

El Gran Intercambio Biótico Americano: una revisión paleoambiental de evidencias aportadas por mamíferos y aves neotropicales

J.S. Pelegrin^{1,2,3,*}, S. Gamboa^{1,4}, I. Menéndez^{1,4}, M. Hernández Fernández^{1,4}

(1) Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, España.

(2) Área de Ciencias Ambientales, Facultad de Educación, Universidad Santiago de Cali, Cali, Colombia.

(3) Área de Ciencias Biológicas, Facultad de Salud y Rehabilitación, Institución Universitaria Escuela Nacional del Deporte, Cali, Colombia.

(4) Departamento de Cambio Medioambiental, Instituto de Geociencias, (UCM, CSIC) Madrid, España.

* Autor de correspondencia: J.S. Pelegrin [peleontologo@gmail.com]

> Recibido el 17 de junio de 2017 - Aceptado el 01 de noviembre de 2017

Pelegrin, J.S., Gamboa, S., Menéndez, I., Hernández Fernández, M. 2018. El Gran Intercambio Biótico Americano: una revisión paleoambiental de evidencias aportadas por mamíferos y aves neotropicales. *Ecosistemas* 27(1): 5-17. Doi.: 10.7818/ECOS.1455

Tradicionalmente, se ha considerado que la formación del istmo de Panamá (durante el Plioceno hace 3 Ma) facilitó el movimiento de especies entre Sudamérica y Norteamérica. Este proceso ecológico y evolutivo denominado Gran Intercambio Biótico Americano (GABI) es determinante en la configuración de la biota americana actual. Aunque el GABI comenzó a estudiarse principalmente a partir del registro fósil de diversos grupos (especialmente mamíferos), el conocimiento actual de las especies derivado de estudios biogeográficos, filogenéticos, y de un sustancial incremento del registro fósil, así como el aumento significativo del conocimiento geológico de la región, han permitido plantear escenarios donde el GABI adquiere una mayor complejidad y sugieren un panorama de menor aislamiento para Sudamérica durante el Cenozoico. Las evidencias y estudios más recientes en aves y mamíferos apuntan a múltiples procesos de colonización desde finales del Oligoceno con la entrada de algunos grupos de aves y durante el Mioceno con la colonización de algunos taxones de ambos grupos, eventos que serían previos a lo que habitualmente se ha considerado para el proceso de intercambio. El GABI plenamente establecido, se constituye de 4 fases a lo largo del Plio-Pleistoceno, en cada una de éstas, se presentaron diferentes oleadas de colonización de linajes entre ambos continentes. Asimismo, durante el Pleistoceno-Holoceno se evidenciaron diversos procesos de extinción de especies, la explicación de cuáles fueron los factores determinantes en estos procesos han sido causa de debate, por lo que se discute el estado de la cuestión, mostrando a través de la evidencia cómo se presenta un importante cambio de paradigma con explicaciones basadas en la relevancia de los factores paleogeográficos y los cambios ambientales en los procesos de adaptación biómica, abandonando la clásica idea de la competencia ecológica entre especies norteñas y sureñas. En conclusión, el proceso resulta ser un entramado complejo de interacciones bióticas condicionadas principalmente por factores abióticos cambiantes acaecidos durante el proceso de configuración paleoambiental de las Américas.

Palabras clave: biogeografía; GABI; intercambio americano; paleobiogeografía; paleoecología

Pelegrin, J.S., Gamboa, S., Menéndez, I., Hernández Fernández, M. 2018. The Great American Biotic Interchange: a paleoecological review considering neotropical mammals and birds. *Ecosistemas* 27(1): 5-17. Doi.: 10.7818/ECOS.1455

Under classical point of view, the formation of the Panama Isthmus during Pliocene (3 Ma ago) would have allowed the species interchange between North America and South America. This ecological and evolutionary process named Great American Biotic Interchange (GABI) would be determinant in the configuration of the current American biota. This process began to be studied with information from the fossil record in diverse taxa (especially mammals). Furthermore, information from extant species, biogeographic aspects, phylogenetical analysis, a constant growing of fossil record, as well as a significant increase in the geological knowledge of the zone, have allowed us to propose scenarios for a high complexity GABI processes and suggest a scenario of less isolation for South America during the Cenozoic. The most recent evidence derived from studies in birds and mammals point to multiple colonization events since the late Oligocene with the entry of some bird groups, and later along the Miocene with the colonization of lineages in both taxa, these events were previous to what has usually been considered for the interchange process. The fully established GABI is constituted by 4 phases along the Plio-Pleistocene, in each one of them, different waves of colonization were presented between both continents in a great diversity of lineages. Also during Pleistocene-Holocene several processes of extinction were evidenced, the explanation of which were the determining factors in these processes have been cause of debate, this aspect is discussed in our paper, showing through the evidence an important paradigm with explanations based on the relevance of paleogeographic factors and environmental changes in the adaptation processes to biomes. Thus, we leave the classical idea of ecological competition between northern and southern species. In conclusion, the process turns out to be a complex network of biotic interactions conditioned mainly by changing abiotic factors during the paleoenvironmental configuration of the Americas.

Keywords: Biogeography; Great American Biotic Interchange; Paleobiogeography; Paleoecology

Introducción

Los diversos procesos geológicos y climáticos, así como la dinámica evolutiva de las especies asociada a la distribución geográfica de la biodiversidad (Benton 2009) han llevado a reconocer reinos o regiones biogeográficas, desde los estudios clásicos de Wallace (1876) hasta los más modernos (Cox 2001; Kreft y Jetz 2010). Entre ellas, la región Neotropical en América se considera las más biodiversa a nivel global, específicamente para mamíferos y aves con cerca del 25% (aprox. 1145 spp) y 33% (aprox. 3370 spp) de la diversidad global respectivamente. (Stotz et al. 1996; Rull 2008; Patterson 2000; Lijtmaer et al. 2011). Gracias a que agrupa una amplia variedad de biomas, desde pluvisilvas, pasando por desiertos, hasta bosques templados y estepas, asociados a un amplio rango latitudinal y a una topografía muy compleja (Tews et al. 2004; Morrone 2014).

Comprender cómo se han establecido los patrones de distribución actuales en la fauna neotropical requiere conocer los procesos históricos que han influido en la variación de las tasas de especiación y extinción de diferentes grupos (Marshall et al. 1982; Vrba 1992; Rull 2008; Moreno Bofarull et al. 2008; Cody et al. 2010; Domingo et al. 2012). Con relación a lo anterior, los procesos geológicos y climáticos que acaecieron en Sudamérica durante el Cenozoico, como el levantamiento y formación de la cordillera de los Andes (Van der Hammen et al. 1973; Antonelli et al. 2009; Hoorn et al. 2010), la configuración de la floresta amazónica (Hoorn et al. 2010; Antoine et al. 2016), la formación de ambientes de sabana asociados al desarrollo de las glaciaciones del Hemisferio Norte (Vrba 1992; Bacon et al. 2016), el establecimiento de la conexión terrestre con Norteamérica (Bacon et al. 2015; Carrillo et al. 2015; Montes et al. 2015; O'Dea et al. 2016) y su impacto en las corrientes oceánicas y atmosféricas y por ende en el clima (Duque-Caro 1990; Haug y Tiedemann 1998; Coates et al. 2003; Bacon et al. 2016) propiciaron eventos evolutivos claves para entender el establecimiento de la identidad faunística del Neotrópico (Vrba 1992; Cody et al. 2010; Kreft y Jetz 2010; Morrone 2014; Bacon et al. 2015; Carrillo et al. 2015; Erkens et al. 2015; Hoffmeister 2016). En este contexto, el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI, denominado así por sus siglas en inglés; Stehli y Webb 1985; Marshall et al. 1982; Marshall 1988; Vermeij 1991; Webb 2006) constituye uno de los eventos biogeográficos de mayor importancia, no sólo por su influencia en el desarrollo de la fauna sudamericana sino también a escala global. Por ello, la cantidad de publicaciones en torno a este evento ha crecido durante las últimas décadas de manera considerable y se ha producido una evolución significativa en la comprensión del mismo.

Desde sus inicios, el registro fósil empleado en la comprensión y estudio de los procesos asociados al GABI derivó principalmente de yacimientos situados en latitudes templadas del sur de Sudamérica (Gasparini y Zurita 2005; Domingo et al. 2012; Prado y Alberdi 2014; Carrillo et al. 2015; Cione et al. 2015) con lo que existía un sesgo evidente en nuestro conocimiento en favor de las faunas templadas frente a las tropicales. Sin embargo, recientes hallazgos paleontológicos y geológicos en latitudes más cercanas al Ecuador, tanto en Sudamérica (p.ej. Prothero et al. 2014; Moreno et al. 2015) como en Norteamérica (Bloch et al. 2016) hacen posible un análisis más preciso del intercambio faunístico. No obstante, el registro fósil continental de Sudamérica está claramente dominado por los mamíferos, por lo que resultaba necesario el desarrollo de nuevas aproximaciones que nos permitieran determinar los patrones evolutivos observados en otros conjuntos faunísticos con un registro fósil menos conocido. En ese sentido, aunque los avances en el conocimiento de su registro fósil son constantes, el moderno desarrollo de nuevas técnicas analíticas computacionales y un mejor conocimiento de las filogenias desde la biología molecular han hecho posible generar nuevas aproximaciones integrando otros taxones (p.ej. Bermingham y Martin 1998; Cody et al. 2010). Quizás el ejemplo más paradigmático

sea el de las aves, que durante mucho tiempo apenas fueron tenidas en cuenta en los trabajos paleontológicos debido a la escasez del conocimiento de su registro fósil. Sin embargo, el incremento de información derivada del estudio de sus filogenias moleculares ha permitido inferencias importantes con relación al GABI. La evolución de las aves modernas (Neornithes) a partir de su origen en Sudamérica durante el Cretácico superior (Claramunt y Cracraft 2015; Pelegrin 2015, 2017) llevó a la diversificación de un amplio abanico de grupos a lo largo del Cenozoico. Una gran diversidad de familias de aves se desarrolló en este continente y posteriormente colonizaron Norteamérica, y otros continentes, en diversos momentos (Tabla 1). Sin duda la capacidad voladora pudo ser determinante, debido a que facilitó la dispersión en un marco temporal de millones de años, mediante la colonización progresiva de cadenas de islas que establecerían conexiones temporales entre masas continentales, las cuales fluctuarían según cambios en el nivel del mar.



















Los avances en nuestro conocimiento del GABI nos han permitido establecer que no fue un evento único, sino que se dividió en diferentes fases, las cuales se han establecido con mayor precisión a medida que se ha incrementado del registro fósil (Simpson 1980; Woodburne 2010; Erkens et al. 2015). Simpson (1980) a partir del análisis de la fauna fósil de mamíferos sudamericanos estableció diferentes momentos de intercambio biótico, en lo que denominó "fases". La primera fase representa el origen en el Cretácico-Paleoceno de los componentes autóctonos o la entrada de inmigrantes tempranos desde Norteamérica, mientras que en el caso de la segunda se presenta la colonización transatlántica desde África en el Eoceno por parte de los ancestros de los roedores y primates neotropicales (Marivaux et al. 2016; Boivin et al. 2016). Estas fases según Simpson (1980) no habrían formado parte del GABI, que habría conformado únicamente la "tercera fase", agrupando a todos aquellos intercambios establecidos a partir de la consolidación del istmo de Panamá durante el Plioceno (Marshall 1988; Webb 1991). Posteriormente, producto de un aumento significativo de la información fósil, se hizo necesario un análisis más profundo del GABI. En ese sentido, Woodburne (2010) definió dentro del GABI diversos momentos del intercambio.

Finalmente, también la interpretación de los procesos macroevolutivos responsables de los patrones de cambio observados en el GABI ha variado en gran medida, acorde al incremento en los datos disponibles y a los avances en técnicas de análisis. Desde las primeras interpretaciones que explicaban la menor diversificación de las faunas autóctonas de Sudamérica en relación con los taxones inmigrantes procedentes de Norteamérica como el resultado de una mayor capacidad competitiva de las últimas frente a las primeras (Simpson 1950, 1980; Romer 1966; Savage 1977), en las últimas décadas del siglo pasado el patrón macroevolutivo observado en el GABI comenzó a ser interpretado dentro de un contexto de integración de factores bióticos y abióticos. En este sentido, Marshall et al. (1982) abordan el GABI desde la teoría de equilibrio de especies propuesta por MacArthur y Wilson (1963, 1967). De forma más reciente, el GABI ha sido entendido como un complejo escenario en el que las faunas implicadas estuvieron sujetas a fuertes presiones selectivas derivadas de los dramáticos cambios tectónicos, climáticos y biogeográficos de la región asociados tanto a la formación del istmo de Panamá como a la orogenia andina y el desarrollo de las glaciaciones del Pleistoceno, considerándose la competencia interespecífica como un factor sin relevancia apreciable a escala macroevolutiva (Vrba 1992; Moreno Bofarull et al. 2008; Bacon et al. 2016).

El presente trabajo revisa los avances recientes realizados en diferentes grupos de aves y mamíferos que participaron en el GABI, incluyendo el descubrimiento de nuevos fósiles para el Cenozoico de Sudamérica y estudios de fauna actual y sus filogenias, así como los avances realizados en el contexto geológico del GABI.

Tabla 1. Algunas familias de aves representativas presentes en Sudamérica (S) involucradas en procesos de intercambio desde o hacia Norteamérica (N). Tiempos de presencia inferidos a partir de información fósil (rojo), molecular (verde), ambas (azul) y presencia actual (negro). Loc. forma de locomoción predominante Terrestre (T) y/o Voladora (V). 1. Entrada secundaria del género Falco. Área ancestral en S. 2. Los colibríes realizarían una colonización secundaria hacia N en el Mioceno Medio. 3. Los ancestros de éstas familias habrían llegado de N, aunque ellas evolucionarían tempranamente en S, colonizando secundariamente N. 4. Ancestro llegado de África en el Oligoceno.

Table 1. Representative Bird families in South America (S) involved in interchange processes between S and North America (N). Presence dates inferred from fossil information (red), molecular (green), both sources (blue) and current presence (black). Lm. Predominant form of locomotion: Terrestrial (T) or Flying (V). 1. Secondary entrance of Falcons (Falco), ancestral area in S. 2. The Hummingbirds made a secondary entrance in N after their evolution in S during the Middle Miocene. 3. The ancestors of these families arrived from N and evolved in S, after they made a secondary colonization in N. 4. Ancestors from Africa (F) arrived to S during Oligocene.

	Familias en S	En S desde	Lm.	Familias en N	En N desde	Dispersión
	Presbyornithidae +	Eoceno M	V	Presbyornithidae +	Paleoceno	N → S
	Rheidae	Paleoceno	T			No sale de S
	Phorusrhacidae +	Paleoceno	T	Phorusrhacidae +	Plioceno I	S → N
	Falconidae ¹	Eoceno M	V	Falconidae	Mioceno I	N → S
	Anhimidae	Oligoceno S	V			No sale de S
	Cathartidae	Oligoceno S	V	Cathartidae	Eoceno S	N → S
	Teratornithidae	Oligoceno S	V	Teratornithidae	Pleistoceno	S → N
	Accipitridae	Oligoceno S	V	Accipitridae	Oligoceno I	N → S
	Strigidae	Mioceno I	V	Strigidae	Mioceno I	N → S
	Tinamidae	Mioceno I-M	T	Tinamidae	Pleistoceno	N → S
	Steatornithidae	Pleistoceno	V	Steatornithidae	Eoceno I	N → S
	Trochilidae ²	Mioceno I	V	Trochilidae	Oligoceno	N → S
	Cariamidae	Mioceno I	T			No sale de S
	Treskiornithidae	Mioceno I	V	Treskiornithidae	Mioceno M	S → N
	Opisthocomidae ⁴	Mioceno M	V			F → S
	Aramidae	Mioceno M	T	Aramidae	Oligoceno I	N → S
	Cracidae	Mioceno S	T	Cracidae	Eoceno S	N → S
	Odontophoridae	Plioceno	T	Odontophoridae	Mioceno M	N → S
	Trogonidae	Mioceno	V	Trogonidae	Oligoceno I	N → S
	Picidae	Mioceno S	V	Picidae	Mioceno M	N → S
	Ramphastidae ³	Mioceno I-M	V	Ramphastidae	Mioceno S	S → N
	Galbulidae ³	Mioceno M	V	Galbulidae	Pleistoceno	S → N
	Alcedinidae	Plioceno	V	Alcedinidae	Plioceno I	N → S
	Momotidae	Pleistoceno	V	Momotidae	Mioceno S	N → S
	Tityridae	Mioceno I	V	Tityridae	Pleistoceno	S → N
	Cardinalidae	Pleistoceno	V	Cardinalidae	Mioceno S	N → S
	Passerellidae	Pleistoceno	V	Passerellidae	Mioceno M	N → S
	Parulidae	Pleistoceno	V	Parulidae	Mioceno M	N → S
	Icteridae	Mioceno M	V	Icteridae	Mioceno I	N → S
	Thraupidae ³	Mioceno M	V	Thraupidae	Mioceno S	S → N
	Thamnophilidae	Mioceno I	V	Thamnophilidae	Plioceno I	S → N
	Furnariidae	Mioceno I	V	Furnariidae	Pleistoceno	S → N
	Tyrannidae	Mioceno I	V	Tyrannidae	Pleistoceno	S → N
	Pipridae	Mioceno M	V	Pipridae	Pleistoceno	S → N
	Rhinocryptidae	Oligoceno I	V	Rhinocryptidae	Pleistoceno	S → N
	Conopophagidae	Oligoceno S	V	Conopophagidae	Pleistoceno	S → N
	Grallaridae	Oligoceno S	V	Grallaridae	Pleistoceno	S → N
	Mimidae	Plioceno I	V	Mimidae	Mioceno	N → S
	Corvidae	Pleistoceno	V	Corvidae	Mioceno M	N → S

La configuración de la fauna “autóctona” sudamericana: contexto histórico de mamíferos y aves en Sudamérica durante el Paleógeno

Hace 100-110 Ma, durante la fragmentación de Gondwana, Sudamérica y África comenzaron su separación con la ulterior formación del Atlántico Sur (Veevers 2004; Upchurch 2008; Ezcurra y Agnolín 2012). Tradicionalmente se ha considerado que, tras la separación de África, Sudamérica permaneció aislada del resto de las masas continentales alrededor de 80 Ma, hasta el establecimiento del istmo de Panamá hace 3-3.5 Ma que ocasionó el contacto con Norteamérica (Simpson 1980; Flynn y Wyss 1998; Parrish 1993). Otras interpretaciones más modernas sugieren que, por el contrario, conservó una conexión con la Antártida hasta el Oligoceno (hace 30 Ma) (McLoughlin 2001). Dicha conexión habría permitido que se produjeran intercambios faunísticos con Australia, como sugieren los últimos estudios sobre marsupiales, que proponen una dispersión de los metatherios desde su origen en el Hemisferio Norte (Szalay y Trofimov 1996; Cifelli y de Muizon 1997; Rougier et al. 1998; Luo et al. 2003) hacia Sudamérica y, posteriormente, a Australia a través de la Antártida (Woodburne y Case 1996; Springer et al. 1998; Goin et al. 2003, 2016; Beck et al. 2008; Meredith et al. 2008; Nilsson et al. 2010; Long 2017). Del mismo modo, tras la desconexión con África, la formación inicial de un arco volcánico de islas en el caribe permitió a finales del Cretácico (hace 75 Ma) intercambios faunísticos de diversos linajes de dinosaurios como los Hadrosaurios desde Norteamérica (Horne 1994). Todas estas conexiones plantean un escenario donde el aislamiento de Sudamérica no duró tanto tiempo como se pensó tradicionalmente. Así lo demuestran estudios como el de Ezcurra y Agnolín (2012) donde se plantean diversos escenarios de dispersión desde y hacia Sudamérica a lo largo de diversas fases concretas desde el Cretácico y durante Paleógeno. Por lo tanto, las evidencias paleontológicas actuales muestran una reducción en el tiempo de aislamiento de Sudamérica que va de 80 Ma (Simpson 1980; Flynn y Wyss 1998) a 50 Ma (Ezcurra y Agnolín 2012; Bacon et al. 2015) lo cuál pudo ser clave en la evolución de los vertebrados.

Las comunidades más antiguas dominadas por mamíferos en Sudamérica están comprendidas entre el Paleoceno inferior y medio (Goin et al. 2003, 2016; Cione et al. 2015). Tras su probable origen en el Cretácico del hemisferio norte (Szalay y Trofimov 1996; Cifelli y de Muizon 1997; Rougier et al. 1998; Luo et al. 2003), en el continente se desarrollaron diversos linajes de mamíferos marsupiales como los didélidos (zarigüeyas) con una destacada diversidad actual en el neotrópico (Gardner 2008), microbioterios (monitos de monte) con la presencia reciente de tres especies (*Dromiciops*) (D'Elía et al. 2016) y los esparasodontos (Krapovickas y Vizcaíno 2016). Estos últimos fueron desde el Paleoceno (60 Ma) hasta el Plioceno (4 Ma) los depredadores más representativos de Sudamérica (Forasiepi 2009), ocupando los niveles más altos de las redes tróficas (Prevosti et al. 2012; Goin et al. 2016).

Entre los mamíferos placentados, los primeros registros de diversos linajes como los xenartros y diferentes grupos de ungulados en Sudamérica datan del Paleoceno y Eoceno (Bonaparte y Morales 1997; Line y Bergqvist 2005; Oliveira y Goin 2011; Herrera et al. 2012). El origen de los xenartros, grupo que engloba a los osos hormigueros y los perezosos (*Pilosa*) y por otra parte a los armadillos (*Cingulata*), puede considerarse exclusivamente sudamericano debido a las evidencias moleculares (O'Leary et al. 2013; dos Reis et al. 2014) y paleontológicas, con un registro temprano en el Paleoceno superior y diversificación durante el Oligoceno (Vizcaíno 2009). A lo largo del Cenozoico los xenartros desarrollaron una amplia variedad de formas; dentro de *Cingulata*, los armadillos (*Dasypodidae*) con una primera aparición en el Eoceno (Herrera et al. 2012) y los linajes extintos: *Peltephilidae*, *Glyptodontidae* y *Pampatheriidae* (Gaudin y Croft 2015). Por otra parte, el linaje *Pilosa* estuvo representado por familias de osos hormigueros: *Myrmecophagidae* y *Ciclopedidae*, y perezosos: *Bradypodidae*, *Megalonychidae*, *Megatheriidae*, *Mylo-*

dontidae y *Nothrotheriidae*, con especies que alcanzaron grandes tamaños (perezosos gigantes) y con sólo representantes actuales en las dos primeras (Pant et al. 2014).

Con relación a los ungulados, a partir de ancestros norteamericanos se habrían desarrollado durante el Paleoceno linajes endémicos de Sudamérica como los litopternos, notoungulados, piroterios, xenungulados y astrapoteros (Billet 2011; Cione et al. 2015). Por mucho tiempo sus relaciones evolutivas con representantes actuales fueron un misterio (Billet 2011), sin embargo, estudios moleculares que comprenden análisis de colágeno y ADN mitocondrial en el caso específico de macrauchenias (litopternos), evidenciaron que éstos y los toxodones (notoungulados) constituyen un grupo hermano de los actuales perisodáctilos (caballos, rinocerontes y tapires) (Buckley 2015; Welker et al. 2015; Westbury et al. 2017). Esto sugiere una colonización temprana de sus ancestros desde Norteamérica, como en el caso de los marsupiales. Estos ungulados sudamericanos presentaron una importante abundancia en los ecosistemas durante el Oligoceno y el Mioceno con una gran diversificación ecomorfológica. Todos los anteriores linajes conforman lo que Simpson (1980) denominó “primera fase”, que comprende los primeros registros (principalmente del Paleoceno) de los componentes faunísticos autóctonos.

De igual manera que en el caso de los mamíferos, durante el Cretácico y Paleoceno, linajes ancestrales de aves cursoriales y acuáticas actuales como *Paleognathae*, *Galloanseres* y *Aequornithes* evolucionaron en Sudamérica y se habrían dispersado hacia África, la Antártida y Norteamérica por diversas vías de acuerdo con la capacidad voladora de los grupos (Pelegrin 2015, 2017). Específicamente, se puede ilustrar el caso de Australia por vías terrestres a través de la Antártida en el caso de los Anseriformes (Pelegrin 2015). La evidencia de una destacada distribución actual de subfamilias y tribus en los continentes australes (Del Hoyo et al. 2014) al igual que diversos hallazgos fósiles (Mayr 2009, 2017) y linajes afines, como los extintos pelagornítidos, respaldan esta diversificación inicial (Cenizo 2012).

Aunque Sudamérica estuvo aislada, diversas reconstrucciones paleobiogeográficas y modelos de dispersión biótica propuestos apuntan a que desde finales del Eoceno inferior hasta el superior se presentaron condiciones para la dispersión entre este continente y África (Springer et al. 2011; Ezcurra y Agnolín 2012). Durante el Eoceno, los ancestros de primates y roedores neotropicales arribaron a Sudamérica (Poux et al. 2006; Huchon y Douzery 2001; De Oliveira et al. 2009), a estos primeros registros se les denominó “segunda fase” (Simpson 1980). Evidencias paleontológicas y moleculares sustentan un proceso que pudo haber sido impulsado por procesos físicos tales como la formación de potenciales arcos insulares entre los continentes y la direccionalidad de las corrientes oceánicas en el Atlántico en formación, asociadas al arrastre de balsas de vegetación desde las grandes cuencas fluviales de África Central y Occidental (Antoine et al. 2011; Bond et al. 2015).

Los registros de roedores más antiguos son los de los caviomorfos (*Parvorden: Caviomorpha*) que datan del Eoceno medio peruano (Antoine et al. 2011). Igualmente, la evidencia molecular sugiere una divergencia genética hace 43 Ma entre el linaje sudamericano y el ancestral africano (Antoine et al. 2011). Producto de esta colonización los roedores caviomorfos se diversificaron ampliamente durante el Oligoceno (Vucetich et al. 2013; Bertrand et al. 2012; Boivin et al. 2016) hasta el punto de desarrollar un amplio espectro de taxones adaptados a diferentes condiciones ecológicas y adquiriendo algunos de ellos tamaños considerables (Rinderknecht y Blanco 2015). Con ello, se consolidaron grupos como las pacaranas (*Dinomylidae*), agoutíes (*Dasyproctidae*), pacas (*Cuniculidae*), maras, capibaras y cobayas (*Caviidae*), tuco-tucos (*Ctenomyidae*) y ratas espinosas y jutías (*Echimyidae*), entre otros.

Por su parte, *Perupithecus*, del Eoceno peruano, constituye el primate más antiguo de Sudamérica y presenta afinidad filogenética con taxones africanos como *Talahpithicus* (Bond et al. 2015; Kay 2015; Marivaux et al. 2016). Estas especies se consideran los parientes más próximos al grupo *Platyrrhini*, que agrupa a todos los

primates del Nuevo Mundo actuales, que incluyen títeres y tamarinos (Callitrichidae), capuchinos (Cebidae), micos nocturnos (Aotidae), sakis y uakaris (Pitheciidae) y monos araña y aulladores (Atelidae) (Rylands y Mittermeier 2009). Los primates neotropicales se habrían diversificado durante el Oligoceno (Marivaux et al. 2016), siendo el registro más antiguo de platrinos *Branisella* del Oligoceno superior de Bolivia (Takai et al. 2000).

Una amplia heterogeneidad de ecosistemas forestales a nivel global durante el Eoceno (Pound y Salzmann 2017) habría sido fundamental en el proceso de diversificación de los diferentes grupos de aves asociados a los ambientes arbóreos (Pelegrin 2015; Prum et al. 2015). El clado Australaves, evolucionó de forma destacada en Sudamérica y colonizó en diferentes momentos otros continentes; incluyendo África, y Australia vía Antártida (Claramunt y Cracraft 2015; Pelegrin 2015). Por su parte, los halcones (Falconidae) se desarrollaron en los ecosistemas forestales de Sudamérica durante el Eoceno (Cenizo et al. 2016a), ocupando importantes nichos como depredadores y evolucionando de forma convergente con Accipitridae (águilas, busardos, gavilanes y afines) de África (Pelegrin 2015; Prum et al. 2015; Mayr 2017). Los ancestros de *Falconinae* se extendieron desde Sudamérica alcanzando una distribución geográfica cosmopolita en un proceso que comenzó en el Oligoceno, asociado a una expansión inicial de ecosistemas abiertos (Fuchs et al. 2015; Pelegrin et al. 2016). Entre los Passeriformes, los suboscines (Tyranni) evolucionaron destacadamente en Sudamérica, con los primeros linajes de Furnarioideos diversificándose en los ambientes forestales del Eoceno medio (Pinto-Ledesma et al. 2017), mientras que los Tiranoideos comenzaron a diversificarse durante el Oligoceno en diversas familias (Ericson et al. 2003; Claramunt y Cracraft 2015), alcanzando una elevada diversidad, que se relaciona posiblemente con la heterogeneidad de ecosistemas que emergieron de forma temprana en Sudamérica generando los primeros ambientes abiertos (Strömberg et al. 2013). Por otra parte, solo un linaje de Suboscines colonizó el Viejo Mundo (Fjeldså et al. 2003; Claramunt y Cracraft 2015) probablemente a través de África, de manera inversa al camino que siguieron los roedores y primates sudamericanos. Del mismo modo, dentro de las familias que evolucionaron en el contexto paleoambiental sudamericano se encuentran las aves del terror (Phorusrhacidae), que aparecieron en el Paleoceno (Alvarenga et al. 2011), alcanzaron una amplia diversidad durante el Cenozoico ocupando los ecosistemas de Sudamérica hasta su extinción en el Pleistoceno (Alvarenga et al. 2010). En la actualidad las seriemas o chungas (Cariamidae) son las especies más próximas a este grupo extinto, conformando ambas familias el clado Cariamiformes (Mayr 2017). No obstante, la presencia propuesta para forusrácidos en Europa y África sugiere un patrón de dispersión biogeográfica relativamente complejo, que podría asociarse con la dispersión transoceánica a través del Atlántico (Angst et al. 2013) responsable de la aparición de los taxones sudamericanos incluidos en la “segunda fase” de Simpson (1980).

Del mismo modo, la comunicación durante el Paleógeno entre Sudamérica y Australia, vía Antártida (Woodburne y Case 1996; Springer et al. 1998; Meredith et al. 2008; Long 2017), puesta de relieve tanto por las relaciones filogenéticas dentro de Australidelphia, con el monito de monte (Microbiotheria) como un taxón clave para su comprensión (Szalay y Sargis 2001), como por los registros en el Eoceno temprano de Australia (Godthelp et al. 1999; Beck et al. 2008), podría considerarse enmarcada como un evento colateral dentro del contexto de la “segunda fase” de formación de las faunas sudamericanas.

Los eventos de intercambio faunístico americano durante el Neógeno-Cuaternario

En general, es creciente la evidencia que parece apuntar hacia la existencia de cadenas de islas entre Norteamérica y Sudamérica durante el Paleógeno, ya sean asociadas a las proto-Antillas (Ali 2012) o a la microplaca tectónica panameña y los complejos ígneos derivados del punto caliente de las Galápagos (Hoernle et al. 2002;

Farris et al. 2011; Wegner et al. 2011; Montes et al. 2012b), las cuales posibilitaron el intercambio faunístico entre ambos continentes en momentos puntuales y que el grado de conexión aumentaría significativamente a lo largo del Neógeno (Prothero et al. 2014; Carrillo et al. 2015; Mothé y Avilla 2015; Tejada-Lara et al. 2015). Como resultado de ello cerca del límite Oligoceno-Mioceno se inició una nueva fase de intercambios relativamente puntuales que precedió al GABI propiamente dicho (Bacon et al. 2015), prolongándose durante todo el Neógeno hasta el evento GABI-1 de Woodbourne (2010), que tuvo lugar cuando se estabilizó la formación de la conexión terrestre entre Norte y Sudamérica. Esta fase se conoce como Pre-GABI (Wroe et al. 2004) o Proto-GABI (Cione et al. 2015) y los hallazgos fósiles en Norte, Centro y Sudamérica, en número creciente durante los últimos años, en combinación con la información aportada por los estudios filogenéticos moleculares, han puesto de manifiesto la complejidad de los procesos “Proto-GABI”.

Los primeros grupos que parecen haber protagonizado este evento de intercambio fueron aves, que se vieron favorecidas debido a sus capacidades de vuelo activo. Durante el Oligoceno se presentaron algunas colonizaciones de Sudamérica desde Norteamérica por parte de linajes con una capacidad voladora destacada como los cóndores Catártidos y Teratornitidos, cuyo origen se ha estimado en el Viejo Mundo (Mayr 2009, 2017). Los primeros adquirieron una representación destacada en Sudamérica que persiste hasta la actualidad, por su parte los Teratornitidos hicieron presencia en los ecosistemas hasta el Pleistoceno (Cenizo et al. 2016b). En referencia a otros linajes, existe discusión acerca del origen y posible colonización de los hoatzines (Opisthocomiformes), típicos de la avifauna neotropical, pero que según el registro fósil pudieron estar presentes en Europa y África, colonizando Sudamérica en algún momento del Oligoceno como parece sugerir el hallazgo de *Hoazinavis* (Mayr y De Pietri 2014). Los colibríes (Trochilidae) constituyen en la actualidad un linaje exclusivamente neotropical. Sin embargo, habrían evolucionado en los ambientes insulares tropicales de Europa durante el Paleoceno y el Eoceno, como es evidenciado por hallazgos como *Eurotrochilus* (Mayr 2014), desde donde habrían colonizado Norteamérica y posteriormente Sudamérica en algún momento del Oligo-Mioceno (McGuire et al. 2014; Pelegrin 2015). Entre los mamíferos, evidencias moleculares indican que el linaje de la ardilla pigmea neotropical (*Sciurillus*) también podría remontarse a este periodo temporal temprano del Proto-GABI (Mercer y Roth 2003; Fabre 2012; Zelditch et al. 2015), aunque no existe registro fósil de su tribu que pueda confirmar su pertenencia a las fases iniciales de este evento. En línea con lo anterior, el hallazgo de *Panamacebus* del Mioceno Inferior de Panamá (ca. 21 Ma) constituye no solamente el primer primate fósil platrino hallado fuera de Sudamérica, también es la evidencia fósil más temprana de intercambio desde Sudamérica hacia Norteamérica en mamíferos (Bloch et al. 2016; Marivaux et al. 2016) (Fig. 1). Coincidiendo con estos movimientos, los registros más antiguos de perezosos en las Grandes Antillas datan del Oligoceno y Mioceno Temprano de Puerto Rico y Cuba (MacPhee e Iturralde-Vinent 1994; White y MacPhee 2001; MacPhee et al. 2003). Todos estos procesos podrían estar relacionados con la bajada del nivel del mar asociada a las glaciaciones del Oligoceno, cuando el nivel del mar era extraordinariamente bajo, lo que permitió por un lado una conexión entre las Antillas, la dorsal de Aves y el norte de Sudamérica, generándose el territorio denominado GAARlandia (MacPhee e Iturralde-Vinent 1994, 1995; Iturralde-Vinent y MacPhee 1999; MacPhee 2005; Ali 2012) y por otro una conexión entre el noroeste de Sudamérica y el arco de islas entre Costa Rica y Panamá (Coates et al. 2004).

Una fase de dispersión que hasta el momento sólo ha sido detectada a partir de estudios biogeográficos basados en filogenias moleculares de passeriformes (Weir et al. 2009) muestra que, coincidiendo con el desarrollo del evento de enfriamiento global del Mioceno medio (Zachos et al. 2008), varias familias de passeriformes colonizaron Sudamérica desde Norteamérica (Troglodytidae, hace 15.6 Ma, Hirundinidae, hace 13.1 Ma) y viceversa (Tyrannidae,

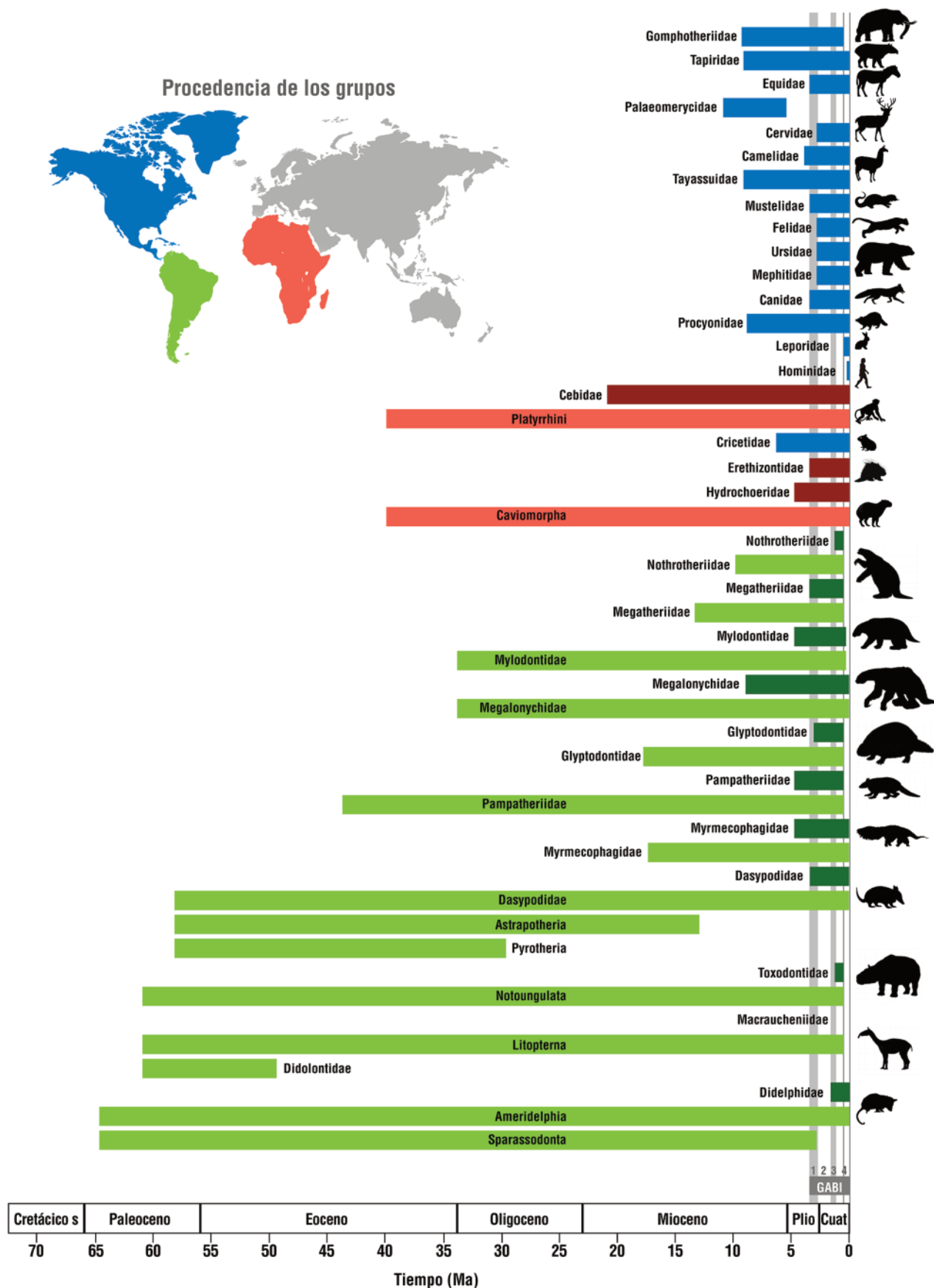


Figura 1. Linajes de mamíferos de Sudamérica (S) implicados en procesos de intercambio biótico. Linajes de origen norteamericano (N) que colonizan S en azul. Mamíferos de origen africano que se incorporan a la fauna nativa en rojo y momento de colonización de N en rojo oscuro. Linajes nativos sudamericanos en verde y posterior colonización de N en verde oscuro.

Figure 1. South American mammal lineages involved in biotic interchange processes. Lineages with North American origin colonizing South America in blue. African mammals that are incorporated to the neotropical native fauna in red and later colonization dates of North America in dark red. Native South American lineages in green and colonization of North in dark green.

hace 12.7 Ma). Asimismo, análisis filogenéticos y biogeográficos apuntan a que durante este periodo temporal diversos linajes de pavas y guacharacas (Cracidae) invadieron diversos ecosistemas de Sudamérica (Pelegrin 2015; Pelegrin et al. 2016).

El Mioceno superior también ha sido identificado como un momento de incremento en los intercambios faunísticos entre ambos continentes (Smith y Klicka 2010; Bacon et al. 2015). Hace unos 9.5 Ma encontramos en la cuenca amazónica tapires (Tapiridae), pecaríes (Tayassuidae) y rumiantes como *Suramerix* (Dromomerycidae), todos ellos representantes de grupos inmigrantes procedentes de Norteamérica (Campbell et al. 2010; Prothero et al. 2014). También se han correlacionado con este momento temporal restos de gonfoterios en Perú (Campbell et al. 2000), aunque su asignación taxonómica y edad ha sido muy cuestionada (véase Alberdi et al. 2004; Mothé y Avilla 2015). Algo más recientes son los primeros prociónidos sudamericanos (*Cyonasua*), de hace unos 9 Ma, y origen norteamericano (Baskin 1989; Forasiepi et al. 2014). Su llegada coincidió con el declive de los borraenidos (marsupiales carnívoros sudamericanos), lo cual favoreció en su momento el planteamiento de un escenario de competencia ecológica que ha sido recientemente abandonado (Prevosti et al. 2013). Por su parte los primeros restos de roedores sigmodontinos, también de origen norteamericano, han sido registrados en Sudamérica hacia finales del Mioceno superior, hace unos 5.8 Ma (Verzi y Montalvo 2008). La información filogenética aportada familias de aves como crácidos, ictéridos y mímidos, de origen norteamericano, también indica su dispersión hacia Sudamérica durante el Mioceno superior (Weir et al. 2009; Pelegrin 2015). En el caso de las colonizaciones en dirección hacia Norteamérica, perezosos del género *Pliometanastes* (Megalonychidae) se han registrado en sedimentos del Mioceno superior de Costa Rica con una fecha entre 8.5-6.5 Ma (Laurito y Valerio 2012a). Por otro lado, los estudios filogenéticos de Weir et al. (2009) sugieren que las tangaras (Thraupidae) entrarían en Norteamérica durante el Mioceno superior, lo cual sugiere una colonización temprana del arco centroamericano ligada a la presencia de ambientes forestales tropicales (Weir et al. 2009).

Los resultados obtenidos en estos grupos en su mayoría ligados a ambientes forestales y poco propensos a colonizar islas hacen necesaria la inferencia de un puente terrestre para la colonización de Norteamérica. Todos estos eventos de dispersión podrían relacionarse con el desarrollo del puente terrestre del Baudó desde hace unos 10 Ma, el cual conectaría el noroeste de Sudamérica con el área central de Panamá a través de las serranías de San Blas-Darién y del Baudó (Campbell et al. 2000). Del mismo modo, esto coincidiría con la propuesta de Montes et al. (2012a; 2015) sobre el cierre del Canal Marino Centroamericano hace alrededor de 10 Ma. La intermitencia de los intercambios faunísticos probablemente estaría determinada por las fluctuaciones del nivel del mar, que interrumpían el paso terrestre (Prothero et al. 2014).

El fortalecimiento de la conexión terrestre durante el Plioceno posibilitó un incremento del registro de inmigrantes sudamericanos en Centro y Norteamérica (Carranza-Castañeda y Miller 2004; Woodburne et al. 2006; Smith y Klicka 2010; Woodburne 2010; Laurito y Valerio 2012b; Vucetich et al. 2013; Barker et al. 2015; Cione et al. 2015) con aves del terror (Phorusrhacidae) como *Titanis*, que evolucionaron en Norteamérica desde hace 5 Ma hasta su extinción hace 1.8 Ma. A partir de ancestros provenientes de Sudamérica, un nuevo grupo de perezosos (*Paramylodon* (McAfee 2007), Mylodontidae) y representantes de mirmecofágidos, fueron registrados en estratos de 4.7- 4.8 Ma en México, pampatéridos (*Pampatherium*), glyptodontes (*Glyptotherium*), y capibaras (*Neochoerus*) en estratos de 3.7-3.8 Ma. Por su lado, entre los paseriformes también se ha datado la entrada en Sudamérica por parte de los escribanos (Emberizidae, también conocidos como gorriones en América) hace unos 5 Ma (Weir et al. 2009). Finalmente, hace unos 3.3 Ma se produjo la entrada en Sudamérica de los camélidos procedentes de Norteamérica (*Lama*, Cione y Tonni 1995), (Fig. 1).

El evento GABI-1 de Woodburne (2010), un periodo que comprende desde unos 3 hasta 2.4 Ma, incluye linajes procedentes de Norteamérica como grisonos (*Galictis*, Mustelidae; Yensen y Tarifa 2003), zorros ("*Dusicyon*", Canidae; Prevosti et al. 2013) (Woodburne 2010), caballos (*Hippidion*, Equidae; Prado y Alberdi 2014; Cantalapiedra et al. 2017) y gonfoterios (*Stegomastodon* = *Notiomastodon*, Gomphotheridae; Mothé et al. 2013; Prado y Alberdi 2014). Por su parte, entre los linajes sudamericanos que colonizaron Norteamérica, grandes armadillos herbívoros como *Holmesina* (Pampateridae), armadillos insectívoros como (*Dasyopus*, Dasypodidae), perezosos gigantes (*Eremotherium*, Megatheriidae), y los puercoespines arborícolas (*Erethizon*, Erethizontidae; aunque el análisis biogeográfico de Upham y Patterson (2012) sugiere adelantar al Mioceno superior la entrada de esta familia en Norteamérica). Considerando a las aves, dentro de este conjunto se puede incluir la entrada en Sudamérica de las perdices del género *Odonophorus* (Hosner et al. 2015; Pelegrin et al. 2016). igualmente, según los resultados de Weir et al. (2009), también los paseriformes de la familia Thamnophilidae (hormigueros).

Durante el evento GABI-2 (hace 1.8 Ma) se dió un intercambio relativamente desigual, con los osos hormigueros (*Myrmecophaga*) entrando en Norteamérica, mientras que la mayor parte de linajes involucrados fueron familias que colonizaron Sudamérica (Woodburne 2010; Prevosti et al. 2013; Cione et al. 2015) con una destacada presencia de linajes carnívoros como osos (*Arctotherium*, Ursidae), gatos (*Felis*, *Puma*, *Panthera*, *Smilodon*, Felidae), mofetas (*Conepatus*, Mephitidae) y nutrias (*Lontra*, Mustelidae). Entre los grandes herbívoros, pecaríes (*Catagonus*, Tayassuidae), ciervos (*Epyuricerus* y *Antifer*, Cervidae), camélidos (*Hemiauchenia*, Camelidae), tapires (*Tapirus*, Tapiridae), gonfoterios (*Cuvieronius*, Gomphotheriidae) y posiblemente caballos del género *Equus* (Equidae; Prado y Alberdi 2014; Cantalapiedra et al. 2017) (Fig. 1).

Durante el evento GABI-3 (0.8 Ma – 0.7 Ma) se produjo la colonización de Norteamérica por las zarigüeyas (*Didelphis*) y la presencia emergente en Sudamérica de nuevos taxones de origen norteamericano, el gato de las pampas (*Leopardus*), pecaríes del género *Tayassu*, y ciervos como *Paraceros* e *Hippocamelus*, persistiendo los dos primeros taxones hasta la actualidad (Woodburne 2010; Cione et al. 2015).

Por su parte, el GABI-4 transcurre en los últimos 0.125 Ma con la entrada en Sudamérica de carnívoros como *Nasua* (Procyonidae), *Pteronura* (Mustelidae), *Canis* (Canidae) y *Herpailurus* (ahora *Puma*, Felidae), y herbívoros como el gliptodonte *Glyptotherium*, o los conejos (*Sylvilagus*, Leporidae). Finalmente, la especie humana entró en Sudamérica durante el Pleistoceno superior probablemente entre 18 000 y al menos 15 000 años (Pérez et al. 2016), constituyendo un componente clave del evento GABI-4 (Goebel et al. 2008), (Fig. 1), sin olvidar el posible papel que tuvo como importante agente transformador del ambiente, lo cual probablemente favorecería la extinción de muchas especies durante el Pleistoceno-Holoceno (Cione et al. 2009; Barnosky y Lindsey 2010).

Cambios de paradigma sobre los procesos macroevolutivos implicados en el GABI

Los primeros trabajos relacionados con el GABI ya pusieron de manifiesto el significativo desequilibrio entre los linajes originales de Sudamérica que conformarían la posterior fauna neártica y viceversa (Marshall et al. 1982; Webb 1991). Tanto en aves como en mamíferos, fue mayor el número de linajes de origen norteamericano que se habrían incorporado a la emergente fauna neotropical que en sentido contrario (Marshall et al. 1982; Lessa et al. 1997; Smith y Klicka 2010). Esta asimetría ha sido tradicionalmente explicada como resultado de la mayor capacidad competitiva de las faunas norteñas en comparación con las meridionales (Simpson 1950, 1980; Romer 1966; Savage 1977). Esta mayor competitividad vendría dada por el hecho de que las faunas sudamericanas

habían evolucionado en un aislamiento prácticamente continuo durante el Cenozoico mientras que las norteamericanas habían tenido que hacer frente durante todo el Cenozoico a numerosas invasiones procedentes de Eurasia (Woodburne 2010), ya fuera a través de Groenlandia durante el Paleógeno o por Beringia durante el Neógeno-Cuaternario (Woodburne 2004)

No obstante, como ha quedado patente por los descubrimientos de las últimas décadas comentados en los apartados anteriores, el presunto aislamiento de Sudamérica durante el Cenozoico nunca fue completo, siendo interrumpido en numerosas ocasiones, lo que favoreció la entrada de múltiples taxones inmigrantes desde distintos continentes. Por otro lado, cabe recalcar que la asimetría registrada en la migración preferencial dirección Norte – Sur, a la luz de estudios filogenéticos, pudo no presentarse de manera significativa hasta hace 6 Ma (Bacon et al. 2015). Además, las asimetrías registradas por los paleontólogos podrían estar reflejando un sesgo de muestreo relacionado con el mayor número de localidades estudiadas en latitudes templadas en ambas américas con respecto a las tropicales (Carrillo et al. 2015), mientras que gran parte de la información de especies actuales proviene de las zonas tropicales donde se concentra la biodiversidad. Asimismo, a medida que se conoce mejor el registro fósil y las dataciones y métodos analíticos se vuelven más precisos los procesos de competencia parecen cobrar cada vez menor importancia como factor determinante sobre el patrón evolutivo observado en el GABI (Prevosti et al. 2013; López-Aguirre et al. 2017).

Webb (1976) y, en una versión más refinada, Marshall et al. (1982) plantearon un análisis del GABI dentro del contexto de la teoría neutral por el cual las asimetrías observadas pudieran ser el resultado de condicionantes geográficos e independientes de las capacidades competitivas de las faunas analizadas. Basándose en el cuerpo teórico de la biogeografía de islas desarrollado por MacArthur y Wilson (1963, 1967), Marshall et al. (1982) llegaron a la conclusión de que la desigualdad observada en el número de taxones emigrantes de ambos continentes no presentaba diferencias significativas con lo que sería esperable atendiendo únicamente al tamaño de las dos masas continentales y al asociado número de especies de cada una de ellas. Igualmente, tampoco observaron diferencias significativas en las extinciones que se produjeron en los conjuntos faunísticos autóctonos e inmigrantes tras la colonización de cada continente. Marshall et al. (1982) tan sólo descubrieron una diferencia entre el patrón de cambio macroevolutivo observado en Norte- y Sudamérica, correspondiente a la mayor diversificación observada en los inmigrantes norteamericanos tras el GABI, particularmente en los roedores sigmodontinos, la cual no pudo ser ajustada dentro de su modelo neutral.

Durante la última década del siglo XX aparecieron estudios en los cuales se planteó la relevancia de los importantes cambios climáticos del Plio-Pleistoceno como modeladores del patrón de cambio faunístico observado en el GABI (Webb 1991; Vrba 1992). Webb (1991) planteó que las asimetrías observadas estaban relacionadas con las diferencias derivadas de la influencia de las glaciaciones sobre los ecosistemas de Centro y Sudamérica. Propone la existencia de un corredor selvático en el área de centroamérica que favorecería la dispersión de las faunas de origen sudamericano durante los períodos interglaciales, mientras que este corredor se vería interrumpido durante los periodos glaciales debido al desarrollo de ecosistemas más áridos y frescos, los cuales resultarían más favorables para las faunas norteamericanas, así como para la preservación de sus fósiles. Estos inmigrantes desde Norteamérica utilizarían dos vías principales de entrada en Sudamérica, la de las sabanas de las tierras bajas y la vía montañosa a lo largo de los Andes (Webb 1991). Por otro lado, Vrba (1992) planteó la relevancia de estos cambios ambientales, no sólo en la explicación de las diferencias observadas en el intercambio de linajes entre ambos continentes y en la potencial preservación de sus fósiles, sino también en el establecimiento de las diferentes tasas de diversificación observadas. La influencia

de las glaciaciones en la distribución de los ecosistemas en las laderas de los Andes, con variaciones altitudinales que, en un ambiente de elevada heterogeneidad topográfica, darían lugar a múltiples procesos de fragmentación de las áreas de distribución y especiación por vicarianza en las especies de roedores sigmodontinos que ahora constituyen uno de los componentes de mayor relevancia en las faunas de los Andes (Vrba 1992). Estudios basados en el análisis de las faunas de mamíferos actuales también han determinado la gran importancia que presenta la variabilidad topográfica, particularmente la presencia de la cordillera de los Andes, para comprender los patrones de distribución de la riqueza de especies a escala continental tanto en aves como en mamíferos (Rahbek y Graves 2001; Ruggiero y Kitzberger 2004; Kattan et al. 2004).

Finalmente, la influencia de los cambios climáticos del Plio-Pleistoceno se vería modulada por las características ecológicas de los diferentes linajes implicados en el proceso de intercambio faunístico (Fig. 2). Dado el carácter ambiental cambiante de Centroamérica, debido a la alternancia entre fases glaciales e interglaciales, esta región actuaría como un filtro ecológico para las faunas que se dispersasen a través de ella. Vrba (1992) sugirió la existencia de diferencias ecológicas relevantes entre los linajes de origen sudamericano y norteamericano debido a la distinta historia paleoambiental de ambos continentes; mientras que los primeros serían mayoritariamente forestales, los segundos tendrían una mayor componente de especialistas de ambientes abiertos. De esta manera, el área filtro centroamericana sólo podría ser atravesada por los linajes especialistas correspondientes al ecosistema imperante en la región en un momento determinado, así como linajes generalistas. La relevancia de las glaciaciones y el creciente desarrollo de ambientes abiertos favorecería a las faunas norteñas que estaban adaptadas a esos ecosistemas. El estudio de las características ecológicas de las faunas de mamíferos sudamericanos actuales ofrece resultados que apoyan esta hipótesis (Moreno Bofarull et al. 2008). La importancia que presentaron en el GABI las especies norteamericanas de carácter generalista, adaptadas a ocupar ambientes estacionales, viene dada por su capacidad de invadir nuevas áreas en contraposición a la gran mayoría de especies tropicales, que no habrían podido adaptarse a los regímenes climáticos más estacionales instaurados en el Plio-Pleistoceno a causa de las glaciaciones (Smith y Klicka 2010; Pelegrin 2015). Como resultado adicional de estas diferencias, las faunas sudamericanas actuales presentan una estructura ecológica que resulta atípica por comparación con las de otros continentes (Croft 2001).

Consideraciones finales

A la luz de los análisis más recientes queda patente la existencia de distintas fases de intercambio faunístico durante momentos previos a lo clásicamente considerado, por lo tanto, existe la necesidad de reevaluar el momento de comienzo del GABI. Los últimos estudios llevan a concluir que el GABI es un proceso de una alta complejidad en donde la dinámica temporal de los factores paleogeográficos y paleoclimáticos condicionaron las posibilidades físicas de colonización, mientras la distribución de los biomas y las posibles interacciones ecológicas de unos organismos provistos de exaptaciones que les permitirían adaptarse a los cambios ambientales generarían eventos contingentes para la evolución de muchos grupos a ambos lados de las américas, siendo así un proceso que pone de manifiesto un entramado complejo de condicionantes abióticos y bióticos.

En la evolución conceptual en los estudios dedicados al GABI se evidencia la importancia de la reunión de información proveniente de distintos campos del conocimiento natural como la paleontología, la biología molecular, la biogeografía, la geología y la ecología, con miras hacia la generación de aproximaciones más integradoras que permitan aumentar nuestra comprensión espacio-temporal del proceso que configuró la biota de América.

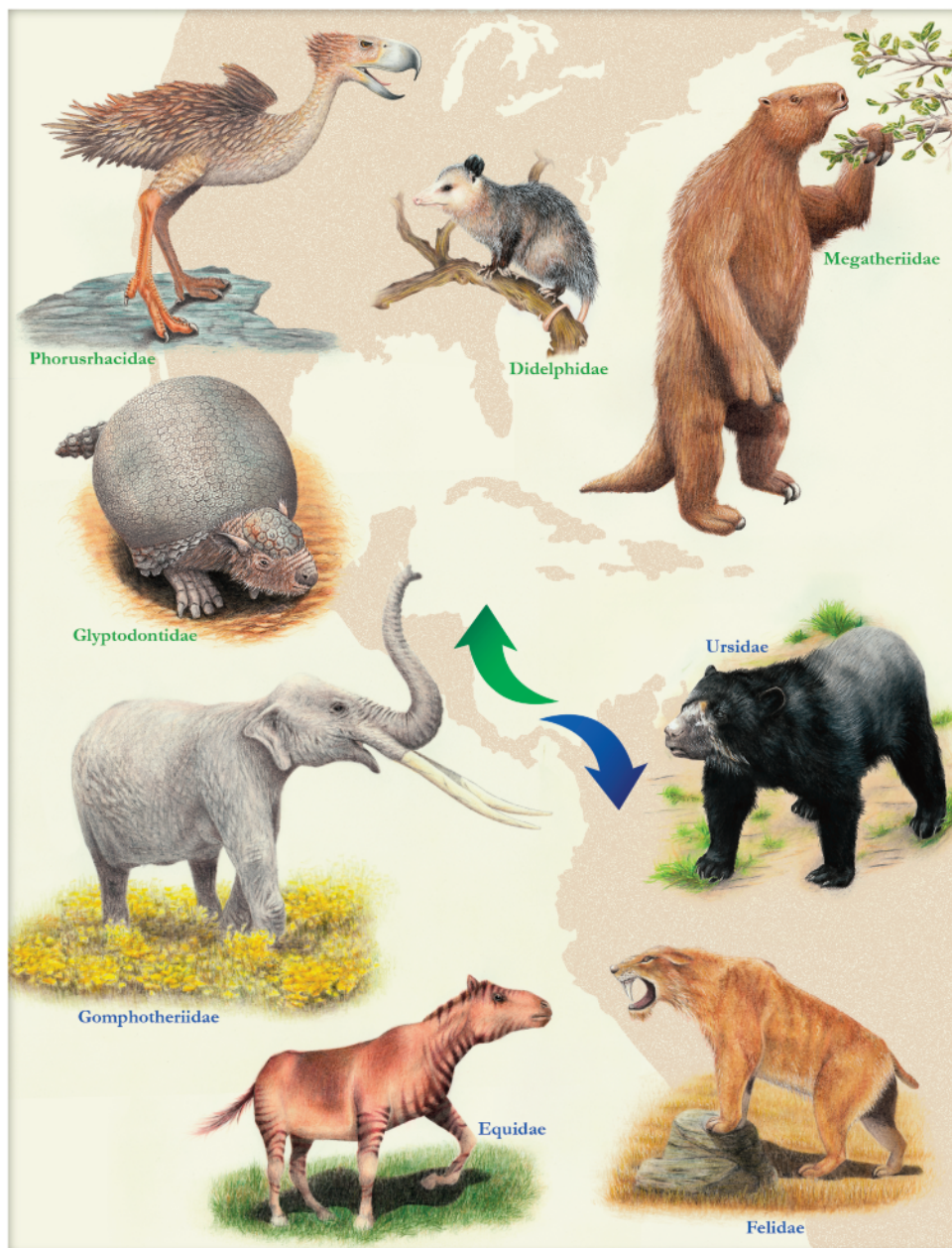


Figura 2. Algunos de los linajes de mamíferos que participaron en el intercambio biótico. Linajes de origen norteamericano que colonizan Sudamérica en azul. Linajes Sudamericanos que colonizan Norteamérica en verde. Ilustración por Jacobo Sabogal.

Figure 2. Some mammal families that participated in the biotic interchange. Lineages from North American that colonize South America in blue. South American lineages that colonize North America in green. Illustration by Jacobo Sabogal.

Agradecimientos

Al grupo de investigación en Paleoclimatología, Macroecología y Macroevolución de Vertebrados (UCM) por las constantes discusiones en torno a temas evolutivos y ecológicos. Igualmente, a los revisores que realizaron aportes para mejorar sustancialmente el manuscrito, y finalmente a Jacobo Sabogal por su valiosa colaboración en la elaboración y diseño de la ilustración y la gráfica que apoyan visualmente el manuscrito.

Referencias

- Ali, J. 2012. Colonizing the Caribbean: is the GAARlandia land-bridge hypothesis gaining a foothold? *Journal of Biogeography* 39 (3):431-433
- Alvarenga, H., Jones, W., Rinderknecht, A. 2010. The youngest record of phorusrhacid birds (Aves, Phorusrhacidae) from the late Pleistocene of Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 256 (2): 229-234.
- Alvarenga, H., Chiappe, L., Bertelli, S. 2011. Phorusrhacids: the terror birds. Living dinosaurs. The evolutionary history of modern birds. En: Dyke, G., Kaiser, G. (eds.). 2011. *Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds*. pp 187-208. John Wiley y Sons. West Sussex, Reino Unido.
- Alberdi, M.T., Prado, J.L., Salas, R. 2004. The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from Peru. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 231(3):423-452
- Angst, D., Buffetaut, E., Lécuyer, C., Amiot, R. 2013. "Terror Birds" (Phorusrhacidae) from the Eocene of Europe imply Trans-Tethys dispersal. *PLOS ONE* 8(11): e80357
- Antoine, P-O., Marivaux, L., Croft, D.A., Billet, G., Ganerød, M., Jaramillo, C., et al. 2011. Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279 (1732): 1319-1326.
- Antoine, P-O., Salas-Gismondi, R., Pujos, F., Ganerød, M., Marivaux, L. 2016. Western Amazonia as a hotspot of mammalian biodiversity throughout the Cenozoic. *Journal of Mammalian Evolution* 24(1): 5-17.

- Antonelli, A., Nylander, J.A., Persson, C., Sanmartín, I. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (24):9749-9754.
- Bacon, C.D., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B.T., Chakrabarty, P., Antonelli, A. 2015. Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(19):6110-6115.
- Bacon, C.D., Molnar, P., Antonelli, A., Crawford, A.J., Montes, C., Vallejo-Pareja, M.C. 2016. Quaternary glaciation and the Great American Biotic Interchange. *Geology* 44(5):375-378.
- Barker, F.K., Burns, K.J., Klicka, J., Lanyon, S.M., Lovette, I.J. 2015. New insights into New World biogeography: An integrated view from the phylogeny of blackbirds, cardinals, sparrows, tanagers, warblers, and allies. *The Auk* 132(2):333-348.
- Barnosky, A.D., Lindsey, E.L. 2010. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International* 217(1):10-29.
- Baskin, J.A. 1989. Comments on New World Tertiary Procyonidae (Mammalia: Carnivora). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 9(1):110-117.
- Beck, R.M., Godthelp, H., Weisbecker, V., Archer, M., Hand, S.J. 2008. Australia's oldest marsupial fossils and their biogeographical implications. *PLOS ONE* 3(3): e1858
- Benton, M.J. 2009. The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* 323 (5915):728-732
- Bermingham, E., Martin, A.P. 1998. Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology* 7(4):499-517
- Bertrand, O.C., Flynn, J.J., Croft, D.A., Wyss, A.R. 2012. Two new taxa (Caviomorpha, Rodentia) from the early Oligocene Tinguiririca fauna (Chile). *American Museum Novitates* 3750:1-36.
- Billet, G. 2011. Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *Journal of Systematic Palaeontology* 9(4):481-497.
- Bloch, J.I., Woodruff, E.D., Wood, A.R., Rincon, A.F., Harrington, A.R., Morgan, G.S. et al. 2016. First North American fossil monkey and early Miocene tropical biotic interchange. *Nature* 533 (7602):243-246.
- Boivin, M., Marivaux, L., Candela, A.M., Orliac, M.J., Pujos, F., Salas-Gismondi, R., et al. 2016. Late Oligocene caviomorph rodents from Contamana, Peruvian Amazonia. *Papers in Palaeontology* 3(1):69-109.
- Bonaparte, J.F., Morales, J. 1997. Un primitivo Notonychopidae (Litopterna) del Paleoceno inferior de Punta Peligro, Chubut, Argentina. *Estudios geológicos* 53(5-6):263-274.
- Bond, M., Tejedor, M.F., Campbell, K.E.Jr., Chornogubsky, L., Novo, N., Goin, F. 2015. Eocene primates of South America and the African origins of New World monkeys. *Nature* 520 (7548):538-541.
- Buckley, M. 2015. Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American 'ungulates'. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282(1806):20142671.
- Campbell, K.E. Jr., Frailey, C.D., Romero-Pittman, L. 2000. The late Miocene gomphotherium *Amahuacatherium peruvium* (Proboscidea: Gomphotheriidae) from Amazonian Peru: implications for the Great American Faunal Interchange. *Instituto de Geológico Minero y Metalúrgico, Serie D: Estudios Regionales* 23 (1):1-152.
- Campbell, K.E. Jr., Prothero, D.R., Romero-Pittman, L., Hertel, F., Rivera, N. 2010. Amazonian magnetostratigraphy: dating the first pulse of the Great American Faunal Interchange. *Journal of South American Earth Sciences* 29(3):619-626.
- Cantalapiedra, J.L., Prado, J.L., Hernández Fernández, M., Alberdi, M.T. 2017. Decoupled ecomorphological evolution and diversification in Neogene-Quaternary horses. *Science* 355(6325), 627-630.
- Carranza-Castañeda, O., Miller, W.E. 2004. Late Tertiary terrestrial mammals from Central Mexico and their relationship to South American dispersants. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7(2):249-261.
- Carrillo, J.D., Forasiepi, A., Jaramillo, C., Sánchez-Villagra, M.R. 2015. Neotropical mammal diversity and the Great American Biotic Interchange: spatial and temporal variation in South America's fossil record. *Frontiers in Genetics* 5 (451) 1-16.
- Cenizo, M. 2012. Review of the putative Phorusrhacidae from the Cretaceous and Paleogene of Antarctica: new records of ratites and pelagornithid birds. *Polish Polar Research* 33 (3):239-258.
- Cenizo, M., Noriega, J.I., Reguero, M.A. 2016a. A stem falconid bird from the Lower Eocene of Antarctica and the early southern radiation of the falcons. *Journal of Ornithology* 157 (3):885-894.
- Cenizo, M., Noriega, J.I., Tomassini, R., Tassara, D. 2016b. First records of teratons (Aves, Teratornithidae) in the Pleistocene of South America. *Abstracts of the 9th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution* 7-8.
- Cifelli, R.L., de Muizon, C. 1997. Dentition and jaw of *Kokopellia juddi*, a primitive marsupial or near-marsupial from the medial Cretaceous of Utah. *Journal of Mammalian Evolution* 4 (4):241-258.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. 1995. Chronostratigraphy and "Land mammal-ages": The "Uquián problem". *Journal of Paleontology* 69(1):135-159.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., Soibelzon, L. 2009. Did Humans Cause the Late Pleistocene-Early Holocene Mammalian Extinctions in South America in a Context of Shrinking Open Areas? En: Haynes, G. (eds) *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*, pp 125-144. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. Springer, New York, Estados Unidos.
- Cione, A.L., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H., Tonni, E.P. 2015. *The great American biotic interchange: a South American perspective*. SpringerBriefs in Earth System Sciences Series. Springer Netherlands, Dordrecht, Países Bajos.
- Claramunt, S., Cracraft, J. 2015. A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds. *Science Advances* 1 (11): e1501005.
- Coates, A.G., Aubry, M-P., Berggren, W.A., Collins, L.S., Kunk, M. 2003. Early Neogene history of the Central American arc from Bocas del Toro, western Panama. *Geological Society of America Bulletin* 115 (3):271-287.
- Coates, A.G., Collins, L.S., Aubry, M. Berggren, W.A. 2004. The Geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin* 116(11-12):1327-1344.
- Cody, S., Richardson, J.E., Rull, V., Ellis, C., Pennington, R.T. 2010. The great american biotic interchange revisited. *Ecography* 33(2):326-332.
- Cox, C.B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography* 28(4):511-523.
- Croft, D.A. 2001. Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and distributions* 7(6), 271-287.
- D'Elía, G., Hurtado, N., D'Anatro, A. 2016. Alpha taxonomy of *Dromiciops* (Microbiotheriidae) with the description of 2 new species of monito del monte. *Journal of Mammalogy* 97(4):1136-1152.
- De Oliveira, F.B., Molina, E.C., Marroig, G. 2009. Paleogeography of the South Atlantic: a route for primates and rodents into the New World? En: Garber, P.A., Estrada, A., Bicca-Marques, J.C., Heymann, E.W., Strier, K.B. *South American Primates. Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation*, pp 55-68. Springer-Verlag New York, Estados Unidos.
- Del Hoyo, J., Collar, N.J., Christie, D.A., Elliot, A., Fishpool, L.D.C. 2014. *Illustrated Checklist of the Birds of the World*, vol 1. Lynx Edicions, Barcelona. España.
- Domingo, L., Prado, J.L., Alberdi, M.T. 2012. The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America. *Quaternary Science Reviews* 55:103-113.
- Dos Reis, M., Donoghue, P.C.J., Yang, Z. 2014. Neither phylogenomic nor palaeontological data support a Palaeogene origin of placental mammals. *Biology Letters* 10(1): 20131003.
- Duque-Caro, H. 1990. Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwest South America and the evolution of the Panama Seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77(3):203-234.
- Ericson, P.G.P., Irestedt, M., Johansson, U.S. 2003. Evolution, biogeography, and patterns of diversification in passerine birds. *Journal of Avian Biology* 34(1):3-15.
- Erkens, R.H. 2015. The less-splendid isolation of the South American continent. *Frontiers of Biogeography*, 7(3): 89-90.
- Ezcurra, M.D., Agnolín, F.L. 2012. A new global palaeobiogeographical model for the Late Mesozoic and Early Tertiary. *Systematic Biology* 61(4):553-566

- Fabre, P.H., Hautier, L., Dimitrov, D., Douzery, P., Emmanuel, J. 2012. A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology* 12 (1): 88
- Farris, D.W., Jaramillo, C., Bayona, G., Restrepo-Moreno, S.A., Montes, C., Cardona, A., et al. 2011. Fracturing of the Panamanian Isthmus during initial collision with South America. *Geology* 39(11):1007-1010.
- Fjeldså, J., Zuccon, D., Irestedt, M., Johansson, U.S., Ericson, P.G.P. 2003. *Sapayoa aenigma*: a New World representative of "Old World suboscines". *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270(Suppl 2): S238-S241.
- Flynn, J.J., Wyss, A.R. 1998. Recent advances in South American mammalian paleontology. *Trends in Ecology and Evolution* 13(11):449-454.
- Forasiepi, A.M. 2009. Osteology of *Arctodictis sinclairi* (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) and phylogeny of Cenozoic metatherian carnivores from South America. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6:1-174.
- Forasiepi, A.M., Soibelzon, L.H., Gomez, C.S., Sánchez, R., Quiroz, L.I., Jaramillo, C., et al. 2014. Carnivorans at the Great American Biotic Interchange: new discoveries from the northern neotropics. *Naturwissenschaften* 101(11):965-974.
- Fuchs, J., Johnson, J.A., Mindell, D.P. 2015. Rapid diversification of falcons (Aves: Falconidae) due to expansion of open habitats in the Late Miocene. *Molecular phylogenetics and evolution* 82:166-182.
- Gardner, A.L. 2008. *Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats* (Vol. 2). University of Chicago Press. Chicago. Estados Unidos.
- Gasparini, G.M., Zurita, A.E. 2005. Primer registro fósil de *Tayassu pecari* (Link) (Mammalia, Artiodactyla) en la Argentina. *Ameghiniana* 42(2):473-480.
- Gaudin, T.J., Croft, D.A. 2015. Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals. *Journal of Mammalogy* 96(4):622-634.
- Goebel, T., Waters, M.R., O'Rourke, D.H. 2008. The late Pleistocene dispersal of modern humans in the Americas. *Science* 319(5869):1497-1502.
- Goin, F.J., Candela, A.M., de Muizon, C. 2003. The affinities of *Roberthoffstetteria nationalgeographica* (Marsupialia) and the origin of the polydolopine molar pattern. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(4):869-876.
- Goin, F.J., Woodburne, M.O., Zimicz, A.N., Martin, G.M., Chornogubsky, L. 2016. *A Brief History of South American Metatherians. Evolutionary Contexts and Intercontinental Dispersals*. Springer Netherlands, Dordrecht, Países Bajos.
- Godthelp, H., Wroe, S., Archer, M. 1999. A new marsupial from the Early Eocene Tingamarra Local Fauna of Murgon, southeastern Queensland: a prototypical Australian marsupial? *Journal of Mammalian Evolution* 6(3):289-313.
- Haug, G.H., Tiedemann, R. 1998. Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature* 393(6686):673-676.
- Herrera, C.M., Powell, J.E., Papa, C.D. 2012. Un nuevo Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de la Formación Casa Grande (Eoceno) de la Provincia de Jujuy, Argentina. *Ameghiniana* 49(2):267-271.
- Hoernle, K., van den Bogaard, P., Werner, R., Lissinna, B., Hauff, F., Alvarado, G., et al. 2002. Missing history (16–71 Ma) of the Galápagos hotspot: Implications for the tectonic and biological evolution of the Americas. *Geology* 30(9):795-798.
- Hoffmeister, M.F.C. 2016. El origen de la fauna Sudamericana moderna: de Gondwana al Gran Intercambio Americano. En: Pino, M. (eds) *El Sitio Pilauco Osorno, Patagonia Noroccidental de Chile*. pp 47-74. Universidad Austral de Chile. Chile.
- Horn, C., Wesselingh, F.P., Ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330 (6006):927-931.
- Horne, G.S. 1994. A mid-Cretaceous ornithopod from central Honduras. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14(1):147-150.
- Hosner, P.A., Braun, E.L., Kimball, R.T. 2015. Land connectivity changes and global cooling shaped the colonization history and diversification of New World quail (Aves: Galliformes: Odontophoridae). *Journal of Biogeography* 42(10):1883-1895.
- Huchon, D., Douzery, E.J.P. 2001. From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular phylogenetics and evolution* 20(2):238-251.
- Iturralde-Vinent, M.A., MacPhee, R.D.E. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238:1-95.
- Kattan, G.H., Franco, P., Rojas, V., y Morales, G. 2004. Biological diversification in a complex region: a spatial analysis of faunistic diversity and biogeography of the Andes of Colombia. *Journal of Biogeography* 31(11):1829-1839.
- Kay, R.F. 2015. New World monkey origins. *Science* 347(6226):1068-1069.
- Krapovickas, V., Vizcaíno, S. 2016. The Cenozoic Radiation of Mammals. En: Mángano, M., Buatois, L. (eds) *The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events*. Topics in Geobiology, Vol.40., pp. 371-410. Springer Netherlands, Dordrecht, Países Bajos.
- Kreft, H., Jetz, W. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography* 37(11):2029-2053.
- Laurito, C.A., Valerio, A.L. 2012a. Primer registro fósil de *Pliometanastes* sp. (Mammalia, Xenarthra, Megalonychidae) para el Mioceno Superior de Costa Rica, América Central. Una Nueva Pista en la Comprensión del Pre-GABI. *Revista Geológica de América Central* 47: 95-108.
- Laurito, C.A., Valerio, A.L. 2012b. 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.
- Lessa, E.P., Van Valkenburgh, B., Fariña, R.A. 1997. Testing hypotheses of differential mammalian extinctions subsequent to the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 135(1-4):157-162.
- Line, S.R.P., Bergqvist, L.P. 2005. Enamel structure of Paleocene mammals of the São José de Itaboraí basin, Brazil. 'Condylarthra', Litopterna, Notoungulata, Xenungulata, and Astrapotheria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25 (4):924-928
- Lijtmaer, D., Kerr, K., Barreira, A., Hebert, P., Tubaro, P. 2011. DNA Barcode Libraries Provide Insight into Continental Patterns of Avian Diversification. PLOS ONE 6(7): e20744.
- Long, J.A. 2017. Why Australasian vertebrate animals are so unique: A palaeontological perspective. *General and comparative endocrinology* 244:2-10.
- López-Aguirre, C., Archer, M., Hand, S.J., Laffan, S.W. 2017. Extinction of South American sparassodontans (Metatheria): environmental fluctuations or complex ecological processes? *Palaeontology* 60(1):91-115.
- Luo, Z.-X., Ji, Q., Wible, J.R., Yuan, C.X. 2003. An Earty Cretaceous tribosphenic mammal and Metatherian Evolution. *Science* 302(5652):1934-1940.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17(4):373-387.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. *Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. New Jersey. Estados Unidos.
- MacPhee, R.D.E. 2005. "First" appearances in the Cenozoic land-mammal record of the Greater Antilles: significance and comparison with South American and Antarctic records. *Journal of Biogeography* 32(4):551-564.
- MacPhee, R.D.E. Iturralde-Vinent, M.A. 1994. First Tertiary land mammal from Greater Antilles: An Early Miocene sloth (Xenarthra, Megalonychidae) from Cuba. *American Museum Novitates* 3094: 1-13.
- MacPhee, R.D.E. Iturralde-Vinent, M.A. 1995. Origin of the Greater Antillean land mammal fauna, 1: new Tertiary fossils from Cuba and Puerto Rico. *American Museum Novitates* 3141:1-31.
- MacPhee, R.D.E., Iturralde-Vinent, M.A. Gaffney, E.S. 2003. Domo de Zaza, an Early Miocene vertebrate locality in south-central Cuba, with notes on the tectonic evolution of Puerto Rico and the Mona Passage, *American Museum Novitates* 3394: 1–42.
- Marivaux, L., Adnet, S., Altamirano-Sierra, A.J., Boivin, M., Pujos, F., Ramdarshan, A., et al. 2016. Neotropics provide insights into the emergence of New World monkeys: New dental evidence from the late Oligocene of Peruvian Amazonia. *Journal of Human Evolution* 97:159-175.
- Marshall, L.G., Webb, S.D., Sepkoski, J.J., Raup, D.M. 1982. Mammalian evolution and the great American interchange. *Science* 215(4538):1351-1357.

- Marshall, L.G. 1988. Land mammals and the great American interchange. *American Scientist* 76 (4):380-388
- Mayr, G. 2009. *Paleogene fossil birds*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Alemania.
- Mayr, G. 2014. The origins of crown group birds: molecules and fossils. *Palaeontology* 57(2):231-242
- Mayr, G. 2017. *Avian evolution: The Fossil Record of Birds and its Paleobiological Significance*. Wiley Blackwell. West Sussex. Reino Unido.
- Mayr, G., De Pietri, V.L. 2014. Earliest and first Northern Hemispheric hoatzin fossils substantiate Old World origin of a "Neotropic endemic". *Naturwissenschaften* 101(2):143-148.
- McAfee, R.K. 2007. *Reassessing the Taxonomy and Affinities of the Mylodontinae Sloths, Glossotherium and Paramylodon (Mammalia: Xenarthra: Tardigrada)*. Tesis de Doctorado, Northern Illinois University, Estados Unidos.
- McGuire, J.A., Witt, C.C., Remsen, J.V., Corl, A., Rabosky, D.L., Altschuler, D.L., et al. 2014. Molecular phylogenetics and the diversification of hummingbirds. *Current Biology* 24(8):910-916.
- McLoughlin, S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany* 49(3):271-300.
- Mercer, J.M., Roth, V.L. 2003. The effects of cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science* 299(5612):1568-1572.
- Meredith, R.W., Westerman, M., Case, J.A., Springer, M.S. 2008. A phylogeny and timescale for marsupial evolution based on sequences for five nuclear genes. *Journal of Mammalian Evolution* 15(1):1-36.
- Montes, C., Bayona, G., Cardona, A., Buchs, D.M., Silva, C.A., Morón, S., et al. 2012a. Arc-continent collision and orocline formation: Closing of the Central American seaway. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth* 117(B4):1-25.
- Montes, C., Cardona, A., McFadden, R., Morón, S.E., Silva, C.A., Restrepo-Moreno, S. et al. 2012b. Evidence for middle Eocene and younger land emergence in central Panama: implications for Isthmus closure. *Geological Society of America Bulletin* 124(5-6):780-799.
- Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Pardo, A., Silva, J.C., Valencia, V., et al. 2015. Middle Miocene closure of the Central American seaway. *Science* 348 (6231):226-229.
- Moreno Bofarull, A., Arias, A., Hernández Fernández, M., Ortiz-Jaureguizar, E., Morales, J. 2008. Influence of continental history on the ecological specialization and macroevolutionary processes in the mammalian assemblage of South America: differences between small and large mammals. *BMC Evolutionary Biology* 8 (97):1-18.
- Moreno, F., Hendy, A.J.W., Quiroz, L., Hoyos, N., Jones, D.S., Zapata, V., et al. 2015. Revised stratigraphy of Neogene strata in the Cocinetas basin, La Guajira, Colombia. *Swiss Journal of Palaeontology* 134(1): 5-43.
- Morrone, J.J. 2014. Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics* 30(2):202-214.
- Mothé, D., Avilla, L.S., Cozzuol, M.A. 2013. The south American gomphotheres (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae): taxonomy, phylogeny, and biogeography. *Journal of Mammalian Evolution* 20(1):23-32.
- Mothé, D., Avilla, L.S. 2015. Mythbusting evolutionary issues on South American Gomphotheriidae (Mammalia: Proboscidea). *Quaternary Science Reviews* 110:23-35.
- Nilsson, M.A., Churakov, G., Sommer, M., Van Tran, N., Zemmann, A., Brosius, J., et al. 2010. Tracking marsupial evolution using archaic genomic retroposon insertions. *PLoS Biology* 8(7): e1000436.
- O'Dea, A., Lessios, H.A., Coates, A.G., Eytan, R.I., Restrepo-Moreno, S.A., Cione, A.L., et al. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2(8): e1600883.
- O'Leary, M.A., Bloch, J.I., Flynn, J.J., Gaudin, T.J., Giallombardo, A., Gianini, N.P., et al. 2013. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science* 339(6120):662-667.
- Oliveira, E.V., Goin, F.J. 2011. A reassessment of bunodont metatherians from the Paleogene of Itaboraí (Brazil): systematics and age of the Itaboraian SALMA. *Revista Brasileira de Paleontologia* 14(2):105-136.
- Pant, S.R., Goswami, A., Finarelli, J.A. 2014. Complex body size trends in the evolution of sloths (*Xenarthra: Pilosa*). *BMC evolutionary biology* 14(1):184.
- Parrish, J.T. 1993. Climate of the supercontinent Pangea. *The Journal of Geology* 101(2):215-233.
- Patterson, B.D. 2000. Patterns and trends in the discovery of new Neotropical mammals. *Diversity and Distributions* 6(3):145-151.
- Pelegrin, J.S. 2015. *Paleobiogeografía, cambios climáticos globales y macroevolución en aves no passeriformes: patrones de radiación, dispersión y adaptación durante el Cenozoico*. Tesis de Doctorado. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.
- Pelegrin, J.S. 2017. ¿Dónde evolucionaron las aves modernas? Análisis de patrones paleobiogeográficos y paleoambientales. *Memorias del LII Congreso de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas: Biología Animal*. Santiago de Cali, Colombia.
- Pelegrin, J.S., Cantalapiedra, J.L., Hernández Fernández, M. 2016. A phylogenetic perspective on biome occupation by birds: Galliformes and Falconiformes as contrasting cases. *Abstracts of the 9th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution*. 20-21.
- Pérez, S.I., Postillone, M.B., Rindel, D., Gobbo, D., Gonzalez, P.N., Bernal, V., 2016. Peopling time, spatial occupation and demography of Late Pleistocene-Holocene human population from Patagonia. *Quaternary International* 425:214-223.
- Pinto-Ledezma, J.N., Simon, L.M., Diniz-Filho, J.A.F., Villalobos, F. 2017. The geographical diversification of Furnariidae: the role of forest versus open habitats in driving species richness gradients. *Journal of Biogeography* 44(8):1683-1693.
- Pound, M.J., Salzmann, U. 2017. Heterogeneity in global vegetation and terrestrial climate change during the late Eocene to early Oligocene transition. *Scientific Reports* 7:43386.
- Poux, C., Chevret, P., Huchon, D., De Jong, W.W., Douzery, E.J.P. 2006. Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. *Systematic Biology* 55 (2):228-244.
- Prado, J.L., Alberdi, M.T. 2014. Global evolution of Equidae and Gomphotheriidae from South America. *Integrative zoology* 9(4):434-443.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A., Zimicz, N. 2013. The evolution of the Cenozoic terrestrial mammalian predator guild in South America: competition or replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20(1):3-21.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A.M., Ercoli, M.D., Turazzini, G.F., Vizcaíno, S.F., Kay, R.F., et al. 2012. Paleoeecology of the mammalian carnivores (Metatheria, Sparassodonta) of the Santa Cruz Formation (late early Miocene). En: Vizcaíno, S.F., Kay, R.F., Bargo, M.S. (eds.), *Early Miocene paleobiology in Patagonia: highlatitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, pp.173-193. Cambridge University Press, New York, Estados Unidos.
- Prothero, D.R., Campbell, Jr.K.E., Beatty, B.L., Frailey, C.D. 2014. New late Miocene dromomerycine artiodactyl from the Amazon Basin: implications for interchange dynamics. *Journal of Paleontology* 88(3):434-443.
- Prum, R.O., Berv, J.S., Dornburg, A., Field, D.J., Townsend, J.P., Lemmon, E.M., et al. 2015. A comprehensive phylogeny of birds (*Aves*) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature* 526(7574):569.
- Rahbek, C., Graves, G.R. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98(8): 4534-4539.
- Rinderknecht, A. Blanco, R.E. 2015. History, taxonomy and paleobiology of giant fossil rodents (*Hystriognathi, Dinomyidae*). En: Cox, P.G. Hautier, L. (eds.), *Evolution of the rodents: Advances in Phylogeny, Functional morphology and Development*, pp.164-185 pp. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Romer, A.S. 1966. *Vertebrate Paleontology*. University of Chicago Press, Chicago. Estados Unidos.
- Rougier, G.W., Wible, J.R., Novacek, M.J. 1998. Implications of *Deltatheridium* specimens for early marsupial history. *Nature* 396(6710):459-463.
- Ruggiero, A., Kitzberger, T. 2004. Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographic range. *Ecography* 27(4):401-417.
- Rull, V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: The Tertiary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology* 17(11):2722-2729.
- Rylands, A.B., Mittermeier, R.A. 2009. The diversity of the New World primates (Platyrrhini): an annotated taxonomy. En: Garber, P.A., Estrada, A., Bicca-Marques, J.C., Heymann, E. W., Strier, K.B. *South American Primates. Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation*, pp. 23-54S, Springer, Chicago, Estados Unidos.

- Savage, R.J.G. 1977. Evolution in carnivorous mammals. *Paleontology* 20: 237-271.
- Simpson, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist* 38: 361-389.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid isolation: the curious history of South American mammals*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, Estados Unidos.
- Smith, B.T., Klicka, J. 2010. The profound influence of the Late Pliocene Panamanian uplift on the exchange, diversification, and distribution of New World birds. *Ecography* 33(2):333-342.
- Springer, M.S., Westerman, M., Kavanagh, J.R., Burk, A., Woodburne, M.O., Kao, D.J., et al. 1998. The origin of the Australasian marsupial fauna and the phylogenetic affinities of the enigmatic monito del monte and marsupial mole. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 265(1413):2381-2386.
- Springer, M.S., Meredith, R.W., Janecka, J.E., Murphy, W.J. 2011. The historical biogeography of Mammalia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 366 (1577): 2478-2502.
- Stehli, F.G., Webb, S.D. 1985. The great american biotic interchange, Vol 4. Springer, Science y Business Media, New York, Estados Unidos.
- Strömberg, C.A.E., Dunn, R.E., Madden, R.H., Kohn, M.J., Carlini, A.A. 2013. Decoupling the spread of grasslands from the evolution of grazer-type herbivores in South America. *Nature communications* 4:1478.
- Stotz, D.F., Fitzpatrick, J.W., Parker, T.A., Moskovits, D.K. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*, University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Szalay, F.S., Sargis, E.J. 2001. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas* 23:139-302.
- Szalay, F.S., Trofimov, B.A. 1996. The Mongolian Late Cretaceous *Asiatherium*, and the early phylogeny and paleobiogeography of Metatheria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16(3): 474-509.
- Takai, M., Anaya, F., Shigehara, N., Setoguchi, T. 2000. New fossil materials of the earliest New World monkey, *Branisella boliviana*, and the problem of platyrrhine origins. *American Journal of Physical Anthropology* 111(2):263.
- Tejada-Lara, J.V., Salas-Gismondi, R., Pujos, F., Baby, P., Benammi, M., Brusset, S., et al. 2015. Life in proto-Amaozonia: Middle Miocene mammals from the Fitzcarrald Arch (Peruvian Amazonia). *Palaeontology* 58(2):341-378.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., et al. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31(1):79-92.
- Upchurch, P. 2008. Gondwanan break-up: legacies of a lost world? *Trends in Ecology and Evolution* 23(4):229-236.
- Upham, N.S., Patterson, B.D. 2012. Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63 (2):417-429.
- Van der Hammen, T., Werner, J.H., Van Dommelen, H. 1973. Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its High-Andean biota. *Review of Palaeobotany and Palynology* 16(1):1-122.
- Veevers, J.J. 2004. Gondwanaland from 650–500 Ma assembly through 320 Ma merger in Pangea to 185–100 Ma breakup: supercontinental tectonics via stratigraphy and radiometric dating. *Earth-Science Reviews* 68(1):1-132.
- Vermeij, G.J. 1991. When Biotas Meet: Understanding Biotic Interchange. *Science* 253 (5024):1099-1104.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I. 2008. The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustilidae (Carnivora): late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 267(3): 284–291.
- Vizcaíno, S.F. 2009. The teeth of the “toothless”: novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalia, Xenarthra). *Paleobiology* 35(3):343-366.
- Vrba, E.S. 1992. Mammals as a key to evolutionary theory. *Journal of Mammalogy* 73(1):1-28.
- Vucetich, M.G., Deschamps, C.M., Pérez, M.E. 2013. Paleontology, Evolution and Systematics of Capybara. En: Moreira, J., Ferraz, K., Herrera, E., Macdonald, D. (eds.) *Capybara. Biology, Use and Conservation of an Exceptional Neotropical Species*. Springer-Verlag New York, Estados Unidos.
- Webb, S.D. 1976. Mammalian faunal dynamics of the Great American Interchange. *Paleobiology* 2:216-234.
- Webb, S.D. 1991. Ecogeography and the great American interchange. *Paleobiology* 17(03):266-280
- Webb, S.D. 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93(2):245-257.
- Wegner, W., Wörner, G., Harmon, R.S., Jicha, B.R. 2011. Magmatic history and evolution of the Central American Land Bridge in Panama since Cretaceous times. *Geological Society of America Bulletin* 123 (3-4):703-724.
- Weir, J.T., Bermingham, E., Schluter, D. 2009. The great american biotic interchange in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(51):21737-21742.
- Welker, F., Collins, M.J., Thomas, J.A., Wadsley, M., Brace, S., Cappellini, E., et al. 2015. Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature* 522 (7554):81-84.
- Westbury, M., Baleka, S., Barlow, A., Hartmann, S., Pajmans, J.L.A., Kramarz, A., et al. 2017. A mitogenomic timetree for Darwin's enigmatic South American mammal *Macrauchenia patachonica*. *Nature Communications* 8, 15951.
- White, J., Macphee, R.D.E., 2001. The sloths of the West Indies: a systematic and phylogenetic review. En: Woods, C.A., Sergile, F.E. (eds.), *Biogeography of the West Indies: Patterns and Perspectives*. 2ª ed., pp. 201-236, CRC Press, Boca Ratón, Florida, Estados Unidos.
- Woodburne, M.O. 2004. *Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America: biostratigraphy and geochronology*. Columbia University Press, New York, Estados Unidos.
- Woodburne, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17(4):245-264.
- Woodburne, M.O., Case, J.A. 1996. Dispersal, vicariance, and the Late Cretaceous to early Tertiary land mammal biogeography from South America to Australia. *Journal of Mammalian Evolution* 3(2):121-161.
- Woodburne, M.O., Cione, A.L., Tonni, E.P. 2006. Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange. Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange. *Publicación Especial del Instituto de Geología y Centro de Geociencias de la Universidad Nacional Autónoma de México* 4:73-101.
- Wroe, S., Argot, C., Dickman, C. 2004. On the rarity of big fierce carnivores and primacy of isolation and area: tracking large mammalian carnivore diversity on two isolated continents. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271(1544):1203.
- Wallace, A.R. 1876. *The Geographical Distribution of Animals*. Macmillan, Londres, Reino Unido.
- Yensen, E., Tarifa, T. 2003. “*Galictis cuja*”. *Mammalian Species* 728:1-8.
- Zachos, J.C., Dickens, G.R., Zeebe, R.E. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451(7176):279.
- Zelditch, M.L., Li, J., Tran, L.A.P., Swiderski, D.L. 2015. Relationships of diversity, disparity, and their evolutionary rates in squirrels (Sciuridae). *Evolution* 69(5):1284–1300.