis Ranch (Oklahoma), localidades considerada como la más tardía del conglomerado A.2.

Definición alternativa. En general, los taxones propuestos por Tedford *et al.*, (2004) resultan hasta cierto punto útiles para identificar el Henfiliano tardío-inicial (o H. medio) de Norteamérica septentrional. Pero, cuando se intenta correlacionar localidades de latitudes meridionales resulta complicado identificar este intervalo. Aquí proponemos como alternativa a la definición de Tedford *et al.*, (2004), el criterio de “taxones compartidos” en base a los primeros registros conocidos de *Agriotherium schneideri* y *Borophagus secundus*. Ambos taxones llegan por primera vez a Norteamérica al inicio del Henfiliano medio, y ocupando gran parte del subcontinente.

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

Tedford *et al.*, (1987, 2004), indicaron que la fase final del Henfiliano, debe ser definida por la primera aparición en Norteamérica de los inmigrantes del Viejo Mundo *Trigonictis*, *Mustela*, *Lutra*, *Sminthosinis*, *Megantereon*, y *Odocoileini* (*Eocoileus*; Webb 2000). No obstante, algunos de estos géneros no son adecuados para definir este intervalo debido a que tienen su primer registro en intervalos previos; son de taxonomía confusa, y/o tienen un registro muy empobrecido. Por ejemplo, el género *Mustela*, ahora se conoce desde el Clarendoniano tardío de California en Raven’s Roost y Nettle Spring Canyon 1 (James, 1963); El mustélido *Lutra* que hace referencia Tedford *et al.*, (1987), al parecer es sinónimo de *Lontra*, siendo diferente al género de nutria que

vive actualmente en el Viejo Mundo (McKenna & Bell, 1997). Mientras que los géneros *Eocoileus*, *Trigonictis* y *Sminthosinis* llegan a Norteamérica en el Henfiliano tardío, pero tienen registro muy empobrecido en el subcontinente (Webb, 2000; Tedford *et al.*, 2004).

El Henfiliano tardío abarcó cerca de una millón de años, durante el Plioceno temprano. La localidad de Santee (Nebraska), tiene la datación más temprana del conglomerado A.3, estimadas entre 5.4 millones de años respectivamente de acuerdo al análisis de parsimonia biocronológica (Tabla 1). Estas fechas indica que la base del Henfiliano temprano pudo haber iniciado alrededor de medio millón de años poster a la fecha sugerida por Tedford *et al.*, (2004). Nuestra propuesta se correlaciona con la etapa de regresión de nivel de mar de Tipo 1 Ciclo TB3, 4 y se aproxima al Cron C3n.4 (Woodburne & Swisher, 1995).

Las localidades de Rancho El Ocote y La Rinconada, Guanajuato, México, registran las fechas más tardías del conglomerado A.3., datadas entre los 4.8 millones de años. Estas fechas coinciden en gran medida con el cierre del Henfiliano tardío sugerido por Tedford *et al.*, (2004). Dicho cierre se caracterizó por la extinción de un número importante de taxones autóctonos relictos de las cronofauna del Clarendoniano, entre ellos destaca la desaparición de varias especies de caballos (*Astrohippus stockii*, *Dinohippus leidyanus*, *Nannippus aztecus* y *Neohipparion eurystyle*); parte del linaje de los rinocerontes norteamericanos (*Teleoceras*); y camélidos (*Megacamelus*) (Tedford *et al.*, 1987, 2004; Potts & Behrensmeyer, 1992).

Definición alternativa. El Henfiliano tardío es definido tradicionalmente por la llegada de varios inmigrantes del Viejo Mundo: el férido *Megantereon*; los mustélidos *Mustela*, *Trigonictis* y *Sminthosinis*; además de los cérvidos *Eocoileus* (Tedford *et al.*, 2004; Webb, 2000). Si bien, estos taxones tienen su primer registro conocido desde el inicio del Henfiliano tardío, sólo se conocen en algunas escasas localidades de Estados Unidos. Esta pobre distribución geográfica y de muestro, hace necesario la anexión de más taxones a esta definición. Nosotros proponemos la aparición del género *Canis* en Norteamérica como un complemento a la definición de Tedford *et al.* (1987, 2004). Este taxón se ajusta adecuadamente al de “taxones compartidos” ya que su primer registro conocido se da a inicios del Henfiliano tardío y su distribución se extiende en gran parte de Norteamérica, tanto en México (Jalisco,

Guanajuato) como en Estados Unidos (Colorado, Indiana, Nebraska, Nevada, Oregón).

Conglomerado B (Blancano)

Las localidades del conglomerado B agrupan básicamente las faunas de la edad de los mamíferos Blancano, abarcando desde el límite Henfiliano/Blancano hasta el Blancano tardío de Lundelius *et al.*, (1987). Esta edad ocupa gran parte del Plioceno, con un rango temporal superior a los 2,30 millones de años.

La edad Blancano es subdividida comúnmente entre 2 y 3 subedades en base a macromamíferos (Tedford, 1981; Lundelius *et al.*, 1987; Woodburne & Swisher 1995; Bell *et al.*, 2004), y de 2 a 5 subdivisiones mediante micromamíferos (Schultz *et al.* 1978, Martin, 1979; Repenning, 1987, 2001; Repenning *et al.*, 1990; Repenning & Fejfar, 1977). En nuestro análisis el conglomerado se subdivide en tres subgrupos o unidades temporales: Blancano temprano (conglomerado B.1) que agrupa el Límite Henfiliano/Blancano y la parte basal del Rexroadianense; Blancano medio (conglomerado B2) que incluye la sección superior del Rexroadianense; y finalmente el Blancano tardío (conglomerado B3).

Aspectos paleobiogeográficos. Durante gran parte del Blancano no se produjeron importantes eventos migratorios intercontinentales y la fauna nativa no experimentó cambios significativos de diversidad (Potts & Behrensmeyer, 1992; Webb & Opdyke, 1995; Hernández-Jasso, 2017). Sin embargo, el elemento de origen Neotropical comenzó a registrarse con mayor significancia, pero sólo se restringió en la región Mesoamericana, alcanzando su límite norte en la Faja Volcánica Transmexicana (Fig. 3) (Carranza-Castañeda & Miller, 2002). No obstante, diferentes enfoques biogeográficos coinciden en que a partir del momento en que las formas sudamericanas se incorporan a las regiones biogeográficas Proto-Neártica y Mesoamericana en el evento del Gran Intercambio Biótico Americano su designación debe cambiar (Espinosa-Organista *et al.*, 2001; Escalantes *et al.*, 2003), la Proto-Neártica cambia a Neártica, y la Mesoamericana se fusiona con la Proto-Neotropical pasando a ser denominado como Neotropical (Ferrusquia-Villafranca, 1984; Ríos-Muñoz, 2013).

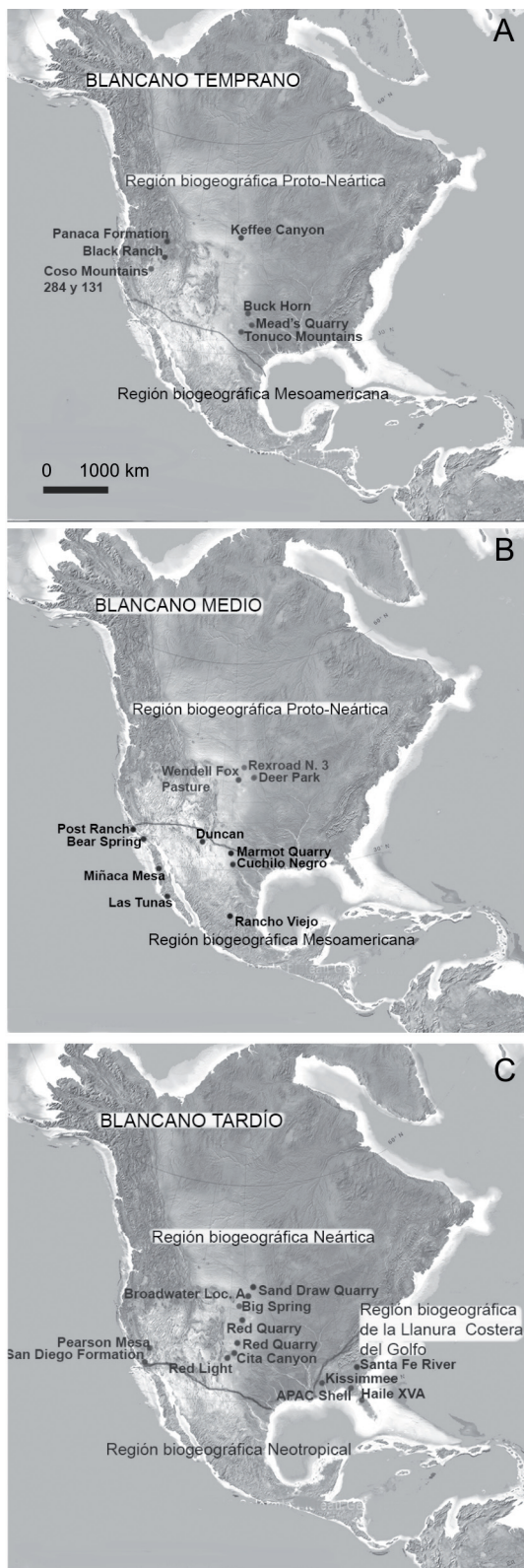
Conglomerado B.1 (Blancano temprano).

El conglomerado B.1., agrupa las faunas más tempranas del Blancano, que incluye la parte basal del Rexroadiano de Schultz *et al.*, (1978),

y algunas localidades referidas como el límite Henfiliano/Blancano por Lundelius *et al.*, (1987). Sin embargo, el conglomerado no muestra ninguna división que permita diferenciar ambas temporalidades, lo que indica que se trata de una sola unidad biocronológica a la que trataremos como Blancano temprano.

La localidad de Panaca Formation, Nevada que tradicionalmente es referida como el límite Henfiliano/Blancano no se distancia en el clúster del resto de las faunas del Blancano temprano. Su edad es estimada en 4.5 millones de años, de acuerdo al análisis de parsimonia biocronológica (Tabla 1), y coincide en gran medida con la fecha estimada con los métodos de paleomagnetismo de Lindsay *et al.* (2002). Sin embargo, su composición taxonómica incluye a taxones supervivientes del Henfiliano tardío como *Cuvieronius*, *Canis lepophagus*, *Martinogale* y *Dinohippus*, junto a especies que se registran por primera vez durante el Blancano temprano como es el caso de *Equus simplicidens*, *Equus hemionus*, *Borophagus diversidens*, *Megatylopus cochrani* (Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004). Esta presencia temprana de fauna Blancaquense nos indica que la edad del Blancano temprano pudo haber iniciado por lo menos medio millón antes que la fecha estimada para el Rexroadiano de Schultz *et al.*, (1978) y Zona II de Martin (1979).

Por otra parte, es difícil reconocer a priori la base final del Blancano temprano. Gran parte de los macromamíferos que se persisten o se registran por primera vez en esta subedad continúan a lo largo del Blancano e incluso en edades posteriores (Lundelius *et al.* 1987; Bell *et al.* 2004). No sólo en mamíferos se observa ésta característica. En reptiles la misma composición de géneros se presentó a lo largo de toda ésta temporalidad (Preston, 1979) y en aves, muchos taxones que aparecen desde el Blancano temprano persistieron hasta el Pleistoceno o incluso al Holoceno (Feduccia 1968). Sin embargo, existe un evento que podría ser indicador de la transición entre el Blancano temprano y el Blancano medio. Posterior a los 3.6 millones de años, algunos taxones nativos experimentan nuevas radiaciones adaptativas sin que se reconozca una sucesión o recambio faunístico significativo. Aparecen por primera vez los camélidos *Camelops* y *Hemiauchenia macrocephala*; el gonfotérido *Stegomastodon mirificus*, los carnívoros *Satherium piscinarium* y *Chasmaporthetes*. La extensión de este lapso transicional se calcula que duró alrededor de 300 mil años, culminando alrededor de los 3.3 millones de años, fecha en



que inicia el Blancano medio según nuestro análisis. Aproximación se correlaciona con el Crón Gauss 2An.2r

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

Entre las propuestas del Blancano temprano fundadas en macromamíferos, destaca el Rexroadiano de Schultz *et al.* (1978) (considerado Pre-Blancano por Kürten, 1971). Esta subedad fue definida en base a la llegada de los inmigrantes del Viejo Mundo *Megantereon*, *Chasmaporthetes*, *Ursus*, *Trigonictis*, *Satherium*, *Stegomastodon*, *Mammot*, *Glyptotherium* y los verdaderos cérvidos *Bretzia* y *Odocoileus*. Sin embargo, tal definición no se sustenta por el simple hecho de que varios de estos taxones ahora tienen su primer registro conocido en el Henfiliano tardío: *Stegomastodon*, *Ursus*, *Megantereon*, *Mammot*, *Bretzia* y *Trigonictis* (Lindsay *et al.*, 1984; Bell *et al.*, 2004); o en el caso del xenartro *Glyptotherium* que se conoce en faunas más tardías en Estados Unidos (Blancano temprano).

En la obra de Lindsay *et al.* (1984), se establece una nueva resolución y división biocronológica del Blancano. Ellos definen a esta edad en base a la asociación de *Equus* y *Nannippus*. La aparición del primero de estos équidos es estimada alrededor de los 4.3 millones de años y la extinción del segundo es calculada hace 2.2 millones de años. La aparición del género *Equus* en Norteamérica es una eficaz definición del Blancano temprano en la mayoría de los casos. Sin embargo, existen taxones con características intermedias entre *Dinohippus* y *Equus*, que pueden causar confusión. Aquí sugerimos el uso de *Equus simplici-*

Fig. 3. Mapas paleobiogeográficos del Plioceno: A) Blancano temprano, el provincialismo biogeográfico es muy evidente a pesar de una escasa inmigración intercontinental; B) Blancano medio, Los primeros miembros de abelongo sudamericano llegan a Norteamérica, limitando al norte hasta el centro de México; C) Blancano tardío, se origina el Gran Intercambio Biótico Americano, además la región biogeográfica de la Llanura del Golfo de México vuelve a percibirse. Imagen en base a la reconstrucción paleogeográfica de Blakey (2006).

dens para definir esta temporalidad. Pues esta especie de caballo se ajusta adecuadamente a la propuesta de “taxón compartido”, no sólo por el hecho tener su primer registro conocido en Norteamérica a partir del Blancano temprano, sino que tiene la ventaja de ser un registro muy abundante en Norteamérica, que va desde Estados Unidos (Arizona, California, Colorado, Idaho, Kansas, Nebraska, Nevada, New Mexico, Texas, Washington) hasta México (Guanajuato, Michoacán, Baja California Sur, Hidalgo) (Jiménez-Hidalgo & Carranza-Castañeda, 2010).

Conglomerado B.2 (Blancano medio). Las localidades del conglomerado B.2, incluye algunas faunas que definen la edad Rexroadianense de Schultz *et al.*, (1978) y se asemejan en gran medida a las localidades que caracterizan el Blancano medio o B11B de Alroy (1994), indicado por la primera aparición en Norteamérica de los carnívoros *Dinofelis palaeonca*, *Bassariscus casei* y *Spilogale rexroadi*. Sin embargo, algunas de las localidades del Blancano medio que propone Alroy (1994), aparecen en nuestro análisis unidas en el grupo que representa el Blancano tardío, como son Broadwater Locality A, Cita Canyon, y Haile XVA. El conglomerado B.2 al ser una unidad intermedia del Blancano, la hemos nominado únicamente como Blancano medio, lo que permite una fácil comprensión y manejo de la subedad.

Blancano medio es marcado por una serie de eventos migratorios con Eurasia que se correlacionan en parte con el episodio de reducción del nivel del mar TB3.7. de Haq *et al.* (1988) y el inicio del subCrón Mammoth C2An.2r. Carnívoros de pequeño a gran tamaño invaden Norteamérica: *Buisnictis breviramus*, *Bassariscus casei*, *Spilogale rexroadi*, *Dinofelis palaeonca*, y *Miracinonyx studeri*. El registro más temprano de estos taxones en nuestro análisis se da en Rancho Viejo (Guanajuato), datado por el análisis de parsimonia biocronológica en 3.3 millones de años y $3.36 \pm 0,04$ M.a. de acuerdo al análisis de Ar/Ar (Carranza-Castañeda, 1992; Kowallis *et al.*, 1998; Flynn *et al.*, 2005). Esta localidad del Bajío mexicano contiene una peculiar composición taxonómica que la distingue del resto de las faunas más tardías del Blancano medio. Incluye taxones que aparecen por primera vez durante el Blancano temprano (*Equus simplicidens*, *Nannippus peninsulatus*, *Borophagus diversidens*), límite Blancano temprano- Blancano medio (*Hemiauchenia macrocephala* y *Camelops*), asociados a especies de abo-

lengo sudamericano que aparecen en el análisis a partir del Blancano tardío (*Glyptotherium* y *Glossotherium*) (Carranza-Castañeda & Miller, 2002)

Por otro lado, las localidades texanas de Beck Ranch y Marmot Quarry registran las fechas más tardías del conglomerado B.2, datadas en 2.7 y 2.6 millones de años respectivamente (Tabla 1). Ambas faunas, no contienen inmigrantes de origen sudamericano que indicarían una edad posterior a los 2.7 millones de años (Marshall *et al.*, 1979). No obstante, sí registran en ellas carnívoros eurasiáticos que llegan a Norteamérica durante el Blancano medio: *Vulpes velox*, *Urocyon* en Beck Ranch; y *Dinofelis palaeonca*, *Puma lacustris*, *Homotherium* en Marmot Quarry. El rango geocronológico del Blancano medio por lo tanto se puede estimar en medio millón de años, abarcando entre los 3.3 y 2.7 millones de años (ocupando parte del Crón Gauss durante el Plioceno tardío). Esta unidad temporal cubriría el rango de duración del Blancano III de Martin (1979) o sección tardía de la subedad Rexroadiano de Schultz *et al.*, (1978).

Definición alternativa. La propuesta que hace Alroy (1994) para definir el Blancano medio parece ser apropiada para localidades de Norteamérica septentrional. Esta definición se basa en la llegada de los carnívoros *Bassariscus casei*, *Dinofelis palaeonca*, *Procyon rexroadensis* y *Spilogale rexroadi*. Sin embargo, dichos taxones aparecen en el registro norteamericano de manera limitada, restringida a unas cuantas localidades de los Grandes Llanos y Noroeste de Estados Unidos. Solamente el férido *Miracinonyx studeri* y el antilocáprido *Capromeryx tauntonensis* cumplen con la definición de “taxones compartidos”. Desafortunadamente ambos taxones tienen un registro empobrecido en Norteamérica tropical.

Conglomerado B.3 (Blancano tardío). El conglomerado B.3, incluye localidades de la parte superior del Blancano nombradas como edad Senecanense (Schultz & Hillerud, 1977; Schultz *et al.*, 1978) o Blancano tardío (Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004). Varias de éstas faunas locales son caracterizadas por la asociación de *Glyptotherium* con *Nannippus peninsulatus*. La presencia de xenartras y caviomorfos, indican el inicio del intercambio de fauna entre las Américas, estimada en los 2.5 millones de años para el sur de Estados Unidos (Marshall *et al.*, 1979; Webb 1976; Morgan & Lucas 2003; Morgan, 2005). Esta subedad ha sido definida en base a dos

eventos de dispersión de fauna intercontinental. El primero atañe al Gran Intercambio Biótico Americano o GABI (siglas en inglés "Great American Biotic Interchange"), y el otro es el intercambio intercontinental con Eurasia a través del puente de Beringia (Woodburne & Swisher, 1995). El Gran Intercambio Biótico Americano se caracterizó por la llegada de 7 géneros de origen sudamericano a Norteamérica a través del puente terrestre de Panamá, hacia finales del Crón C2An (Gauss) (Marshall *et al.*, 1979; Webb, 1985; Marshall, 1988; Berggren *et al.*, 1995). En nuestro análisis, esta invasión Neotropical es calculada en alrededor de los 2.7 millones de años, en base a las dataciones del análisis de parsimonia biocronológica Red Light 40856, Carter Quarry y 111 Ranch (lower y middle) (Tabla 1). Por otro lado, el intercambio intercontinental con Eurasia se caracterizó por la llegada del roedor *Synaptomys* (*Pliotomys*) y el oso *Tremarctos* por vía Beringia (Woodburne & Swisher, 1995). Pero, ambos taxones tienen un registro muy limitado en Norteamérica septentrional durante el Blancano tardío, y es hasta el Irvingtoniano que extienden su área de distribución hacia latitudes más bajas del subcontinente (Alroy, 2000; Bell *et al.*, 2004).

Tradicionalmente el Blancano tardío finaliza entre los 1.80 y 1.95 millones de años. Sin embargo, la base final de este intervalo es calculada en nuestro análisis en una fecha anterior. Las faunas más tardías del conglomerado B.3 fueron estimadas alrededor de los 2.2 millones de años. La ausencia de localidades más tardías se correlaciona en que posterior a esta fecha, comienza a gestarse un periodo de extinciones al que Lindsay *et al.* (1984), nombran como límite Blancano tardío/Irvingtoniano. En este lapso temporal desaparecen de Norteamérica algunos taxones como *Borophagus*, *Equus* (*Plesippus*), *Nannippus* y *Rhynchotherium* (Lundelius *et al.*, 1987). No es de extrañar que las faunas del conglomerado B.3 registran la presencia de *Nannippus peninsulatus*, lo que indica una edad anterior al este periodo transitorio.

Definición alternativa. El comienzo del Blancano tardío es definido tradicionalmente por la primera aparición de mamíferos sudamericanos en Norteamérica, definición basada al menos en parte en la geocronología de la fauna de 111 Ranch, Arizona (Galusha, *et al.*, 1984; Woodburne & Swisher, 1995). Sin embargo, ahora se sabe que la dispersión de la fauna sudamericana ha ocurrido por lo menos en tres eventos distintos anteriores al GABI. El primer evento está relacio-

nado con la llegada más temprana de xenartros a Norteamérica, presentes desde el Henfiliano temprano (Tedford *et al.*, 1987). En el llegan dos especies de perezosos gigantes: *Pliometanastes protistus* y *Thinobadistes segnis*, (ambos invadieron hasta Norteamérica septentrional). El segundo evento de dispersión se da entre el límite Henfiliano tardío-Blancano temprano, llegan tres xenartros más: *Megalonyx*, *Glossotherium* y *Plaina*, pero estos limitan su distribución septentrional hasta el centro de México (Miller & Carranza-Castañeda, 2002; Carranza-Castañeda *et al.*, 2003; Carranza-Castañeda & Miller, 2004; Flynn *et al.*, 2005). El tercer evento se da hacia finales del Blancano temprano, invaden los géneros *Glyptotherium* y *Neochoeerus*. Este último incursiona hasta suroeste de Estados Unidos (Carolina del Sur) (Sanders, 2002; Woodburne, 2010).

Es hasta el Blancano tardío que los taxones neotropicales se dispersan por primera vez en Estados Unidos y Canadá. Cuatro familias del Superorden Xenarthra: Dasypodidae (*Dasypus*), Pamphathiidae (*Holmesina*), Glyptodontidae (*Pachyarmatherium*) y Megatheriidae (*Eremotherium*); y un roedor puercoespín (*Erethizon*) se expanden hasta latitudes boreales y templadas de Norteamérica (Webb, 1976; 1985; Marshall *et al.*, 1979; Marshall, 1988; Woodburne & Swisher, 1995; Woodburne *et al.*, 2006; Woodburne, 2010). Esto concuerda que el gran intercambio biótico americano es evento diacrónico entre Norteamérica templada y tropical, por lo que se debe de tomar con precaución si se quiere usar como indicador biocronológico del Blancano tardío. Aquí proponemos como alternativa definir al Blancano tardío en base al primer registro conocido de los équidos *Equus scotti* y *Equus idahoensis*; así como del antilocáprido *Capromeryx arizonae*. Estos ungulados se ajusta adecuadamente a la propuesta de "taxones compartidos", no sólo por el hecho se registras por primera vez en el Blancano tardío, sino que su distribución biogeográfica se dio entre ambas regiones biogeográficas en este intervalo.

Superedad II conglomerados C y D

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

La "superedad" II se estima que inició alrededor de los 2.2 millones de años, en el intervalo

temporal conocido como Límite Blancano tardío/Irvingtoniano temprano. En dicho momento se dio un recambio faunístico significativo en donde los miembros de la cronofauna del Plioceno, fueron sustituidos por nuevas formas más adaptadas a climas fríos y abiertos (Webb & Opdyke, 1995; Hernández-Jasso, 2017). Esta “superedad” continúa durante todo el Pleistoceno, abarcando los ciclos glaciares e interglaciares hasta llegar al presente (Holoceno).

Conglomerado C: (Irvingtoniano). La edad de mamíferos Irvingtoniano fue originalmente definida por Savage (1951) basada en la fauna de Gravel pits al sureste de Irvington, California. El criterio original de Savage fue la ausencia de Bison y la presencia de mamíferos menos avanzados que las formas Rancholabreanas y del Holoceno. Esta definición ambigua provocó que en poco tiempo varios autores propusieran definiciones alternativas basadas en la composición de la fauna de Irvington, o en uno o más miembros de su fauna (Bell *et al.*, 2004). La mayoría de las propuestas coincidieron en que la edad Irvingtoniano se define mejor por la llegada del género *Mammuthus* por debajo de los 55° de latitud norte. Sin embargo, el problema que se tiene con esta definición, es que los registros más tempranos de *Mammuthus* en Norteamérica, son por lo menos entre 400 a 500 mil años más tardíos a la fecha estimada para el inicio del Irvingtoniano temprano, calculada en 1.8 millones de años (Hibbard *et al.*, 1965; Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004).

En nuestro análisis de similitud el Irvingtoniano es representado por las localidades del conglomerado C. Estas faunas a su vez pueden ser divididas en tres pequeños conglomerados de menor jerarquía o subedades (C.1 + C.2 + C.3) que representan la ruptura de tres intervalos temporales durante el Pleistoceno. El primer conglomerado (C.1.) hace referencia al episodio de transición entre el Blancano tardío/Irvingtoniano temprano. Este intervalo se caracterizó por el inicio de los ciclos glaciares e interglaciares del Pre-Illinoiano (Berggren, 1972; Cassiliano, 1999; Bell *et al.*, 2004). Además en él comienzan a registrarse los primeros miembros de la cronofauna del Pleistoceno. El segundo conglomerado (C.2.) representa el Irvingtoniano temprano, caracterizado por la llegada del género *Mammuthus* a Norteamérica. En este intervalo se generaron constantes oleadas migratorias con Eurasia y Sudamérica (Behrensmeier *et al.*, 1992; Webb & Opdyke, 1995). Los nuevos regis-

tros son morfológicamente distintos a los taxones de intervalos previos, y empiezan a tomar el papel dominante en los ecosistemas norteamericanos; algunos linajes del Viejo Mundo que en un principio eran raros o ausentes ahora son comunes en gran parte de Norteamérica. El tercer conglomerado (C.3) representa el Irvingtoniano tardío, que incluye parte de las faunas de las subedades Cudahyanense, Sheridanianense de Lundelius *et al.*, (1987) y de la edad Rancholabreano.

Aspectos paleobiogeográficos. A lo largo del Pleistoceno es probable que la zona de transición entre las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical hayan oscilado latitudinalmente entre cada ciclo glacial – interglacial. En cada fluctuación climática, las faunas se desplazaron latitudinalmente de manera significativa (Hofreiter & Stewart, 2009). Las formas nórdicas (boreales y templadas) se expanden varios grados hacia el sur durante los ciclos glaciares, obligando a los taxones tropicales a replegarse hacia México y Centroamérica mientras que en los ciclos interglaciares la situación se invierte; las formas tropicales avanzan hacia el sur de Estados Unidos (ver Fig. 4). Sin embargo, en nuestro análisis no se percibe con claridad estos cambios porque las faunas locales de los ciclos glaciares se ven mezcladas con las estimadas en los ciclos interglaciares dentro del mismo conglomerado.

Durante el Irvingtoniano temprano se reconocen dos provincias biogeográfica de la región Neotropical que anteriormente no se percibían con claridad. La primera atañe a la Península de la Florida, que ahora aparece como una provincia biogeográfica. Es probable que la península de la Florida fuera un anexo de la Llanura Costera del Golfo de México, que funcionó como corredor biológico hasta Centroamérica (Fig. 4 a). Esto permitió el intercambio entre las faunas Neárticas y Neotropicales, superponiéndose, mezclándose e hibridando, creando una zona de elevada diversidad. De tal manera que los taxones de origen sudamericanos pudieron alcanzar latitudes meridionales de Estados Unidos a través de este camino, pero en su trayecto fueron adquiriendo caracteres propios de la región, como es el caso de los xenartros descritos en Haile 16A, Inglis IA y Leisey Shell Pit 1A: *Holmesina floridianus*, *Eremotherium eomigrans* y *Pachyarmatherium leiseyi*. De igual manera la fauna nativa norteamericana también presentó casos de especiación en Florida como *Equus leydi* y *Mylohyus floridanus*.

La segunda provincia incluye la llanura costera del Pacífico meridional de Norteamérica,

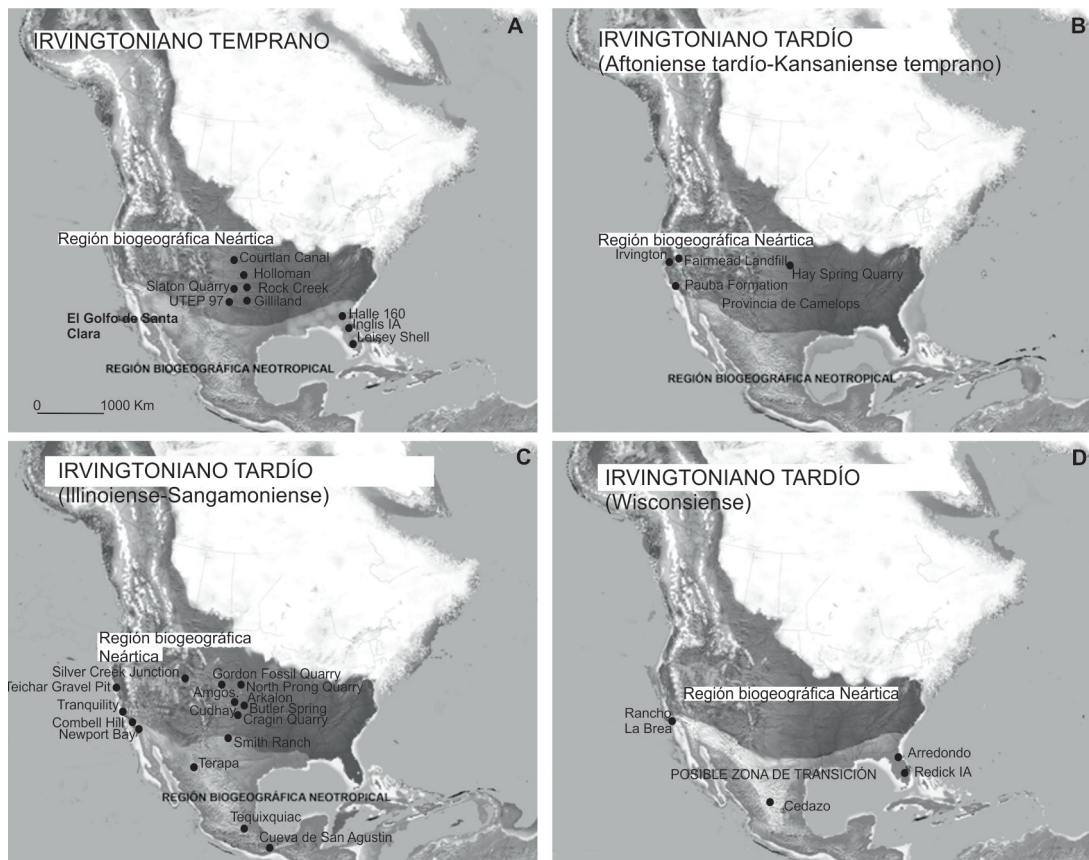


Fig. 4. Mapas paleobiogeográficos del Pleistoceno: A) Irvingtoniano temprano, tanto el noroeste de México como el sureste de Estados Unidos tuvieron una gran influencia Neotropical; B) Irvingtoniano tardío (Aftoniense tardío – Kansaniense temprano), se reconoce una gran provincia que abarcó gran parte del Suroeste de Estados Unidos llamada “Camelops”; C) Irvingtoniano tardío (Illinoiense –Sangamoniense), reaparece un mayor provincialismo biogeográfico en ambas regiones de Norteamérica; D) Irvingtoniano tardío (Wisconsiense), a pesar de estar en el máximo glaciar, no se percibe con claridad un avance latitudinal de la fauna boreal más allá del norte de México. Imagen en base a la reconstrucción paleogeográfica de Blakey (2006).

que probablemente conectó Centroamérica con el norte de México y Suroeste de Estados Unidos. Esta franja posiblemente funcionó como corredor biológico entre las faunas boreales y tropicales. De estas últimas podemos mencionar a las formas sudamericanas como los xenartros *Myrmecophaga tridactyla* (oso hormiguero gigante) y *Nothrotherium shastense* (perezoso gigante de Shasta). Además esta provincia funcionó como refugio para taxones de cronofaunas pretéritas, que replegaron su área de distribución hacia latitudes meridionales. Entre los taxones relictos más sobresalientes están la hiena norteamericana (*Chasmaporthetes ossifragus*) y el lobo de edward (*Canis edwardii*) que tienen su origen en el Plioceno temprano.

Al parecer durante el Pleistoceno tardío se da

un nuevo reajuste en el provincialismo biótico en el sur de la región Neártica. De acuerdo a nuestro análisis las faunas del suroeste de Estados Unidos expresan pocas diferencias con las localidades de las Grandes Llanuras norteamericanas. La corta distancia entre las faunas de ambas regiones, podría indicar que formaron parte de una misma provincia biogeográfica en sureste de Estados Unidos. Es probable que en cada uno de los ciclos glaciares del Pleistoceno tardío, una gran extensión de praderas y bosques caducifolios se desarrollara desde el occidente de las Grandes Llanuras hasta el oeste de Estados Unidos. Esta amplio territorio se correlaciona en gran medida con la provincia biótica de “Camelops” propuesta por Martin & Neuner (1978) (Fig. 4 b). Quienes la describen como un área ocupada por una va-

riedad de zonas verdes de coníferas dispersas entre grandes espacios de pastizales (Martin & Hoffmann, 1987). Se le considera comúnmente como fauna típica de pastizales, pero muchas de las especies que lo componen parecen también haber ramoneado y pudieron haber combinado o su dieta con plantas C3 que eran abundantes en esta zona durante el glaciar Wisconsinense.

Es muy probable que la provincia de "Camelops" comenzara a estructurarse desde principios del Pleistoceno (límite Blancano/Irvingtoniano), pero se hace más evidente durante las etapas glaciares del Pleistoceno tardío (Martin & Neuner, 1978; Martin & Hoffmann, 1987).

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

Según Lundelius *et al.* (1987), la transición entre la extinción de las faunas del Blancano tardío y la aparición de los miembros del Irvingtoniano fue de manera gradual; Se inició en el Crón Gauss con la desaparición de varios géneros de micromamíferos y se prolongó a través de la fase temprana del Crón Matuyama (subchron Olduvai) con la pérdida de los taxones *Paeneomarmota*, *Procastoroides*, *Ophiomys*, *Mictomys*, *Hypolagus*, *Borophagus*, *Rhynchotherium*, *Equus* (*Dolichohippus*) y *Nannippus* (Graham, 1998). A su vez, algunas formas típicas del Irvingtoniano se registran por primera vez: *Euceratherium*, *Soergelia*, *Smilodon* y *Lepus* (Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004). No obstante, nuestros resultados demuestran que el límite del Blancano tardío/Irvingtoniano temprano se plasma más bien como un episodio extenso, pero categórico en vez de una transición gradual como tradicionalmente se maneja en las diferentes bibliografías. Este cambio de fauna se correlaciona con el comienzo de los ciclos glaciares Pre-Illinoiano y la continuidad del Gran Intercambio de fauna

con Sudamérica (Cassiliano, 1999; Morgan & Emslie, 2010).

Este conjunto de faunas no sólo agrupa las localidades que identifican tradicionalmente con el límite Blancano/Irvingtoniano como Creek-Vallecito y Arroyo-Seco, sino que también incluye otros yacimientos de Estados Unidos (El Casco, California; White Rock Sandpit, Kansas) y México (Tecolotlán, sección Irvingtoniano, Jalisco). Este episodio de transición es fechado por nuestro análisis en un rango temporal de entre 2.2 y 1.8 millones de años (ver Tabla 1). El rango de extensión de este episodio es ligeramente mayor al resto de las propuestas tradicionales: Lundelius *et al.*, (1987); Graham (1998); Cassiliano (1999); Bell *et al.*, (2004).

El límite Blancano tardío/Irvingtoniano temprano se caracterizó por la desaparición de varios miembros de la cronofauna del Blancano (*Procastoroides*, *Ophiomys*, *Mictomys*, *Hypolagus*, *Borophagus*, *Rhynchotherium*, *Equus* (*Dolichohippus*) y *Nannippus*) y los primeros registros de taxones típicos del Irvingtoniano, adaptados a entornos climas fríos y abiertos resultado del comienzo de los ciclos glaciares-interglaciares, como el ciervo de montaña *Navahoceros*; los bóvidos *Euceratherium* y *Soergelia*; el tigre dientes de sable *Smilodon*; y liebre *Lepus* (no incluida en el análisis) (Kürten & Anderson, 1980; Murray *et al.*, 2011; Hernández-Jasso, 2017). En este mismo episodio aparecen el perezoso de ableno sudamericano *Nothrotheriops*; y los primates *Alouatta* (Mono aullador) y *Atteles* (mono araña), pero estos últimos sólo invaden hasta el Istmo de Tehuantepec (Cortes-Ortiz *et al.*, 2003).

Definición alternativa. El episodio de transición Blancano tardío/Irvingtoniano temprano puede identificarse y caracterizarse con facilidad. Sin embargo, su definición ha sido discutida en varias ocasiones sin llegar a una conclusión precisa. El límite B. tardío/Ir. temprano se coloca tradicionalmente en la primera aparición estratigráfica de *Mammuthus* en Norteamérica, previo a la aparición de *Bison* (este último inmigró al subcontinente durante el Pleistoceno tardío) (Savage, 1951). Una propuesta alternativa mediante pequeños mamíferos, se da mediante la primera aparición del roedor inmigrante *Microtus* (= *Allophaiomys*) en el este de las Montañas Rocosas (Woodburne, 2006). Lundelius *et al.* (1987), la desaparición de los taxones del Blancano y la aparición de las formas del Irvingtoniano se dio de manera gradual. Varios géneros de grandes mamíferos empezaron a extinguirse durante la fase temprana del Crón Matuyama, en o antes del

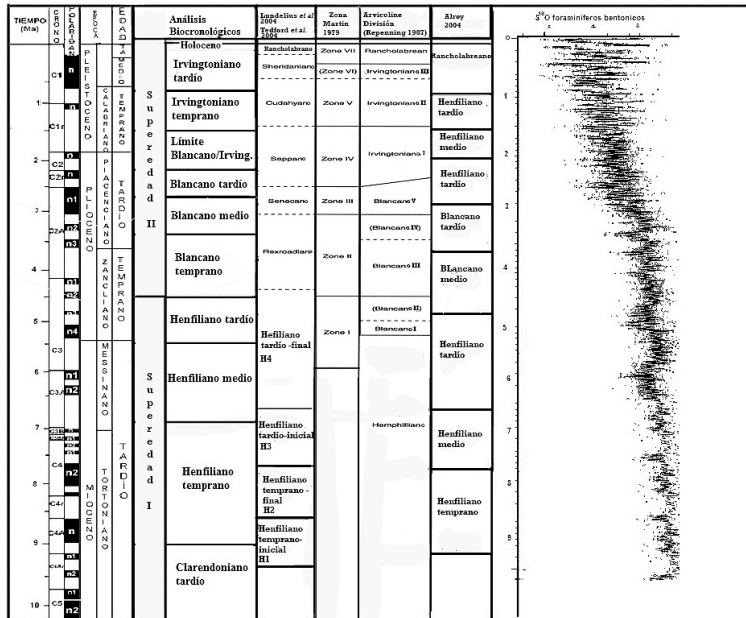


Fig. 5. Comparación de escalas temporales. De izquierda a derecha, tenemos la escala temporal propuesta en este trabajo, en el que se reconocieron 3 categorías temporales distintas: Superedad, Edad y Subedad. Seguido de las propuestas de subedades de Lundelius et al., 2004; Tedford et al., 2004; Martin, 1979; Repenning, 1987; Alroy, 2004. Por último tenemos las variaciones de los niveles de isotopos de oxígeno de carbonatos bentónicos de los últimos 9 millones de años en base a Shackleton et al., 1984.

subcrón Olduvai (*Borophagus*, *Rhynchotherium*, *Equus* (*Dolichohippus*) y *Nannippus*), mientras que los géneros característicos del Irvingtoniano comienzan a aparecer (*Mammuthus*, *Soergelia*, *Euceratherium*, *Tetrameryx*, *Smilodon* y *Lepus*).

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

Conglomerado C.2 (Irvingtoniano temprano). Las faunas del conglomerado C.2, coinciden en parte con los taxones considerados de la edad Sappanense (Irvingtoniano temprano) descrita por Lundelius et al. (1987). Tradicionalmente se señala que durante este intervalo temporal se da el último registro de *Stegomastodon* y la primera aparición del género *Mammuthus* en Norteamérica por debajo de los 55° de latitud norte, considerado como indicador de la base del Irvingtoniano temprano (Savage, 1951;

Lundelius et al., 1987). Sin embargo, ahora se sabe que *Stegomastodon* extiende su rango cronológico en Norteamérica hasta el interglacial Aftoniense (Osborn, 1924). Mientras, que el género *Mammuthus* llega a Norteamérica por lo menos 400 mil años más tarde del inicio tradicional del Irvingtoniano (Hibbard et al., 1965; Bell et al., 2004). De acuerdo al análisis de parsimonia biocronológica, la mayor parte de las localidades del conglomerado C.2 registra una fecha numérica posterior a 1.8 millones de años (ver Tabla 1). Siendo las faunas de Leisy Shell Pit A (Florida), Inglis IA (Florida) y El Golfo de Santa Clara (Sonora), las que tienen la datación más tardía del conglomerado (1.6 millones de años).

El Irvingtoniano temprano parece ser un intervalo no divisible en el dendograma. No se reconocen las subdivisiones que Alroy (1994) proponen para el Sappanense (Ir1): Irvingtoniano temprano (Ir1a), e Irvingtoniano medio (Ir1b). En nuestro análisis se reconocen dos grupos en el conglomerado C.2, pero la distancia entre ellos es poco significativa. Es probable que se trate más bien de una diferenciación espacial (biogeográfica) y no de una división temporal. El primer racimo de este conglomerado (C.2.1), contiene sólo localidades de las Grandes Llanuras norte-

americanas ubicadas por encima de los 32° de latitud Norte. La localidad más tardía en este grupo es Gilliland, Texas, fechada por el análisis de parsimonia biocronológica en 1.2 millones de años. En contraparte, la datación más temprana es en Slaton Quarry, Texas, estimada alrededor de los 0.8 millones de años. Edad que coincide con la base final del Irvingtoniano temprano de Woodburne & Swisher (1995).

El segundo racimo (C.2.2), incluye sólo las localidades del noroeste de México (El Golfo de Santa Clara, Sonora) y la península de Florida, Estados Unidos (Leisey Shey Pit, Inglis IA y Haile 16A). Algunas de estas localidades tienen una composición taxonómica muy particular que dificulta establecer su temporalidad. Estas faunas incluyen una mezcla de taxones de diferentes temporalidades: supervivientes del Blancano temprano (*Chasmaporthetes*) y posteriores al establecimiento del puente de Panamá (*Holmesina*, *Paramylodon*, *Neochcerus*, *Dasyopus*); episodio de transición Blancano tardío/Irvingtoniano temprano (*Palaeolama*, *Nothrotheriops texanus*, *Arctodus pristinus*, *Canis rufus*, *Lepus*); y del Irvingtoniano temprano (*Equus*, *conversidens*, *Panthera onca*, *Ovis* y *Mammuthus*). Este hecho se relaciona en que con el norte de México y Florida posiblemente jugaron un papel importante no sólo como un centro de especiación y diversificación entre las faunas neárticas y neotropicales del Irvingtoniano, sino que también funcionaron como refugio ecológico para taxones que buscaron condiciones más cálidas, permitiendo sobrevivir más tiempo que sus análogos septentrionales. El rango de edad que arroja el análisis de parsimonia biocronológica para este grupo de faunas, es de 1.6 (en Leisy Shell Pit A, Inglis I y El Golfo de Santa Clara), a 1.2 millones de años (Haile 16 A).

Definición alternativa. El Irvingtoniano posee caracterización e identificación, pero no definición. Porque los géneros o especies que se han propuesto para definir los límites del Irvingtoniano, tienen una posición que aún se deben rectificarse en los datos de campo (Cassiliano, 1999). Es un intervalo temporal que se caracteriza por una escases de taxones que se limitan exclusivamente a él, algunos registrándose desde edades más tempranas (Bell *et al.*, 2004). Aunque el número de taxones que aparecen por primera vez en este intervalo es elevado, persisten a lo largo del Pleistoceno y muchos de ellos sólo tienen una distribución biogeográfica muy restringida. Son escasas las propuestas que plantean definir el Irvingtoniano temprano sin que se tome en cuen-

ta la llegada de *Mammuthus* a Norteamérica. La mayoría de ellas se sustentan en faunas provinciales de Estados Unidos. Savage (1951) originalmente consideró la ausencia del género *Bison* como el principal indicador del Irvingtoniano, ahora se sabe que éste bóvido llegó hasta el Pleistoceno tardío.

Nosotros consideramos que la llegada de *Mammuthus* a Norteamérica sigue siendo la propuesta más adecuada para definir el Irvingtoniano temprano. Este inmigrante eurasiático se ajusta adecuadamente al concepto de indicador biocronológico de "taxones compartidos". El género *Mammuthus* tiene la ventaja de tener un registro muy abundante y extenso en Norteamérica (desde Canadá hasta el centro de México). Quizás el único inconveniente que muestra este género es que existe una falta de coherencia en los nombres científicos a nivel específico, resultando en una nomenclatura vasta y confusa del grupo (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2007).

Conglomerado C.3 (Irvingtoniano tardío).

El conglomerado C.3, agrupa básicamente faunas de las subedades Cudahyanense (Irvingtoniano medio), Sheridanianense (Irvingtoniano tardío) de Lundelius *et al.*, (1987) y de la edad provincial Rancholabreano. Sin embargo, no se puede reconocer diferencias entre las faunas del Cudahyanense y Sheridanianense, ambas se intercalan entre sí; en cambio, las faunas del Rancholabreano se agrupan independientemente, pero la distancia con el resto de las faunas del conglomerado es poco significativa. Esta escasa distancia que se observa entre las faunas de estas edades concuerda con la idea de Martin (1995) acerca de que el Rancholabreano debe tratarse como una prolongación del Irvingtoniano tardío. Años atrás, Lundelius *et al.*, (1987) reconocieron que el Irvingtoniano tardío y Rancholabreano, están dentro del mismo Cron Brunhes (C1n) y que no se conocen casos conocidos de polaridad magnética invertida para suponer marcadores del límite Irvingtoniano tardío/Rancholabreano (Bell *et al.*, 2004). Alroy (1994), consideró que el Irvingtoniano tardío ("Ir 2" =Cudahyanense y Sheridanianense) debe de ser tratado por ahora como sinónimo de Rancholabreano. Otros autores continúan utilizando las divisiones temporales tradicionales, pero reconocen que existe una marcada dificultad para separar la subedad Irvingtoniano del Rancholabreano (Bell *et al.*, 2004; Morgan & Lucas, 2005).

Las breves distancias que existen entre los cuatro grupos que forman el conglomerado C.3,

reflejan efímeras rupturas temporales en el Pleistoceno tardío que están asociadas tanto a los ciclos glaciares e interglaciares como a las diferencias espaciales (latitudinales):

1) El primer subconglomerado (C.3.1) incluye localidades de dos regiones distintas de Estados Unidos: California (Camp Cady 0.3 millones de años, Pauba Formation 0.6Ma, Irvington 0.5 Ma y Fairmead Landfill 0.5 Ma) y Nebraska (Hay Spring Fossil Quarry 0.6 millones de años). Este conjunto de localidades contiene taxones septentrionales y tropicales, lo que indica que posiblemente se trató de finales del episodio interglaciario Aftoniense o principios de la glaciación Kansaniense, pero no se correlaciona con el inicio o final de ninguna de las subdivisiones temporales de Lundelius *et al.*, (1987).

2) El segundo subconglomerado (C.3.2) agrupa las faunas de dos regiones distintas de Estados Unidos durante el Pleistoceno tardío. El primer grupo (subconglomerado C3.2.1) reúne faunas de las Grandes Llanuras norteamericanas durante el Pre-Illinoiense (North Prong Quarry 0.6 Ma, Arkalon 0.6 Ma, Butler Spring KU locality 7 0.4 Ma, Cudahy 0.7 Ma) y del Interglaciario Sangamoniense (Cragin Quarry 0.3, Gordon Fossil Quarry Sd-5 0.6 Ma, Butler Spring KU 4-59 0.4 Ma, Angus 0.2 Ma). En cambio, el segundo grupo (subconglomerado C.3.2.2) contiene faunas de la zona oeste de Estados Unidos durante el glaciario Wisconsinense: Silver Creek Junction (0.1 Ma); Tranquility (0.2 MA), Mesa de Maya (0.2 Ma) y Cragin Quarry 0.3 Ma). La presencia del bisonte gigante *Bison latifrons*, sugiere un episodio pre-Wisconsinense pero, si este está asociado a *Panthera leo*, nos indica un intervalo pos-Illinoiense, como el Sangamoniense o Wisconsinense (Mooser & Dalquest, 1975).

3) El tercer racimo o subconglomerado C.3.3, incluye localidades del occidente de Norteamérica que va desde el sur de California (Estados Unidos), hasta el suroeste de México, abarcando un rango temporal post-Illinoiense, que incluye básicamente faunas de los episodios interglaciario Sangamoniense y glaciación de Wisconsin: Smith Ranch 2.0 Ma; Newport Bay, 0.2 Ma, Rancho las Briscas 0.2 Ma, Tequiquiac 0.0 Ma, Campbell Hill 0.2 Ma y Cueva de San Agustín 0.1 Ma).

4) Por último, el subconglomerado C.3.4. agrupa localidades de Norteamérica meridional (región biogeográfica Neotropical) durante los episodios interglaciario Sangamoniense y glaciación de Wisconsin glacial. Incluye las faunas de California (Rancholabrea loc. II 0.2 Ma, Rancholabrea Gral. 0.2 Ma), Florida (Redick IA

0.0 Ma, Arredondo 0.0 Ma) y Aguascalientes, México (Cedazo 0.2 Ma). Este último estadio glacial, es caracterizado tradicionalmente por la presencia de *Bison antiquus* que sustituye al bisonte de cuernos largos *Bison latifrons* (Kurtén & Anderson, 1980).

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

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

Algunas localidades del Cudahyanense propuestas por Bell *et al.*, (2004) contienen fauna incluso más antigua, estimada, en el Irvingtoniano temprano. Situación que se repite en el Rancholabreano. De los 48 géneros que originalmente se mencionan en las obras de Hibbard (1942, 1949 y 1955) como exclusivos para esta edad, gran parte ahora son identificados en temporalidades más tempranas, como el Irvingtoniano temprano e incluso Blancano (Kurtén & Anderson, 1980). El Rancholabreano tradicionalmente es considerado a partir de los 300 mil años, en base a la llegada de *Bison* a Norteamérica. Sin embargo, la fecha de la llegada de este bóvido aún es incierta Schultz & Hillerud (1977) concluyeron que el género *Bison*, apareció en las Grandes Llanuras norteamericanas en una edad "Post-Kansaniense o al inicio del Illinoiano temprano". Mientras que Shapiro *et al.* (2004), analizaron 442 fósiles de bisonte de Alaska, Canadá, Siberia, China y sur de los Estados Unidos obteniendo secuencias de ADN, concluyendo que la dispersión del bisonte hacia el sur de Norteamérica (por debajo de los 55° N)

ocurrió durante el MIS 5 interglaciario (entre los 130 a 75 mil años). Además, Bell *et al.* (2004) consideran que el bisonte llegó a Norteamérica a partir de los 210 ± 60 y 72 ± 14 mil años., edad estimada en base a la datación radiométrica de American Falls Reservoir (localidad no incluida en el análisis), considerada como el registro más antiguo del bisonte en Estados Unidos (Scott *et al.*, 1982). En recientes años, se ha sugerido que el bisonte llegó a Norteamérica en una fecha más antigua a las propuestas anteriores. McDonald & Morgan (2004) proponen que el Bisonte llegó a Norteamérica durante el Plioceno tardío. Mead *et al.* (2006) sugieren que el género *Bison* pudo haber llegado a Norteamérica (latitud inferior de 55° N) antes del comienzo del Rancholabreano, en base al registro temprano del bisonte en las faunas de Terapa (noreste de México), datada en 570 y 310 mil años, por medio de métodos isotópicos.

Para definir al Irvingtoniano tardío (Cudahyanense, Sheridanianense y Rancholabreano) proponemos aquí el primer registro conocido del proboscideo *Mammuthus columbi* y el équido *Equus conversidens*. Ambos taxones no sólo tienen la ventaja de tener de registrarse por primera vez en Norteamérica durante el Cudahyanense y persistir hasta el final del Rancholabreano, sino que también tienen un rango de distribución geográfico en Norteamérica muy amplio en ambas regiones biogeográficas, abarcando desde el sur de Canadá (Harrington, 2003), hasta El Salvador (Laurito & Aguilar, 2006), Honduras (Webb & Perrigo, 1984), Nicaragua (Espinosa, 1976; Cisneros, 2005) y Costa Rica (Laurito, 1988).

Conglomerado D (Holoceno)

El Holoceno es representado por el conglomerado D, formado por localidades caracterizadas por una ausencia importante de megafauna. A finales del Pleistoceno se perdieron 38 géneros en América del Norte, de los cuales seis sobreviven en otras latitudes (Webb, 1977; Graham *et al.*, 1996; Grayson, 2006). La fecha de esta extinción se estima en alrededor de 9,500 años (Bell *et al.*, 2004). Existen diversas propuestas de las causas de esta pérdida de diversidad. Algunas de ellas consideran que dicha extinción fue originada por oleadas de inmigrantes humanos que conllevaron a una excesiva depredación de la fauna (Martin, 1967; Alroy, 2001); otras hacen hincapié a la posible introducción por los seres humanos de enfermedades pandémicas para los herbívoros nativos, causando un desequilibrio entre las comuni-

dades de mamíferos (McMichael, 2001; Lyons *et al.*, 2004); aunque las hipótesis más aceptadas de esta extinción están relacionadas con los cambios climáticos como el calentamiento de la tierra y el aumento de la aridez, afectando las comunidades del Pleistoceno (Martin & Martin, 1987; Graham *et al.*, 1996; Cannon, 2004; Grayson, 2006). Los taxones supervivientes fueron principalmente de tamaño pequeño a medio (McGill *et al.*, 2005). Algunos de ellos tuvieron su origen en el Plioceno o en edades anteriores, como *Taxidea taxus*, *Tapirus*, *Odocoileus virginianus* y *Lynx rufus* (Hulbert, 2005; Morrone, 2005), pero en su mayoría aparecieron durante el Pleistoceno, como *Canis latrans*, *Panthera onca*, *Puma concolor*, *Antilocapra americana*, *Ursus*, *Procyon lotor*, *Mustela erminea*, *Canis lupus*, *Bison* y *Cervus elaphus* (Lundelius *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 2004; Dundas, 2005).

En el conglomerado D se puede apreciar una sutil fractura que puede indicar diferencias temporales. Aunque estas diferencias son poco significativas como para reconocer si se trata de las divisiones que propone Barnosky *et al.*, (2014): Santarosean y el Saintaugustinean. El primer conjunto de dicho conglomerado, agrupa cuatro faunas locales del Pleistoceno datadas en diferentes fechas: The Pit, Borchers, Emery Borrow y Cueva de San Josecito. Las dos primeras son estimadas en una edad temprana del Pleistoceno, pero es posible que su agrupamiento con las localidades del presente se deba a que contienen en sus registros un elevado número de mamíferos de mediano tamaño que siguen persistiendo hasta la actualidad. Sin embargo, las faunas de The Pit y La cueva de San Josecito indican una edad más avanzada, cerca del límite Irvingtoniano tardío/Holoceno. Ambas localidades presentan una composición taxonómica que contienen la típica megafauna exclusiva del Pleistoceno tardío (*Panthera atrox*, *Smilodon*, *Canis dirus*, *Tremarctos floridanus*, *Equus conversidens*, *Camelops brachyprotoma obtusata*) asociada a un gran número de taxones que sobreviven hasta el presente como *Ursus*, *Taxidea taxus*, *Mephitis macroura*, *Spilogale*, *Conepatus*, *Odocoileus*, *Urocyon cinereoargenteus*, *Vulpes velox*, *Vulpes vulpes*, *Canis latrans*, *Taxidea taxus*, *Mephitis mephitis*, *Spilogale putorius*, *Lontra canadensis*, *Mustela*, *Mustela frenata*, *Mustela nigripes*, *Mustela erminea*, *Antilocapra*. Aunque lo más peculiar de ambas faunas es la ausencia de los taxones *Mammuthus columbi* y *Bison* que son típicos del Pleistoceno tardío, pero esto podría deber a cuestiones tafonómicas, de muestreo o

ecológicas (Skinner *et al.*, 1977; Arroyo-Cabrales *et al.*, 1995; Arroyo-Cabrales & Johnson, 2003; Bell *et al.*, 2004).

El segundo conjunto del conglomerado D incluye exclusivamente localidades del presente. Las divisiones de este representan diferencias espaciales de las regiones biogeográficas actuales de Norteamérica, la Neártica y la Neotropical, incluyendo la zona de transición entre ambas regiones. La Región Neártica incluye las zonas templado-frías, áridas y subtropicales del Norte de México y Estados Unidos (La Paz Lubbock, Fresno, San Diego, El Paso, Yuma, Prescott, Las Vegas, Albuquerque, Danver, Moab, Eureka, Dallas, San Antonio, Wichita, Austin). La zona de transición El componente Transicional (Zona de Transición Mexicana) incluye básicamente las montañas de México (Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Cuenca del Balsas y Sierra Madre de Sur) y es representada por las localidades de Chihuahua, Durango, Monterrey, Guaymas y Morelia. El componente Neotropical (Región Neotropical) incluye áreas tropicales húmedas y subhúmedas del sur de México. Éste es representado en el conglomerado D por las localidades de Acapulco, Manzanillo, Mazatlán, Tampico, Comitán, Veracruz, Mérida y Oaxaca.

CONCLUSIONES

La combinación de los métodos multivariantes de similitud y de parsimonia biocronológica (ordenación multivariante) permitió el reconocimiento y ordenación de las unidades biocronológicas de las faunas de macromamíferos de los últimos 9 millones de años. Con esto el sistema NALMA's correspondientes al Neógeno tardío fue dividido en tres rangos jerarquizados distintos: "Superedades", "Edades de los mamíferos" y "Subedades". Se reconocen dos conglomerados de primer nivel en donde su fractura representa el cambio simultáneo de la reorganización de las comunidades, que se correlacionan bien con los superciclos Fanerozoicos de alternancia climática global de Fischer (1983) sin embargo no se ajustan al concepto de cronofauna de Olson (1952), pues el recambio de fauna más drástico que se conoce del Mioceno tardío ocurrió cerca de 3 millones antes de la ruptura entre estas dos superedades (Webb, 1983; Schultz, 1990; Webb & Opdyke, 1995; Tedford *et al.*, 2004). La "Superedad I", abarcó sólo la edad de los mamíferos Henfiliano, por lo que representaría la fase más tardía del superciclo del estado *Invernadero*

(Greenhouse state). Mientras que la "Superedad" II, incluye las edades de los mamíferos, Blancano, Irvingtoniano y Holoceno, que corresponderían al estado *nevera* (Icehouse state).

La segunda categoría del sistema comprendió básicamente las edades de los mamíferos propuestas por diferentes autores (Wood *et al.*, 1941, Woodburne, 1987; Woodburne & Swisher, 1995; Woodburne, 2004; Alroy, 1994). Durante el Neógeno tardío tan sólo se reconocieron tres edades de los mamíferos: Henfiliano, Blancano e Irvingtoniano (Fig. 5). Tratando al Rancho Labreano únicamente como una prolongación del Irvingtoniano tardío. La extensión temporal de estas edades no se asemeja a ninguna propuesta biocronológica conocida. Las fracturas que se observan en el análisis de similitud, muestran reajustes en las comunidades de mamíferos, pero no coincide con aquellos recambios faunísticos de cronofaunas (correlación de origen y extinciones) (Webb, 1983; Schultz, 1990; Webb & Opdyke, 1995; Janis *et al.*, 1998; Hernández-Jasso, 2017), por lo que no se deben tratar como equivalentes a cronofaunas. Las edades de mamíferos representan el intervalos de tiempo en los cuales las comunidades de mamíferos comparten cierta homogeneidad taxonómica, mientras que las cronofaunas reflejan la interacción y persistencia de la estructura de comunidades (morfológicos, dieta, masa corporal) en un periodo significativo de tiempo, que por lo general no se correlaciona con el de la edad de los mamíferos (Webb, 1969; 1983). La definición de edad es cualitativa, estrecha y rigurosa, pues involucra datos empíricos de primeras (FAD) y últimas apariciones (LAD) de taxones.

La tercera categoría representa las subedades o subdivisiones de cada edad de los mamíferos. Se trata de la unidad biocronológica más básica del sistema NALMA's, por lo que resultaría inapropiado el uso de categorías biocronológicas inferiores como las subdivisiones temprano-inicial, temprano-final y tardío-inicial, tardío-final propuesto por Lundelius *et al.*, (1987). Sin embargo, se reconoce un intervalo intermedio entre el Blancano tardío e Irvingtoniano temprano, al que normalmente se le nombra como límite Blancano tardío-Irvingtoniano. Pero a pesar de que esta temporalidad reúne características para considerarse una subedad del Irvingtoniano, tiene poca representatividad en el registro fósil, con algunos yacimientos en el pacífico norteamericano y las Grandes Llanuras.

La aplicación del criterio biocronológico de "taxones compartidos" a estas subedades per-

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

A pesar de que el sistema de edades de mamíferos de Norteamérica (NALMA's) es el principal estándar cronológico para los depósitos terrestres del Cenozoico norteamericano, este debe de seguir abierto a constantes revisiones. El descubrimiento de nuevas localidades fosilíferas y la aplicación de futuras metodologías (sistemáticas, estratigráficas y de dataciones) empujaran en una u otra dirección el rango temporal de las unidades biocronológicas NALMA's. Sin embargo, este sistema de edades no debe de ser abandonado y remplazado con otras aproximaciones alternativas como la de estimaciones biocronológicas cuantitativas para cada localidad fósil, obtenida mediante los métodos de ordenación multivariante de Alroy (1994, 1996, 1998, 2000). La eliminación del sistema conduciría a la pérdida de síntesis de la totalidad del fenómeno. Sin una periodización biocronológica, no se podría explicar de manera abstracta la sucesiones de mamíferos y los conceptos que lo estructuran (inmigración, extinción, especiación, etc...). La aproximación metodológica de ordenación multivariante no debe de tender divergir del siste-

ma de edades NALMA's, sino combinarse para un mejor entendimiento. De igual manera, no se debe sustituir el sistema de "Edades de los Mamíferos Terrestres" por el de "Edades de los Vertebrados Terrestres" (Land Vertebrate Ages) propuestos por Russel (1975), Lucas (1993; 1997) y Sullivan & Lucas (2003). Recordemos que la evolución de cada grupo procede por sí sola a un ritmo propio (no necesariamente uniforme), y no conduce necesariamente a una expresión temporal similar a la de otro grupo. Incluso entre los propios mamíferos como macromamíferos y micromamíferos tendería a reflejar episodios temporales asincrónicos.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue una contribución del Grupo de Investigación UCM-CAM 910607 sobre Evolución de Mamíferos y Paleoambientes Continentales Cenozoicos, dirigido por María Ángeles Álvarez Sierra. Los fondos para su elaboración fueron obtenidos mediante la beca doctoral Promep - Universidad Autónoma de Tamaulipas. En particular agradezco especialmente a los Doctores Manuel Hernández Fernández y Jorge Morales Romero por la asesoría de este manuscrito.

Agradezco además a varios investigadores que me proporcionaron valiosa información sobre sus publicaciones personales, enriqueciendo el fondo bibliográfico de esta investigación. En primer lugar a la Dra. María del Mar Peinado Cortés, por facilitarme los listados faunísticos actuales de las localidades del Suroeste de Estados Unidos y México. A las Dras. Ana Gómez Cano y Blanca García Yelo por asesorarme en la elaboración de los análisis de parsimonia biocronológica.

Tabla 1. Ordenación de las localidades de acuerdo a los análisis de similitud y de parsimonia biocronológica. La edad numérica está dada entre su FAE y LAE. Además comparamos los resultados AEO de Alroy (1994) y datos numéricos obtenidos de diferentes fuentes bibliográficas.

Cong.	Localidades	País	FAE	Max Ma	LAE	Min Ma	FAE(Alroy, 1994)	LAE (Alroy, 1994)	Edad numérica obtenido de diferentes fuentes bibliográficas	Edad NALMA's
A.1.2	Moss Acres	Florida, E.U.A.	6292	7.5	6293	7.4	6.9 (5188)	6.9 (5189)		Henfiliano temprano
A.1.2	Withlacoochee River 4 ^a	Florida, E.U.A.	6292	7.5	6293	7.4				Henfiliano temprano
A.1.2	Love Bond Bed	Florida, E.U.A.	7291	8.3	7292	8.3				Henfiliano temprano
A.1.1	Jack Swayze	Kansas, E.U.A.	6044	7.1	6045	7.1	8.3 (5044)	8.2 (5045)		Henfiliano temprano
A.1.1	Arnett	Oklahoma, E.U.A.	6095	7.1	6096	7.1	7.2 (5157)	7.2 (5158)		Henfiliano temprano
A.1.1	Long Island	Kansas, E.U.A.	6041	7.1	6042	7.1	7.4 (5139)	7.4 (5140)		Henfiliano temprano

Cong.	Localidades	País	FAE	Max Ma	LAE	Min Ma	FAE(Alroy, 1994)	LAE (Alroy, 1994)	Edad numérica obtenido de diferentes fuentes bibliográficas	Edad NALMA's
A.1.1	Minium Quarry	Kansas, E.U.A.	6197	7.3	6198	7.3	7.4 (5139)	7.2 (5158)		Henfiliano temprano
A.1.1	Beckerdite	Kansas, E.U.A.	7492	8.6	7493	8.5				Henfiliano temprano
A.1.1	Feltz Ranch	Nebraska, E.U.A.	6206	7.4	6207	7.3	6.3 (5254)	6.3 (5255)	8,0±0,7 F-T. de cristales (Vorrries, 1990)	Henfiliano temprano
A.1.1	Reamsville	Kansas, E.U.A.	6207	7.4	7094	8.2	9.7 (4888)	7.4 (5140)		Henfiliano temprano
A.1.1	Bemis	Kansas, E.U.A.	6095	7.2	6906	8.1	9.1 (4949)	7.2 (5158)		Henfiliano temprano
A.1.1	Honey Creek	Nebraska, E.U.A.	6006	7.1	6207	7.3	5.9 (5302)	5.9 (5303)		Henfiliano temprano
A.1.4	Thousand Creek	Nevada, E.U.A.	6234	7.3	6235	7.3	8.1 (5062)	8.1 (5063)	7.1±0.1 Ma metodos 40 Ar/39Ar (Prothero, 2007)	Henfiliano temprano
A.1.3	Black Hawk R.	California, E.U.A	6144	7.2	6145	7.2	8.4 (5026)	8.4 (5027)	5.9 ± 0.6 y 6.3 ± 0.1 F-T. Toba (Tedford <i>et al.</i> , 2004)	Henfiliano temprano
A.1.3	Tehuichila	Hidalgo, México	6914	8.0	6915	8.0	8.3 (5036)	8.3 (5037)		Henfiliano temprano
A.2.1	Coffee Ranch	Texas, EUA	5754	6.8	5755	6.8	6.4 (5243)	6.4 (5244)	6.8 ± 0.2 F-T. de Zr (MacFadden <i>et al.</i> 1979)	Henfiliano medio
A.2.1	Wikieup	Arizona, EUA	4392	5.5	4393	5.5	8.0 (5073)	8.0 (5074)	5.5+/- 0.2 Fission-Track zirconio (MacFadden <i>et al.</i> 1979)	Henfiliano medio
A.2.1	Edson	Kansas, EUA	5035	6.1	5036	6.1	6.2 (5270)	6.2 (5271)		Henfiliano medio
A.2.1	Optima	Oklahoma, EUA	5234	6.3	5235	6.3	6.5 (5237)	6.5 (5238)		Henfiliano medio
A.2.1	Rhino Hill	Kansas, EUA	5193	6.3	5194	6.3	6.5 (5237)	6.5 (5238)		Henfiliano medio
A.2.1	Lost Quarry	Kansas, EUA	5118	6.2	5119	6.2	6.5 (5237)	6.2 (5271)		Henfiliano medio
A.2.1	Buis Ranch	Oklahoma, EUA	4434	5.5	4435	5.5	5.0 (5394)	5.0 (5395)		Henfiliano medio
A.2.1	Found Quarry	Kansas, EUA	5314	6.4	5333	6.4	6.3 (5254)	6.3 (5255)		Henfiliano medio
A.2.2	Redington	Arizona, EUA	5093	6.2	5094	6.2	6.1 (5278)	6.1 (5279)		Henfiliano medio
A.2.2	Camel Canyon	Arizona, EUA	5029	6.1	5030	6.1	8.3 (5036)	6.1 (5279)	5.90±0.500 Ma F-T (Latorre <i>et al.</i> , 1997)	Henfiliano medio
A.3.1.1	American Cyanuid Comp.	Florida	5304	6.4	5305	6.4	6.6 (5226)	6.6 (5227)		Henfiliano medio
A.3.1.1	Santee	Nebraska	4305	5.4	4306	5.4	5.8 (5314)	5.8 (5315)	5.00+/-0.20 Ma cristales de Fussion-Track (Woodburne & Swisher, 1995)	Henfiliano tardío
A.3.2.1	Walnut Canyon	Texas	4347	5.4	5229	6.3	9.1 (4949)	6.4 (5244)		Henfiliano tardío
A.3.2.1	Axtel	Texas	4321	5.4	4322	5.4	5.8 (5314)	5.8 (5315)		Henfiliano tardío
A.3.2.1	Christian Ranch	Texas	4219	5.3	5305	6.4	6.5 (5237)	5.2 (5374)		Henfiliano tardío
A.3.2.1	Currie Ranch	Texas	4319	5.4	5029	6.1	9.1 (4949)	5.2 (5374)		Henfiliano tardío
A.3.2.2	Yepómera	Chihuahua	4091	5.2	4092	5.1	5.2 (5373)	5.2 (5374)	Ubicada en el Suberón Sidufjall (c1) alrededor de 4.5 Ma en Lindsay <i>et al.</i> , (2006).	Henfiliano tardío

Cong.	Localidades	País	FAE	Max Ma	LAE	Min Ma	FAE(Alroy, 1994)	LAE (Alroy, 1994)	Edad numérica obtenido de diferentes fuentes bibliográficas	Edad NALMA's
A.3.2.2	El Ocote (basal)	Guanajuato	3739	4.8	3740	4.8	9.1 (4949)	9.1 (4950)	4.8 ± 0.2 Ma. Fussion-Track (Flynn <i>et al.</i> , 2005)	Henfiliano tardío
A.3.2.2	La Rinconada	Guanajuato	3732	4.8	3798	4.7	6.6 (5226)	5.5 (5342)		Henfiliano tardío
A.3.2.2	Tecolotlán (Hf)	Jalisco	3838	4.9	3839	4.9			4.89 ± 0.016 métodos de ⁴⁰ Ar/ ³⁹ Ar (Kowallis <i>et al.</i> , 1998)	Henfiliano tardío
A.3.2.2	El Ocote (med.)	Guanajuato	3791	4.9	3792	4.9	5.1 (5388)	5.1 (5389)	4.8 ± 0.3M.a Fussion-Track (Flynn <i>et al.</i> , 2005)	Henfiliano tardío
A.3.2.3	Warren	California	4425	5.5	4426	5.4	5.5 (5341)	5.5 (5342)		Henfiliano tardío
A.3.2.3	Lava Mountains	California	4445	5.5	4446	5.5	7.9 (5086)	7.9 (5087)		Henfiliano tardío
A.3.2.3	Mount Eden	California	4412	5.5	4413	5.5	5.6 (5335)	5.6 (5336)		Henfiliano tardío
B.1.1	Mead Quarry 9	Texas, E.U.A	3429	4.5	3159	4.2	2.8 (5651)	2.5 (5703)		Blancano temprano
B.1.1	Tonuco Mountains	New Mexico, E.U.A	2781	3.8	2295	3.4			3.6-3.0 Ma. en base a paleomagnetismo (Morgan & Lucas 2003)	Blancano temprano
B.1.1	Buckhorn	New Mexico, E.U.A	2641	3.7	2642	3.7	2.1 (5781)	2.1 (5782)		Blancano temprano
B.1.1	Keefe Canyon	Kansas, E.U.A	2654	3.7	2654	3.7	3.7 (5539)	3.7 (5540)		Blancano temprano
B.1.2	Coso Mountains 131	California, E.U.A	3448	4.5	3449	4.5	4.6 (5446)	4.6 (5447)	3,0 Ma. por métodos de K-Ar (Bacon <i>et al.</i> , 1979)	Blancano temprano
B.1.2	Coso Mountains 264	California, E.U.A	3448	4.5	3949	4.5				Blancano temprano
B.1.2	Panaca Formation	Nevada, E.U.A	3449	4.5	3950	4.5	4.3 (5471)	4.3 (5472)	Datada en 4.55-4.50 Ma por métodos paleomagnéticos (Lindsay <i>et al.</i> , 2002)	Blancano temprano
B.1.2	Black Ranch	California, E.U.A	2227	3.3	2228	3.3	3.7 (5539)	3.7 (5540)	3.3 (= 3.39) Ma. basado en la formación de Tuba Namlaki (Evernden <i>et al.</i> , 1964)	Blancano temprano
B.2.1	Rexroad Loc. 3	Kansas, E.U.A.	1822	2.9	1823	2.9	2.9 (5629)	2.9 (5630)		Blancano medio
B.2.1	Beck Ranch	Texas, E.U.A.	1627	2.7	1628	2.7	3.0 (5619)	3.0 (5620)		Blancano medio
B.2.1	Wendell Fox Pasture	Kansas, E.U.A.	1920	3.0	1921	3.0	3.0 (5619)	3.0 (5620)		Blancano medio
B.2.1	Deer Park	Kansas, E.U.A.	1854	2.9	1855	2.9	2.5 (5714)	2.5 (5715)		Blancano medio
B.2.2	Marmot Quarry	Texas, E.U.A.	1507	2.6	1506	2.6	2.8 (5651)	2.8 (5652)		Blancano medio
B.2.2	Cuchillo Negro	New Mexico, E.U.A.	1922	3.0	1923	3.0				Blancano medio
B.2.2	Miñaca Mesa	Chihuahua, México	1837	2.9	1838	2.9	3.1 (5601)	2.8 (5652)		Blancano medio
B.2.2	Duncan	Arizona, E.U.A.	1703	2.8	1704	2.8	2.6 (5676)	2.6 (5677)		Blancano medio

Cong.	Localidades	País	FAE	Max Ma	LAE	Min Ma	FAE(Alroy, 1994)	LAE (Alroy, 1994)	Edad numérica obtenido de diferentes fuentes bibliográficas	Edad NALMA's
B.2.2	Rancho Viejo	Guanajuato, México	2170	3.2	2171	3.2	4.2 (5485)	4.2 (5486)	3.32±0.02 Ma. métodos de Ar/Ar (Kowallis <i>et al.</i> 1998), y 3.36±0.04 Ma. por nuevos análisis de Ar/Ar en (Flynn <i>et al.</i> , 2005)	Blancano medio
B.2.2	La Goleta	Michoacán, México	2256	3.3	2257	3.3	3.5 (5564)	3.5 (5565)	3.6 Ma. basado en "lentes de ceniza volcánica": (Carranza, 1992)	Blancano medio
B.2.2	Las Tunas	Baja California Sur, México	2167	3.2	2167	3.2	4.4 (5459)	4.4 (5460)		Blancano medio
B.2.2	Post Ranch	Arizona, E.U.A.	1904	3.0	1905	3.0	2.7 (5664)	2.7 (5665)	3.1 +/- 0.7 Ma. FT en Zirconio y 3.44 Ma paleomagnetismo (Johnson <i>et al.</i> , 1975)	Blancano medio
B.2.2	Bear Spring	Arizona, E.U.A.	1702	2.9	1525	2.6	4.3 (5476)	2.5 (5715)		Blancano medio
C.3.1	Broadwater Loc. A	Nebraska, E.U.A	1388	2.4	1389	2.4	3.3 (5588)	3.2 (5589)		Blancano tardío
C.3.1	Big Spring Gravel P.	Nebraska, E.U.A	1280	2.3	1281	2.3	2.0 (5799)	2.0 (5800)		Blancano tardío
C.3.1	Sand Draw Quarry	Nebraska, E.U.A	1377	2.4	1378	2.4	2.4 (5732)	2.4 (5733)		Blancano tardío
C.3.1	Red Light 40855	Texas, E.U.A	1605	2.7	1605	2.7	2.9 (5629)	2.9 (5630)		Blancano tardío
C.3.1	Red Light 40664	Texas, E.U.A	1621	2.7	1333	2.4	2.7 (5664)	2.5 (5703)		Blancano tardío
C.3.1	Red Quarry	Texas E.U.A	1582	2.6	1583	2.5	2.8 (5651)	2.8 (5652)	2.8 ± 0.3 Ma. F-T de vidrio (Schultz 1990).	Blancano tardío
C.3.1	Carter Quarry	Texas, E.U.A	1659	2.7	1660	2.7	2.8 (5651)	2.8 (5652)		Blancano tardío
C.3.1	111 Ranch (Middle)	Arizona, E.U.A	1583	2.6	1584	2.6	2.5 (5702)	2.5 (5703)		Blancano tardío
C.3.1	111 Ranch (Upper)	Arizona, E.U.A	1583	2.6	1584	2.6	2.5 (5702)	2.5 (5703)	Cron Gauss superior, 2.6 Ma. métodos magneto-estratigráficos (Tomida, 1987).	Blancano tardío
C.3.1	111 Ranch (Lower)	Arizona, E.U.A	1583	2.6	1584	2.6	2.5 (5702)	2.5 (5703)		Blancano tardío
C.3.1	San Diego Formation	California, E.U.A	1577	2.6	1578	2.6	2.8 (5645)	2.8 (5646)		Blancano tardío
C.3.1	Pearson Mesa	Nuevo MexE.U.A	1531	2.6	1531	2.6				Blancano tardío
C.3.1	Cita Canyon	Texas , E.U.A	1642	2.7	1643	2.7	3.2 (5596)	3.2 (5597)		Blancano tardío
C.3.1	Red Light 40856	Texas, E.U.A	1405	2.5	1406	2.5	2.7 (5664)	2.5 (5715)		Blancano tardío
C.3.1	Radec	Arizona, E.U.A	1738	2.8	1739	2.8	4.5 (5454)	4.5 (5455)		Blancano tardío
C.3.2	Kissimmee River	Florida, E.U.A	1126	2.2	1164	2.2	2.1 (5781)	2.1 (5782)		Blancano tardío
C.3.2	Santa Fe River I	Florida, E.U.A	1163	2.2	1164	2.2				Blancano tardío
C.3.2	Haile XVA	Florida, E.U.A	1203	2.3	1204	2.3	3.5 (5561)	3.5 (5562)		Blancano tardío
C.3.2	APAC Shell Pit	Florida, E.U.A	1204	2.3	1205	2.3	3.5 (5561)	3.5 (5562)		Blancano tardío
C.1.1	Vallecito Creek 53	California, E.U.A	1044	2.1	1045	2.1	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir

Cong.	Localidades	País	FAE	Max Ma	LAE	Min Ma	FAE(Alroy, 1994)	LAE (Alroy, 1994)	Edad numérica obtenido de diferentes fuentes bibliográficas	Edad NALMA's
C.1.1	Vallecito Creek 47	California, E.U.A	1078	2.1	1079	2.1	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.1	Vallecito Creek 57	California, E.U.A	1078	2.1	1079	2.1	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.1	Vallecito Creek 60	California, E.U.A	0706	1.8	0707	1.8	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.1	Vallecito Creek 59	California, E.U.A	0706	1.8	0707	1.8	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.1	Vallecito Creek 56	California, E.U.A	0778	1.8	0779	1.8	1.7 (5861)	1.7 (5862)	1.77 a 1.95 Ma. paleomagnetismo (Cassiliano, 1999)	Lím Bl/Ir
C.1.1	Vallecito Creek 58	California, E.U.A	0706	1.8	0707	1.8	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.1	Vallecito Creek 51	California, E.U.A	1078	2.1	1079	2.1	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.1	Vallecito Creek 52	California, E.U.A	1004	2.1	1005	2.1	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.1	Vallecito Creek 62	California, E.U.A	0706	1.8	0707	1.8	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.2	Vallecito Creek 50	California, E.U.A	0706	1.8	0707	1.8	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.2	Whit Rock Sandpit	Kansas, E.U.A	1078	2.1	1079	2.1	4.5 (5450)	4.5 (5451)		Lím Bl/Ir
C.1.2	Arroyo Seco 44	California, E.U.A	1078	2.1	1079	2.1	4.5 (5450)	4.5 (5451)		Lím Bl/Ir
C.1.2	Arroyo Seco 45	California, E.U.A	1078	2.1	1079	2.1	4.5 (5450)	4.5 (5451)		Lím Bl/Ir
C.1.2	Vallecito Creek 49	California, E.U.A	0706	1.8	0707	1.8	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.2	Vallecito Creek 54	California, E.U.A	0706	1.8	0707	1.8	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.2	Vallecito Creek 61	California, E.U.A	1006	2.1	1007	2.1	1.7 (5861)	1.7 (5862)		Lím Bl/Ir
C.1.3	California Oak 05.006.303	California, E.U.A	0781	1.8	0782	1.8				Lím Bl/Ir
C.1.3	California Oak 5.6.155	California, E.U.A	0779	1.8	0780	1.8	1.8 (5844)	1.8 (5845)		Lím Bl/Ir
C.1.3	Curtis Floss	Arizona	1125	2.2	1126	2.3	2.3 (5743)	2.3 (5744)		Lím Bl/Ir
C.1.3	Gidley Rod	Arizona	0979	2.0	0980	2.0	2.5 (5698)	2.5 (5699)		Lím Bl/Ir
C.1.3	Tecolotlan (Irv)	Jalisco, México	0922	2.0	0923	2.0			2.60 ± 0.20 Ma. Fussion-Track (Kowallis <i>et al.</i> , 1998).	Lím Bl/Ir
C.2.1	Courtlan Canal	Kansas, EUA	0071	0.8	1321	0.8	0.6 (6080)	0.6 (6081)		Ir. temprano
C.2.1	Rock Creek	Texas, EUA	0243	1.3	0244	1.3	1.3 (5943)	1.3 (5944)	0.6 Ma (= 0.620) + / - 0.014 por métodos de KA en sanidina (Naeser <i>et al.</i> , 1973).	Ir. temprano
C.2.1	Gilliland	Texas, EUA	0094	1.2	0095	1.2	1.3 (5938)	1.3 (5939)		Ir. temprano
C.2.1	Holloman	Oklahoma, EUA	0096	1.2	0097	1.2	1.5 (5897)	1.5 (5898)		Ir. temprano
C.2.1	Slaton Quarry	Texas, EUA	0077	0.8	0078	0.8	0.5 (6104)	0.5 (6105)		Ir. temprano
C.2.1	UTEP 97	Nuevo México, EUA	0159	1.2	0160	1.2	2.5 (5702)	2.5 (5703)		Ir. temprano
C.2.2	Inglis IA	Florida, EUA	0534	1.6	0535	1.6	1.6 (5887)	1.6 (5888)		Ir. temprano
C.2.2	Leisey Shell Pit IA	Florida, EUA	0536	1.6	0637	1.6	1.6 (5882)	0.4 (6118)	2.08 +/- 0.56 Ma. Datado en isotopo de Strontium (Alroy [NCEAS], 2000).	Ir. temprano

Cong.	Localidades	País	FAE	Max Ma	LAE	Min Ma	FAE(Alroy, 1994)	LAE (Alroy, 1994)	Edad numérica obtenido de diferentes fuentes bibliográficas	Edad NALMA's
C.2.2	Haile 16 ^a	Florida, EUA	0148	1.2	0149	1.2	0.3 (6133)	0.3 (6134)		Ir. temprano
C.2.2	EL Golfo de Santa Clara	Sonora, México	0531	1.6	0532	1.6	1.9 (5817)	1.9 (5818)		Ir. temprano
C.3.5	Chamberino-Canutillo	Nuevo México E.U.A	0112	1.2	0113	1.2	1.5 (5900)	1.5 (5901)		Ir. temprano
C.3.5	Kanopolis	Kansas, E.U.A	0078	0.8	0079	0.8	0.6 (6088)	0.5 (6089)		Ir. temprano
C.3.5	Chapala	Jalisco, México	0094	1.0	0095	1.0	1.0 (6010)	0.9 (6011)		Ir. temprano
C.3.5	Quinlan	Oklahoma, E.U.A	0096	1.0	0098	1.0	1.7 (5861)	0.6 (6081)		Ir. temprano
C.3.4	Rancho La Brea Gral.	California, E.U.A.	0019	0.2	0003	0.00			0.035 a 0.030 Ma. métodos de C14 (Coltrain <i>et al.</i> 2004; Carrasco <i>et al.</i> , [Miomap], 2005)	Ir. tardío
C.3.4	Rancho La Brea 2	California, E.U.A.	0012	0.2	0002	0.0			0.028 a 0.015 Ma. métodos de C14 (Coltrain <i>et al.</i> 2004; Carrasco <i>et al.</i> , [Miomap], 2005)	Ir. tardío
C.3.4	Cedazo	Aguascalientes, México	0013	0.2	0014	0.2	1.0 (6010)	0.9 (6011)		Ir. tardío
C.3.4	Redick IA	Florida, E.U.A.	0005	0.0	0006	0.0				Ir. tardío
C.3.4	Arredondo IIA	Florida, E.U.A.	0002	0.0	0003	0.0	0.2 (6161)	0.0 (6197)		Ir. tardío
C.3.3	Terapa	Sonora, México	0522	0.6	0523	0.6			Método 40Ar/39Ar que varían entre 1.7 ± 0.74 y 0.61 ± 0.08 Ma. (Carranza-Castañeda & Roldán-Quintan, 2007); 0.570 a 0.310 métodos de 40Ar/39Ar (Mead <i>et al.</i> 2006)	Ir. tardío
C.3.3	Smith Ranch	Texas, E.U.A.	0014	0.2	0015	0.2	0.4 (6112)	0.1 (6182)		Ir. tardío
C.3.3	Tequixquiac I	Edo. México México	0001	0.00	0002	0.0				Ir. tardío
C.3.3	Campbell Hill	California, E.U.A.	0009	0.1	0010	0.1	0.4 (6122)	0.0 (6197)		Ir. tardío
C.3.3	Newport Bay	California, E.U.A.	0012	0.2	0011	0.2	0.1 (6184)	0.1 (6185)	0.122 ± 0.025 Ma. métodos de isotopos de oxígeno marino (s 18 O) (Powell, <i>et al.</i> , 2004)	Ir. tardío
C.3.3	La Brisca	Sonora, México	0019	0.2	0020	0.3	0.1 (6168)	0.0 (6197)		Ir. tardío
C.3.3	Cueva de San Agustín	Oaxaca, México	0010	0.1	0011	0.1				Ir. tardío
C.3.3	Teichart Gravel Pit	California, E.U.A.	0026	0.3	0027	0.3	0.2 (6165)	0.0 (6197)		Ir. tardío
C.3.2	Silver Creek	Utah, E.U.A	0011	0.1	0012	0.2	0.1 (6178)	0.1 (6182)	0.070 ± 0.30 Ma. métodos de C14 (Carrasco <i>et al.</i> , [Miomap] 2005).	Ir. tardío
C.3.2	Mesa de Maya	Colorado, E.U.A.	0012	0.2	0013	0.2	0.5 (6104)	0.5 (6105)		Ir. tardío
C.3.2	Tranquility	California, E.U.A.	0012	0.2	0013	0.2	0.2 (6165)	0.0 (6197)		Ir. tardío

Cong.	Localidades	País	FAE	Max Ma	LAE	Min Ma	FAE(Alroy, 1994)	LAE (Alroy, 1994)	Edad numérica obtenido de diferentes fuentes bibliográficas	Edad NALMA's
D.1	Dallas	Texas, E.U.A.								Holoceno
D.1	Denver	Colorado, E.U.A.								Holoceno
D.1	El Paso	Texas, E.U.A.								Holoceno
D.1	Eureka	Kansas, E.U.A.								Holoceno
D.1	Fresno	California, E.U.A.								Holoceno
D.1	Las Vegas	Nevada, E.U.A.								Holoceno
D.1	Lubbock	California, E.U.A.								Holoceno
D.1	Moab	Utha, E.U.A.								Holoceno
D.1	Prescott	Arizona, E.U.A.								Holoceno
D.1	San Antonio	Texas, E.U.A.								Holoceno
D.1	San Diego	California, E.U.A.								Holoceno
D.1	Wichita	Kansas, E.U.A.								Holoceno
D.1	Yuma	Arizona, E.U.A.								Holoceno

Anexo 1: Esta información está disponible como archivo suplementario en <http://revista.macn.gob.ar/ojs>

BIBLIOGRAFIA

- Alberdi, M.T., Azanza, B., Cerdeño E., & Prado, J.L. 1997. Similarity relationship between Mammal faunas and biochronology from Latest Miocene to Pleistocene in Mediterranean area. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 90: 115-132.
- Alroy, J. 1994. Appearance event ordination: A New Biochronologic Method. *Paleobiology* 20: 191-207.
- Alroy, J. 1996. Constant extinction, constrained diversification, and uncoordinated stasis in North American mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 127: 285-311.
- Alroy, J. 1998. Equilibrial Diversity Dynamics in North American Mammals. In: M.L., McKinney & J.A. Drake (eds.), *Biodiversity Dynamics: turnover of populations, taxa, and communities*, pp. 232-287 Casebound editions of Columbia University Press.
- Alroy, J. 2000. A Quantitative North American Mammalian Time Scale. Available at www.nceas.ucsb.edu/~alroy/TimeScale.html. Accessed November 12, 2015.
- Alroy, J. 2001. A Multispecies Overkill Simulation of the End-Pleistocene Megafaunal Mass Extinction. *Science*, 292: 1893-1896.
- Alroy, J., & M.A. Kosnik. 2006. Conjunction Version OS 10.4.6 Available online <http://www.nceas.ucsb.edu/~alroy/biochronology.html> Accessed September 2015
- Arroyo-Cabrales, J. & E. Johnson. 2003. Catálogo de los ejemplares tipo precedentes de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, México. Universidad Nacional Autónoma de México, *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 20:79-93.
- Arroyo-Cabrales, J., Jonson, E., Haas, H., Paredes, M.R., Ralph, R.W. & W.T. Hartwell. 1995. First radiocarbon dates for San Josecito Cave, Nuevo León, México. *Quaternary Research* 43: 225-258.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., Laurito, C., Johnson, E., Alberdi, M.T. & A.L. Valerio-Zamora. 2007. The Proboscideans (Mammalia) from Mesoamerica. *Quaternary International*, (169-170): 17-23.
- Azanza, B., Alberdi, M.T., Cerdeño, E., & J.L. Prado. 1997. Contribución de los análisis multivariantes a la biocronología continental. En: Calvo, J. P. & J. Morales (eds.). *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*, pp. 37-40. Universidad Complutense de Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Sociedad de Amigos del MNCN.
- Bacon, C.R., Giovannetti, D.M., Duffield, W.A. & G.B. Dalrymple. 1979. *New constraints on the age of the Coso Formation, Inyo County, California*. Geological Society of America. Abstracts with Programs vol.11, n. 3, 67 pp.
- Barnosky, A.D. 2005. Effects of Quaternary Climatic Change on Speciation in Mammals. *Journal of Mammalian Evolution* 12: 247-256.
- Barnosky, A.D., Holmes, M., Kirchholtes, R., Lindsey, E., Maguire, K.C., Poust, A.W., Stegner, M.A., Sunseri, J., Swartz, B., Swift J., Villavicencio, N.A., & G.O.U. Wogan, 2014. Prelude to the Anthropocene: Two new North American Land Mammal Ages (NALMAs). *The Anthropocene Review*, 1: 225-242.
- Bell, C.J., Lundelius, E.L., Barnosky, A.D., Graham, R.W., Lindsay, E.H., Ruez Jr. D.R., Semken, H.A., Webb, S.D., & R.J. Zakrzewski. 2004. The Blancan,

- Irvingtonian, and Rancholabrean Mammals ages. In: M.O. Woodburne (ed.), Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology, pp. 232-314, Columbia University Press, New York.
- Berggren, W.A. 1972. Late Pliocene-Pleistocene glaciation. In: A.S. Laughton, W.A. Berggren, et al. (eds.), Initial Report of the Deep-Sea Drilling Project, 12, pp. 953-963, United States Government Printing Office, Washington, D.C.
- Berggren, W.A., Hilgen F.J., Langereis, C.G., Kent, D.V., Obradovich, J.D., Raffi, I., Raymo M.E., & N.J. Shackleton. 1995. Late Neogene chronology: New perspectives in high-resolution stratigraphy. *Geological Society of American Bulletin* 107: 1272-1287.
- Behrensmeyer A.K., Damuth J.D., DiMichele, W.A., Posst R., Sues H. & S.L. Wing. 1992 *Terrestrial Ecosystems through Time: Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. The University Chicago Press, Chicago, 568 pp.
- Blakey, R. 2006. North America Paleogeography Map. Available at <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7>. Acceso, Junio de 2017.
- Cannon, D.M. 2004. Geographic variability in North American mammal community richness during the terminal Pleistocene. *Quaternary Science Reviews* 23: 1099-1123.
- Carranza-Castañeda, O. 1992. Una nueva localidad del Henfiliano Tardío en la Mesa Central de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 10: 179-196.
- Carranza-Castañeda, O. & W.E. Miller. 2002. Inmigrantes sudamericanos en las faunas del terciario tardío del centro de México. En: Montellanos-Ballesteros, M. & J. Arroyo-Cabrales (eds.), Avances en los estudios pleomastozoológicos en México. 69-80 pp. Colección Científica 443, Serie Arqueológica del Instituto Nacional de Arqueología e Historia, Ciudad de México.
- Carranza-Castañeda, O. & W.E. Miller. 2004. Late Tertiary Terrestrial Mammals from Central Mexico and their relationship to South American Immigrants. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7: 249-261.
- Carranza-Castañeda, O., Miller, W.E. & J.B. Kowallis. 2003. Relevance of the late Tertiary mammalian faunas in Central México, and the Great American Biotic Interchange (4, supplement). En: Cordilleran Section - 99th Annual: Vallarta, México: Geological Society of America, Abstracts with Programs, 35, 30-5 pp.
- Carranza-Castañeda, O. & J. Roldán-Quintana. 2007. Mastofaunula de la Cuenca de Moctezuma, Cenozoico tardío de Sonora, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 24: 81-88.
- Carrasco, M.A., B.P. Kraatz, E.B. Davis, & A.D. Barnosky. 2005. Miocene Mammal Mapping Project (MIOMAP). University of California Museum of Paleontology, Available: <http://www.ucmp.berkeley.edu/miomap/> Accessed: 18, 20, September of 2015.
- Cassiliano, M.L. 1999. Biostratigraphy of Blancan and Irvingtonian mammals in the Fish Creek Vallecito Creek section, southern California, and a review of the Blancan-Irvingtonian boundary. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 169-186.
- Cisneros, J.C. 2005. New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. *Revista Brasileira de Paleontologia* 8: 239-255.
- Coltrain, J.B., John M.H., Thure E.C., James R.E., Dearing M.D., Ward J. & J. Allen. 2004. Rancho La Brea stable isotope biogeochemistry and its implications for the palaeoecology of late Pleistocene, coastal southern California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 2005: 199-219.
- Cortés-Ortiz, I., Bermingham, E., Rico, C., Rodríguez-Luna, E., Sampaio, I. & M. Ruiz-García. 2003. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 64-8.
- Demant A. 1982. Interpretación geodinámica del vulcanismo del Eje Neovolcánico transmexicano. *Revista del Instituto de Geología* 5: 217-222.
- Domingo, S., Alberdi, T.M. & B. Azanza. 2007. A new quantitative biochronological ordination for the Upper Neogene mammalian localities of Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 255: 361-376.
- Dundas, R.G. 2005. The Late Pleistocene Vertebrate Fauna. In: Hill, Christopher & L.B. Davis (eds.), The Merrell locality (24BE1659) and Centennial Valley, southwest Montana: Pleistocene geology, paleontology, and prehistoric archaeology, pp. 79-90, Bureau of Land Management Cultural Resource Series No. 4, Montana State Office, Billings.
- Dundas, R.G., Smith, R.B. & K. L. Verosub. 1996. The Fairmead Landfill Locality (Pleistocene, Irvingtonian), Madera County, California: preliminary report and significance. *PaleoBios* 17: 50-58.
- Eguiluz, S., Aranda, M., & R. Marrett. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 53: 1-26.
- Escalantes, T., Espinosa, D.N, & J. Llorentes. 2003. Métodos para la identificación, descubrimiento y comparación de patrones biogeográficos: Ejemplos en México. En Morrone, J. J. & J. Llorentes (eds.). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía, pp 303-310, Las prensas en la Ciencia, UNAM, Cd. de México.
- Espinosa Estrada, J. 1976. *Excavaciones arqueológicas en "El Bosque", Informe 1*. Instituto Geográfico Nacional, Managua, pp.76.
- Espinosa-Organista, D.C. Aguilar y T. Escalante. 2001. Endemismo, área de endemismo y regionalización biogeográfica. In: Llorente-Bousquets J. & J.J. Morrone (eds.), Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: conceptos, teorías, métodos y aplicaciones, pp. 31-37. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Evernden, J.F., Savage, D.E., Curtis, G.H., & G.T. James. 1964. Potassium-argon dates and the Cenozoic mammalian chronology of North America. *American Journal of Science* 262: 145-198.
- Feduccia, J. A. 1968. The Pliocene Rails of North

- America. *Auk* 85: 441-453.
- Ferrusquia-Villafranca, I. 1984. A review of the Early and Middle Tertiary Mammal Faunas of Mexico. *Journal Vertebrate of Paleontology* 4: 187-198.
- Fischer, A.G. 1983. The two Phanerozoic supercycles. In: Berggren W.A & Van Couvering (eds.), *Catastrophes and Earth History*, pp. 129-150, Princeton University Press, Princeton, N.J
- Flynn, J.J., Kowallis, B.J., Nuñez, C., Carranza-Castañeda, O., Miller, W.E., Swisher III, C.C & E. Lindsay. 2005. Geochronology of Hemphillian-Blancan aged strata, Guanajuato, Mexico, and implications for the timing of the Great American Biotic Interchange. *Journal of Geology* 113: 287-307.
- Galusha, T., Johnson, L.M., Lindsay, E.H., Opdyke, N.D., & Tedford, R.H., 1984. Biostratigraphy and magneto, late Pliocene rocks, 111 Ranch, Arizona. *Geological Society of America Bulletin*, 85: 714-722.
- Gómez-Cano, A., Hernández-Fernández, M., & M. Álvarez-Sierra. 2011. Biogeographic provincialism in rodent faunas from the Iberocccitanian Region (southwestern Europe) generates severe diachrony within the Mammalian Neogene (MN) biochronologic scale during the Late Miocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 307: 193-204.
- Graham, R.W. 1998. The Pleistocene terrestrial mammal fauna of North America. In: Janis, C.M., Scott, K.M., & L.L. Jacobs (eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate-like Mammals*, pp. 66-71, Cambridge University Press, Cambridge.
- Graham, R.W., Lundelius, E.L., Graham, M.A., Schroeder, E.K., Toomey III, R. S., Anderson, E., Barnosky, A.D., Burns, J.A., Churcher, C.S., Grayson, D.K., Guthrie, R.D., Harington, C.R., Jefferson, G.T., Martin, L.D., McDonald, H.G., Morlan, R.E., Semken Jr, H.A., Webb, S.D., Werdelin, L. & M.C. Wilson. (FAUNMAP Working Group). 1996. Spatial response of mammals to late Quaternary environmental fluctuations. *Science* (272): 1601-1606.
- Grayson, D. 2006. The Late Quaternary biogeographic histories of some Great Basin mammals (western, USA). *Quaternary Science Reviews* 25: 2964-2991.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. John Wiley and Sons, New York, 181 pp.
- Haq, B.U., Hardenbol, J. & P.R. Vail. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and eustatic cycles, in Sea-Level Changes: An Integrated Approach. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication, 42:71-108.
- Harington, C.R. 2003. *Annotated Bibliography of Quaternary Vertebrates of Northern North America: With Radiocarbon Dates*. University of Toronto Press, Canada, 539 pp.
- Harrison, J. 1981. A Review of the Extinct Wolverine, *Plesiogulo* (Carnivora: Mustelidae), from North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 46: 1-27.
- Hedberg, H. 1976. *International stratigraphic guide: A guide to stratigraphic classification, terminology, and procedure by International Subcommission on Stratigraphic Classification of IUGS Commission on Stratigraphy*. Wiley, New York, 200 p.
- Hofreiter M. & J. Stewart. 2009. Ecological change, range fluctuations and population dynamics during the Pleistocene. *Current biology* 19: 84-94.
- Hernández-Fernández, M., Anzaza, B., & M.A. Álvarez-Sierra. 2004. Iberian Plio-Pleistocene biochronology: micromammalian evidence for MNs and ELMAs calibration in southwestern Europe. *Journal of Quaternary Science* 19: 605-616.
- Hernández-Jasso, R. E. 2015. Biocronología, Paleobiogeografía y Paleoecología de macromamíferos del Neógeno tardío de Norteamérica meridional, (Tesis doctoral), Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España.
- 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: e063
- Hibbard, C.W. 1942. Pleistocene mammals from Kansas. *State Geological Survey of Kansas Bulletin* 41:261-269.
- Hibbard, C.W. 1949. Pleistocene vertebrate paleontology in North America. *Bulletin of the Geological Society of America* 60:1417-1428.
- Hibbard, C.W. 1955. The Jinglebob interglacial (Sangamon?) fauna from Kansas and its climatic significance. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan Plates* 1-2, Chart 1., 12:179-228.
- Hibbard, C.W., Ray, D.E., Savage, D.E., Taylor, D.W. & J.E. Guilday. 1965. Quaternary mammals of North America. In: Wright Jr, H.E. & D.G. Frey (eds.), *The Quaternary of the United States*, A review volume for the VII congress of the International Association for Quaternary Research, pp. 509-525, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hulbert, R.C. 2005. Late Miocene *Tapirus* (Mammalia, Perissodactyla) from Florida, with description of a new species, *Tapirus webbi*. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 45: 465-494.
- Hunt, R.M, Jr. 2004. Global climate and the evolution of mammalian carnivores during the Cenozoic in North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 285: 139-156.
- IBM Corp Released. 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, version 20.0, Armonk, New York, USA. Aviable in <http://www.spss.com> Accessed in 19 de August, 2016.
- James, G.T. 1963. *Paleontology and nonmarine stratigraphy of the Cuyama Valley badlands, California; Part 1, Geology, faunal interpretations, and systematic descriptions of Chiroptera, Insectivora, and Rodentia*. Editorial, University of California Publications in Geological Sciences, California vol. 45, 154 pp.
- Janis, C.M., Scott, K.M., & L.L. Jacobs. 1998. *Evolution of Tertiary Mammals of North America*.

- Volume 1: *Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate-like Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, 691 pp.
- Janis, C.M., Damuth, J. & J. M. Theodor. 2004. The species richness of Miocene browsers, and implications for habitat type and primary productivity in the North American grassland biome. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207: 371-398.
- Jiménez-Hidalgo, E., & O. Carranza-Castañeda. 2010. Blancan camelids from San Miguel de Allende, Guanajuato, central México. *Journal of Paleontology* 84:51-65.
- Johnson, N.M., Opdyke, N.D. & E.H. Lindsay. 1975. Magnetic polarity stratigraphy of Pliocene-Pleistocene terrestrial deposits and vertebrate faunas, San Pedro Valley, Arizona. *Geological Society of America Bulletin* 86: 5-12.
- Kowallis, B.J., Swisher, C.C., Carranza-Castaneda, O., Miller, W.E. & D.G. Tingey. 1998. Preliminary radiometric dates in selected late Tertiary vertebrate faunas from Mexico. In: Carranza-Castañeda, O. & D.A. Cordoba-Méndez (eds.), *Avances en investigación, paleontología de vertebrados*, pp. 103-108, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Volumen 1, Publicación Especial, Pachuca, México.
- Kurtén, B. 1971. *The age of mammals*. Columbia University Press, New York, 250 pp.
- Kurtén, B. & E. Anderson. 1980. *Pleistocene mammals of North America*. Columbia University Press, New York, 442 pp.
- Latorre, C., Quade, J. & W. McIntosh. 1997. The expansion of C₄ grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science letters* 146: 83-96.
- Laurito, C.A. 1988. Los Proboscidos fósiles de Costa Rica y su contexto en la América Central. *Vínculos. Revista de Antropología del Museo Nacional de Costa Rica* (14): 29-58.
- Laurito, C. & D.H. Aguilar. 2006. El registro de *Mammuthus* (Proboscidea, Elephantidae) en la República de El Salvador, América Central. *Revista Geológica América Central* 34: 73-81.
- Laurito, C. & A.L. Valerio. 2012. 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.
- Lindsay, E.H., Opdyke, N. & M.J. Noye. 1984. Blancan-Hemphillian Land Mammal Ages and Late Cenozoic mammal dispersal event. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 12: 445-488.
- Lindsay, E.H., Mou, Y., Downs, W., Pederson, J., Kelly, T.S., Henry, C. & J. Trexler. 2002. Recognition of the Hemphillian/Blancan boundary in Nevada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 429-442.
- Lindsay, E.H., Jacobs, L.L. & N.D. Tessman. 2006. Vertebrate fossils from Yepómera, Chihuahua, Mexico. In: O. Carranza-Castañeda, & E.H. Lindsay (eds), *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*. Publicación Especial 4, pp. 19-32, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Ciudad de México.
- Lucas, S.G. 1993. Vertebrate biochronology of the Jurassic-Cretaceous boundary, North American western interior. In: Torrens, H.S. & D. Palmer (eds.), *Modern Geology*, pp. 371-390, Gordon and Breach Science Publishers, v. 18, Philadelphia.
- Lucas, S.G. 1997. Land-mammal ages. In: Padian, Kevin & Currie, Philip J. (eds.), pp. 395-397, *Encyclopedia of Dinosaurs*, Elsevier Inc., London.
- Lundelius, E., Downs T., Lindsay, E.H., Semken, H.A., Zakrzewski, R.J., Churcher, C.S., Harinton, C.R., Schultz, G.E. & S.D. Webb. 1987. The North American Quaternary Sequence. In: M.O. Woodburne (eds.), *Cenozoic mammals of North America*, pp. 211-235, University of California Press, Berkeley, California.
- Lyons K.S., Smith F.A., Wagner P.J., White E.P. & J.H. Brown. 2004. Was a 'hyperdisease' responsible for the Late Pleistocene megafaunal extinction? *Ecology Letters* 7, 859-868.
- MacFadden, B.J., Johnson, N.M., & N.D. Opdyke. 1979. Magnetic polarity stratigraphy of the Mio-Pliocene mammal-bearing Big Sandy Formation of western Arizona. *Earth and Planetary Science Letters* 44: 349-364.
- MacFadden, B.J., Solounias, N. & T.E. Cerling. 1999. Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science* 283: 824-827.
- MacFadden, B.J. 2005. Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology. *Journal of Paleontology* 79: 806-808.
- Marshall, L.G., Butler, R.F., Drake, R.E., Curtis, G.H. & R.H. Tedford. 1979. Calibration of the great American interchange. *Science* 204: 272-279.
- Marshall, L.G. 1988. Land Mammals and the Great American Interchange. *American Scientist* 76: 380-388.
- Martin, L.D. 1979. The biostratigraphy of arvicoline rodents in North America. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences* 7: 91-100.
- Martin, L.D. 1995. Tertiary extinction cycles and the Pliocene-Pleistocene boundary. In: W. Dort Jr. (ed.), *Institute for Tertiary-Quaternary Studies, TER-QUA symposium series*, pp. 33-40, Nebraska Academic of Science, Lincoln.
- Martin, L.D., & R.S. Hoffmann. 1987. Pleistocene faunal provinces and Holocene biomes of the central Great Plains. In: W.C. Johnson (ed.), *Quaternary Environments of Kansas*. pp. 159-165, Kansas Geological Survey Guidebook Serie 5. Lawrence, Kansas.
- Martin, L.D. & J.B. Martin. 1987. Equability in the Late Pleistocene. In: Johnson, W. C. (Ed.). *Quaternary Environments of Kansas*, pp. 123-127, Kansas

- Geological Survey, Lawrence, Kansas.
- Martin, L.D., & A.M. Neuner. 1978. The end of the Pleistocene in North America. *Transactions of the Nebraska Academy of Science* 6: 117-126.
- Martin, P.S. 1967. Prehistoric overkill. In: Pleistocene extinctions: The search for a cause (Martin P.S. & H.E. Wright Jr. (eds.)), The earliest records of Bison in midlatitude North America, pp. 75-120., Yale University Press, New Haven, CT.
- McDonald, J.N. & G. Morgan. 2004. *Journal Vertebrate of Paleontology*, 24: (3 supplement)1A
- McGill, B.J., Dalí, E.A. & B.A. Maurer. 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.
- McKenna, M.C. & S.K. Bell. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York, 631 pp.
- McMichael, A.J. 2001. *Human Frontiers, Environments and Disease: Past Patterns, Uncertain Futures*. Cambridge University Press, Cambridge, 430 pp.
- Mead, J.I., Baez, A., Swift, S.I., Carpenter, M.C., Hollenshead, M., Czaplewski N.J., Steadman, D.W., Bright, J. & J. Arrollo-Cabrales. 2006. Tropical marsh and savanna of the late Pleistocene in Northeastern Sonora, México. *The Southwestern Naturalist* (51): 226-239.
- Miller, E.W. & O. Carranza-Castañeda. 2002. Importante of Mexico's late Tertiary mammalian faunas., In: M. Montellano-Ballesteros y J. Arroyo Cabrales (Eds.), Avances de los estudios paleomastozoológicos, Colección Científica 443. Pp. 83-102 [English 83-93; Spanish 94-102], Serie Arqueológica del Instituto Nacional de Arqueología e Historia, México, D.F.
- Morgan, G.S. 2005. The Great American Biotic Interchange in Florida. *Bulletin of Florida Museum Natural History* 45: 271-311.
- Morgan, G.S. & S.G. Lucas. 2003. Mammalian Biocronology Blancan and Irvingtonian (Pliocene and Early Pleistocene) faunas from New Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 279: 269-320.
- Morgan, G.S. & S.G. Lucas. 2005. Pleistocene vertebrate faunas in New Mexico from alluvial, fluvial, and lacustrine deposits. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 28: 185-248.
- Morgan, G.S. & S.D. Emslie. 2010. Tropical and western influences in vertebrate faunas from Pliocene and Pleistocene of Florida. *Quaternary international* (217): 143-158.
- Morrone J.J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207-252.
- Mooser, O. & W. Dalquest. 1975. Pleistocene from Aguascalientes central Mexico. *Journal of Mammalogy* 56: 181-820.
- Murray, L.K., Ruez Jr. D.R. & C.J. Bell, 2011. New perspectives on lagomorph and rodent biochronology in the Anza-Borrego Desert of southern California, USA. *Palaeontologia Electronica* 14: 1-14.
- Naeser, C.W., Izett, G.A. & R.E. Wilcox, 1973. Zircon fissiontrack ages of Pearlette-like volcanic ash beds in the Great Plains. *Geological Society of America Abstracts with Programs* 3:657.
- Olson, E.C. 1952. The evolution of a Permian vertebrate chronofauna. *Evolution* (6): 181-196.
- Osborn, H.F. 1924. Additional generic and specific stages in the evolution of Proboscidea. *American Museum Novitates* 238: 1-16.
- Pickford, M., & J. Morales. 1994. Biostratigraphy and palaeobiogeography of East Africa and the Iberian Peninsula. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 112: 297-322.
- Preston, R. 1971. Pleistocene Turtles from the Arkalon Local Fauna of Southwestern, Kansas. *Journal of Herpetology* 5: 208-211.
- Prothero, D.R. 1995. Geochronology and Magnetostratigraphy of Paleogene North American Land Mammals "Ages". In: W.A. Beggren, D.V. Kent, M. P. Aubry, & J. Hardenbol (eds.) An Update. Geochronology, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation, pp. 305-315, Special publications 54, Tulsa, Oklahoma.
- Prothero, D.R. 2007. *Magnetic Stratigraphy of the upper Miocene Thousand Creek Formation, Northwestern Nevada*. Abstracts of the 2007 the Annual Meeting Geological Society of America, Denver, Colorado 55 pp.
- Potts, R. & A.K. Behrensmeyer 1992. Late Cenozoic terrestrial ecosystems. In: Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., Di Michele, W.A., Posst, R., Sues H., & S.L. Wing (eds.), Terrestrial Ecosystems through Time: Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals, pp. 418-519, The University Chicago Press, Chicago.
- Powell, C.L. II., Grant, L.B. & S. Conkling. 2005. Paleoecologic analysis and age of a new late Pleistocene fossil locality in upper Newport Bay, Orange County, California. *The Veliger*, 47: 171-180.
- Repenning, C.A. 1987. Biochronology of the microtine rodents of the United States., In: M.O. Woodburne (ed.), Cenozoic mammals of North America: Geochronology and biostratigraphy, pp. 236-268, University of California Press, Berkeley.
- Repenning, C.A. 2001. Beringian climate during intercontinental dispersal: A mouse eye view. *Quaternary Science Reviews* 20: 25-40.
- Repenning, C.A. & O. Fejfar. 1977. Holarctic correlations of microtid rodents. In: V. Ibrava (ed.), Project 73/1/24 Quaternary glaciations in the Northern Hemisphere, report n° 4 on the session in Stuttgart, Federal Republic of Germany, pp. 234-250, IUGS-UNESCO International Correlation Program. Geological Survey, Prague Czechoslovakia. Prague.
- Repenning, C.A., O. Fejfar, & W.D. Heinrich. 1990. Arvicolid rodent biochronology of the northern hemisphere. In: O. Fejfar & W.D. Heinrich (ed.), International symposium: Evolution, phylogeny and biostratigraphy of arvicolid (Rodentia, Mammalia), pp. 385-417. International Geological

- Correlation Programme 216, Bio-Events, Global Biological Events in Earth History, Geological Survey, Prague.
- Riddle, B. & D. Hafner. 2006. Biogeografía histórica de los desiertos cálidos de Norteamérica. *New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin* 32: 57-65.
- Ríos-Muñoz, C. 2013. ¿Es posible reconocer una unidad biótica entre América del Norte y del Sur?. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1022-1030.
- Rodríguez, Xosé P. 2005. Norteamérica., In: Carbonell, E (Ed.), Hominidos, la primera ocupación de los continentes, pp. 627-785, Editorial Ariel, S.A. Barcelona, España.
- Russell, L.S. 1975. Mammalian faunal succession in the Cretaceous System of western North America. *Geological Association of Canada, Special Paper* 13: 137-160.
- Sanders, A.E. 2002. Additions to the Pleistocene mammal faunas of South Carolina, North Carolina, and Georgia. *Transactions of the American Philosophical Society* 92: 1-152.
- Savage, D.E. 1951. Late Cenozoic vertebrates of the San Francisco Bay region. University of California Publications. *Bulletin of the Department of Geological Sciences* 28: 215-314.
- Schultz, C.B., & J.M. Hillerud. 1977. The antiquity of *Bison latifrons* (Harlan) in the Great Plains of North America. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences and Affiliated Societies* 4: 103-116.
- Schultz, C.B., Martin, L.D., Tanner, L.G. & R.G. Corner. 1978. Provincia Land Mammal Ages for The North American Quaternary. *Transactions Nebraska Academy of Sciences* 5: 59-64.
- Schultz, G.E. 1990. Stop 16: Late Hemphillian faunas of the Texas and Oklahoma panhandles; In: T.C. Gustavson (ed.), Tertiary and Quaternary stratigraphy and vertebrate paleontology of parts of northwestern Texas and eastern New Mexico, pp. 104-111, Bureau of Economic Geology, University of Texas at Austin, Texas.
- Scott, W.E., Pierce, K.L., Bradbury, J.P., & R.M. Forester. 1982. Revised Quaternary stratigraphy and chronology in the American Falls area, southeastern Idaho; In: B. Bonnicksen & R.M. Breckenridge (eds.), Cenozoic geology of Idaho, pp. 581-595, Idaho Department of Lands, Bureau of Mines and Geology Bulletin 26, Idaho.
- Shackleton, N.J. & Hall, M.A. 1984. Oxygen and carbon isotope stratigraphy of Deep Sea Drilling Project Hole 552A: Plio-Pleistocene glacial history. 599-609. In Roberts, D.G. Schnitker, D., et al., Init. Repts. DSDP, v. 81, pp. 599-609. U.S. Gov. Printing Office, Washington, D.C.
- Shapiro, B., Drummond, A.J., Rambaut, A., Wilson, M.C., Matheus, P.E., Sher, A.V., Pybus, O.G., Gilbert, M.T.P., Barnes, I., Binladen, J., Willerslev, E., Hansen, A.J., Baryshnikov, G.F., Burns, J.A., Davydov, S., Driver, J.C., Froese, D.G., Harington, C.R., Keddie, G., Kosintsev, P., Kunz, M.L., Martin, L.D., Stephenson, R.O., Storer, J., Tedford, R., Zimov, S. & A. Cooper. 2004. Rise and Fall of the Beringian Steppe *Bison*. *Science* 306: 1561-1565.
- Shi, G.R. 1993. Multivariate data analysis in palaeoecology and palaeobiogeography: a review. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 105: 199-234.
- Skinner, M.F., Skinner, S.M., & R.J. Gooris. 1977. Stratigraphy and biostratigraphy of late Cenozoic deposits in central Sioux County, western Nebraska. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 158: 263-370.
- Sullivan, R.M. & Lucas, S.G. 2003. *The Kirtlandian, A New Land-Vertebrate "Age" for the Late Cretaceous of Western North America*. New Mexico Geological Society, 54th. Field Conference Geology of the Zuni Plateau, 369-377 pp..
- Tedford, R.H. 1981. Mammalian biochronology of the late Cenozoic basins of New Mexico. *Geological Society of America Bulletin* (92): 1008-1022.
- Tedford, R.H., Skinner, M.F., Fields, R.W., Rensberger, J.M., Whistler, D.P., Galusha, T., Taylor, B.E., Macdonald, J.R. & S.D. Webb. 1987. Faunal succession and biochronology of the Arikarean through Hemphillian interval (late Oligocene through earliest Pliocene epochs). In: M.O. Woodburne (ed.), Cenozoic mammals of North America: biostratigraphy and geochronology, pp. 153-210, University of California Press, Berkeley.
- Tedford, R.H., Albright III, L.B., Banosky, A.D., Ferrusquia-Villafranca, I., Hunt Jr., R.M., Storer, J.E., Swisher III, C.C., Voorhies, M.R., Webb, S.D. & D.P. Whistler. 2004. Mammalian Biochronology of the Arikarean Through Hemphillian Interval (Late Oligocene Through Early Pliocene Epochs). In: M.O. Woodburne (ed.). Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: biostratigraphy and geochronology, pp. 169-215, Columbia University Press, New York.
- Tomida, Y. 1987. Small mammal fossils and correlation of continental deposits, Safford and Duncan Basins, Arizona, USA. *Tokyo: National Science Museum* 3: 16-114 pp.
- Van Couvering, J.A. 1997. *The Pleistocene boundary and the beginning of the Quaternary*. Cambridge University Press. Cambridge, U.K., 296 pp.
- Voorhies, M.R. 1990. Vertebrate biostratigraphy of the Ogallala Group in Nebraska. In: T.C. Gustavson (ed), Austin Geologic framework and regional hydrology: Upper Cenozoic Blackwater Draw and Ogallala formations, Great Plains, pp. 115-151, The University of Texas at Austin, Bureau of Economic Geology, Texas.
- Walsh, S. 2005. The role of stratotypes in stratigraphy Part 2. The debate between Kleinpell and Hedberg, and a proposal for the codification of biochronological units. *Earth-Science Reviews* 70: 47-73.
- Webb, S.D. 1969. Extinction-origination equilibrium in late Cenozoic land mammals of North America. *Evolution* 23: 688-702.
- Webb, S.D. 1974. Chronology of Florida Pleistocene mammals. In: S.D. Webb (ed.), Pleistocene Mammals of Florida, pp. 5-31, University of Florida Press,

- Gainesville.
- Webb, S.D. 1976. Mammalian faunal dynamics of the great American interchange. *Paleobiology* 2: 220-234.
- Webb, S.D. 1977. A History of Savanna Vertebrates in the New World. Part I: North America. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 355-380.
- Webb, S.D. 1983. One two kinds of rapid faunal turnover. In: W.A. Berggren & J.A. Van Couvering (eds.), *Catastrophes and Earth History: The New Uniformitarianism*, pp. 189-210, Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Webb, S.D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. In: Stehli, F.G. & S.D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*, pp. 357-386, Topics in Geobiology, 4. Springer US.
- Webb, S.D. 2000. Evolutionary history of New World Cervidae. In: E.S. Vrba, & G.B. Schaller (eds.), *Antelopes, deer, and relatives: Fossil record, behavioral ecology, systematics, and conservation*, pp. 38-64, Yale University Press, New Haven, CT.
- Webb, S.D. & S.C. Perrigo. 1984. Late Cenozoic vertebrate from Honduras and El Salvador. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4: 237-254.
- Webb S.D., & N.D. Opdyke. 1995. Global climatic influence on Cenozoic Land Mammal faunas; In: National Research Council (eds.), *Effects of Past Global Change on Life*, pp. 184-208, National Academies Press, Washington, D.C.
- Wood II, H.E., Chaney, R.W., Clark, J., Colbert, E.H., Jepsen, G.L., Reside Jr., J.B., & C. Stock. 1941. Nomenclature and correlation of the North American continental Tertiary. *Bulletin of Geological Society of America* 52: 1-48.
- Woodburne, M.O. 1987. *Cenozoic mammals of North America: geochronology and biostratigraphy*. Berkeley, University of California Press, 336 pp.
- Woodburne, M.O. 2004. *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology*. Columbia University Press, New York, pp. 410.
- Woodburne, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 245-264.
- Woodburne M.O. 2006. Mammal ages. *Stratigraphy* 3: 229-261.
- Woodburne, M.O, Cione, A.L., & E.P. Tonni. 2006. Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange. In: O. Carranza-Castañeda, & E.H. Lindsay (eds), *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*, pp. 73-101, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicación Especial 4. Ciudad de México.
- Woodburne, M.O. & C.C. Swisher, III, 1995. Land mammal high-resolution geochronology, intercontinental overland dispersal sea level, climate, and vicariance. In: W.A. Berggren, D.V. Kent & J. Hardenbol (eds), *Geochronology, time-scales and global stratigraphic correlation: framework for an historical geology*, pp. 335-364, Society of Stratigraphic Geology, Special Publication 54, Oklahoma.

Doi: 10.22179/REVMACN.19.518

Recibido: 3-VI-2017
Aceptado: 5-XI-2017

