

Análisis de las relaciones tróficas en faunas pleistocénicas: un enfoque global

Lic. Mariana Di Giacomo

Orientador: Richard A. Fariña
Maestría en Zoología
PEDECIBA Biología

Contenido

Agradecimientos	3
Índice de tablas y figuras.....	4
Tablas	4
Figuras	5
Resumen	6
Introducción.....	8
Antecedentes	9
Ecuaciones alométricas.....	12
Paleoecología pleistocena.....	13
Objetivos	15
Objetivo general.....	15
Objetivos específicos.....	15
Métodos.....	16
Base de datos	16
Cálculo y obtención de masas.....	17
Modelos	18
Modelo de Fariña (1996).....	18
Densidad de carnívoros.....	20
Productividad	21
Productividad + densidad de carnívoros.....	22
Densidad II.....	22
Productividad + Densidad II	23
Resultados.....	42
Modelo de Fariña (1996).....	42
Densidad de carnívoros.....	43
Productividad	44
Productividad + densidad de carnívoros.....	46

Densidad II.....	47
Productividad + Densidad II	48
Discusión	58
Modelo de Fariña (1996).....	58
Luján.....	58
América del Sur	59
Resto del mundo	60
Otros modelos.....	66
Densidad de carnívoros.....	66
Productividad	66
Productividad + Densidad de carnívoros	72
Densidad II.....	77
Productividad + Densidad II	80
Paleoecología	84
Interpretación de los modelos.....	86
Conclusiones	89
Bibliografía	91

Agradecimientos

A Richard A. Fariña, por aceptar ser mi orientador y por estar siempre.

Al tribunal, por aceptar leer mi trabajo, por sus correcciones y sus comentarios para enriquecerlo.

A mi madre, por defender mis intereses desde muy chica, por darme su pc para poder terminar mi maestría, por estimular mi sed de conocimiento.

A mi padre, por darme la seguridad de saber que siempre está ahí, por salpicarme las ganas de conocer el mundo, por hacerme la cinéfila que soy.

A mis abuelos, por regalarme la impresión de mi trabajo, por el aguante, porque sé que siempre están y van a estar ahí.

A todos esos que son familia igual: Aurora, Isabel, Ademar...

A mis amigos y colegas, algunos sólo amigos, algunos ambas cosas. A Caro, por mostrarme cómo es tirar para adelante. A Seba, JeanPhi, La Negra, Luciano, Xime, que están en las buenas y en las malas. Gracias por el ánimo, por salvarme cuando las papas quemaban, por motivarme cuando lo necesité y por mostrarme lo lindo que es hacer ciencia. Y por las comidas riquísimas y los momentos compartidos en el campo.

Y a los que no nombré y estuvieron, a los que vinieron a verme presentar mi trabajo, a los que vinieron sólo a tirarme al estanque, a los que me quieren de verdad... gracias.

Índice de tablas y figuras

Tablas

Tabla 1. Número, nombre, edad y procedencia de las faunas sudamericanas.	24
Tabla 2. Número, nombre, edad y procedencia de las faunas norteamericanas.....	24
Tabla 3. Número, nombre, edad y procedencia de las faunas europeas.	25
Tabla 4. Número, nombre, edad y procedencia de las faunas africanas.....	27
Tabla 5. Número, nombre, edad y procedencia de las faunas asiáticas.....	28
Tabla 6. Fuentes de estimación de masas de mamíferos sudamericanos.....	29
Tabla 7. Fuentes de estimación de masas de mamíferos norteamericanos.....	30
Tabla 8. Fuentes de estimación de masas de mamíferos europeos.....	33
Tabla 9. Fuentes de estimación de masas de mamíferos africanos.	36
Tabla 10. Fuentes de estimación de masas de mamíferos asiáticos.	38
Tabla 11. Productividad secundaria (PS) y requerimientos de los carnívoros (RC) expresados en $Jm^{-2}año^{-1}$ en América del Sur. El texto sombreado muestra las faunas balanceadas.....	50
Tabla 12. Productividad secundaria (PS) y requerimientos de los carnívoros (RC) expresados en $Jm^{-2}año^{-1}$ en América del Norte. El texto sombreado muestra las faunas balanceadas.....	51
Tabla 13. Productividad secundaria (PS) y requerimientos de los carnívoros (RC) expresados en $Jm^{-2}año^{-1}$ en Europa. El texto sombreado muestra las faunas balanceadas...	52
Tabla 14. Productividad secundaria (PS) y requerimientos de los carnívoros (RC) expresados en $Jm^{-2}año^{-1}$ en África. El texto sombreado muestra las faunas balanceadas.....	53
Tabla 15. Productividad secundaria (PS) y requerimientos de los carnívoros (RC) expresados en $Jm^{-2}año^{-1}$ en Asia. El texto sombreado muestra las faunas balanceadas.....	54

Figuras

Figura 1. Regresión lineal para los cuatro modelos en América del Sur. Las líneas rosadas indican la recta ideal para las faunas balanceadas.	55
Figura 2. Regresión lineal para los cuatro modelos en América del Norte. Las líneas azules indican la recta ideal para las faunas balanceadas.....	55
Figura 3. Regresión lineal para los cuatro modelos en Europa. Las líneas verdes indican la recta ideal para las faunas balanceadas.....	56
Figura 4. Regresión lineal para los cuatro modelos en África. Las líneas anaranjadas indican la recta ideal para las faunas balanceadas.	56
Figura 5. Regresión lineal para los cuatro modelos en Asia. Las líneas marrones indican la recta ideal para las faunas balanceadas.....	57
Figura 6. Regresión lineal para los cuatro modelos en los cuatro continentes unidos: marcas rosadas – América del Sur; marcas azules – América del Norte; marcas verdes – Europa; marcas anaranjadas – África; marcas marrones – Asia. Las líneas verde oscuras indican la recta ideal para las faunas balanceadas	57

Resumen

La paleoecología de los mamíferos sudamericanos ha sido un importante tema de debate en los últimos años. Este debate se centra en el balance energético de las comunidades de mamíferos que habitaron el continente durante el Pleistoceno. Dicho balance sugeriría que tanto herbívoros como carnívoros tendrían suficiente alimento (y no en exceso) para sobrevivir.

En 1996, Fariña realizó un análisis energético de la Fauna Local de Luján (Argentina) y de Rancho La Brea (EEUU). En este análisis observó que la fauna sudamericana estaba desbalanceada (demasiado alimento para los carnívoros y escasez del mismo para los herbívoros), mientras que la norteamericana no lo estaba. Como consecuencia propuso un cambio en la posición trófica de uno de los perezosos sudamericanos, *Megatherium americanum*, planteando que pudo también alimentarse de otros mamíferos.

En 2006, Prevosti & Vizcaíno propusieron que este desbalance no habría sido tal, pues la densidad de los carnívoros calculada por Fariña (1996) no habría sido la real para los carnívoros del Pleistoceno.

En este trabajo se expande el análisis realizado por Fariña (1996) de dos faunas a 121. Se tomaron faunas de lo que se consideraron 5 continentes: América del Sur, América del Norte, Europa, África y Asia. Estas faunas se tomaron de la base de datos Paleobiology Database.

Se plantearon 6 modelos distintos para el análisis de las 121 faunas. Uno de ellos fue el modelo de Fariña (1996). Otro modelo se centró en la crítica planteada en Prevosti & Vizcaíno (2006), por lo que se modificó del modelo original la forma de cálculo de la densidad poblacional de los carnívoros. El tercer modelo es una modificación del original exclusivamente en la forma de cálculo de la productividad secundaria. El cuarto es una unión del segundo y tercer modelo. El quinto modelo es una modificación en la forma de cálculo de las densidades poblacionales (Silva et al., 2001) y el sexto, una unión del tercero y el quinto.

Se observó que la mayoría de las faunas están desbalanceadas sin importar el modelo que se utilice. También se destaca que las especies que carecen de representantes actuales de su linaje no afectan significativamente los cálculos, como se propuso en 2006 Prevosti & Vizcaíno. Por otro lado, en los modelos 1 y 4 la presencia de *Megatherium americanum* como omnívoro, en lugar de herbívoro, modificaría positivamente, aunque de forma muy leve, los resultados.

En el modelo 2 no habría cambios importantes, mientras que en el 3 se empeorarían los desbalances. El sexto modelo es el que mejor explica la ecología de los mamíferos africanos, por lo que se supone que, al ser las faunas similares a las actuales, se trata de un modelo que puede modificarse para cada continente en particular.

Introducción

La paleoecología es una rama de la paleontología que en los últimos años se ha desarrollado enormemente (Dodd & Stanton, 1990). Se distingue de la ecología, según estos autores, por tres razones fundamentales. La primera de ellas, es que los ecólogos parten de un ambiente para así determinar las características de los organismos que en él viven, mientras que en paleontología esto es al revés, se parte de un registro de los organismos y así se realizan inferencias sobre el ambiente que habitaron. La segunda de ellas es que el registro fósil es incompleto, por lo que no es posible para quienes estudian la disciplina, contar con toda la información. Y la tercera de ellas es que la escala temporal en ecología y en paleoecología es muy diferente; los ecólogos pueden llegar a estudiar procesos que toman quizás diez años en ocurrir, mientras que los paleoecólogos estudian procesos que transcurren en períodos que pueden variar entre miles y millones de años.

Es por eso mismo que las herramientas en paleoecología son relativamente nuevas, ya que constantemente se aprende qué se puede obtener del registro fósil y cómo (Behrensmeyer & Hill, 1980). En este contexto es que las herramientas matemáticas como los modelos de escalamiento entran en juego, siendo constantemente puestos a prueba para conocer sus poderes predictivos (Marquet et al., 2005). Además, como el tamaño de los vertebrados es una de las variables que los paleontólogos pueden evaluar con más facilidad (expresado por la masa), dados los cientos de años de estudio sobre esta temática, éste se convierte en un dato a tomar como punto de partida en muchos modelos paleoecológicos que involucran dichos organismos. Por otro lado, es la variable más importante que determina muchos aspectos de la biología y ecología de los animales.

Por estas razones es que la paleoecología de los mamíferos pleistocénicos sudamericanos ha sido un punto de debate importante desde mediados de la década de 1990. Principalmente este debate se centra en la discusión sobre la existencia de un desbalance ecológico en las faunas sudamericanas y en la posibilidad del uso de modelos alométricos, y sus implicancias, a la hora de estudiar faunas fósiles.

Antecedentes

Las inusuales características de la megafauna sudamericana fueron reconocidas por varios científicos de diversas nacionalidades desde cerca de mediados del siglo XVIII (Di Giacomo, 2008). Uno de ellos, Charles Darwin (1839), en su libro “The Voyage of the Beagle” llegó a hacer comentarios sobre la paleoecología de los mismos, diciendo que los animales grandes no requieren de una vegetación demasiado abundante. Allí comparó los animales que se encuentran en Sudáfrica y los que se ven en la selva de Brasil y concluyó que no existe una relación entre el volumen de los mamíferos que habitan las diversas zonas del planeta y la cantidad de vegetación que hay en las mismas. Incluso hace una comparación muy gráfica, diciendo que si se observan por un lado las especies africanas (elefantes, rinocerontes, hipopótamos, antílopes, jirafas, elands y búfalos) y junto a ellas las sudamericanas (tapires, guanacos, ciervos, vicuñas, pecaríes y carpinchos), no es sencillo imaginarse mayor variedad en términos de tamaño. Además, afirma que no por el hecho de encontrar animales gigantes en Bahía Blanca, esto sea prueba de una vegetación abundante: “no tengo dudas de que el campo estéril un poco hacia el sur, cerca del Río Negro, con sus árboles espinosos dispersos, soportaría muchos y grandes mamíferos” (Darwin, 1839).

Fariña (1996) propuso un modelo para el estudio de faunas fósiles en el cual relacionaba la masa de los organismos con su densidad poblacional y metabolismo basal. Realizó un análisis energético de la fauna de grandes mamíferos que vivió en la Fauna Local de Luján (determinada por Tonni et al., 1985), en el período Pleistoceno tardío para el que utilizó el modelo de Damuth (1981). Este modelo relaciona las masas de las especies con su densidad poblacional, y dice que cuanto mayor sea la masa de un animal, menor será su densidad poblacional. La relación encontrada entre estas variables está dada por la recta $\log D = -0,75(\log W) + 4,23$ ($r = -0,86$), donde D es la densidad poblacional y W (estrictamente, debería ser m) la masa del organismo expresada en gramos.

Con la ayuda del modelo y las masas de las especies presentes, Fariña (1996) calculó la densidad poblacional de los herbívoros y su tasa metabólica basal según Peters (1983). Para la densidad poblacional de los carnívoros utilizó el modelo de Damuth (1993) y para su tasa metabólica basal, una ecuación de Peters (1983) (ver Métodos).

Con estos datos calculó la biomasa en pie de las especies tanto de herbívoros como de carnívoros. De esta manera pudo conocer los requerimientos energéticos de las especies y

junto con estimaciones de la productividad primaria y secundaria propuso que esta fauna estaba desbalanceada, ya que no había suficiente alimento para los herbívoros y demasiado para los carnívoros. Incluso sugirió cambios en la estructura trófica de la comunidad, proponiendo a una de las especies de herbívoros como un omnívoro, ocasional depredador o incluso como cleptoparásito (Fariña, 1996; Fariña & Blanco, 1996).

Este modelo no sólo ha sido utilizado en esta fauna, sino que también se ha utilizado en otras faunas sudamericanas y europeas plio-pleistocénicas y miocénicas (Fariña, 1996; Palmqvist et al., 2003; Vizcaíno et al., 2004; Vizcaíno et al., 2010). Los resultados de estos análisis fueron diversos. En la fauna Chapadmalense del Pleistoceno (Vizcaíno et al., 2004) el modelo estaría dando como resultado un balance energético para herbívoros y carnívoros. En la fauna de Barranca de los Lobos (Vizcaíno et al., 2004), también pleistocena, se estaría dando un importante desbalance, que los autores argumentan que debió ocurrir dado que hubo un impacto meteorítico que afectó seriamente la composición faunística y las condiciones ambientales para los organismos presentes. En el caso de Venta Micena (Palmqvist et al., 2003) también se observa un balance energético.

Las únicas faunas miocénicas analizadas, Puesto La Costa y Cabo Barranca (Vizcaíno et al., 2010) dan como resultado desbalances energéticos importantes, aunque cabe destacar que en estas faunas existe una gran proporción de marsupiales y que uno de los carnívoros más importantes es una especie de ave, *Phorusrhacus longissimus*, por lo que el modelo no se comporta del todo como sería esperado.

En resumen, este modelo ha sido aplicado en varias faunas con resultados diversos, por lo que cabe destacar su importante contribución a la paleoecología sudamericana.

En 2006, Prevosti & Vizcaíno realizaron otro análisis que determinó que tal desbalance no se presentaba en la comunidad analizada por Fariña (1996). Estos autores agregaron un carnívoro al estudio, *Puma concolor*, que no fue considerado originalmente por Fariña (1996) debido a una errónea asignación del sinónimo *Felis platensis* como un félido de menos de 10Kg, y realizaron un análisis sobre la estructura de la comunidad de carnívoros en cinco faunas de megamamíferos: Luján, Rancho La Brea, Serengeti, Chitawan y Yellowstone. Además, relacionaron a los carnívoros con sus potenciales presas y reprodujeron el modelo de Damuth (1987). De esta forma determinaron que éste no es bueno para predecir la densidad de los carnívoros en base a su masa, ya que los factores de corrección utilizados para la regresión fueron más altos de lo aceptado, haciendo que ésta pierda su poder predictivo (Prevosti & Vizcaíno, 2006). Por otra parte, los valores que obtuvieron al emular los cálculos

de Damuth (1987) oscilan entre valores de densidad negativa y valores de densidades demasiado altas, para un intervalo de confianza del 95%, por lo que el modelo no arrojaría resultados reales. También discutieron la relevancia de los modelos alométricos para estudiar la ecología de los carnívoros, ya que ésta se ve afectada por factores externos a los organismos, como ser las enfermedades, la abundancia de las presas y el clima, entre otros (Prevosti & Vizcaíno, 2006).

Por último, estos autores argumentaron que el bajo metabolismo propuesto para los milodóntidos (Vizcaíno et al., 2006) sugeriría que éstos no habrían sido tan abundantes y que no habrían necesitado tanto alimento como propuso Fariña (1996). En realidad, un bajo metabolismo no haría que disminuyera la densidad poblacional de este grupo, ya que ambos factores escalan de forma inversa, casi recíproca (Damuth, 1981). Por otra parte, si bien necesitarían menos alimento, este cambio sería imperceptible ya que se agregarían más individuos a la población por tener metabolismo más bajo (ver “Discusión”).

En mi trabajo de licenciatura (Di Giacomo, 2008) expandí el análisis hecho por Fariña (1996), de una fauna local en Argentina (Fauna Local de Luján) a 4 faunas locales que, además de la Fauna Local de Luján, incluyó una en Bolivia (Ñuapua 1) y dos en Perú (Piura y Departamento de Piura). Estas faunas comparten muchos de sus integrantes y todas ellas pertenecen al Pleistoceno. La Fauna Local de Luján es la más diversa de todas y la que más especies de xenartros tiene en relación a la cantidad de especies totales. Además, es la única perteneciente al sur de América del Sur, encontrándose el resto en el centro o norte del continente.

El resultado obtenido de ese análisis fue que el desbalance encontrado por Fariña (1996) podía verse en las otras localidades así como en Luján. Por otro lado, siguiendo con la propuesta hecha por Fariña (1996) y Fariña & Blanco (1996) de *Megatherium americanum* como cleptoparásito (y extendiendo la posibilidad a la filogenéticamente próxima especie *Eremotherium laurillardii*), y disminuyendo la densidad poblacional de los xenartros, como es sugerido por Prevosti & Vizcaíno (2006), se observa que el desbalance disminuye, aunque no se resuelve completamente (Di Giacomo, 2008).

A diferencia de los trabajos anteriores, en éste se utilizan bases de datos de faunas locales de todo el mundo, expandiendo aún más el trabajo de Fariña (1996) y también el de Di Giacomo (2008). Por otro lado, el hecho de tratarse de faunas de todos los continentes y del mismo intervalo temporal, hace que sea ventajoso pues se eliminan los sesgos asociados a la pertenencia a distintas zonas geográficas o momentos de la historia geológica. El trabajar con bases de datos además, aporta una gran cantidad de información que no sería posible recabar

si se trabajara con sitios individuales. También facilita la tarea el no tener que recorrer cada una de las colecciones de mamíferos pleistocénicos y acelera entonces el trabajo. Como única desventaja se destaca el no poder corroborar las especies de cada base de datos, pues éstas pueden no estar actualizadas. De cualquier manera, el trabajo realizado por los investigadores de www.paleodb.org es muy exhaustivo y es poco probable que la gran mayoría de las faunas no estuviera actualizada.

En los últimos años el uso de bases de datos se ha incrementado y muchos investigadores han optado por esta forma de trabajo pues permite realizar investigaciones con un gran conjunto de datos. Algunos de estos trabajos han sido de gran importancia en paleontología y han hecho más popular el uso de estas herramientas. Un claro ejemplo es el de Sepkoski (1981), quien fue pionero en el uso de este tipo de datos y realizó uno de los aportes más importantes al día de hoy en paleontología. En su trabajo mostró los diferentes recambios faunísticos a lo largo de todo el registro fósil y la importancia y los momentos en los que se dieron las diferentes extinciones masivas. Realizó también agrupaciones de los taxones en “faunas evolutivas”, que al día de hoy han aportado a la comprensión de los diversos eventos que han ocurrido en la historia de la Tierra.

La base de datos que se utiliza en este trabajo en particular busca reunir toda la información existente sobre el registro fósil. Allí pueden encontrarse datos que varían desde las especies presentes en las diferentes localidades hasta paleomapas o hábitos alimenticios de cada especie. Esta base de datos cuenta, además, con la ventaja de que es realizada, revisada y actualizada por paleontólogos de todo el mundo, por lo que la información que aporta es de gran calidad.

Ecuaciones alométricas

Cada vez más y más investigadores utilizan modelos que involucran ecuaciones alométricas para predecir diversas características de las especies biológicas. Estas ecuaciones relacionan la masa de un individuo con otra de sus características y usualmente tienen la forma

$$Y = a M^b, \quad \text{donde } M \text{ es la masa corporal del taxón.}$$

Si un animal se construyera idéntico a otro pero a diferente escala, entonces varias de las características del modelo original deberían modificarse en escala, para generar un animal

funcional (Peters, 1983). De esta forma, un mismo modelo puede utilizarse para diferentes organismos.

Estos modelos se han ido afinando en los últimos años y por eso mismo es que son preferidos por muchos ecólogos. En paleontología esto es algo relativamente nuevo, y aún se discute si pueden ser o no utilizados (Prevosti & Vizcaíno, 2006). Dado que en un yacimiento fósil sólo se encuentra una porción del ecosistema ancestral, dichos modelos podrían estar subestimando algunos resultados y sobreestimando otros.

En este trabajo se utilizan modelos con estas características, ya que éstos brindan más ventajas que desventajas. Una de ellas es que estos modelos son independientes de la escala, es decir, son muy buenos para estudiar sistemas ecológicos que muestran variabilidad en escalas temporales, espaciales y organizacionales (Marquet et al., 2005). En paleontología esta es la regla, no la excepción, ya que muchas veces se cuenta con sitios con una gran homogeneización temporal, es decir, con fósiles cuyas edades pueden tener diferencias de miles de años, pero que pertenecen todos a un mismo período, como es el caso de la Fauna Local de Luján (Fariña, 1996). En este caso como en muchos otros, las especies que habitaron tal intervalo temporal no variaron demasiado a lo largo de él, por lo que se considera a todas ellas como representantes de una fauna única.

Si bien algunas de las críticas que se les hace a los modelos es que no consideran muchos factores que podrían ser determinantes en la ecología de las distintas especies (Prevosti & Vizcaíno, 2006), algunos autores proponen realizar estudios de escalamiento relacionando otras variables ecológicamente importantes para aquellos individuos cuyos resultados se desvían por causa de los mismos (Carbone & Gittleman, 2002).

Paleoecología pleistocena

Si bien el modelo de Fariña (1996) ha sido probado en diversas faunas, éstas no son suficientes para determinar si puede o no ser usado como modelo general para faunas fósiles de mamíferos. Además, siempre se ha utilizado en casos puntuales, es decir, buscando analizar faunas particulares, pero nunca se ha utilizado de forma global para conocer los patrones paleoecológicos de las faunas de mamíferos pleistocenos. Asimismo, con la excepción de Venta Micena y Rancho La Brea, este modelo solamente se ha utilizado en faunas sudamericanas.

Las faunas locales de todo el mundo son muchísimas y muy pocas de ellas han sido estudiadas desde el punto de vista paleoecológico. La gran mayoría de ellas ha sido estudiada solamente por la importancia del hallazgo o por los taxones presentes en las mismas. Las pocas que tienen estudios paleoecológicos no buscan relacionarse con otras, sino que se trata de la comprensión de las características del sitio en el pasado y a veces de los eventos geológicos relacionados (Palmqvist et al., 2003; Vizcaíno et al., 2004).

Objetivos

Objetivo general

- El objetivo principal de este trabajo es aportar al estudio de la paleoecología de los mamíferos pleistocénicos desde un punto de vista energético. Se pretende ver si estas faunas presentan un desbalance energético como el planteado por Fariña (1996).

Objetivos específicos

- Se busca comprender las razones de los desbalances existentes, en caso de que los hubiera, y aportar a la discusión que se desata hoy en día sobre la existencia o no del desbalance energético en la Fauna Local de Luján. Al estudiar faunas de todo el mundo, se verá si el desbalance es solamente continental o si se debe a otras causas tales como el clima o a los integrantes de las faunas.
- Se hace una puesta a prueba del modelo anteriormente mencionado para conocer si éste es el responsable de dichos desbalances o si éstos se deben a razones de índole ecológica.
- Se pretende realizar un estudio que englobe al Pleistoceno como un todo, buscando un modelo que pueda explicar la dinámica de los mamíferos de cualquier parte del planeta.

Métodos

Base de datos

La base de datos utilizada para la obtención de las faunas fue la Paleobiology Database (www.paleodb.org). De allí se seleccionaron faunas correspondientes a cinco continentes: América del Sur, América del Norte, Europa, África y Asia. Se le pidió al buscador de la base de datos que proporcionara, para cada continente, solamente las faunas que contenían especies del orden Carnivora, de modo de restringir la cantidad de resultados, y que estuvieran datadas entre 2,6 millones de años (comienzos del Pleistoceno, Walker & Geissman, 2009) y el presente. Luego fueron descartadas las faunas Holocenas. El criterio de selección de las faunas fue diferente en cada continente, ya que hay un sesgo en cuanto a la investigación paleontológica en ellos, dado por la proximidad de los sitios a las universidades, entre otros.

En América del Sur se seleccionaron todas las faunas que tuvieran al menos dos especies de carnívoros cuyas masas superaran los 10Kg (ver sección “Modelo de Fariña, 1996”). Se incluyeron sólo los carnívoros pertenecientes a las familias Canidae, Felidae y Ursidae, ya que las especies que no pertenecían a estas familias no eran terrestres o se alimentaban de organismos menores a 10Kg (Carbone et al., 1999). Además, se seleccionaron faunas cuyo número de especies de herbívoros era mayor al número de especies de carnívoros. En total se seleccionaron 15 faunas (Tabla 1). La fauna 71303 es la Fauna Local de Luján utilizada por Fariña (1996), aunque modificada según los datos de www.paleodb.org.

En América del Norte, al encontrarse muchísimas faunas con los criterios antes mencionados, se procedió a refinar algunos de los mismos. Se consideraron faunas que tuvieran al menos cuatro especies de carnívoros y éstos debían pertenecer al menos a dos familias distintas. Las familias posibles en este caso fueron Canidae, Felidae, Hyaenidae y Ursidae. En total se seleccionaron 30 faunas (Tabla 2).

En Europa se utilizaron los mismos criterios que para América del Norte, excepto por el hecho de que el límite se situó en tres especies de carnívoros. En total se seleccionaron 30 faunas (Tabla 3).

En África se utilizó el mismo criterio que en Europa, aunque se permitió un cánido cuya masa era menor a los 10Kg, *Canis mesomelas*, ya que se encuentra muy frecuentemente y en

sitios bien documentados (www.paleodb.org, Tabla 4) y no se trata de una especie extinguida. En total se seleccionaron 25 faunas.

En Asia se utilizó el mismo criterio que para América del Norte, es decir, se tomaron faunas con al menos cuatro especies de carnívoros. En total se seleccionaron 21 faunas (Tabla 5).

El planteo de criterios para la selección de faunas se realizó con el objetivo de comparar posteriormente todas las faunas juntas, sin que la procedencia fuese un factor determinante en los resultados. En Oceanía no se seleccionaron faunas ya que se encontraron solamente siete y todas ellas tenían una gran proporción de marsupiales, que no están contemplados en los modelos utilizados (ver Modelo de Fariña, 1996).

Cálculo y obtención de masas

La masa de las especies es el dato más importante a obtener de cada una de ellas. La gran mayoría de las masas se obtuvieron de la base de datos de Smith et al. (2003). El resto de las masas debieron ser obtenidas de otras fuentes bibliográficas o, en el caso de que no existiera la estimación, debieron ser estimadas o promediadas en base a las masas de las especies del mismo género encontradas en Smith et al. (2003) (Tablas 6 a 10).

Fariña (1996) supuso en su trabajo que las especies de la Fauna Local de Luján podrían estar sobreestimadas, por lo que realizó los cálculos primeramente con las especies y luego solamente con los géneros, de forma de obtener dos resultados contrastables. En este trabajo se utilizaron las especies, siempre que fue posible, excepto en Luján (fauna 71303), en donde se utilizaron los géneros, de forma de emular los cálculos de Fariña (1996). En los casos en los que en una misma fauna se encontraban especies del mismo género, si la masa de alguna de esas especies no estaba estimada, se la incluyó junto con la especie que sí tuviera masa estimada. En los casos en los que no había estimación para ninguna de las especies, se las agrupó y se utilizó la masa de la especie presente en Smith et al. (2003) o se realizó el promedio de la masa de las especies presentes en esa base de datos (Tablas 6 a 10). Por otra parte, si en la base de datos correspondiente al continente en el que se encontraba un taxón no estaba su masa y no había estimación, pero ese organismo se encontraba también en otro continente, se utilizó la masa calculada para el otro continente.

En los casos en los que una familia, subfamilia o tribu se encontraba representada solamente por un espécimen indeterminado, se calculó el promedio de las especies pertenecientes a ese grupo a partir de la base de datos de Smith et al. (2003). Si en una fauna

se encontraban especímenes indeterminados pero existían representantes determinados del grupo, se supuso que podían pertenecer a alguno de ellos y no se determinó la masa (ej: Cervidae indet. interpretado como *Praemegaceros verticornis* en la fauna 37024).

La base de datos de www.paleodb.org es una base de datos generada por científicos de todo el mundo, por lo que pueden a veces ser ingresados datos de faunas por personas que jamás estuvieron en contacto con el yacimiento en cuestión o que no trabajan en esa área del conocimiento en particular. Por este motivo pueden aparecer especies inexistentes en las mismas, o falta de especificación con respecto a lo que se encuentra, como sucede en la fauna 71304 perteneciente a Arroyo Lobería, Argentina, donde aparecen *Dasypodidarum* sp. y *Glyptodontidarum* sp. En los casos en que aparecían taxones inexistentes o mal nombrados, éstos fueron corregidos cuando fue posible o no fueron considerados.

Modelos

Los datos se analizaron utilizando seis modelos. El modelo principal utilizado en el análisis fue el modelo de Fariña (1996), en base al cual se generaron los restantes.

En todos los modelos se separaron las especies de mamíferos herbívoros de las de mamíferos carnívoros presentes en cada una de las faunas. Las especies no pertenecientes a la clase Mammalia fueron descartadas del estudio.

En el caso del género *Homo*, al tratarse de un género con hábitos herbívoros (recolectores) y carnívoros (cazadores), se decidió colocarlo en ambas categorías. De esta forma se estaría introduciendo otra especie al sistema. Para evitar que eso sucediera, se calculó la densidad poblacional de *Homo* como herbívoro y como carnívoro y se la dividió entre dos, como si la mitad de la población fuese herbívora y la otra mitad carnívora, disminuyendo así los errores en los cálculos.

Modelo de Fariña (1996)

A la totalidad de las faunas se les aplicó el modelo creado por Fariña (1996). Este modelo descarta las especies de menos de 10Kg, ya que existen sesgos en su fosilización, preservación y colecta (Fariña, 1996; Behrensmeyer & Hill, 1980; Damuth, 1982). Es decir, es menos

probable que a lo largo del tiempo continúen apareciendo en los distintos sitios paleontológicos especies desconocidas de más de 10Kg, pero es más probable que sí aparezcan nuevas especies menores a 10Kg (Fariña, 1996). Además, contempla solamente a los mamíferos placentados, aunque este criterio no se utilizó en ninguno de los continentes seleccionados, ya que los marsupiales presentes tenían masas inferiores a los 10Kg.

Una vez determinadas las especies pertenecientes a cada fauna, así como su masa, se procedió a la realización de los cálculos energéticos correspondientes al modelo. Se calcularon los requerimientos de cada especie, su densidad poblacional, su tasa metabólica basal y la biomasa en pie y las productividades primaria y secundaria de cada fauna.

Para el cálculo de la densidad poblacional se utilizó la metodología empleada por Fariña (1996), basada en el modelo de Damuth (1981, 1993) y las ecuaciones de Peters (1983). La ecuación utilizada para los herbívoros fue:

$$\log D = -0,75 \log m + 4,23 \quad (1),$$

siendo D la densidad poblacional expresada en número de individuos por kilómetro cuadrado y m la masa en gramos.

Para calcular la tasa metabólica basal se utilizó la ecuación:

$$\log R = -0,25 \log m + 0,6128 \quad (2),$$

donde R es la tasa metabólica masa-específica por segundo ($\text{J kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$) y m la masa en gramos.

En cuanto a los carnívoros, la ecuación para calcular su densidad poblacional fue:

$$\log D = -0,64 \log m + 2,23 \quad (3),$$

y para calcular sus tasas metabólicas basales se utilizó:

$$\log R = -0,27 \log m + 0,6551 \quad (4).$$

La biomasa en pie se calculó multiplicando la masa de cada especie por su densidad poblacional. Los requerimientos energéticos se calcularon multiplicando la biomasa en pie por la tasa metabólica basal, suponiendo una eficiencia de asimilación del alimento consumido del 50% y un metabolismo 2,5 veces mayor al basal (Fariña, 1996; Peters, 1983).

La productividad primaria en los ecosistemas terrestres oscila entre el 3 y el 6% de los requerimientos de los herbívoros (Fariña, 1996) por lo que fue estimada a partir de la suma de los requerimientos de los herbívoros de cada fauna.

La comparación de la productividad secundaria vs. los requerimientos de los carnívoros se hizo mediante un gráfico en el que se colocó la productividad secundaria en el eje de abscisas y los requerimientos de los carnívoros en el eje de ordenadas. Luego se hizo una regresión lineal, utilizando el método de mínimos cuadrados, de forma de obtener la relación entre ambas variables. Se utilizó el método de mínimos cuadrados porque éste fue el utilizado por Fariña (1996), y de esta manera se pueden comparar los resultados. La recta ideal es aquella que posee pendiente = 1, ya que se supone que estos valores deberían ser iguales para que una fauna estuviera desbalanceada. En este trabajo se consideraron balanceadas aquellas faunas con una diferencia del 15% entre ambos valores en una primera instancia. Al tratarse de faunas fósiles, éstas no representan la fauna real, por lo que también se consideró como posible una diferencia del 20% o del 30%.

Densidad de carnívoros

El modelo de Fariña (1996) fue modificado ligeramente en función de una crítica específica realizada por Prevosti & Vizcaíno (2006), en la que afirmaban que la riqueza de carnívoros en esta fauna no habría sido la utilizada por Fariña (1996), basados en el trabajo de Soibelzon (2002; ver "Discusión"). Por otra parte, se tomó en consideración una crítica que hacen estos autores en su trabajo, con respecto a si se deben utilizar o no modelos alométricos para estudiar la densidad de los organismos extinguidos. Por lo tanto, se utilizó uno de los modelos a los que ellos se refieren en su trabajo, el de Carbone & Gittleman (2002) para calcular la densidad de los carnívoros, generando una forma de cálculo alternativa para contrastar la realizada por Fariña (1996).

En el modelo de Carbone & Gittleman (2002), se estima la densidad poblacional de los carnívoros de tres formas distintas: relacionándola con la biomasa de herbívoros y su masa, relacionándola solamente con la masa, y relacionándola con productividad de los herbívoros y la masa de los carnívoros. La modificación propuesta en este trabajo al modelo de Fariña se basa en la relación entre la densidad y la masa, de obtener valores comparables con los de dicho modelo.

Carbone & Gittleman (2002) determinan la densidad poblacional de los carnívoros en función de su masa de acuerdo a la ecuación:

$$\log D = -0,88m + 2,296 \quad (5),$$

siendo D la densidad de los carnívoros expresada en número de individuos por cada 100Km^2 y m su masa en Kg.

El resto de los cálculos se mantuvieron idénticos a los realizados con el modelo de Fariña (1996). Se mantuvo el criterio de las especies mayores a 10Kg y también la forma de comparación de la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se.

Productividad

El tercer modelo aplicado también plantea una ligera modificación respecto al modelo original. En éste se estima la productividad de cada una de las especies de herbívoros, de forma alternativa al cálculo de productividad del modelo de Fariña (1996), en el que se toman los requerimientos de los herbívoros y se supone una eficiencia de crecimiento de 0,025 en la suma total. Luego de calculadas las productividades, éstas se suman, para obtener la productividad secundaria del sistema y poder compararla con los requerimientos de los carnívoros. Este modelo fue desarrollado por Banse & Mosher (1980), que determinaron que la productividad anual de cualquier organismo estaba relacionada con las tasas de recambio de biomasa del mismo. Western (1983) modificó este modelo sobre la base de que teóricamente, la tasa de recambio individual de los organismos y la tasa de recambio de biomasa deberían ser iguales en poblaciones estables, por lo que, si se cuenta con la densidad poblacional, se puede estimar la tasa de recambio individual (Winburg, 1968; Grodzinski, 1975). De esta forma, relaciona la tasa de nacimientos con la masa y determina que están relacionados de forma idéntica a como lo están la masa y la productividad/biomasa.

Para calcular la productividad de cada especie de herbívoro se utilizó entonces la ecuación obtenida por Western (1983):

$$\log P = 0,67\log M_s + \log N + 1,14 \quad (6),$$

donde P es la productividad neta, N la densidad poblacional y M_s es el equivalente en Kcal de la masa del animal adulto. Para calcular M_s se multiplicó la masa en gramos de cada adulto por 1,5 Kcal, ya que éste es el valor calórico de 1g de masa de mamífero (Górecki, 1975, citado en Banse & Mosher, 1980). Luego los datos de productividad secundaria total se convirtieron a $Jm^{-2}año^{-1}$ para que fuesen comparables con los datos de los requerimientos de los carnívoros, obtenidos según Fariña (1996). La ventaja de este modelo es que calcula las productividades teniendo en cuenta que existen diferencias ecológicas entre organismos de mayor y menor tamaño, como ser la presión de depredación (Banse & Mosher, 1980).

En este modelo también se mantiene el criterio de considerar las especies mayores a 10Kg. La comparación de la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se realizó de la misma forma que en el caso del modelo de Fariña (1996).

Productividad + densidad de carnívoros

En esta variante se realiza una unión de los modelos de densidad de carnívoros de Carbone & Gittleman (2002) y de productividad de Western (1983). Es decir, el modelo de Fariña se modifica en dos aspectos: se calcula de forma diferente la densidad de los carnívoros y se calcula de forma diferente la productividad del sistema. Se utilizan, por ende las ecuaciones (5) y (6).

En este último modelo también se mantiene el criterio de no considerar especies menores a 10Kg. La comparación de la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se realizó de la misma forma que en el caso del modelo de Fariña (1996).

Densidad II

Otro modelo utilizado incluyó una modificación en el cálculo de la densidad poblacional tanto de herbívoros como de carnívoros. Para estos cálculos se utilizaron las ecuaciones presentes en Silva et al. (2001):

$$\text{Densidad poblacional de herbívoros} - \log D = 1,43 - 0,68 \log M \quad (7)$$

$$\text{Carnívoros} - \log D = 1,41 - 1,83(\log M) - 0,34(\log M^2) + 0,28(\log M^3) \quad (8),$$

donde D es la densidad poblacional expresada en individuos por kilómetro cuadrado y M es la masa en Kg.

En este último modelo también se mantiene el criterio de no considerar especies menores a 10Kg. La comparación de la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se realizó de la misma forma que en el caso del modelo de Fariña (1996).

Productividad + Densidad II

El último modelo realizado es la unión del modelo de Productividad y el cálculo de la densidad poblacional según Silva et al. (2001), por lo que se utilizaron las ecuaciones (6), (7) y (8). En otras palabras, se modifica la forma de calcular la productividad secundaria y la densidad poblacional tanto de herbívoros como de carnívoros.

En este último modelo también se mantiene el criterio de no considerar especies menores a 10Kg. La comparación de la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se realizó de la misma forma que en el caso del modelo de Fariña (1996).

Tabla 1. Número, nombre, edad y procedencia de las faunas sudamericanas.

Fauna	Nombre, edad y procedencia
63515	Mene de Inciarte Tar Seep (= Inciarte localidad 185; Inciarte localidad 198) <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – Venezuela</i>
70673	Tarija <i>Pleistoceno temprano – Cenozoico 6 – Bolivia</i>
70704	Ñuapua 1, Chuquisaca, Bolivia <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Bolivia</i>
71274	Pintado <i>Lujanense – Cenozoico 6 – Uruguay</i>
71298	Curimatas <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Brasil</i>
71301	Joao Cativo-Sitio1 <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Brasil</i>
71303	Luján <i>Lujanense – Cenozoico 6 – Argentina</i>
71304	Arroyo Lobería <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Argentina</i>
71313	Toca da Boa Vista <i>Pleistoceno tardío/Holoceno – Brasil</i>
71322	Ñuapua 1 <i>Ensenadense – Cenozoico 6 – Bolivia</i>
71332	Toca da Janela da Barra do Antonião <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – Brasil</i>
71334	Toca da Cima dos Pilao <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – Brasil</i>
71335	Garrincho <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – Brasil</i>
71341	Cueva del <i>Myiodon</i> , Nivel C <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – Chile</i>
71346	Talara Tar Seeps <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – Perú</i>

Tabla 2. Número, nombre, edad y procedencia de las faunas norteamericanas.

Fauna	Nombre, edad y procedencia
19758	Santa Fe River 1 <i>Blanquense – Cenozoico 6 – Florida</i>
19936	Rexroad KU Locality 3 <i>Blanquense – Cenozoico 6 – Kansas</i>
19955	Broadwater Locality A (= UNSM Mo-5, 6, 7) <i>Blanquense – Cenozoico 6 – Nebraska</i>
20023	Red Quarry (= TMM 31176; Meade's Quarry 6) <i>Blanquense – Cenozoico 6 – Texas</i>
20033	Cita Canyon (= Evans and Meade Locality 4; UCMP V-3721; Harold Ranch; Harrell Ranch / coll. Johnston) <i>Blanquense – Cenozoico 6 – Texas</i>
20062	Taunton (= LACM loc. 6048; UWBM A 9326) <i>Blanquense – Cenozoico 6 – Washington</i>
20077	Rancho Viejo (= Arrastracablos; Gto-4; GTO-5 (Miller Place); GTO-5A; GTO-5B; Gto-6; Gto. 6; GTO-6; GTO-14 (Cuesta Blanca); Gto-18; GTO-31 (Pajaro Grande); GTO-33 (Pork Chop); Gto-45; Tren Plano) <i>Blanquense – Cenozoico 6 – México</i>
20120	Vallecito Creek (CU 52) <i>Blanquense – Cenozoico 6 – California</i>
20273	Camp Cady (= Lake Manix) <i>Irvingtoniense – Cenozoico 6 – California</i>
20283	Cedazo (= Arroyo Cedazo; Arroyo San Francisco) <i>Irvingtoniense – Cenozoico 6 – México</i>

20289	Coleman IIA <i>Irvingtoniense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Florida</i>
20295	Cragin Quarry Locality 1 (= Big Springs Loc. 1; KU Locality 6; USGS 21274) <i>Irvingtoniense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Kansas</i>
20302	Cumberland Cave <i>Irvingtoniense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Maryland</i>
20322	El Golfo de Santa Clara <i>Blanquense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>México</i>
20327	Fairmead Landfill (= UCMP V-93128) <i>Irvingtoniense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>California</i>
20347	Gordon Fossil Quarry (UNSM Sd-5) (= Gordon Quarry West; UNSM Sh-5) <i>Irvingtoniense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Nebraska</i>
20351	Haile 21A <i>Irvingtoniense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Florida</i>
20384	Inglis IA (= Inglis 1A; UF locality CI001) <i>Blanquense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Florida</i>
20400	Leisey Shell Pit 1A <i>Irvingtoniense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Florida</i>
20415	McLeod Limerock Mine <i>Irvingtoniense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Florida</i>
20520	Santa Fe River IIA <i>Irvingtoniense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Florida</i>
20556	Turin (= Turin Pit; Elliott Pit) <i>Irvingtoniense</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Iowa</i>
20569	American Falls Reservoir <i>Pleistoceno tardío</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Idaho</i>
20636	Rock Springs (Pleistoceno) (= Rock Spring / coll. Gut, Mann, Todd, Lintner 1939) <i>Pleistoceno tardío</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Florida</i>
20639	San Pedro Lumber Yard [San Pedro Sand] (= San Pedro Lumber Company, Hill number 48), San Pedro: LACM 1026, 1057 (? = LACM 187); (? UCMP 2047)) <i>Pleistoceno tardío</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>California</i>
65405	Edisto Island <i>Pleistoceno</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Carolina del Sur</i>
76059	Dry Cave (= UTEP Locality 1, UTEP Locality 5, UTEP Locality 26 / coll. 1966 – 1984) <i>Pleistoceno tardío</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Nuevo México</i>
93103	Moore Pit (= Wood Pit; Elam Pit; Milton Pit; Pemberton Hill / coll. Slaughter, Hoover, Pickerel, Ritchie, Schneider 1962) <i>Pleistoceno tardío</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Texas</i>
93181	Natural Trap Cave (Wisconsinan) (coll. 1974 – 1985) <i>Pleistoceno tardío</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Wyoming</i>
93281	Burnet Cave (coll. Schultz, Howard, Brown 1930-1933, 1937, 1938) <i>Pleistoceno tardío</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Nuevo México</i>

Tabla 3. Número, nombre, edad y procedencia de las faunas europeas.

Fauna	Nombre, edad y procedencia
22728	Sussenborn (= ETE Locality 1607, Sussenborn) <i>Pleistoceno</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Alemania</i>
34784	Apollonia (= Apollonia 1 APL) <i>Pleistoceno temprano</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>Grecia</i>
34872	Atapuerca TD6-AS (= Gran Dolina, Aurora Stratum) <i>Pleistoceno</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>España</i>
34898	Venta Micena <i>Pleistoceno temprano</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>España</i>
34911	Cueva Victoria <i>Pleistoceno temprano</i> – <i>Cenozoico 6</i> – <i>España</i>

35045	Horvolgy (= Cave of Horvolgy Horvolgyi-barlang) <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Hungría</i>
36206	Voigtstedt bei Sangerhausen, Lehmzone (= Voigtstedt Loam zone, Voigtstedt clay level) <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 –Alemania</i>
36214	Koneprusy C718 bei Karlstejn <i>Pleistoceno medio– Cenozoico6 – República Checa</i>
36220	Wurzberg-Schalksberg (= Wuerzburg-Schalksberg, Würzburg-Schalksberg) <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Alemania</i>
40266	Zasuchino (third horizon), Western Transbaikalia <i>Pleistoceno temprano – Cenozoico 6 – Rusia</i>
40808	Slivia, Trieste, Northern Italia <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Italia</i>
43016	Quisisana-Certosa <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 –Italia</i>
43020	Taubach, Unterer Travertin (Lower Travertine) <i>Pleistoceno temprano – Cenozoico 6 –Alemania</i>
43629	Artenac ‘Bed 8’, Commune de Saint-Mary, Charente, (= Artenac-en-Charente) <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 –Francia</i>
43644	Cava Sud, Breccie di Soave, Monte Tondo, Verona, Northern Italia (= Soave Cava Sud) <i>Pleistoceno temprano – Cenozoico 6 – Italia</i>
44091	San Sidero 3, Maglie (Lecce), Salento, Puglia (= S.S.3) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Italia</i>
45065	Ehringsdorf, Unterer Travertin (Lower Travertine) <i>Pleistoceno temprano – Cenozoico 6 –Alemania</i>
47829	Ceyssaguet 1, Lavoute sur Loire, Haute-Loire (= Cessaguet) <i>Pleistoceno temprano – Cenozoico 6 –Francia</i>
48587	Kolyma River, between the mouth of Omolon and Anjuj, Jedoma – Suite <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – Rusia</i>
49087	Abbeville (Somme River terrace), Pas de Calais <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Francia</i>
49813	Pakefield/Kessingland gravel, Suffolk, England <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Reino Unido</i>
49814	Pakefield/Kessingland rootlet bed, Suffolk, England <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Reino Unido</i>
50196	Mosbach 2 main fauna, bei Wiesbaden <i>Pleistoceno medio –Cenozoico 6 –Alemania</i>
50199	Mauer bei Heidelberg <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 –Alemania</i>
50258	Hundsheim bei Hainburg <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Austria</i>
50259	Heppenloch bei Urach <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Alemania</i>
50342	Vallonnet Cave bed 3 ‘faunal level’, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes Maritimes <i>Pleistoceno temprano – Cenozoico 6 –Francia</i>
82530	Eurogeul <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 –Holanda</i>
94328	Island fossil ungulates and their predators <i>Pleistoceno temprano/Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – Italia</i>
102954	Dogger Bank <i>Pleistoceno tardío/Holoceno – Reino Unido</i>

Tabla 4. Número, nombre, edad y procedencia de las faunas africanas.

Fauna	Nombre, edad y procedencia
21276	Lainyamok – surface (= ETE Locality 72, Lainyamok – surface) <i>Pleistoceno medio/ Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 –Kenia</i>
21277	Lainyamok – excavation (= ETE Locality 73, Lainyamok – excavation) <i>Pleistoceno medio/ Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 –Kenia</i>
21695	Die Kelders 1 (= ETE Locality 513, Die Kelders 1,) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Sudáfrica</i>
21822	Sterkfontein – Member 5 (= ETE Locality 640, Medio Breccia, Sterkfontein – Member 5,) <i>Calabrense – Cenozoico 6 – Sudáfrica</i>
21824	Swartkrans – Member 1 (= ETE Locality 642, Orange Breccia, Pink Breccia) <i>Pleistoceno temprano – Cenozoico 6 – Sudáfrica</i>
21825	Swartkrans – Member 2 (= ETE Locality 643, Brown Breccia, Swartkrans – Member 2) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Sudáfrica</i>
21828	Swartkrans – Member 3 (= ETE Locality 646, Fire Member, Swartkrans – Member 3) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Sudáfrica</i>
21829	Swartkrans – Member 5 (= ETE Locality 647, Swartkrans – Member 5) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Sudáfrica</i>
21856	Mugharet el ‘Aliya (= ETE Locality 675, Mugharet el ‘Aliya,) <i>Pleistoceno/Holoceno – Marruecos</i>
21884	Haua Fteah (= ETE Locality 703, Haua Fteah,) <i>Pleistoceno/Holoceno – Libia</i>
21916	Klasies River Mouth Main Site (= ETE Locality 735, Klasies River Mouth Main Site) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 –Sudáfrica</i>
21920	Black Earth Cave (= ETE Locality 739, Black Earth Cave) <i>Pleistoceno –Cenozoico 6 – Sudáfrica</i>
21924	Leopard’s Hill Cave (= ETE Locality 743, Leopard’s Hill Cave) <i>Pleistoceno/Holoceno – Zambia</i>
21929	Sea Harvest Site (= ETE Locality 748, Sea Harvest Site,) <i>Pleistoceno –Cenozoico 6 – Sudáfrica</i>
21931	Swartklip 1 (= ETE Locality 750, Swartklip 1,) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 –Sudáfrica</i>
21948	Boomplas Cave (= ETE Locality 767, Boomplas Cave,) <i>Pleistoceno/Holoceno – Sudáfrica</i>
21950	Buffelskloof (= ETE Locality 769, Buffelskloof,) <i>Pleistoceno/Holoceno –Sudáfrica</i>
21951	Byeneskranskop Cave (= ETE Locality 770, Byeneskranskop Cave) <i>Pleistoceno/Holoceno – Sudáfrica</i>
21956	Equus Cave (= ETE Locality 775, Equus Cave,) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Sudáfrica</i>
21963	Lainyamok (= ETE Locality 783, Lainyamok,) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 –Kenia</i>
22074	Matupi Cave – Unit Matupi II (= ETE Locality 895, Matupi Cave – Unit Matupi II) <i>Pleistoceno/Holoceno – Congo-Kinshasa</i>
22489	Doukkala II (= ETE Locality 1313, Doukkala II,) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 –Marruecos</i>
34287	Thomas Quarry 1 level G (= Th1-G, Hominid Level, H. Erectus cave) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Marruecos</i>

34330	Oulad Hamida 1 – Rhino Cave (= OH1-GDR, Grotte des Rhinoceros) <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Marruecos</i>
42866	Djebel Irhoud, Ennouchi collection, 1960s (= Jebel Irhoud) <i>Pleistoceno medio– Cenozoico 6 – Marruecos</i>

Tabla 5. Número, nombre, edad y procedencia de las faunas asiáticas.

Fauna	Nombre, edad y procedencia
11803	Tabun Cave Level C & D <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – Israel</i>
13293	Xiashan Cave, lower part (Guangdong Province) <i>Pleistoceno medio / Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – China</i>
34104	Lakhuti 2 Main collection (= Lakhuti-2 main) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Tajikistán</i>
36729	Luosixuan cave, bed 1, Jishou county <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – China</i>
37024	'Ubeidiya Formation site II-23 (= Oubeidiyeh) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Israel</i>
37026	'Ubeidiya Formation, site I-15LF/I16 (= Oubeidiyeh) <i>Pleistoceno – Cenozoic 6 – Israel</i>
38649	Bulali Mountain, Wuming County, Guangxi <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – China</i>
39252	Tabun Cave Level E <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Israel</i>
39314	Dursunlu <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Turquía</i>
40341	Shanbeiyuan Cave, Luoding <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – China</i>
40398	Akhalkalaki 1 (= Achalkalaki 1) <i>Pleistoceno – Cenozoico 6 – Georgia</i>
40497	Zyryanovsk <i>Pleistoceno medio / Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – Kazajstán</i>
43008	Yariburgaz Cave, Bosphorus <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Turquía</i>
51100	Panxian Dadong <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – China</i>
56733	Dmanisi (= Dmanissi / coll. 1991, 1999, 2000, 2002 – 2004) <i>Pleistoceno temprano – Cenozoico 6 – Georgia</i>
68380	Renzidong (= Renzi Cave; Huaguoshandong) <i>Pleistoceno temprano – Cenozoico 6 – China</i>
71060	Nalaikha <i>Pleistoceno temprano – Cenozoico 6 – Mongolia</i>
73686	Penghu Channel <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – Taiwán</i>
92781	Tham Khuyen (coll. , Tran 1965, 1966) <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – Vietnam</i>
92787	Huanglong Cave (= Huanglongdong / coll. 2004, 2005, 2006) <i>Pleistoceno tardío – Cenozoico 6 – China</i>
120834	Lion Rock (= Lion Hill; Maba / coll. 1958) <i>Pleistoceno medio – Cenozoico 6 – China</i>

Tabla 6. Fuentes de estimación de masas de mamíferos sudamericanos.

Especie	Fuente	Observaciones
Herbívoros		
<i>Antifer ultra</i>	Casamiquela, (1984)	
<i>Catagonus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Catagonus wagneri</i>
<i>Catonyx cuvieri</i>	Pomi, 2008	
Cervidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Charitoceros tarijensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Charitoceros</i> sp.
<i>Cuvieronius tropicus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Cuvieronius</i> sp.
<i>Equus</i> sp., <i>Equus curvidens</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Eremotherium</i> sp., <i>Eremotherium laurillardi</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Eremotherium rusconii</i>
<i>Glossotherium</i> sp., <i>Glossotherium tarijensis</i> , <i>Glossotherium robustum</i> , <i>Glossotherium myloides</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Haplomastodon</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Haplomastodon chimborazi</i>
<i>Hemiauchenia</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Hydrochoerus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>
<i>Hippidion</i> sp., <i>Hippidion bonaerenses</i> , <i>Hippidion chapalmalensis</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas si no se encuentra con <i>Hippidion principale</i> , en cuyo caso se toma la masa de éste.
<i>Hippocamelus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Hoplophorus euphractus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hoplophorus</i> sp.
<i>Lama</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Lama</i> cf. <i>oweni</i> , <i>Lama provicugna</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Lama glama</i>
<i>Lestodon trigonidens</i> , <i>Lestodon gaudryi</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Lestodon armatus</i>
<i>Macrauchenia</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Machrauchenia patachonica</i>
<i>Mazama</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
Megalonychidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Megatherium</i> sp., <i>Megatherium tarijensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Megatherium americanum</i>
<i>Morenelaphus lujanensis</i> , <i>Morenelaphus brachyceros</i> , <i>Morenelaphus azpeitianus</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Mylodon darwini</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Mylodon listai</i>
<i>Neochoerus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Neochoerus sulcidens</i>
<i>Neothoracophorus depressus</i> , <i>Neothoracophorus elevatus</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Nothropus tarijensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Nothropus</i> sp.
<i>Nothrotherium maquinense</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Nothrotherium</i> sp.

<i>Odocoileus sp.</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Onohippidium devillei</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Onohippidium sp.</i>
<i>Palaeolama paradoxa</i> , <i>Palaeolama major</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Palaeolama sp.</i>
<i>Pampatherium sp.</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Panochthus greslebini</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Panochthus tuberculatus</i>
<i>Platygonus tarijensis</i> , <i>Platygonus chapalmalensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Platygonus sp.</i>
<i>Propraopus cf. Sulcatus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Propraopus grandis</i>
<i>Protopithecus brasiliensis</i>	Hartwig & Cartelle (1996)	
<i>Scelidodon tarijensis</i> , <i>Scelidodon cuvieri</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Scelidodon sp.</i>
<i>Stegomastodon sp.</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Stegomastodon superbus</i>
<i>Tapirus sp.</i> , <i>Tapirus tarijensis</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
Tayassuidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Tayassu sp.</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Tayassu pecari</i>
<i>Toxodon sp.</i> , <i>Toxodon ensenadensis</i> , <i>Toxodon bilobidens</i> , <i>Toxodon burmeisteri</i> , <i>Toxodon paradoxus</i> , <i>Toxodon platensis</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
Carnívoros		
<i>Arctodus sp.</i> , <i>Arctodus tarijensis</i> , <i>Arctodus wingei</i> , "Arctotherium brasiliense" = <i>Arctodus</i> , <i>Paractotherium pamparum</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Arctodus bonaerensis</i>
Canidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Canis sp.</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Dusicyon sp.</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Dusicyon avus</i>
<i>Panthera leo</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Panthera leo atrox</i>
<i>Panthera platensis</i>	Smith et al. (2003)	Agrupada con <i>Panthera onca</i>
<i>Protocyon sp.</i> , <i>Procyon cancrivorus</i> , <i>Protocyon scagliaruen</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies sudamericanas
<i>Smilodontidion riggii</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de Smilodon sudamericanas

Tabla 7. Fuentes de estimación de masas de mamíferos norteamericanos.

Especie	Fuente	Observaciones
Herbívoros		
<i>Antilocapra sp.</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Antilocapra americana</i>
Antilocapridae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas

<i>Blancocamelus meadei</i>	Jiménez-Hidalgo & Carranza-Castañeda (2010)	
<i>Bison</i> sp., <i>Bison alaskensis</i> , “ <i>Bison cf. chaneyi</i> ” = <i>Bison alaskensis</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas si no se encuentra con <i>Bison latifrons</i> , en cuyo caso se utiliza su masa
<i>Bison cf. antiquus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Bison latifrons</i>
Bovidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Camelops</i> sp., <i>Camelops cf. Hesternus</i> , <i>Camelops traviswhitei</i> , <i>Camelops aff. minidokae</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Capromeryx</i> sp., <i>Capromeryx arizonensis</i> , <i>Capromeryx tauntonensis</i> sp., <i>Capromeryx furcifer</i> , “ <i>Breameryx sp.</i> ” = <i>Capromeryx</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Castor</i> sp., <i>Castor californicus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Castor canadensis</i>
Cervidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Cervus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Cervus elaphus</i>
<i>Cuvieronius tropicus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Cuvieronius</i> sp.
<i>Dipoides</i> sp., <i>Dipoides rexroadensis</i>	Harington (2007)	Estimación
<i>Equus</i> sp., <i>Equus leidyi</i> , <i>Equus</i> sp., <i>Equus simplicidens</i> , <i>Equus cumminsii</i> , “ <i>Equus calobatus</i> ” = <i>Equus francisci</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
“ <i>Equus ? quinni</i> ” = <i>Equus francisci</i> , “ <i>Equus cf. lambei</i> ” = <i>Equus alaskae</i> , “ <i>Equus midlandensis</i> ” = <i>Equus mexicanus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Equus alaskae</i>
<i>Eremotherium</i> sp., <i>Eremotherium eomigrans</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Eremotherium rusconii</i>
<i>Gigantocamelus spatulus</i>	www.paleodb.org	
<i>Glossotherium chapadmalense</i>	Fariña et al. (1998)	Masa de <i>Paramylodon harlani</i>
<i>Glyptotherium arizonae</i> , <i>Glyptotherium cf. texanum</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
Gomphotheriidae indet.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Cuvieronius</i>
<i>Hayoceros barbouri</i> n. sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de Antilocapridae norteamericanas
<i>Hemiauchenia</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hemiauchenia macrocephala</i>
<i>Hexobelomeryx ? fricki</i>	www.paleodb.org	
<i>Hippidion</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de <i>Hippidion</i> , Sudamérica
<i>Holmesina floridanus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Holmesina septentrionalis</i>
“Hydrochaeridae indet.” = Hydrochoeridae	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas

<i>Mammuthus</i> sp., <i>Mammuthus cf. hayi</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Megalonyx</i> sp., <i>Megalonyx leptostomus</i> , <i>Megalonyx wheatleyi</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Megalonyx jeffersonii</i>
<i>Megatylopus</i> sp.	www.paleodb.org	
Mylodontidae indet.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Glossotherium harlani</i>
<i>Mylohyus cf. fossilis</i> , <i>Mylohyus floridanus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Mylohyus nasutus</i>
<i>Nannippus peninsulatus</i>	Hulbert (1993)	Promedio del género
<i>Neochoerus</i> sp., <i>Neochoerus dichroplax</i> , <i>Neochoerus pinckneyi</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Nothrotheriops texanus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Nothrotheriops shatense</i>
<i>Odocoileus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Ovis</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>cf. Palaeolama</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Palaeolama mirifica</i>
<i>Paramylodon</i> sp., <i>Paramylodon harlani</i>	Fariña et al. (1998)	Masa de <i>Paramylodon harlani</i>
<i>Platygonus</i> sp., <i>Platygonus vetus</i> , <i>Platygonus bicalcaratus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Platygonus compressus</i>
<i>Procastoroides cf. idahoensis</i> , <i>Procastoroides sweeti</i>	Harington (2007)	Estimación
<i>Rangifer</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Rangifer tarandus</i>
<i>Rhynchotherium</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Cuvieronius</i> , Proboscidea.
<i>Stegomastodon primitivus</i> , <i>Stegomastodon mirificus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Stegomastodon superbus</i> (Sudamérica)
<i>Stockoceros</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Tanupolama</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hemiauchenia macrocephala</i>
<i>Tapirus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Tapirus haysii</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Tapirus copei</i>
<i>Tetrameryx</i> sp., <i>Tetrameryx mooseri</i> , <i>Tetrameryx tacubayensis</i> , <i>Tetrameryx irvingtonensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Tetrameryx shuleri</i>
<i>Titanotylopus</i> sp.	www.paleodb.org	Masa de <i>Gigantocamelus spatulus</i>
Carnívoros		
<i>Arctodus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Borophagus</i> sp., <i>Borophagus diversidens</i>	Van Valkenburgh (1991)	Masa de <i>Borophagus diversidens</i>
<i>Canis cedazoensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Canis latrans</i>
<i>Canis lepophagus</i>	Van Valkenburgh (1991)	
<i>Canis edwardii</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Canis lupus</i>
<i>Chasmaporthetes ossifragus</i>	Van Valkenburgh (1991)	
<i>Dinofelis palaeonca</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Panthera onca</i>

<i>Lynx rexroadensis</i> = <i>Felis rexroadensis</i>	Van Valkenburgh (1991)	
<i>Homotherium</i> sp., <i>Homotherium crusafonti</i> , <i>Homotherium johnstoni</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Homotherium serum</i>
<i>Lynx</i> sp.	Van Valkenburgh (1991)	Masa de <i>Lynx rufus</i>
<i>Machairodus</i> sp.	Deng & Tseng (2010)	Masa de <i>Machairodus palanderi</i>
<i>Megantereon hesperus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Megantereon cultridens</i>
<i>Miracinonyx</i> sp., <i>Miracinonyx studeri</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Miracinonyx trumani</i>
<i>Panthera</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Plionarctos</i> cf. <i>harroldorum</i>	www.paleodb.org	
<i>Puma</i> cf. <i>lacustris</i>	Van Valkenburgh (1991)	Es indistinguible de <i>Lynx rexroadensis</i>
<i>Puma</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Puma concolor</i>
<i>Smilodon</i> cf. <i>californicus</i> = <i>Smilodon fatalis</i> , <i>Smilodon gracilis</i>	Christiansen & Harris (2005)	
Ursidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas
<i>Ursus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies norteamericanas

Tabla 8. Fuentes de estimación de masas de mamíferos europeos.

Especie	Fuente	Observaciones
Herbívoros		
<i>Alces</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Alces alces</i>
" <i>Archidiskodon</i> sp."	Athanassiou (2011)	Masa de <i>Mammuthus meridionalis</i>
<i>Bison</i> (<i>Eobison</i>) sp., cf. <i>Bison</i> « <i>voigtstedtensis</i> », <i>Bison schoetensacki</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Bison bonasus</i>
<i>Bos</i> cf. <i>elatus</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Bos primigenius</i>	Martínez-Navarro et al. (2007)	
Bovini indet.	Smith et al. (2003)	Promedio especies de Bovini euroasiáticas
cf. <i>Capra</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Capreolus</i> sp., <i>Capreolus suessenbornensis</i> , <i>Capreolus</i> cf. <i>major</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Capreolus capreolus</i>
<i>Castor</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Castor fiber</i>
Cervidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Cervus elephas</i> , <i>Cervus elaphoides</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Cervus elaphus</i>

<i>Cervus</i> sp., <i>aff. Cervus nestii</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Coelodonta</i> sp., <i>Coelodonta antiquitatis</i> , <i>Coelodonta cf. tologojensis</i>	Fernández & Castells (2007)	Masa de <i>Coelodonta antiquitatis</i>
<i>Dama</i> sp., <i>Dama carburangelensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Dama dama</i>
<i>Dicerorhinus</i> sp., <i>Dicerorhinus kirchbergensis</i> , <i>Dicerorhinus hemitoechus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Dicerorhinus sumatrensis</i>
<i>Dmanisibos</i> sp.	Arribas & Palmqvist (1998)	
<i>Elephas</i> sp., Elephantidae indet.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Elephas maximus</i>
<i>Equus</i> sp., <i>Equus apolloniensis</i> , <i>Equus stenonis</i> , <i>Equus cf. mosbachensis</i> , <i>Equus ex gr. sanmeniens</i> , <i>Equus germanicus</i> , <i>Equus taubachensis</i> , <i>Equus bressanus</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Equus altidens</i>	Palmqvist et al. (1996)	
<i>Equus steinheimensis</i>	Carotenuto (2009)	Masa de <i>Equus caballus</i>
<i>Equus suessenbornensis</i>	Alberdi (2010)	
<i>Eucladoceros</i> sp., <i>Eucladoceros ctenoides</i> , <i>Eucladoceros aff. tetraceros</i>	Kaiser & Croitor (2004)	Masa de <i>Eucladoceros ctenoides</i>
<i>Hemitragus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Hemitragus bonali</i> , <i>Hemitragus alba</i>	Palmqvist et al. (1996)	Masa de <i>Hemitragus alba</i>
<i>Hippopotamus</i> sp., <i>Hippopotamus pentlandi</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hippopotamus amphibius</i>
<i>Homo heidelbergensis</i>	Wood & Collard (2009)	
<i>Hystrix major</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Leptobos aff. etruscus</i>	Brugal & Croitor (2007)	
<i>Mammuthus</i> sp., <i>Mammuthus (Mammuthus) chosaricus</i>	Athanassiou (2011), Christiansen (2004)	Promedio de <i>Mammuthus meridionalis</i> y <i>Mammuthus trogotherii</i>
<i>Mammuthus trogotherii</i>	Christiansen (2004)	
<i>Megaloceros</i> sp., <i>Megaloceros (Praemegaceros) verticornis</i> , "Megaceros (<i>Megaceros</i>) savini", <i>Megaloceros euryceros</i> , <i>Megaloceros giganteus</i>	Palmqvist et al. (1996)	Masa de <i>Megaloceros solihacus</i>
<i>Naemorhedus philisi</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Ovibos pallantis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Ovibos moschatus</i>

Ovibovini indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Ovis</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Palaeoloxodon antiquus</i> = <i>Elephas antiquus</i>	MacPhee (1999)	
<i>Pontoceros ambiguus</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de <i>Antilope</i> , <i>Gazella</i> y <i>Procapra</i>
<i>Praedama</i> sp.		Promedio de especies de Cervidae euroasiáticas
<i>Praeovibos priscus</i> , <i>Praeovibos schmidtgeni</i>	Arribas & Palmqvist (1998)	Masa de <i>Praeovibos</i> sp.
<i>Rhinoceros</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
Rhinocerotidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de especies de Rhinocerotidae euroasiáticas
<i>Rupicapra</i> ? sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Soergelia elisabethae</i> = <i>Soergelia mayfieldi</i> , <i>Soergelia brigittae</i>	Arribas & Palmqvist (1998)	Masa de <i>Soergelia minor</i>
<i>Spirocercus cf. wongi</i>	Sokolov (1959), Smith et al. (2003)	Masa de <i>Ovibos moschatus</i> , por similitud de tamaño de huesos
<i>Stephanorhinus</i> sp., <i>Stephanorhinus etruscus</i> , « <i>Dicerorhinus etruscus</i> » = <i>Stephanorhinus etruscus</i> , <i>Stephanorhinus hemitoechus</i> , <i>Stephanorhinus cf. hundsheimensis</i> , <i>Stephanorhinus mercki</i> , <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	Palmqvist et al. (1996)	Masa de <i>Megaloceros solilhacus</i>
<i>Sus</i> sp., <i>Sus priscus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Sus scrofa</i>
<i>Theropithecus oswaldi</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Theropithecus gelada</i>
<i>Trogontherium cuvieri</i>	Rue (2002)	Estimación
Carnívoros		
<i>Acinonyx</i> sp., <i>Acinonyx pardinensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Acinonyx jubatus</i>
<i>Canis mosbachensis</i>	Meloro (2011)	Masa de <i>Canis lupus</i>
<i>Canis (Xenocyon)</i> sp., <i>Xenocyon spelaeoides</i>	García & Virgós (2007)	Masa de <i>Xenocyon falconeri</i>
<i>Canis (Xenocyon) lycaonoides</i> , <i>Xenocyon rosi</i>	Smith et al. (2003), Martínez-Navarro & Rook (2003)	Masa de <i>L. pictus</i>
<i>Canis cf. spelaeus</i>	Kempe & Döppes (2009), Smith et al. (2003)	Es en realidad <i>Canis lupus spelaeus</i> . Masa de <i>Canis lupus</i>
<i>Canis etruscus</i>	Palmqvist et al. (1996)	
<i>Crocotta cf. spelaea</i>	Kempe & Döppes (2009), Smith et al. (2003)	Es en realidad <i>Crocota crocuta spelaea</i> . Masa de <i>Crocota crocuta</i>
<i>Crocota</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Crocota crocuta</i>

<i>Crocota perrieri</i>	Garrido & Arribas (2008), Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hyaena hyaena</i>
<i>Cuon priscus</i> , <i>Cuon cf. priscus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Cuon alpinus</i>
Felidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio especies de Felidae euroasiáticas
<i>Felis ? tigris</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Panthera tigris</i>
<i>Homotherium moravicum</i> , <i>Homotherium crenatidens</i> , <i>Homotherium latidens</i>	Palmqvist et al. (1996)	Masa de <i>Homotherium latidens</i>
Hyaenidae indet., <i>Hyaena</i> sp., <i>Hyaena striata</i> , <i>Hyaena brevirostris</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hyaena hyaena</i>
<i>Hyaena spelaea</i>	Kempe & Döppes (2009), Smith et al. (2003)	Masa de <i>Crocota spelaea</i>
<i>Lupus lupus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Canis lupus</i>
<i>Lynx</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Lynx issiodorensis</i> , <i>Lynx spelaeus</i>	Meloro (2007)	
<i>cf. Megantereon</i> sp., <i>Megantereon cultridens</i>	García & Virgós (2007)	Masa de <i>Megantereon cultridens</i>
<i>Panthera</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Panthera schaubi</i> , <i>Panthera gombaszoegensis</i>	Meloro (2007)	Masa de <i>Panthera gombaszoegensis</i>
<i>Panthera spelaea</i>	Diedrich (2009)	Masa de <i>Panthera leo spelaea</i>
<i>Pliohyaena brevirostris</i> , <i>Pliocrocota perrieri</i>	Garrido & Arribas (2008), Werdelin (1999)	Masa de <i>Pachycrocota brevirostris</i>
<i>Ursus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Ursus deningeri</i>	Meloro (2007)	
<i>Ursus etruscus</i>	Meloro (2007)	
<i>Ursus spelaeus</i>	Christiansen (1999)	

Tabla 9. Fuentes de estimación de masas de mamíferos africanos.

Especie	Fuente	Observaciones
Herbívoros		
<i>Alcelaphus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Alcelaphus buselaphus</i>
<i>Antidorcas</i> sp., <i>Antidorcas cf. recki</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas, si no se encuentran con <i>Antidorcas australis</i> o <i>Antidorcas bondi</i> , en cuyo caso se utiliza la masa de una de éstas
<i>Australopithecus robustus</i>	Wood & Collard (2009)	
<i>Beatragus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Damaliscus hunteri</i>
<i>Camelus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Camelus thomasi</i>
Cephalophini indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de <i>Cephalophus</i> africanas

<i>Ceratotherium</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Ceratotherium simum</i>
Cercopithecidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de Cercopithecidae africanas
<i>Cercopithecoides williamsi</i>	Frost et al. (2003)	Masa de <i>Cercopithecoides kimewi</i>
<i>Connochaetes</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
<i>Damaliscus</i> sp., <i>Damaliscus</i> cf. <i>dorcas</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Damaliscus pygargus</i> (sinonimia)
<i>Diceros</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Diceros bicornis</i>
Elephantidae	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
<i>Equus mauritanicus</i>	Eisenman (2004)	Masa de <i>Equus zebra</i>
<i>Equus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
cf. <i>Elephas</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Elephas iolensis</i>
cf. <i>Gazella</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
<i>Giraffa</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Giraffa camelopardalis</i>
Giraffidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de Giraffidae africanas
<i>Hippopotamus</i> sp., <i>Hippopotamus</i> cf. <i>sirensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hippopotamus amphibius</i>
Hippotragini indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de <i>Hippotragus</i> africanas
<i>Homo</i> sp.	Wood & Collard (2009)	Promedio de las especies africanas
<i>Hystrix</i> cf. <i>makapanensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hystrix africaeaustralis</i>
<i>Hystrix</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
<i>Kobus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
<i>Makapania</i> cf. <i>broomi</i>	Behrensmeyer & Hill (1980)	
<i>Manis</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
cf. <i>Megalotragus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Megalotragus priscus</i>
"cf. <i>Tapinochoerus meadowsi</i> " = <i>Metridiochoerus</i> , <i>Metridiochoerus andrewsi</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Metridiochoerus compactus</i>
<i>Oreotragus major</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Oreotragus oreotragus</i>
<i>Oryx</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
<i>Oryx beisa</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Oryx gazella</i> (sinonimia)
<i>Papio</i> sp., <i>Papio</i> (<i>Dinopithecus</i>) <i>ingens</i> , <i>Papio robinsoni</i> , <i>Papio anubis</i>	Bulger & Hamilton (1987)	Masa de <i>Papio ursinus</i>
<i>Pelea</i> cf. <i>campestris</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Peleacapreolus</i>
<i>Phacochoerus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
<i>Rabaticeras porrocornutus</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de Alcelaphina africanas
<i>Raphicerus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Raphicerus campestris</i>
<i>Redunca</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de <i>Redunca</i> africanas, a no ser que se encuentre con alguna de ellas, en cuyo caso, se utiliza su masa
Rhinocerotidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
Suidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
<i>Syncerus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Syncerus caffer</i>
<i>Theropithecus oswaldi</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Theropithecus gelada</i>
Carnívoros		
<i>Canis</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
<i>Canis lupes</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Canis lupus</i>

<i>Canis cf. terblanchei</i>	Ewer (2009), Smith et al. (2003)	Masa de <i>Canis adustus</i>
<i>Chasmapothetes nitidula</i>	O'Regan & Reynolds (2009)	
<i>Dinofelis</i> sp.	www.paleodb.org	
<i>Hyaena brunnea</i>	Mills (1982)	
<i>Hyaenictis forfex</i>	Turner (1988), Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hyaena hyaena</i>
<i>Felis caracal</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Caracal caracal</i>
<i>Felis serval</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Leptailurus serval</i>
<i>Lycaon</i> sp., <i>Lycaon cf. magnus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Lycaon pictus</i>
<i>cf. Megantereon</i> sp.	García & Virgós (2007)	Masa de <i>Megantereon cultridens</i>
<i>Panthera</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
<i>Proteles</i> sp., <i>Proteles transvaalensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Proteles cristatus</i>
<i>Ursus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
<i>Ursus bibersoni</i>	Ouchaou & Fethi Amani (2002), Smith et al. (2003)	Masa de <i>Ursus arctos</i>

Tabla 10. Fuentes de estimación de masas de mamíferos asiáticos.

Especie	Fuente	Observaciones
Herbívoros		
<i>Bison</i> sp., <i>Bison schoetensacki</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Bison bonasus</i>
<i>Bos</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Bos primigenius</i>	Martínez-Navarro et al. (2007)	
Bovinae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio especies de Bovinae euroasiáticas
<i>Bubalus</i> sp., <i>Bubalus teilhardi</i> , <i>Bubalus youngi</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Bubalus bubalis</i>
<i>Camelus</i> sp., <i>Camelus cf. knoblochi</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Capra</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Capra aff. aegagrus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Capra hircus</i>
<i>Capreolus suessenbornensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Capreolus capreolus</i>
<i>Capricornis</i> sp., <i>Capricornis sumatraensis</i>	Cantalapiedra et al. (2006)	Masa de <i>Capricornis sumatraensis</i>
Caprinae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de Caprinae euroasiáticas
<i>Cervavitus ultimus</i> , <i>Metacervulus capreolinus</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de Cervidae
<i>Cervus</i> sp., <i>Cervus perrieri</i> , <i>cf. Arvenoceros</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas

<i>Cervus elephas</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Cervus elaphus</i>
<i>Coelodonta antiquitatis</i> , <i>Coelodonta tologojensis</i>	Fernández & Castells (2007)	
<i>Dama</i> sp., <i>Dama mesopotamica</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Dama dama</i>
<i>Dama nestii</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Dicerorhinus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Dicerorhinus sumatrensis</i>
<i>Dmanisibos georgicus</i>	Arribas & Palmqvist (1998)	Masa de <i>Dmanisibos</i> sp.
<i>Elephas</i> sp., <i>Elephas</i> cf. <i>kiangnanensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Elephas maximus</i>
<i>Equus hydruntinus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Equus caballus</i>
<i>Equus</i> sp., <i>Equus namadicus</i> , <i>Equus hipparionoides</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Equus nalaikhaensis</i>	Eisenmann & Kuznetsova (2004)	
<i>Eucladoceros</i> aff. <i>senezensis</i>	Kaiser & Croitor (2004)	Masa de <i>Eucladoceros ctenoides</i>
<i>Gazella</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Gazella</i> cf. <i>gutturosa</i>	Lei et al. (2003)	Masa de <i>Gazella subgutturosa</i>
<i>Gazellospira</i> sp.	Garrido (2008)	Promedio de las especies de <i>Tragelaphus</i> por sinonimia
<i>Gigantopithecus</i> sp., <i>Gigantopithecus blacki</i>	Dean & Schrenk (2003)	Masa de <i>Gigantopithecus blacki</i>
<i>Giraffa</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies africanas
Hippopotamidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de Hippopotamidae africanas
<i>Hippopotamus</i> sp., <i>Hippopotamus gorgops</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hippopotamus amphibius</i>
<i>Hippotragus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de <i>Hippotragus</i> africanas
<i>Hydropotes</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hydropotes inermis</i>
<i>Hystrix</i> sp., <i>Hystrix magna</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Hystrix subcristata</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Hystrix cristata</i>
<i>Homo</i> sp.	Wood & Collard (2009)	
<i>Homo georgicus</i> n. sp.	Wood & Collard (2009)	Estimación entre las masas de <i>Homo habilis</i> y <i>H. erectus</i>
<i>Kolpochoerus olduvaiensis</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de <i>Potamochoerus</i> , por ser Potamochoerini
<i>Leptobos</i> sp.	Brugal & Croitor (2007)	
<i>Mammuthus</i> sp.	Christiansen (2004), Athanasassiou (2011)	Promedio de <i>Mammuthus meridionalis</i> y <i>Mammuthus trogontherii</i>
<i>Mammuthus meridionalis</i> , <i>Mammuthus (Archidiskodon) meridionalis</i>	Athanasassiou (2011)	
<i>Mammuthus trogontherii/trogontherii</i> , "Mammuthus (Archidiskodon) sp."	Christiansen (2004)	

= <i>Mammuthus</i> , <i>Mammuthus</i> (<i>Mammuthus</i>) <i>aff. trogontherii</i>		
Megacerini indet., <i>Megaloceros</i> sp.	Palmqvist et al. (1996)	Masa de <i>Megaloceros solilhacus</i>
<i>Megalovis quangxiensis</i>	Teague (2009)	
<i>Megatapirus augustus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Tapirus indicus</i>
<i>Moschus</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Muntiacus</i> sp., <i>Muntiacus nanus</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Nestoritherium</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de Perissodactyla
<i>Orthogonoceros</i> sp.	Croitor (2011), Palmqvist et al. (1996)	Masa de <i>Megaloceros solilhacus</i>
<i>Ovis</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Palaeoloxodon antiquus</i> = <i>Elephas antiquus</i>	MacPhee (1999)	
Paleotraginae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de Giraffidae africanas
<i>Pelorovis</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Pelorovis antiquus</i>
<i>Pongo</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Pongo pygmaeus</i>
<i>Pontoceros</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de <i>Antilope</i> , <i>Gazella</i> y <i>Procapra</i>
<i>Praemegaceros</i> sp., <i>Praemegaceros verticornis</i>	Palmqvist et al. (1996)	Masa de <i>Megaloceros solilhacus</i>
<i>Rhinoceros cf. hemitoechus</i>	www.paleodb.org , Smith et al. (2003)	Masa de <i>Dicerorhinus sumatrensis</i>
<i>Rhinoceros sinensis</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
Rhinocerotidae indet.	Smith et al. (2003)	Promedio de especies de Rhinocerotidae euroasiáticas
<i>Rhinopithecus</i> sp.	Kirkpatrick et al. (1998)	Masa de <i>Rhinopithecus bieti</i>
<i>Rusa unicolor</i>		Masa de <i>Cervus unicolor</i>
<i>Sinomegaceros</i> sp.	Palmqvist et al. (1996)	Masa de <i>Megaloceros solilhacus</i>
<i>Sinomastodon intermedius</i>	Ferretti (2010)	Promedio de las especies de Gomphotheridae sudamericanas
<i>Sinoreas</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies de Caprini
<i>Soergelia</i> sp.	Arribas & Palmqvist (1998)	Masa de <i>Soergelia minor</i>
<i>Spirocerus kiakhensis</i>	Sokolov (1959), Smith et al. (2003)	Masa de <i>Ovibos moschatus</i> , por similitud de tamaño de huesos
<i>Stegodon</i> sp., <i>Stegodon orientalis</i>	Hansen & Galetti (2009)	Masa de <i>Stegodon</i> sp.
<i>Stephanorhinus etruscus</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>
<i>Sus gadarensis</i> , <i>Sus strozzi</i> , <i>Sus peii</i> , <i>Sus cf. lydekkeri</i> , <i>Sus xiaozhu</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas si no se encuentran con alguna de ellas, en cuyo caso se utiliza su masa
<i>Tapirus sanyuanensis</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Tapirus indicus</i>
<i>Trogontherium cuvieri</i>	Rue (2002)	Estimación

Carnívoros		
<i>Ailuropoda</i> sp., <i>Ailuropoda microta</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Ailuropoda melanoleuca</i>
<i>Canis etruscus</i>	Palmqvist et al. (1996)	
<i>Canis cf. lupaster</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Canis lupus</i>
<i>Canis mosbachensis</i>	Meloro (2011)	Masa de <i>Canis lupus</i>
<i>Canis tengisii</i>	Hemmer et al. (2001)	Masa de <i>Canis lupus mosbachensis</i>
<i>Canis (Xenocyon) falconeri</i>	García & Virgós (2007)	
<i>Canis (Xenocyon) lycaonoides</i>	Smith et al. (2003), Martínez-Navarro & Rook (2003)	Masa de <i>L. pictus</i>
<i>Crocuta ultima</i>	Tseng & Chang (2007), Smith et al. (2003)	Masa de <i>Crocuta crocuta</i>
<i>Cuon</i> sp.	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Cuon alpinus</i>
<i>Cuon javanicus</i>	Meloro (2007)	
<i>Felis ex gr. caracal</i>	Smith et al. (2003)	Masa de <i>Caracal caracal</i>
<i>Homotherium</i> sp., <i>Homotherium crenatidens</i>	Meloro (2007)	Masa de <i>Homotherium crenatidens</i>
Hyaenidae indet., <i>Hyaena</i> sp., <i>Hyaena crocuta</i> , <i>Hyaena prisca</i>	Smith et al. (2003), Meloro (2007)	Masa de <i>Hyaena hyaena</i>
<i>Hyaena sinensis</i> , <i>Hyaena licenti</i> , <i>Hyaena brevirostris</i>	Meloro (2007), Garrido & Arribas (2008)	Masa de <i>Pachycrocuta brevirostris</i>
<i>Hyaena spelaea</i>	Kempe & Döppes (2009), Smith et al. (2003)	Masa de <i>Crocuta spelaea</i>
<i>Lynx</i> sp.	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Lynx aff. issiodorensis</i>	Meloro (2007)	
<i>Megantereon cultridens</i>	Meloro (2007)	
<i>Megantereon cf. whitei</i>	Meloro (2007)	
<i>Megantereon cf. megantereon</i>	Meloro (2007)	Promedio de las especies de <i>Megantereon</i>
<i>Panthera gombaszoegensis</i>	Meloro (2007)	
<i>Panthera spelaea</i>	Diedrich (2009)	Masa de <i>Panthera leo spelaea</i>
<i>Pachycrocuta brevirostris</i> , <i>Pachycrocuta perrieri</i> , <i>Pachycrocuta licenti</i>	Garrido & Arribas (2008)	Masa de <i>Pachycrocuta brevirostris</i>
<i>Paramachairodus</i> sp.	Salesa et al. (2006)	Masa de <i>Paramachairodus ogygia</i>
<i>Pseudaelurus</i> sp.	www.paleodb.org	
<i>Ursus</i> sp., <i>Ursus cf. microdontus</i>	Smith et al. (2003)	Promedio de las especies euroasiáticas
<i>Ursus deningeri</i>	Meloro (2007)	
<i>Ursus etruscus</i>	Meloro (2007)	
<i>Ursus spelaeus</i>	Christiansen (1999)	

Resultados

El total de las faunas (121) se sometió a los seis modelos, cada una de ellas en su respectivo continente, con el fin de determinar cuáles de ellas se encontraban balanceadas. Se consideró como balanceadas aquellas faunas que tuvieran una diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros de alrededor del 15%, ya fuesen a favor de la productividad secundaria o de los requerimientos de los carnívoros (coloreadas en sus tablas correspondientes).

Modelo de Fariña (1996)

En América del Sur puede observarse que ninguna de las faunas se encuentra dentro de los resultados esperados para faunas balanceadas (Tabla 11). Los carnívoros habrían necesitado entre un 8 y un 75% de la productividad secundaria, aunque hay un caso, la fauna 71341, en la que habrían necesitado más de lo que los herbívoros brindan como alimento. La relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros (Figura 1) está dada por la ecuación

$$y = 0,2466x + 3520,4 \quad (r^2 = 0,2662) \quad (9).$$

En América del Norte se observa que las faunas balanceadas son las faunas 20033 (Cita Canyon, Texas, EEUU), 20273 (Camp Cady, California, EEUU), 20351 (Haile 21A, Florida, EEUU), 76059 (Dry Cave, Nuevo México, EEUU) y 93181 (Natural Trap Cave, Wyoming, EEUU), es decir, un 16,7% del total, mientras que las desbalanceadas constituyen el 83,3% de los datos (Tabla 12). La relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros (Figura 2) está dada por la ecuación

$$y = 0,2828x + 6538,7 \quad (r^2 = 0,151) \quad (10).$$

Europa es el continente en el que se encuentra la mayor proporción de faunas balanceadas, alcanzando éstas el 23,3% del total. Estas faunas son la nº 34898 (Venta Micena, España), 34911 (Cueva Victoria, España), 35045 (Horvolgy, Hungría), 36214 (Koneprusy C718, República Checa), 49087 (Abbeville, Francia), 50199 (Mauer bei Heidelberg, Alemania) y

50342 (Vallonnet Cave, Francia). El 76,7% de las faunas europeas estarían desbalanceadas según este modelo (Tabla 13). La relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros (Figura 3) está dada por la ecuación

$$y = 0,6261x + 1826,5 \quad (r^2 = 0,227) \quad (11).$$

El modelo da como resultado una única fauna balanceada en todo el continente africano, la fauna 21920 (Black Earth Cave, Sudáfrica). Es decir, el 96% de las faunas africanas no estarían balanceadas según este modelo (Tabla 14). Por lo tanto, la relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros (Figura 4) está dada por la ecuación

$$y = 0,19x + 5180,5 \quad (r^2 = 0,1915) \quad (12).$$

Finalmente, en Asia, el total de faunas balanceadas es de 6, 40497 (Zyryanovsk, Kazajstán), 43008 (Yarimburgaz Cave, Turquía), 51100 (Panxian Dadong, China), 56733 (Dmanisi, Georgia), 71060 (Nalaikha, Mongolia) y 73686 (Penghu Channel, Taiwan), constituyendo el 29% de los datos. El 71% restante no está balanceado. La relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros (Figura 5) está dada por la ecuación

$$y = 0,5045x + 2198,1 \quad (r^2 = 0,36) \quad (13).$$

Si se toman todas las faunas analizadas en todos los continentes y se les hace una regresión (Figura 6) se obtiene la ecuación

$$y = 0,1577x + 7827,4 \quad (r^2 = 0,093) \quad (14).$$

Densidad de carnívoros

En el modelo Densidad de carnívoros se observa de forma general que la densidad de los mismos es menor en todos los casos a la obtenida utilizando el Modelo de Fariña (1996) (ver apéndice de resultados). Esto hace que ninguna de las 121 faunas analizadas en este trabajo se encuentre balanceada utilizando este modelo (Tablas 11 a 15).

En América del Sur, la relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros puede observarse en la Figura 1 y en la Tabla 11. Utilizando este modelo, los

requerimientos de los carnívoros significaron entre el 5 y el 57% de la productividad secundaria. La ecuación de la regresión obtenida fue

$$y = 0,1237x + 830,26 \quad (r^2 = 0,1216) \quad (15).$$

En América del Norte (Tabla 12, Figura 2), los requerimientos de los carnívoros se encontraron entre el 8 y el 39% de la productividad secundaria. La ecuación obtenida fue

$$y = 0,0822x + 2577 \quad (r^2 = 0,1169) \quad (16).$$

En Europa (Tabla 13, Figura 3) nuevamente se observa que las faunas se ajustan mejor al modelo. En este caso, los carnívoros habrían necesitado entre el 13 y el 50% de la productividad secundaria. La ecuación obtenida en este caso fue

$$y = 0,2153x + 653,75 \quad (r^2 = 0,1915) \quad (17).$$

En el continente africano (Tabla 14, Figura 4) los resultados son similares a Europa y América del Norte, ya que los carnívoros habrían necesitado entre un 9 y un 47% de la productividad secundaria. La ecuación en este continente fue

$$y = 0,0928x + 1754,9 \quad (r^2 = 0,288) \quad (18).$$

Finalmente, en Asia los resultados son similares a los anteriores. Los requerimientos de los carnívoros habrían significado entre el 12 y el 46% de la productividad secundaria. La ecuación para este continente fue

$$y = 0,2278x + 6,86 \quad (r^2 = 0,481) \quad (19).$$

Si se toman todas las faunas analizadas y se les hace una regresión (Figura 6) se obtiene la ecuación

$$y = 0,0918x + 2222 \quad (r^2 = 0,1659) \quad (20).$$

Productividad

De acuerdo con este modelo, en América del Sur pueden observarse solamente tres faunas balanceadas, 71298 (Curimatas, Brasil), 71301 (Joao Cativo-Sitio 1, Brasil) y 71303

(Luján, Argentina) (Tabla 11), que constituyen el 20% de las faunas del continente. La productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se relacionan según la ecuación (Figura 1)

$$y = 0,8489x + 3405,7 \quad (r^2 = 0,2583) \quad (21).$$

En América del Norte y Europa no se observa ninguna fauna balanceada (Tablas 12 y 13). Inclusive, sólo en América del Norte hay una fauna en la que la productividad secundaria supera los requerimientos de los carnívoros. En todas las demás, los requerimientos de los carnívoros son mayores a la productividad secundaria. En el caso más extremo (fauna 50258, Hundsheim bei Hainburg, Austria), los carnívoros necesitan un 330% más de lo que tienen para alimentarse. La ecuación de la regresión para América del Norte y Europa, respectivamente, es

$$y = 0,7968x + 7199 \quad (r^2 = 0,1137) \quad (22).$$

$$y = 2,0572x + 1827,3 \quad (r^2 = 0,2438) \quad (23).$$

En África se encuentran siete faunas balanceadas, 21276 (Lainyamok, Kenia), 21277 (Lainyamok, Kenia), 21695 (Die Kelders 1, Sudáfrica), 21825 (Swartkrans, Sudáfrica), 21828 (Swartkrans, Sudáfrica), 21924 (Leopard's Hill Cave, Zambia) y 22489 (Doukkala II, Marruecos) (Tabla 14). Estas faunas constituyen el 23,3% del total de las africanas. Los requerimientos de los carnívoros se relacionan con la productividad secundaria (Figura 4) de acuerdo a

$$y = 0,6042x + 4967,9 \quad (r^2 = 0,2207) \quad (24).$$

En Asia las faunas balanceadas son tres, 11803 (Tabun Cave Level C & D, Israel), 37026 ('Ubeidiya Formation, site I-15LF/I16, Israel) y 39252 (Tabun Cave Level E, Israel); y constituyen el 14,3% de las faunas (Tabla 15). La productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se relacionan según la ecuación (Figura 5)

$$y = 1,366x + 3450,6 \quad (r^2 = 0,3288) \quad (25).$$

Y finalmente, al unir todas las faunas analizadas se obtiene la siguiente relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros (Figura 6)

$$y = 0,4638x + 8025,6 \quad (r^2 = 0,0898) \quad (26).$$

Productividad + densidad de carnívoros

En América del Sur no se observa ninguna fauna balanceada. Los carnívoros habrían necesitado entre un 17 y un 84% de la productividad secundaria. Incluso hay un caso, la fauna 71341 (Cueva del *Myloodon*, Chile), en el que habrían necesitado más de lo que tenían disponible.

$$y = 0,2716x + 1087,8 \quad (r^2 = 0,3154) \quad (27).$$

En América del Norte, el número de faunas balanceadas asciende a siete: 20023 (Red Quarry, Texas, EEUU), 20033 (Cita Canyon, Texas, EEUU), 20273 (Camp Cady, California, EEUU), 20283 (Cedazo, México), 20351 (Haile 21A, Florida, EEUU), 20569 (American Falls Reservoir, Idaho, EEUU) y 93181 (Natural Trap Cave, Wyoming, EEUU), conformando el 23,3% de las faunas (Tabla 12). La productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se relacionan según la ecuación (Figura 2)

$$y = 0,2355x + 2746,9 \quad (r^2 = 0,0911) \quad (28).$$

En el continente europeo pueden verse ocho faunas balanceadas: 34784 (Apollonia, Grecia), 34898 (Venta Micena, España), 35045 (Horvolgy, Hungría), 36220 (Wurzburg-Schalksberg, Alemania), 43016 (Quisisana-Certosa, Italia), 49087 (Abbeville, Francia), 50199 (Mauer bei Heidelberg, Alemania) y 50342 (Vallonnet Cave bed 3 'faunal level', Francia); que constituyen el 26,7%. Los requerimientos de los carnívoros se relacionan con la productividad secundaria (Figura 3) de acuerdo a

$$y = 0,7162x + 611,37 \quad (r^2 = 0,2108) \quad (29).$$

África muestra solamente una fauna balanceada (Tabla 14), la 34287, perteneciente a Thomas Quarry 1 level G, Marruecos (3,3% de las faunas). La ecuación para este continente fue entonces

$$y = 0,275x + 1826,6 \quad (r^2 = 0,2901) \quad (30).$$

En Asia también se encuentran siete faunas balanceadas: 40398 (Akhalkalaki 1, Georgia), 40497 (Zyryanovsk, Kazajstán), 43008 (Yarimbuzgaz Cave, Turquía), 51100 (Panxian Dadong,

China), 56733 (Dmanisi, Georgia), 71060 (Nalaikha, Mongolia) y 73686 (Penghu Channel, Taiwán) (Tabla 15). Éstas conforman el 33,3% del total. La productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se relacionan según la ecuación (Figura 5)

$$y = 0,6191x + 559,69 \quad (r^2 = 0,4426) \quad (31).$$

La relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros para la unión de todas las faunas analizadas puede observarse en la Figura 6. La ecuación de la regresión obtenida es

$$y = 0,255x + 2352,2 \quad (r^2 = 0,1933) \quad (32).$$

Densidad II

En América del Sur no se encuentra ninguna fauna balanceada con este modelo. La productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se relacionan según la ecuación (Figura 1)

$$y = 0,0964x + 884,52 \quad (r^2 = 0,1523) \quad (33).$$

En América del Norte y Europa se encuentran faunas balanceadas. En el caso de América del Norte se trata de la fauna 76059 (Dry Cave, Nuevo México, EEUU) y en Europa son las faunas 34911 (Cueva Victoria, España), 47829 (Ceysyguet 1, Francia) y 50258 (Hundsheim bei Hainburg, Austria). La productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros en América del Norte y Europa se relacionan según las ecuaciones (Figuras 2 y 3), respectivamente,

$$y = 0,0849x + 2269,2 \quad (r^2 = 0,0231) \quad (34).$$

$$y = -0,0259x + 2736,1 \quad (r^2 = 0,0018) \quad (35).$$

En África y Asia no se observan faunas balanceadas con este modelo. La productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros en África y Asia se relacionan según las ecuaciones (Figuras 4 y 5), respectivamente,

$$y = 0,2975x + 1772,8 \quad (r^2 = 0,3175) \quad (36).$$

$$y = 0,6207x - 1605,2 \quad (r^2 = 0,0018) \quad (37).$$

Y finalmente, al unir todas las faunas analizadas se obtiene la siguiente relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros (Figura 6)

$$y = 0,2938x + 688,5 \quad (r^2 = 0,2556) \quad (38).$$

Productividad + Densidad II

América del Sur es el único continente que muestra solamente 1 fauna balanceada: 70673 (Tarija, Bolivia). Se obtiene la siguiente relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros (Figura 1)

$$y = 0,3464x + 838,24 \quad (r^2 = 0,1561) \quad (39).$$

En América del Norte se observan 9 faunas balanceadas con este modelo: 19758 (Santa Fe River, Florida, EEUU), 19955 (Broadwater Locality A, Nebraska, EEUU), 20322 (El Golfo de Santa Clara, México), 20327 (Fairmead Landfill, California, EEUU), 20347 (Gordon Fossil Quarry, Nebraska, EEUU), 20384 (Inglis IA, Florida, EEUU), 20400 (Leisey Shell Pit 1A, Florida, EEUU), 20520 (Santa Fe River IIA, Florida, EEUU) y 20556 (Turin, Iowa, EEUU). Éstas conforman el 30% del total. La relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros puede observarse en la Figura 2. La ecuación de la regresión obtenida es

$$y = 0,2185x + 2408,1 \quad (r^2 = 0,0137) \quad (40).$$

En Europa se observan 5 faunas balanceadas, que conforman el 13% del total: 40266 (Zasuchino, Rusia), 43016 (Quisisana-Certosa, Italia), 45065 (Ehringsdorf, Alemania), 49087 (Abbeville, Francia) y 50342 (Vallonnet Cave, Francia). La productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se relacionan según la ecuación (Figura 3)

$$y = 0,8749x + 780,04 \quad (r^2 = 0,0615) \quad (41).$$

En África se pueden observar 8 faunas balanceadas, las cuales constituyen el 32% del total: 21822 (Sterkfontein, Sudáfrica), 21825 (Swartkrans, Sudáfrica), 21856 (Mugharet el 'Aliya, Marruecos), 21916 (Klasies River Mouth, Sudáfrica), 21948 (Boomplas Cave, Sudáfrica), 21951 (Byeneskranskop Cave, Sudáfrica), 22074 (Matupi Cave, Congo-Kinshasa) y 22489 (Doukkala II, Marruecos). La productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se relacionan según la ecuación (Figura 4)

$$y = 0,9384x + 1736 \quad (r^2 = 0,3632) \quad (42).$$

En Asia se encuentran 4 faunas balanceadas: 40398 (Akhalkalaki 1, Georgia), 40497 (Zyryanovsk, Kazajstán), 68380 (Renzidong, China) y 92781 (Tham Khuyen, Vietnam). Éstas constituyen el 19% del total. La productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se relacionan según la ecuación (Figura 5)

$$y = 1,9424x - 1372,5 \quad (r^2 = 0,5071) \quad (43).$$

Si se toman todas las faunas analizadas y se les hace una regresión (Figura 6) se obtiene la ecuación

$$y = 1,1201x + 335,24 \quad (r^2 = 0,3748) \quad (44).$$

Tabla 11. Productividad secundaria (PS) y requerimientos de los carnívoros (RC) expresados en Jm²año⁻¹ en América del Sur. El texto sombreado muestra las faunas

balanceadas.

Fauna	Modelo de Fariña (1996)		Densidad de carnívoros		Productividad		Productividad + Densidad de carnívoros		Densidad II		Productividad + Densidad II	
	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC
63515	10804,75	4586,58	10804,75	1347,84	3281,71	4586,58	3281,71	1347,84	4612,66	523,01	1376,91	523,01
70673	38588,39	17058,48	38588,39	5942,12	11318,24	17058,48	11318,24	5942,12	16911,37	4260,64	4897,6	4260,64
70704	24696,57	9174,89	24696,57	2739,01	7216,08	9174,89	7216,08	3804,96	10853,65	1698,10	3133,07	1698,10
71274	26240,10	4590,19	26240,10	1345,00	7875,05	4590,19	7875,05	1345,00	11293,18	510,06	3339,49	510,06
71298	16978,89	4427,037	16978,89	1459,90	4965,82	4427,04	4965,82	1459,90	7335,20	1130,82	2159,28	1130,82
71301	12348,28	4427,037	12348,28	1459,90	3877,72	4427,04	3877,72	1459,90	4991,89	1130,82	1585,47	1130,82
71303	32414,25	9188,61	32414,24	2752,19	9266,39	9188,61	9266,39	3722,44	14410,69	1917,06	4105,75	1917,06
71304	15435,35	8285,61	15435,35	3228,96	4677,64	8285,61	4677,64	3228,96	6573,35	3346,29	1967,08	3346,29
71313	12348,28	9047,58	12348,28	2812,65	4325,73	9047,58	4325,74	2812,65	4622,38	1906,4	1602,69	1906,4
71322	24696,57	18434,03	24696,57	14195,24	7190,6	18434,03	7190,6	2705,11	10876,98	1417,11	3131,9	1417,11
71332	24696,57	4384,91	24696,57	1493,81	7406,52	4384,91	7406,52	1493,81	10646,34	1411,81	3142,5	1411,81
71334	9261,21	4442,06	9261,21	1479,43	2863,37	4442,06	2863,37	1479,43	3861,57	1499,71	1183,46	1499,71
71335	18522,43	9161,84	18522,42	2749,94	5414,68	9161,83	5414,68	2749,94	8173,79	1800,91	2349,14	1800,91
71341	6174,14	8922,23	6174,14	2860,47	1744,49	8922,23	1744,49	2860,47	2767,96	2083,68	780,48	2083,68
71346	12348,28	7094,95	12348,28	1915,99	3560,60	7094,95	3560,60	2981,95	6110,8	585,017	1762,17	585,017

Tabla 12. Productividad secundaria (PS) y requerimientos de los carnívoros (RC) expresados en Jm²año⁻¹ en América del Norte. El texto sombreado muestra las faunas balanceadas.

Fauna	Modelo de Fariña (1996)		Densidad de carnívoros		Productividad		Productividad + Densidad de carnívoros		Densidad II		Productividad + Densidad II	
	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC
19758	23153,03	15062,28	23153,03	5209,87	7316,43	15062,28	7316,43	5209,87	9504,27	3151,69	2966,12	3151,69
19936	15435,35	8114,61	15435,35	3282,27	5058,15	8114,61	5058,15	3282,27	6160,39	3081,03	1986,02	3081,03
19955	16978,89	8525,03	16978,89	3038,04	5248,27	8525,03	5248,27	3038,04	7143,55	2211,46	2168,38	2211,46
20023	13891,82	10129,01	13891,82	4088,55	4278,94	10129,01	4278,94	4088,55	5815,78	3545,73	1774,28	3545,73
20033	16978,89	14777,18	16978,89	5381,09	5205,74	14777,18	5205,74	5381,09	7188,32	3836,79	2166,29	3836,79
20062	15435,35	10323,91	15435,35	3984,72	5134,44	10323,91	5134,44	3984,72	6043,6	3317,65	1990,44	3317,65
20077	15435,35	8886,47	15435,35	2808,21	4940,34	8886,47	4940,34	2808,21	6298,51	1120,15	1979,90	1120,15
20120	16978,89	10394,53	16978,89	4023,97	5390,39	10394,53	5390,39	4023,97	6942,32	4048,45	2176,36	4048,45
20273	13891,81	13254,87	13891,81	4318,02	4149,59	13254,87	4149,59	4318,02	5994,30	2721,57	1767,12	2721,57
20283	21609,49	15279,76	21609,49	5172,28	4924,9	15279,76	4924,9	5172,28	9353,86	4117,06	1980,4	4117,06
20289	16978,89	10704,98	16978,89	3770,11	5442,1	10704,98	5442,1	3770,11	6873,27	2724,67	2179,32	2724,67
20295	13891,82	8544,33	13891,82	3052,85	4282,94	8544,33	4282,94	3052,85	5857,23	2470,00	1773,58	2470,00
20302	16978,89	20011,77	16978,89	6361,73	5420,91	20011,77	5420,91	6361,73	6914,27	3332,55	2177,81	3332,55
20322	27783,64	12690,48	27783,64	4607,92	8735,05	12690,48	8735,05	4607,92	11492,70	3522,42	3556,40	3522,42
20327	16978,89	11125,72	16978,89	3572,34	5272,97	11125,72	5272,97	3572,34	7099,48	2389,56	2169,97	2389,56
20347	16978,89	9099,83	16978,89	2798,32	5366,57	9099,83	5366,57	2798,32	7005,76	2057,99	2174,49	2057,99
20351	12348,28	10425,42	12348,28	3919,24	3794,91	10425,42	3794,91	3919,24	5211,95	3091,67	1576,10	3091,67
20384	23153,03	15040,09	23153,03	5231,08	7146,79	15040,09	7146,79	5231,08	9718,02	3407,9	2957,08	3407,9
20400	21609,49	12856,61	21609,49	4517,78	6730,69	12856,61	6730,69	4517,78	8981,32	3177,64	2763,48	3177,64
20415	12348,28	8853,52	12348,28	2822,02	3831,79	8853,52	3831,79	2822,02	5138,79	1106,69	1578,58	1106,69
20520	23153,03	13153,09	23153,03	4353,45	7209,00	13153,09	7209,00	4353,45	9662,88	2714,3	2959,99	2714,3
20556	18522,43	8486,03	18522,43	3070,69	5619,03	8486,03	5619,03	3070,69	7912,59	2471,01	2360,18	2471,01
20569	24696,57	20025,11	24696,57	6451,13	7472,92	20025,11	7472,92	6451,13	10549,52	4537,35	3146,36	4537,35
20636	20065,96	8679,99	20065,96	2902,19	6212,46	8679,99	6212,46	2902,19	8417,69	1218,22	2563,47	1218,22
20639	12348,28	9050,52	12348,28	2734,81	3731,69	9050,52	3731,69	2734,81	5300,52	998,52	1572,5	998,52
65405	26240,10	6605,00	26240,10	2122,78	8052,31	6605,00	8052,31	2122,78	11078,55	768,45	3348,77	768,45
76059	12348,28	12268,88	12348,28	4856,39	3966,48	12268,88	3966,48	4856,39	4986,22	4535,59	1585,37	4535,59
93103	24696,57	15101,60	24696,57	5275,15	7749,46	15101,60	7749,46	5275,15	10240,52	4341,16	3160,28	4341,16
93181	12348,28	10686,81	12348,28	3794,45	3702,96	10686,81	3702,96	3794,45	5304,78	2828,74	1571,66	2828,74
93281	15435,35	10336,19	15435,35	4046,30	4924,9	10336,19	4924,9	4046,30	6254,11	4279,01	1980,4	4279,01

Tabla 13. Productividad secundaria (PS) y requerimientos de los carnívoros (RC) expresados en $\text{Jm}^{-2}\text{año}^{-1}$ en Europa. El texto sombreado muestra las faunas balanceadas.

Fauna	Modelo de Fariña (1996)		Densidad de carnívoros		Productividad		Productividad + Densidad de carnívoros		Densidad II		Productividad + Densidad II	
	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC
22728	24696,57	13308,82	24696,57	4222,27	7634,78	13308,82	7634,78	4222,27	11288,19	1693,47	3155,19	1693,47
34784	15435,35	12484,0	15435,35	4750,19	4780,21	12484,0	4780,21	4750,19	6436,37	4410,99	1972,68	4410,99
34872	16207,12	9413,54	16207,12	3891,68	5116,17	9413,54	5116,17	3891,68	6685,55	2828,67	2075,51	2828,67
34898	16978,89	14776,43	16978,89	5414,77	5271,93	14776,43	5271,93	5414,77	7126,32	4596,92	2169,33	4596,92
34911	15435,35	17812,61	15435,35	6635,04	4773,97	17812,61	4773,97	6635,04	6473,1	5529,43	1971,77	5529,43
35045	12348,28	10823,1	12348,28	3729,4	3956,51	10823,1	3956,51	3729,4	4994,89	2737,47	1584,93	2737,47
36206	18522,43	8864,03	18522,43	2837,33	5799,42	8864,03	5799,42	2837,33	7683,44	1318,79	2369,79	1318,79
36214	16978,89	19216,69	16978,89	6790,65	5114,48	19216,69	5114,48	6790,65	7265,80	4451,73	2162,24	4451,73
36220	20065,96	14910,97	20065,96	5306,82	6048,50	14910,97	6048,50	5306,82	10355,51	3425,90	2555,03	3425,90
40266	15435,35	10794,41	15435,35	3686,43	4586,42	10794,41	4586,42	3686,43	15435,35	1936,80	1962,44	1936,80
40808	15435,35	11175,43	15435,35	3477,1	4722,64	11175,43	4722,64	3477,1	13054,08	1345,79	1969,17	1345,79
43016	13891,82	10983,66	13891,82	3595,59	3947,51	10983,66	3947,51	3595,59	6271,05	1709,74	1755,95	1709,74
43020	19294,19	13830,84	19294,19	4915,47	5988,70	13830,84	5988,70	4915,47	8067,93	3054,58	2465,77	3054,58
43629	13891,82	8805,02	13891,82	2852,99	4289,19	8805,02	4289,19	2852,99	11384,06	1249,28	1774,68	1249,28
43664	20065,96	8869,66	20065,96	2839,84	5858,86	8869,66	5858,86	2839,84	8857,19	1337,90	2544,73	1337,90
44091	12348,28	6779,43	12348,28	2057,14	3469,71	6779,43	3469,71	2057,14	5613,55	826,98	1558,94	826,98
45065	18522,42	7472,36	18522,42	2673,85	5723,47	7472,36	5723,47	2673,85	7490,96	2057,00	2265,54	2057,00
47829	12348,28	10013,95	12348,28	4206,66	3619,81	10013,95	3619,81	4206,66	5407,24	4894,81	1567,28	4894,81
48587	12348,28	6663,49	12348,28	2109,35	3626,85	6663,49	3626,85	2109,35	5384,64	891,15	1567,91	891,15
49087	9261,21	8805,02	9261,21	2852,99	2847,2	8805,02	2847,2	2852,99	3884,86	1249,28	1182,57	1249,28
49813	15435,35	6878,23	15435,35	1994,28	4451,78	6878,23	4451,78	1994,28	6865,45	584,96	1954,97	584,96
49814	16978,89	6425,78	16978,89	2232,51	5220,72	6425,78	5220,72	2232,51	7159,90	1141,55	2167,35	1141,55
50196	21609,49	25502,95	21609,49	9128,05	6507,4	25502,95	6507,4	9128,05	9300,69	6294,64	2750,81	6294,64
50199	18522,43	18494,59	18522,43	6198,03	5772,96	18494,59	5772,96	6198,03	7434,53	3212,54	2268,19	3212,54
50258	12348,28	16889,84	12348,28	6156,82	3859,06	16889,84	3859,06	6156,82	5124,72	4437,36	1579,60	4437,36
50259	13891,82	10998,66	13891,82	3639,53	4423,28	10998,66	4423,28	3639,53	5677,63	2621,72	1781,09	2621,72
50342	20065,96	17338,9	20065,96	5853,88	6226,49	17338,9	6226,49	5853,88	8383,26	2868,25	2564,50	2868,25
82530	13891,81	8776,09	13891,81	2865,77	4107,04	8776,09	4107,04	2865,77	6016,19	1263,97	1765,48	1263,97
94328	12348,28	8776,09	12348,28	2865,77	3685,42	8776,09	3685,42	2865,77	5306,19	1263,97	1571,09	1263,97
102954	10804,75	6551,55	10804,75	2169,55	3238,99	6551,55	3238,99	2169,55	4669,905	1020,41	1374,57	1020,41

Tabla 14. Productividad secundaria (PS) y requerimientos de los carnívoros (RC) expresados en $\text{Jm}^{-2}\text{año}^{-1}$ en África. El texto sombreado muestra las faunas balanceadas.

Fauna	Modelo de Fariña (1996)		Densidad de carnívoros		Productividad		Productividad + Densidad de carnívoros		Densidad II		Productividad + Densidad II	
	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC
21276	32414,25	11899,25	32414,25	5150,41	10531,64	11899,25	10531,64	5150,41	12971,27	7014,62	4167,39402	7014,62
21277	25468,34	9073,43	25468,34	3748,57	8283,7	9073,43	8283,7	3748,57	10180,24	4339,20	3274,87	4339,20
21695	40903,7	12969,44	40903,7	5495,29	13406,07	12969,44	13406,07	5495,29	16325,51	6458,65	5262,79	6458,65
21822	17750,66	7425,48	17750,66	2699,33	6023,37	7425,48	6023,37	2699,33	7880,25	2595,69	2294,57	2595,69
21824	42447,23	23346,41	42447,23	9469,14	14354,9	23346,41	14354,9	9469,14	16425,24	10458,91	5484,18	10458,91
21825	48621,37	15078,53	48621,37	6264,048	16395,08	15078,53	16395,08	6264,048	18805,63	6737,73	6280,74	6737,73
21828	41675,46	14189,42	41675,46	5770,79	13885,45	14189,42	13885,45	5770,79	16356,54	6431,70	5374,01	6431,70
21829	27011,87	6707,50	27011,87	3162,72	9077,43	6707,50	9077,43	3162,72	10464,08	5145,91	3488,11	5145,91
21856	28555,41	11662,16	28555,41	4210,07	8988,72	11662,16	8988,72	4210,07	11756,53	3292,71	3656,58	3292,71
21884	16978,89	6505,63	16978,89	2196,18	5468,04	6505,63	5468,04	2196,18	6885,62	1095,39	2179,71	1095,39
21916	36273,08	6759,55	36273,08	3116,22	11924,92	6759,55	11924,92	3116,22	14409,63	4601,82	4669,42	4601,82
21920	8489,44	8784,75	8489,44	3950,79	2857,79	8784,75	2857,79	3950,79	3300,10	5621,59	1096,16	5621,59
21924	24696,57	7538,56	24696,57	3698,41	8115,38	7538,56	8115,38	3698,41	9807,17	6154,16	3179,13	6154,16
21929	34729,55	15139,96	34729,55	6217,88	11584,96	15139,96	11584,96	6217,88	13647,41	6806,95	4478,35	6806,95
21931	20065,96	9891,88	20065,96	4306,08	6284,10	9891,88	6284,10	4306,08	8302,59	5802,02	2567,70	5802,02
21948	36273,08	6759,55	36273,08	3116,22	11965,60	6759,55	11965,60	3116,22	14350,69	4601,82	4671,74	4601,82
21950	27783,64	5905,64	27783,64	2628,76	9126,45	5905,64	9126,45	2628,76	11096,61	4163,29	3575,07	4163,29
21951	34729,55	6759,55	34729,55	3116,22	11536,57	6759,55	11536,57	3116,22	13682,49	4601,82	4476,29	4601,82
21956	36273,08	15162,39	36273,08	6198,27	11970,44	15162,39	11970,44	6198,27	14317,52	6594,11	4672,55	6594,11
21963	36273,08	16909,19	36273,08	7220,64	11792,06	16909,19	11792,06	7220,64	14486,61	8749,62	4664,31	8749,62
22074	31642,48	6761,49	31642,48	3112,73	10546,9	6761,49	10546,9	3112,73	12393,89	4487,48	4080,95	4487,48
22489	29327,17	10226,18	29327,17	4053,71	9296,64	10226,18	9296,64	4053,71	11995,18	3875,53	3758,77	3875,53
34287	16207,12	13579,9	16207,12	5101,54	5129,95	13579,9	5129,95	5101,54	6689,65	4409,53	5129,95	4409,53
34330	18522,42	12531,76	18522,42	4718,41	5950,03	12531,76	5950,03	4718,41	7490,69	4207,40	5950,03	4207,40
42866	20065,96	8245,48	20065,96	3204,53	6498,33	8245,48	6498,33	3204,53	8765,01	3170,29	6498,33	3170,29

Tabla 15. Productividad secundaria (PS) y requerimientos de los carnívoros (RC) expresados en Jm⁻²año⁻¹ en Asia. El texto sombreado muestra las faunas balanceadas.

Fauna	Modelo de Fariña (1996)		Densidad de carnívoros		Productividad		Productividad + Densidad de carnívoros		Densidad II		Productividad + Densidad II	
	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC	PS	RC
11803	20065,96	6079,21	20065,96	2432,82	6507,96	6079,21	6507,96	2432,82	9080,52	1843,57	2578,94	205 1843,57
13293	24696,57	14506,71	24696,57	5549,74	8312,095	14506,71	8312,095	5549,74	9706,35	4802,35	3186,59	4802,35
34104	12348,29	6758,48	12348,29	2045,26	3435,25	6758,48	3435,25	2045,26	5662,72	1232,86	1557,01	1232,86
36729	12348,29	6422,32	12348,29	2224,82	3909,97	6422,32	3909,97	2224,82	5104,99	1036,93	1581,46	1036,93
37024	20837,73	13206,75	20837,73	5332,72	6552,77	13206,75	6552,77	5332,72	8631,73	5500,94	2667,04	5500,94
37026	16978,89	5928,79	16978,89	2605,86	5361,86	5928,79	5361,86	2605,86	6976,06	3825,55	2174,90	3825,55
38649	10804,75	6613,51	10804,75	2135,64	3312,46	6613,51	3312,46	2135,64	4596,04	940,15	1378,13	940,15
39252	20065,96	6079,21	20065,96	2432,82	6453,17	6079,21	6453,17	2432,82	9162,01	1735,92	2575,78	1735,92
39314	23153,03	14044,18	23153,03	5858,09	7159,08	14044,18	7159,08	5858,09	9725,68	6170,71	2957,31	6170,71
40341	20065,96	8761,99	20065,96	2868,36	6879,53	8761,99	6879,53	2868,36	8726,26	1210,54	2595,53	1210,54
40398	16978,89	13073,43	16978,89	4370,67	5112,07	13073,43	5112,07	4370,67	7300,31	2342,81	2161,42	2342,81
40497	9261,21	8976,55	9261,21	2775,37	2547,01	8976,55	2547,01	2775,37	4263,54	1129,51	1166,55	1129,51
43008	20065,96	18731,58	20065,96	7148,03	6401,19	18731,58	6401,19	7148,03	9150,51	6867,06	2574,04	6867,06
51100	22381,26	20074,05	22381,26	7281,00	7259,13	20074,05	7259,13	7281,00	9056,04	5077,53	2875,09	5077,53
56733	16207,12	13983,42	16207,12	4854,12	4952,35	13983,42	4952,35	4854,12	6851,51	3505,01	2067,60	3505,01
68380	21609,5	15171,78	21609,5	5152,70	6844,08	15171,78	6844,08	5152,70	8905,90	3142,54	2768,04	3142,54
71060	10804,75	10850,72	10804,75	3673,38	3177,14	10850,72	3177,14	3673,38	4728,99	2104,93	1371,67	2104,93
73686	7717,7	6763,65	7717,7	2045,84	2394,74	6763,65	2394,74	2045,84	3229,77	648,17	986,27	648,17
92781	20837,73	9288,7	20837,73	3576,21	6814,13	9288,7	6814,13	3576,21	8363,73	2935,94	2679,70	2935,94
92787	27011,87	17648,68	27011,87	6690,67	9033,4	17648,68	9033,4	6690,67	10630,18	5136,35	3483,5	5136,35
120834	19294,19	11648,40	19294,19	4195,83	6288,64	11648,40	6288,64	4195,83	7812,05	2960,64	2479,29	2960,64

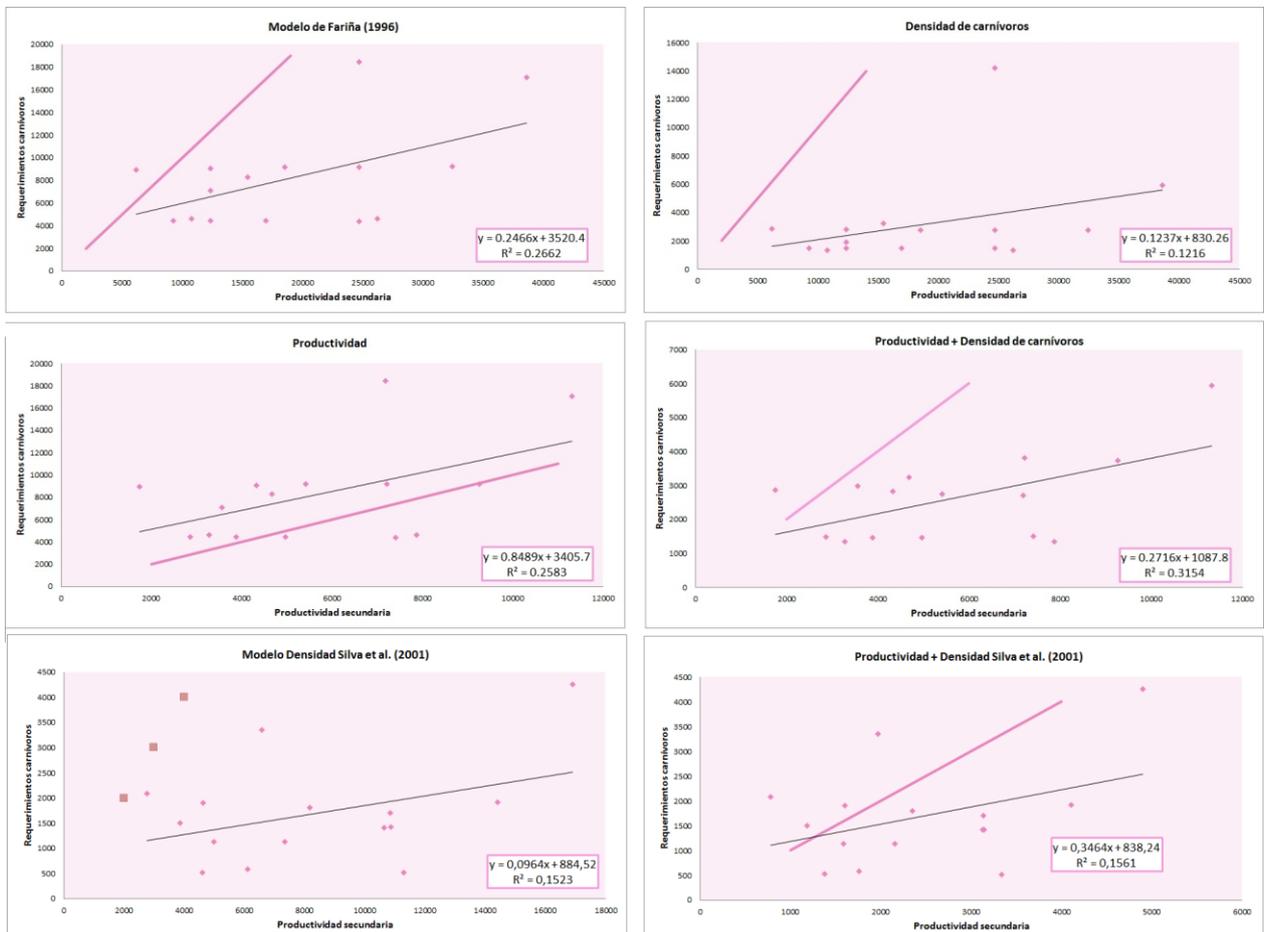


Figura 1. Regresión lineal para los cuatro modelos en América del Sur. Las líneas rosadas indican la recta ideal para las faunas balanceadas.

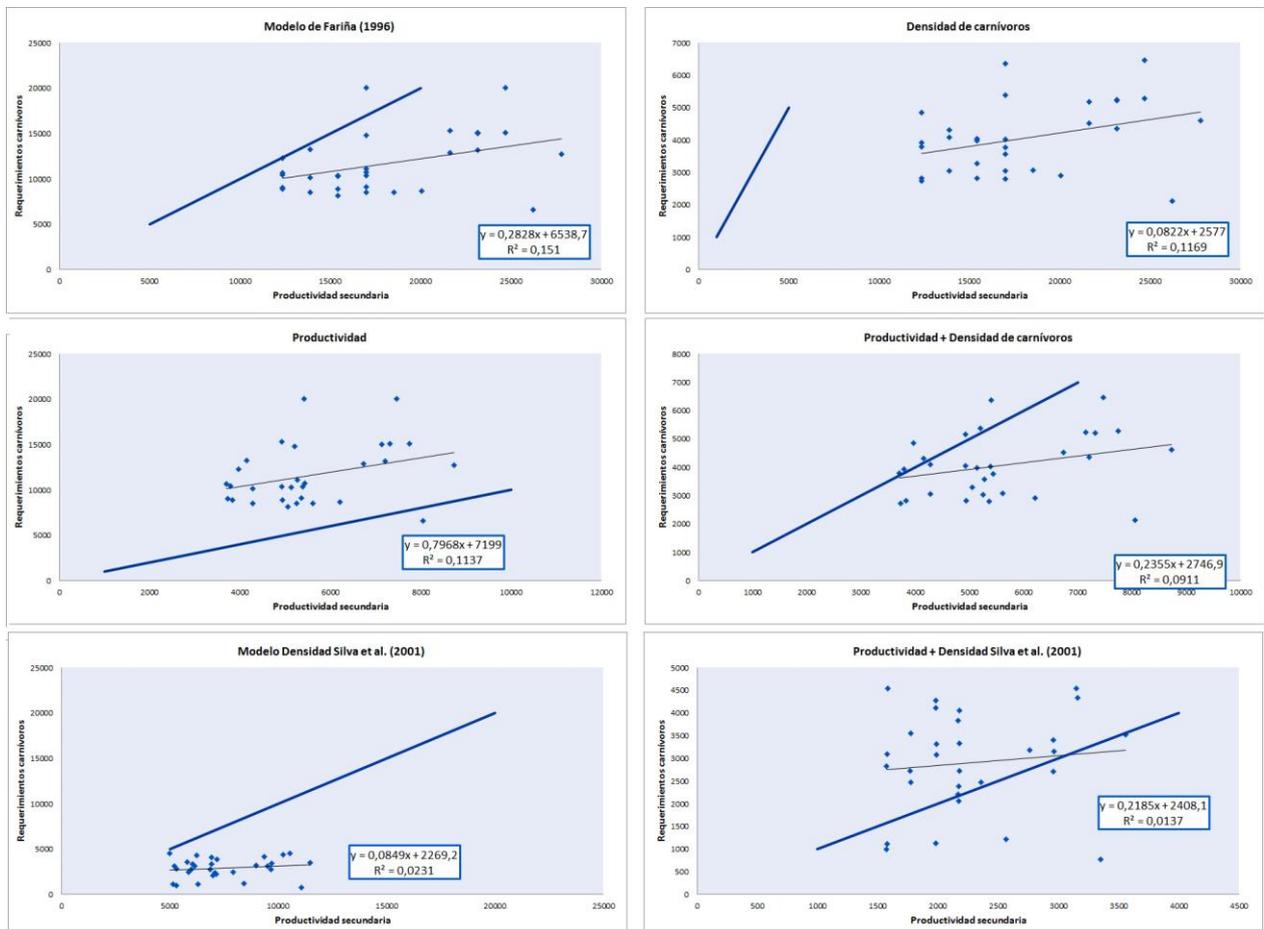


Figura 2. Regresión lineal para los cuatro modelos en América del Norte. Las líneas azules indican la recta ideal para las faunas balanceadas.

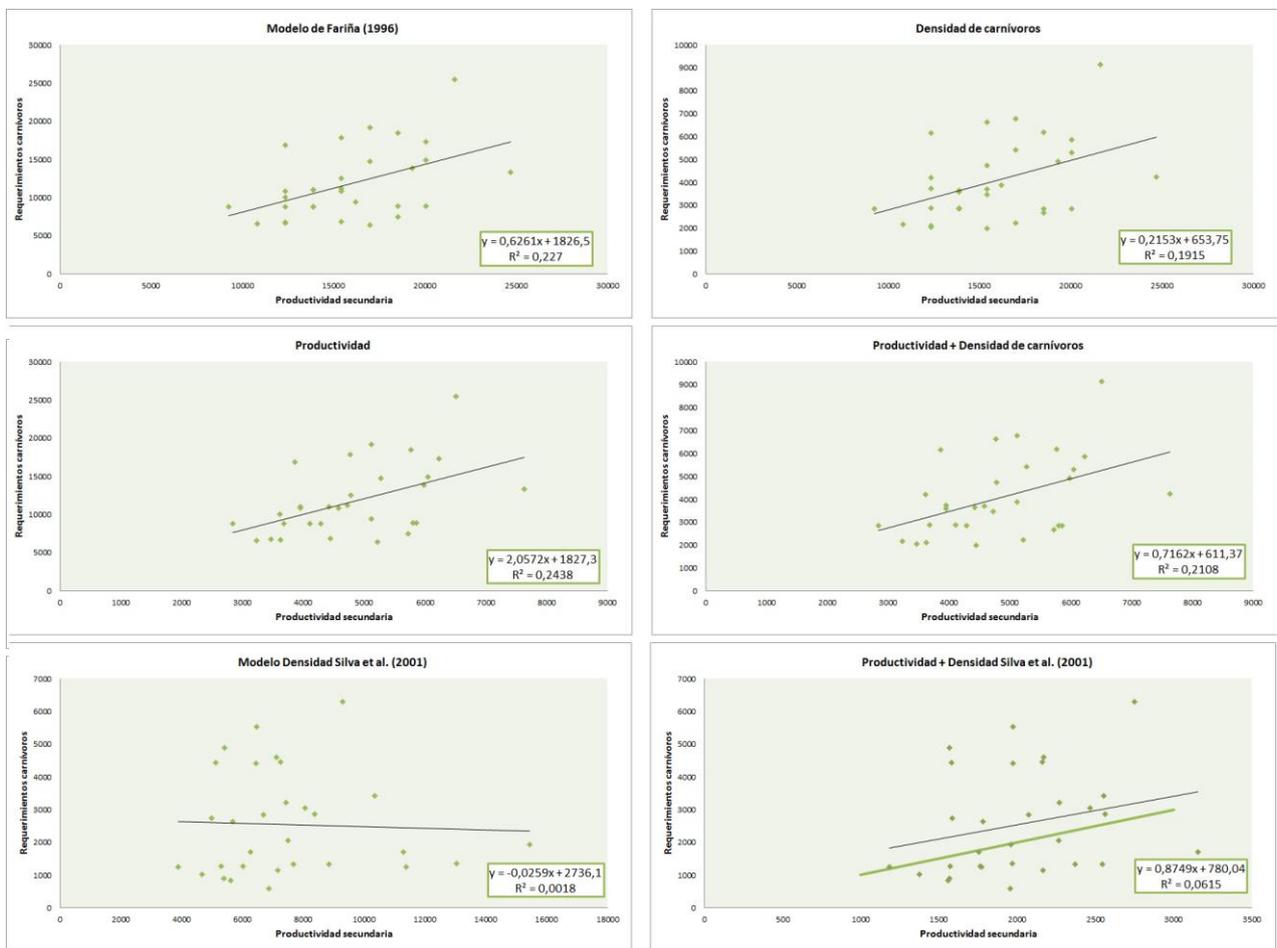


Figura 3. Regresión lineal para los cuatro modelos en Europa. Las líneas verdes indican la recta ideal para las faunas balanceadas.

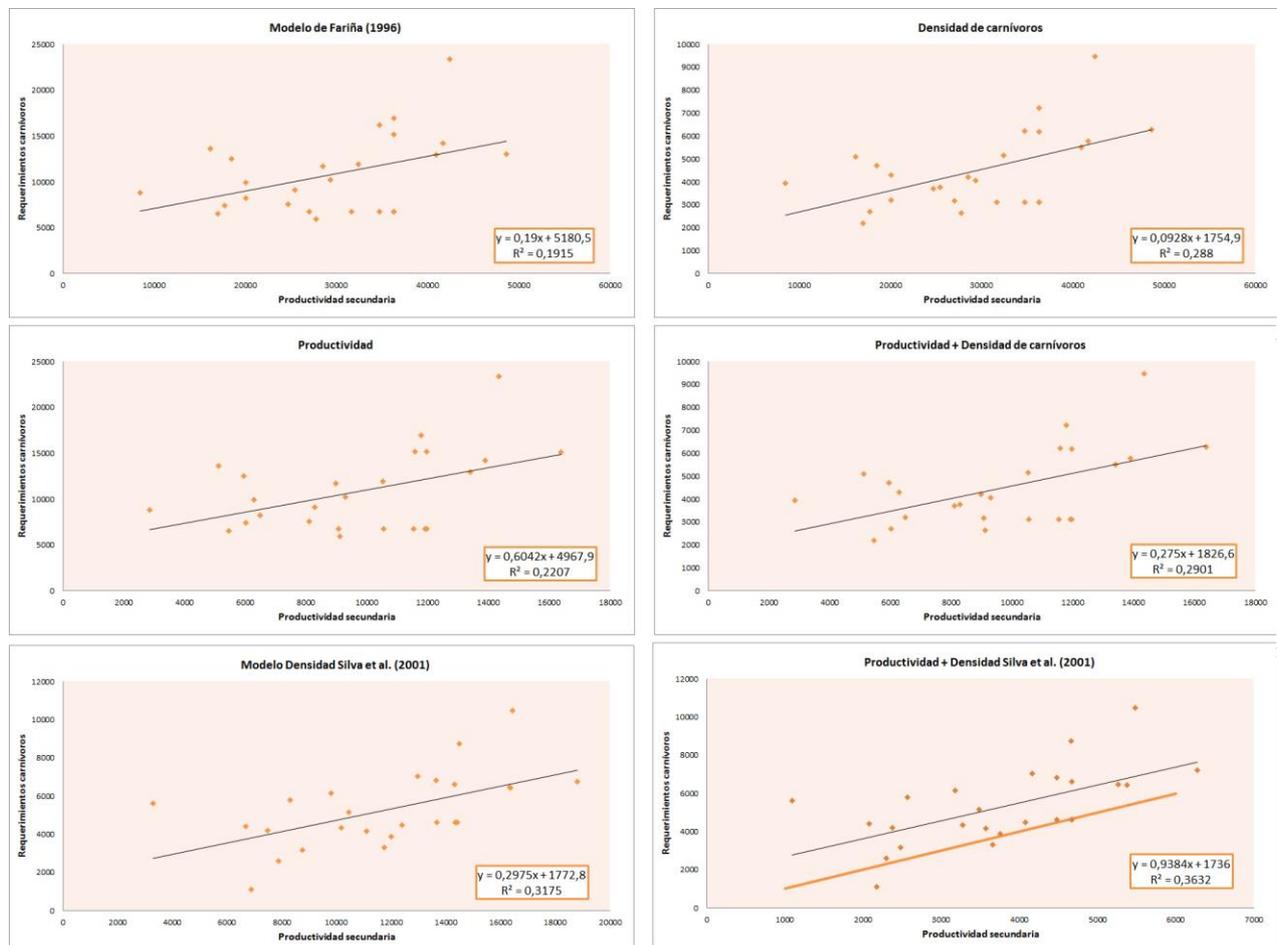


Figura 4. Regresión lineal para los cuatro modelos en África. Las líneas anaranjadas indican la recta ideal para las faunas balanceadas.

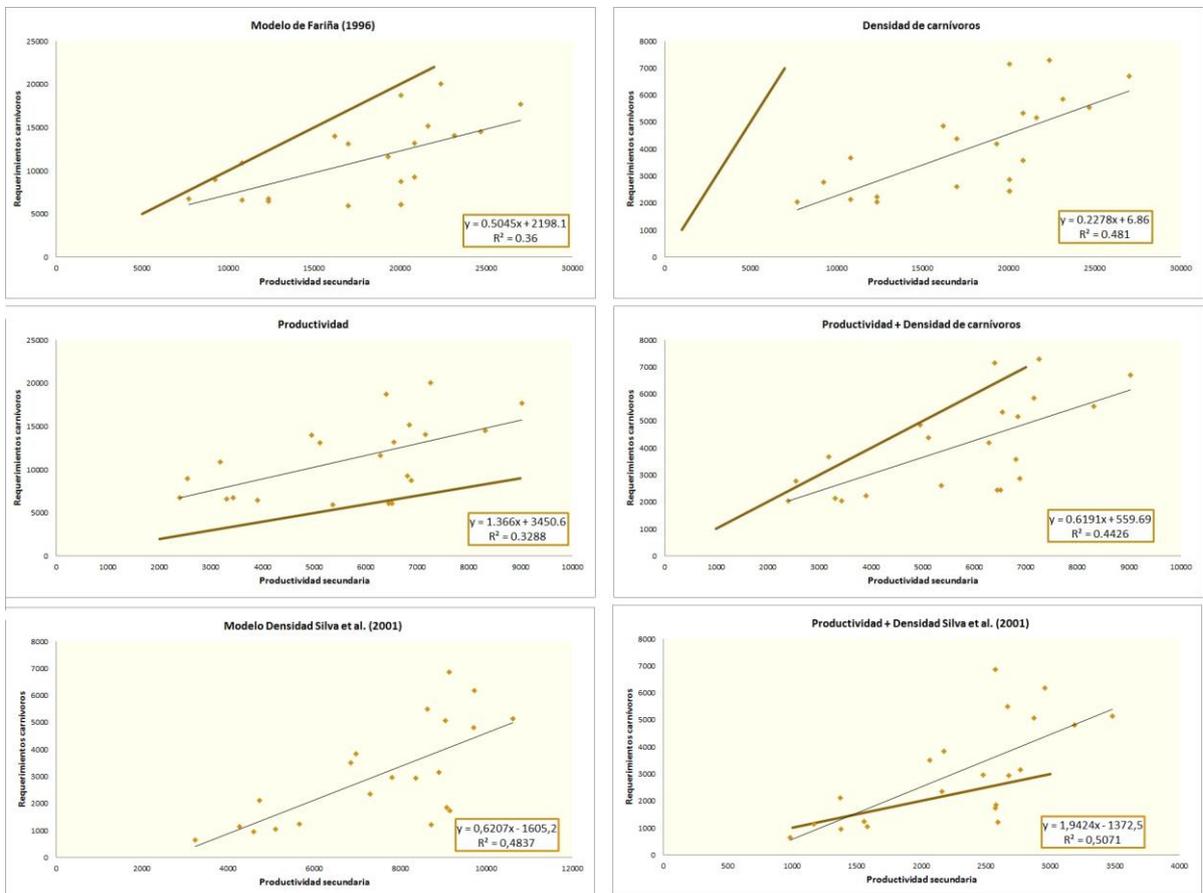


Figura 5. Regresión lineal para los cuatro modelos en Asia. Las líneas marrones indican la recta ideal para las faunas balanceadas.

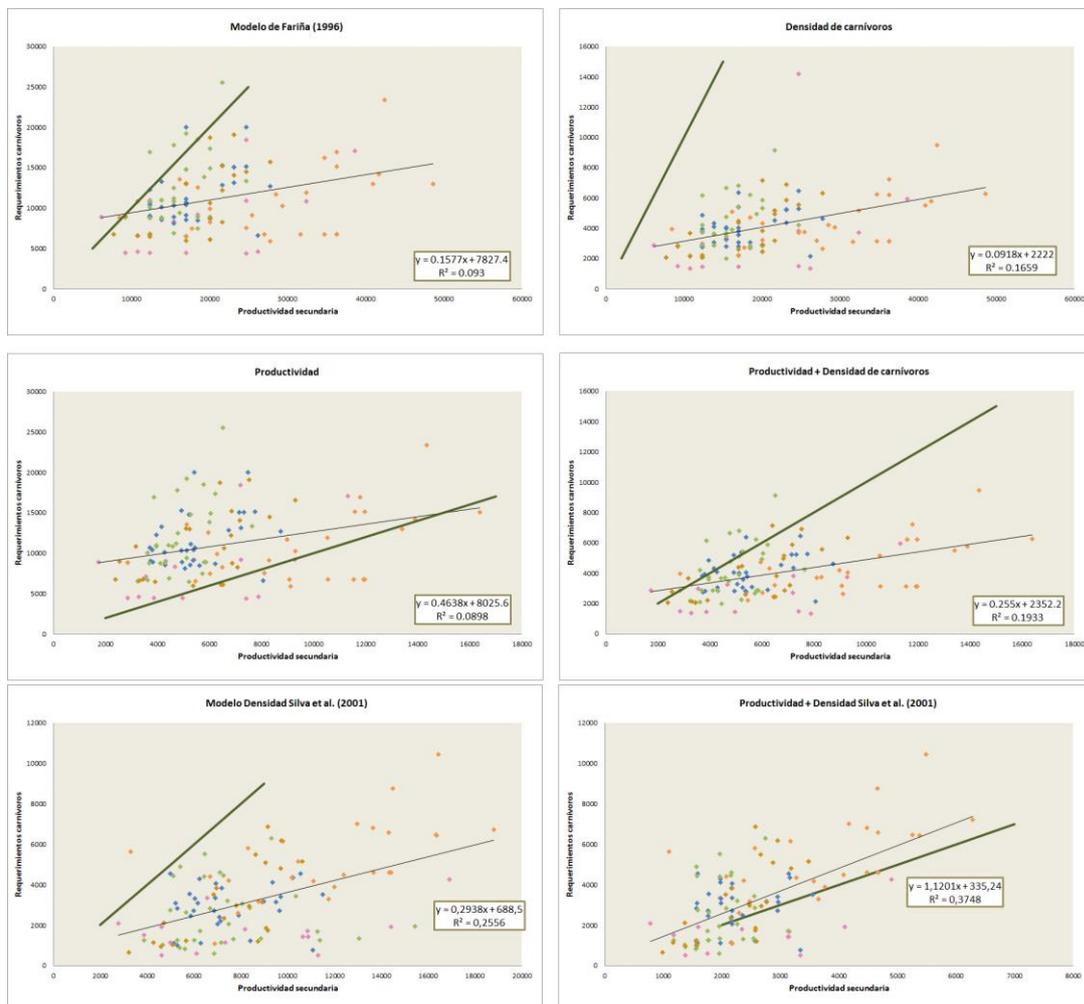


Figura 6. Regresión lineal para los cuatro modelos en los cuatro continentes unidos: marcas rosadas – América del Sur; 57
 marcas azules – América del Norte; marcas verdes – Europa; marcas anaranjadas – África; marcas marrones – Asia. Las líneas verde oscuras indican la recta ideal para las faunas balanceadas

Discusión

Modelo de Fariña (1996)

Luján

La fauna 71303 se corresponde con la Fauna Local de Luján utilizada por Fariña (1996). En su estudio y en el realizado por Prevosti & Vizcaíno (2006) y Di Giacomo (2008) hay leves diferencias con respecto a las especies/géneros utilizados. En este estudio y en Di Giacomo (2008) solamente se utilizaron los géneros, con la excepción de la especie *Glyptodon clavipes*, en este estudio considerada independiente por ser ésta bien reconocida con respecto al resto de las especies del género. Existen algunas diferencias con respecto a los datos utilizados en Di Giacomo (2008), ya que no se encuentran en la base de datos de www.paleodb.org los géneros *Eutatus* ni *Sclerocalyptus*. Lo más importante es que la fauna 71303 tiene solamente 4 carnívoros, lo cual es un punto a destacar, ya que Prevosti & Vizcaíno (2006) discuten la falta de un carnívoro en el trabajo de Fariña (1996), en el que había también 4. En el caso de Fariña (1996) se debió a un error en la determinación de *Felis platensis*, que fue asignado a una especie de félido menor de 10 Kg cuando en realidad se trataba de *Puma concolor*. En el caso de la fauna 71303, también falta *Puma concolor* y esto se debe a que la base de datos www.paleodb.org se obtuvo a partir de Tonni et al. (1985), y la base de datos fue actualizada con el tiempo.

De cualquier forma, los resultados son levemente diferentes a los obtenidos por Fariña (1996) y por Di Giacomo (2008). El primer autor obtiene como resultado que los herbívoros habrían generado como productividad secundaria alrededor de $36 \text{ KJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y que los carnívoros habrían necesitado $9 \text{ KJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Di Giacomo (2008) obtiene que la productividad secundaria de los herbívoros habría sido de $34,14 \text{ KJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y que los carnívoros habrían necesitado unos $11 \text{ KJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. En este estudio la productividad secundaria es de $32,4 \text{ KJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ y los carnívoros habrían necesitado $9,2 \text{ KJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Las diferencias en los resultados se deben en parte a las diferencias en las especies/géneros tomados y por otro lado, a diferencias en las estimaciones de masa utilizadas, ya que las bases de datos de donde se obtuvieron son distintas.

Esta fauna está, por lo tanto, desbalanceada según los criterios utilizados por Fariña (1996). Los herbívoros habrían producido demasiado alimento y los carnívoros habrían consumido unas cuatro veces menos de lo que se producía. Según Prevosti & Vizcaíno (2006) esta fauna no habría estado desbalanceada, ya que la densidad de los carnívoros habría sido diferente. Es por eso mismo que uno de los objetivos de este trabajo es poner a prueba el modelo creado por Fariña (1996) en varias faunas sudamericanas y del resto del mundo.

América del Sur

Este modelo da como resultado que ninguna fauna en América del Sur está balanceada. La gran mayoría de las faunas utilizadas en este continente se encuentran pobremente representadas, con casos extremos como la fauna 71341 (Cueva del *Mylodon*, Chile), en la que solamente se encuentran 8 taxones, 4 herbívoros y 4 carnívoros. Esta fauna se tomó deliberadamente, ya que Fariña (1996) propone que hay pocos carnívoros en la Fauna Local de Luján, y se pretendía probar el modelo en una fauna con la misma cantidad de herbívoros que de carnívoros. Como resultado se obtuvo que los requerimientos de los carnívoros superan la productividad secundaria.

Existen casos de faunas bien representadas, como la 70673 (Tarija, Bolivia), 70704 (Ñuapua 1, Bolivia) y 71303 (Luján, Argentina), pero éstas no están balanceadas. En ellas, la productividad secundaria supera de 2 a 4 veces los requerimientos de los carnívoros.

La recta obtenida de la regresión (ec. 9) muestra que hay una importante dispersión de los datos (Fig. 1). Además, r^2 es menor a 0,3, mostrando que hay muy poca relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros, cuando se esperaría una recta de pendiente 1, si ambas variables resultaran siempre iguales.

En los casos de las faunas mal representadas se podría suponer que el modelo no arroja resultados coherentes por el hecho de haber tomado una fauna sin las características correctas. Sin embargo, al no funcionar el modelo en ninguna de las faunas, entonces se puede suponer una de las ideas propuestas por Fariña (1996), que la presencia de especies que no poseen representantes actuales de la familia a la que pertenecen o cuyas especies emparentadas tienen una morfología y/o hábitos completamente diferentes, hace que el modelo pueda arrojar resultados diferentes. Los xenartros, notoungulados y litopternos son

aquellos grupos de los que se sabe poco sobre su paleobiología. Prevosti & Vizcaíno (2006) sostienen que los xenartros habrían tenido un bajo procesamiento oral del alimento y que entonces, habrían tenido un metabolismo bajo. Luego suponen que por esta razón, su densidad poblacional habría sido menor a la estimada. En realidad, cuando una especie tiene un metabolismo bajo, significa que con la misma cantidad de alimento puede mantenerse por más tiempo que otra especie del mismo tamaño y metabolismo más alto. Por esta razón es que de tener metabolismos más bajos, los xenartros no habrían tenido densidades poblacionales más bajas sino lo contrario, pues estos dos factores escalan de forma recíproca (Damuth, 1981).

Otro aspecto mencionado por Fariña (1996) a tener en cuenta, es la presencia de omnívoros o cleptoparásitos originalmente considerados como herbívoros, como es el caso de *Megatherium americanum*. Si éste se lo considerara en los cálculos como herbívoro y como carnívoro (de la misma manera que para *Homo*), los números mejoran, pero no lo suficiente (Di Giacomo, 2008).

Finalmente, otro aspecto a tener en cuenta es el de la validez del modelo utilizado. Si bien éste ha sido empleado con anterioridad en otras faunas, los resultados no han sido siempre los esperados, por lo que una puesta a punto del mismo sería lo más deseable.

Resto del mundo

América del Norte

En América del Norte se encuentran 5 faunas balanceadas. La fauna 20033 (Cita Canyon, Texas, EEUU), tiene 11 especies de herbívoros y 7 de carnívoros. La fauna 20273 (Camp Cady, California, EEUU), tiene 9 especies de herbívoros y 6 de carnívoros. La fauna 20351 (Haile 21A, Florida, EEUU) tiene 8 herbívoros y 5 de carnívoros. La fauna 76059 (Dry Cave, Nuevo México, EEUU) tiene 8 especies de herbívoros y 6 de carnívoros y la Nº 93181 (Natural Trap Cave, Wyoming, EEUU) tiene la misma cantidad de herbívoros y carnívoros que la 76059. Es importante destacar que la proporción de especies de carnívoros con respecto a las de herbívoros es aproximadamente de 1 a 2, es decir, los carnívoros son poco más de la mitad de los herbívoros. En el resto de las faunas la relación no es ésta, y no se encuentran balanceadas.

En otras palabras, sólo las faunas cuyas especies de carnívoros superan levemente la mitad de las faunas de herbívoros se encuentran balanceadas.

Este continente tiene aproximadamente la mitad de las faunas bien representadas, es decir, tienen un número de especies de mamíferos similar al de faunas actuales. En la otra mitad de las faunas, pocas están mal representadas. Por lo tanto, el estar o no bien representadas no está relacionado con el balance de las mismas.

En casi la totalidad de estas faunas se encuentran xenartros, y éstos están presentes en 4 de las 5 faunas balanceadas. Esto hace necesario reevaluar la propuesta de Prevosti & Vizcaíno (2006), en la que plantean una densidad poblacional menor para los xenartros. Si así fuera, entonces algunas faunas balanceadas ya no lo estarían, aunque muchas desbalanceadas sí. Sin embargo, esta propuesta tiene el problema discutido anteriormente, de que en realidad la densidad poblacional no disminuye con un metabolismo bajo (Damuth, 1981).

Otra posibilidad para mejorar los resultados de los desbalances obtenidos en las faunas norteamericanas podría ser la inclusión de *Eremotherium* como omnívoro, como es sugerido por Fariña (1996). Esto no fue puesto a prueba en este estudio.

La recta de la regresión para este modelo en este continente (ec. 10) muestra que no hay prácticamente relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros. En la figura 2 se ve cómo existen pocos puntos que se acercan a la recta esperada, mientras que la obtenida muestra una gran dispersión.

Europa

En Europa el panorama es similar al visto en América del Norte, ya que pueden observarse 7 faunas balanceadas. La 34898 (Venta Micena, España) tiene 11 especies de herbívoros y 7 de carnívoros. La 34911 (Cueva Victoria, España) tiene 11 de herbívoros y 9 de carnívoros. En la 35045 (Horvolgy, Hungría) la relación es de 8 a 5 a favor de los herbívoros. La 36214 (Koneprusy C718, República Checa) tiene 11 especies de herbívoros y 9 de carnívoros. La 49087 (Abbeville, Francia) tiene 6 de herbívoros y 4 de carnívoros. La 50199 (Mauerbei Heidelberg, Alemania), 12 de herbívoros y 9 de carnívoros, mientras que la 50342 (Vallonnet Cave, Francia) alcanza la relación 13 a 8, a favor de los herbívoros. Este continente, al igual que en América del Norte, tiene aproximadamente la mitad de las faunas bien representadas

y de la otra mitad, pocas de ellas están mal representadas. Por lo tanto, nuevamente, el estar o no bien representadas no está relacionado con el balance de las mismas.

Las faunas europeas no cuentan con la presencia de xenartros ni de ningún otro grupo que carezca de representantes actuales. Sin embargo, la cantidad de faunas balanceadas en el continente no es muy diferente a la cantidad que puede verse en América del Norte. Por esta razón, podría interpretarse que quizás la presencia de taxones sin representantes actuales no sería el problema del modelo. Incluso, podría llegar a decirse que la estimación de densidad poblacional y metabolismo en dichos taxones sería una buena aproximación a los que éstos habrían tenido, dada su masa corporal.

La recta de la regresión (ec. 11) muestra que la relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros sería prácticamente inexistente ($r^2 = 0,23$). Puede apreciarse (Fig. 3) que la recta de pendiente 1 (ideal) tiene varios puntos que la rodean, además de los 7 que se corresponden a las faunas balanceadas. Esto podría estar hablando de que quizás el límite planteado de un 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros pudo ser muy exigente, dado el hecho de que se trata de faunas fósiles, con todo lo que ello implica (ver sección "Introducción"). Si el límite se considerara alrededor del 20%, entonces 4 faunas más estarían balanceadas, llegando a un tercio del total: 34784 (Apollonia, Grecia), 43016 (Quisisana-Certosa, Italia), 47829 (Ceysaguet 1, Francia), 50196 (Mosbach 2 main fauna, Alemania) y 50259 (Heppenlochbei Urach, Alemania). Si el límite estuviera en el 30%, entonces se superaría el 50% de las faunas balanceadas, pues 5 más lo estarían: 36220 (Wurzburg-Schalksberg, Alemania), 40266 (Zasuchino [third horizon], Rusia), 40808 (Slivia, Trieste, Italia), 43020 (Taubach, Alemania) y 94328 (Island fossil ungulates and their predators, Italia).

El hecho de modificar el límite propuesto para la diferencia entre los requerimientos de los carnívoros y la productividad secundaria en América del Sur y en América del Norte a alrededor del 20% sería insuficiente aún para el primer continente, aunque aportaría 2 faunas balanceadas en el último: 20302 (Cumberland Cave, Maryland, EEUU) y 20569 (American Falls Reservoir, Idaho, EEUU). Si el límite se estableciera en el 30%, entonces por primera vez América del Sur estaría dando como resultado 3 faunas balanceadas: 71313 (Toca da Boa Vista, Brasil), 71322 (Ñuapua 1, Bolivia) y 71346 (Talara Tar Seeps, Perú). En el caso de América del Norte se observarían 4 faunas más dentro del balance, llegando a un tercio del total: 20023 (Red Quarry, Texas, EEUU), 20283 (Cedazo, México), 20415 (McLeod Limerock Mine, Florida, EEUU) y 20639 (San Pedro Lumber Yard, California, EEUU).

Nuevamente, no sería erróneo pensar que una diferencia de hasta un 30% podría observarse en faunas fósiles, ya que éstas cuentan con muchos sesgos y éstos quizás aumentarían por el uso de ecuaciones alométricas (ver sección “Paleoecología” más adelante en la discusión).

África

África tiene solamente una fauna balanceada, la 21920 (Black Earth Cave, Sudáfrica). Esta fauna cuenta con 6 especies de herbívoros y 5 de carnívoros. Otra característica de esta fauna es que cuenta con la presencia de *Homo*. Esta fauna claramente no está bien representada. En África, cerca del 90% de las faunas están bien representadas, por lo que tampoco aquí el estar bien representada garantiza un balance energético.

Este continente tampoco cuenta con la presencia de xenartros u otros taxones sin representantes actuales, por lo que afirma lo que sucede en Europa, es decir, que no por el hecho de estar estos organismos presentes, las faunas no reflejan correctamente el balance. Es más, en un continente como África, en el que las extinciones pleistocenas poco afectaron (Barnosky et al., 2004; Fariña & Vizcaíno, 2009), las especies que se encuentran son muchas veces las que se encuentran hoy en día, por lo que el encontrar desbalances no sería lo esperado, ya que las faunas actuales no presentan señales de desbalances energéticos.

Paralelamente a este estudio se sometieron a análisis 3 faunas actuales: Serengeti, Maasai Mara y Ngorongoro, además de una fauna fósil que no fue incluida en el análisis por no encontrarse en la Paleobiology Database: La Brea, Tar Pit 91. Solamente la fauna de La Brea está balanceada utilizando el modelo de Fariña (1996), y también lo está utilizando el modelo de Productividad + densidad de carnívoros. En el caso de las faunas actuales, Serengeti se encuentra balanceada para el modelo de Productividad, y Maasai Mara también, pero con una diferencia del 21% entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros. La fauna de Ngorongoro no se encuentra balanceada con la aplicación de ninguno de los modelos (ver “Paleoecología”).

La recta de la regresión que se observa en este continente (ec. 12) muestra una relación nuevamente baja entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros (Fig. 4). Además, la recta de pendiente 1 casi no tiene puntos en su entorno, mostrando cuan diferentes son los resultados a lo esperado. Eso quiere decir también que el hecho de

modificar el límite propuesto para el balance a un 20 o un 30% no estaría modificando mucho la situación. En el primer caso sólo se estaría agregando al balance la fauna 34287 (Thomas Quarry 1 level G, Marruecos), y en el segundo caso, no se agregaría ninguna otra. Para alcanzar el tercio de faunas balanceadas, y superarlo levemente, habría que modificar el límite hasta el 60%.

Una razón por la cual el continente africano puede arrojar resultados tan diferentes a los europeos (se lo compara con este continente no sólo por su cercanía geográfica sino también por su similitud en cuanto a los taxones allí presentes), es por la gran cantidad de sitios que cuentan con la presencia de *Homo* (16, es decir, el 64% del total). Como es sabido, este género tiene comportamientos que en la gran mayoría de los casos difieren a los comportamientos ecológicos de muchas de las especies biológicas (Hawley, 1986). Por esta razón es que debe tenerse mucho cuidado a la hora de aplicar modelos energéticos a faunas que contengan especímenes de este género, pues podría estar alterando los resultados.

En Europa sólo 4 de las faunas cuentan con la presencia de *Homo* (13% del total) y poco puede decirse de la relación de este género con el balance o desbalance, ya que está presente en 2 faunas balanceadas, 34911 (Cueva Victoria, España) y 50199 (Mauerbei Heidelberg, Alemania) y en dos desbalanceadas, 43020 (Taubach, Alemania) y 45065 (Ehringsdorf, Alemania).

Asia

En Asia se encuentra que al aplicar el modelo de Fariña (1996), 6 faunas están balanceadas, lo que alcanza un tercio del total. La 40497 (Zyryanovsk, Kazajstán) tiene 6 especies de herbívoros y 4 de carnívoros. La 43008 (Yarimburgaz Cave, Turquía) tiene 13 especies de herbívoros y 9 de carnívoros. La 51100 (Panxian Dadong, China) tiene 15 especies de herbívoros y 10 especies de carnívoros. La 56733 (Mansí, Georgia) posee 11 y 7 especies de herbívoros y carnívoros, respectivamente. La 71060 (Galaica, Mongolia) tiene 7 especies de herbívoros y 5 de carnívoros y la 73686 (Pengo Channel, Taiwán) tiene 5 especies de herbívoros y 3 de carnívoros. La relación observada entre herbívoros y carnívoros es la misma que en las faunas balanceadas de América del Norte y Europa. A excepción de la fauna 43008, el resto no están bien representadas, siendo que en Asia más de la mitad de las faunas lo están. Nuevamente el estar o no bien representadas no está relacionado con el balance. Este

continente tampoco cuenta con la presencia de xenartros ni otros taxones sin especies vivientes, por lo que podría decirse que éstos no son responsables de la falta de balance.

La recta de la regresión (ec. 13) muestra que existe una muy leve relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,36$). La recta de pendiente 1 tiene pocos puntos a su alrededor, por lo que el alterar el límite no cambiaría mucho los resultados (Fig. 5). Si éste se moviera el 20% aproximadamente, entonces ninguna fauna se incorporaría al grupo de las balanceadas. Si se aumentara a un 30%, entonces habría que agregar 2 faunas más, superando el 50% de las faunas: 40398 (Akhalkalaki 1, Georgia) y 68380 (Renzidong, China).

En el continente asiático se encuentran 6 faunas (37,5% del total) que cuentan con la presencia de *Homo*. De estas 6 faunas, 4 de ellas, 37024 ('Ubeidiya Formation site II-23, Israel), 92781 (Tham Khuyen, Vietnam), 92787 (Huanglong Cave, China) y 120834 (Lion Rock, China) no están balanceadas, mientras que dos de ellas 51100 (Panxian Dadong, China) y 56733 (Dmanisi, Georgia) sí lo están. Por esta razón es que, al igual que en Europa, poco puede decirse sobre la influencia de este género en los resultados obtenidos.

Mundo

De forma de poder observar el comportamiento del modelo de Fariña (1996) en todo el mundo se colocaron todas las faunas en una base de datos y se realizó una regresión con dicha información. En resumen, de las 121 faunas analizadas, utilizando el 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros, se pueden observar 19 faunas balanceadas (aproximadamente el 16% del total de las faunas analizadas). Si el límite se modifica al 20% se observan 26 balanceadas (21,5% del total), y si se mueve al 30% este valor aumenta a 40 (33% del total).

La recta de la regresión (ec. 14) muestra que no existe prácticamente relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,1$). La recta de pendiente 1 se aleja considerablemente de la recta obtenida (Fig. 6). Esto es similar a los resultados obtenidos en cada continente por separado, por lo que se cuestiona la validez de este modelo para el estudio energético de las faunas pleistocenas.

Otros modelos

Densidad de carnívoros

Este modelo es una modificación leve al modelo de Fariña (1996), en la que solamente se cambia la forma de calcular la densidad de los carnívoros. Por este motivo, al ser los todos resultados de densidad menores a los calculados por Fariña (1996), ninguna de las faunas que anteriormente habían dado como resultado estar balanceadas, lo está con este modelo. Además, como en la mayoría de las faunas calculadas con el modelo de Fariña (1996) la productividad secundaria es mayor que los requerimientos de los carnívoros, entonces al disminuir la densidad de los carnívoros, todas las faunas quedan desbalanceadas. Incluso, el desbalance es más acentuado.

Las rectas de la regresión halladas para los datos de todos los continentes muestran que no hay relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros, ya que r^2 es siempre menor a 0,5. Además, la recta de pendiente 1 se aleja mucho de los datos en todos los casos. La presencia de taxones no representados en la actualidad no afecta para nada el modelo, ya que no se encuentran balances en ninguna de las faunas, los tengan incluidos o no.

Al comparar los resultados de densidades obtenidos con los observados por Carbone & Gittleman (2002, Tabla 1) se encuentra que los cálculos arrojan valores reales, en los casos en los que la especie existe aún hoy. Pero como esos valores son en realidad intervalos muy amplios, es difícil poder predecir la densidad de un carnívoro extinguido con este modelo, pues el valor obtenido puede ser aquél que presentaba en épocas de baja densidad o todo lo contrario.

Productividad

El modelo de productividad es una modificación al modelo de Fariña (1996) en la forma de calcular la productividad de cada uno de los taxones que habitaron cada localidad.

América del Sur

Según el modelo de productividad, en América del Sur hay 3 faunas balanceadas, la 71298 (Curimatas, Brasil), la 71301 (Joao Cativo-Sitio 1, Brasil) y la 71303 (Luján, Argentina). Ninguna de estas faunas está bien representada debido a que cuentan solamente con 2 o 4 especies de carnívoros, dependiendo del caso. La relación entre la cantidad de especies de herbívoros y de carnívoros es de 1 a 4, aproximadamente. Al igual que en el modelo de Fariña, el estar bien representada no sería un requisito para estar balanceada.

La recta que se obtiene según este modelo (ec. 21) muestra que hay poca relación entre los requerimientos de los carnívoros y la productividad secundaria ($r^2 = 0,26$), aunque la recta en sí es muy similar a la recta ideal de pendiente 1, pero está desplazada en el eje de las ordenadas (Fig. 1).

El hecho de que haya taxones sin representantes actuales es uno de los puntos de discusión para las faunas americanas, pero en este caso, ambas faunas balanceadas tienen diferente proporción de estos taxones en comparación con la totalidad de los mismos. Las faunas 71298 y 71303 tienen una gran proporción de xenartros, además de poseer un litopterno y un notoungulado cada una. La fauna 71301 tiene pocos xenartros y ningún litopterno o notoungulado. Esta disparidad es continua en todo el continente, por lo que no se puede suponer que las faunas con taxones sin representantes actuales son las que resultan desbalanceadas. Es interesante destacar que la fauna 71303 (equivalente a la Fauna Local de Luján) está balanceada solamente utilizando este modelo.

Las tres faunas balanceadas están por debajo del límite del 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros. Si el límite se moviera al 20% o al 30%, no habría cambios en cuanto al número de faunas balanceadas.

En cuanto a la presencia de omnívoros/cleptoparásitos en las faunas, esto estaría afectando de forma negativa a este modelo. La gran mayoría de las faunas de acuerdo a este modelo brindan resultados en los que los requerimientos de los carnívoros superan la productividad secundaria (Tabla 11), es decir, de forma opuesta a lo que sucede en los dos modelos anteriores. Por esta razón es que el agregar a *Megatherium* o *Eremotherium* como carnívoros (aunque se disminuyan sus requerimientos como herbívoros) sólo empeoraría los desbalances.

América del Norte

En este continente el modelo de Productividad no brinda como resultado ninguna fauna balanceada. Todas las faunas excepto por una (65045, Edisto Island, Carolina del Sur) tienen valores de requerimientos de los carnívoros mayores que los de productividad secundaria. En muchos de estos casos, los requerimientos de los carnívoros son el doble de lo que los herbívoros brindan como energía (Tabla 12).

La recta de la regresión (ec. 22) para este continente muestra que no hay casi relación entre los requerimientos de los carnívoros y la productividad secundaria ($r^2 = 0,1$). Sin embargo, al observar las dos rectas, la de la regresión y la de pendiente 1 (ideal), éstas no se ven tan disímiles y nuevamente la recta obtenida se encuentra desplazada en el eje de las ordenadas (Fig. 2).

La presencia de xenartros no altera los resultados, pues se encuentran en todas las faunas analizadas de este continente, y en proporciones distintas, sin que ello se relacione con el desbalance. Faunas con resultados similares tienen proporciones distintas de xenartros y pueden o no estar bien representadas. Lo que altera finalmente el balance es la proporción de carnívoros en comparación con las especies de herbívoros. En América del Norte ninguna de las faunas estudiadas tiene la proporción de 1 a 4 que se observa en América del Sur, por lo que no es posible determinar si esta relación es la que finalmente determina el balance.

Como fue discutido anteriormente, las faunas fósiles tienen la desventaja de no tener toda la información necesaria para la creación de un modelo, por lo que el límite para aceptar una fauna como balanceada puede que no sea el 15% propuesto inicialmente. Si se considera el 20% o el 30%, ninguna de las faunas estaría balanceada.

Europa

En este continente, al igual que en América del Norte, este modelo no muestra ninguna fauna balanceada. En este caso, todas las faunas analizadas tienen requerimientos de los carnívoros más altos que los valores de productividad secundaria. Estos valores llegan en

algunos casos a ser el cuádruple de lo que los herbívoros tienen para ofrecer en forma de productividad secundaria (Tabla 13).

La recta de la regresión entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros (ec. 23) muestra que existe una leve relación entre estos valores, aunque sus resultados se alejen de lo esperado ($r^2 = 0,24$). Lo interesante es que la pendiente de esta recta es de 2, es decir, el doble de lo esperado. Nuevamente, al mirar las rectas (Fig. 3), se ve que la que corresponde a los datos observados está desplazada en el eje de las ordenadas en relación a la recta ideal.

Este continente no cuenta con la presencia de especies sin representantes actuales, por lo que no puede pensarse que ellos son los responsables de la falta de balance. Además, dada la gran cantidad de faunas bien representadas, se puede pensar, que el igual que en América del Norte y el resto de los continentes en los modelos anteriores, esto no es un requerimiento para el balance.

Si de la misma manera que en los otros casos se cambiara el límite de tolerancia para una fauna balanceada del 15 al 20%, ninguna fauna estaría dando resultados positivos para el balance. En cambio, si se elevara el límite al 30%, entonces dos faunas estarían balanceadas: 45065 (Ehringsdorf, Alemania) y 49814 (Pakefield/Kessinglandrootletbed, Reino Unido). Ninguna de estas dos faunas está excelentemente representada y una de ellas, 45065, cuenta con la presencia de *Homo*. Este género, aunque no muy frecuente en las faunas de Europa seleccionadas (5 de ellas lo tienen), es un género difícil de interpretar debido a su comportamiento diferente al resto de las especies (ver “Modelo de Fariña”, “África”).

África

En África, en cambio, el modelo muestra 7 faunas balanceadas. La fauna 21276 (Lainyamok, Kenia) cuenta con 21 especies de herbívoros y 6 de carnívoros, 21277 (Lainyamok, Kenia), posee 17 especies de herbívoros y 5 de carnívoros. La fauna 21695 (Die Kelders 1, Sudáfrica) tiene 27 especies de herbívoros y 7 de carnívoros, mientras que la 21825 (Swartkrans, Sudáfrica) tiene 32 especies de herbívoros y 8 de carnívoros. En la fauna 21828 (Swartkrans, Sudáfrica) se observan 27 especies de herbívoros y 7 de carnívoros, en la 21924 (Leopard's Hill Cave, Zambia) la relación es de 16 especies de herbívoros a 4 de carnívoros y en la fauna 22489 (Doukkala II, Marruecos), es de 19 a 5. Aquí puede observarse que, al igual

que en América del Sur, la relación entre las especies de herbívoros y carnívoros es de 4 a 1, aproximadamente.

La recta de la regresión al aplicar este modelo (ec. 24) muestra que prácticamente no hay relación entre las variables comparadas ($r^2 = 0,22$), aunque hay bastantes puntos que rodean a la recta esperada y ésta se cruza con la observada (Fig. 4).

La ausencia de animales sin representantes actuales no necesariamente indica la posibilidad de balance, ya que la cantidad de faunas balanceadas es muy baja. Además, en Europa tampoco se encuentran estas especies y ninguna de las faunas analizadas está balanceada.

Si la diferencia aceptada entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se cambiara de un 15% a un 20%, entonces sólo la fauna 21884 (Haua Fteah, Libia) debería agregarse al grupo de las balanceadas. Ésta cuenta con 11 especies de herbívoros y 3 de carnívoros, respetando la relación ya mencionada. Si el límite se moviera al 30%, entonces 6 faunas más deberían considerarse: 21822 (Sterkfontein, Sudáfrica), 21829 (Swartkrans, Sudáfrica), 21856 (Mugharet el 'Aliya, Marruecos), 21929 (Sea Harvest Site, Sudáfrica), 21956 (Equus Cave, Sudáfrica) y 42866 (Djebellrhoud, Marruecos). En estas faunas la relación de herbívoros y carnívoros se desvía un poco del 4 a 1 observado en las balanceadas, pudiendo ser mayor o menor.

Otro aspecto importante de las faunas africanas es la presencia del género *Homo* en las mismas. Este género se encuentra en varias de ellas. De las faunas balanceadas con el 15% de diferencia entre productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros, 3 de ellas contienen al género *Homo*. De las 7 faunas que se agregan si se acepta hasta un 30% de diferencia, 4 de ellas cuentan con su presencia. Estos resultados son ambiguos, ya que no se puede decir que las faunas no balanceadas no tienen los resultados esperados por tener a *Homo*, porque varias de las balanceadas lo tienen. Y tampoco se puede decir lo contrario, pues varias desbalanceadas lo tienen también. Por lo tanto, la interpretación de las consecuencias de la presencia de este género sigue sin estar clara, especialmente cuando se utilizan estos modelos ecológicos.

Asia

Asia cuenta con 3 faunas balanceadas. La fauna 11803 (Tabun Cave Level C & D, Israel) posee 13 especies de herbívoros y 4 de carnívoros, la fauna 37026 ('Ubeidiya Formation, site I-15LF/I16, Israel) cuenta con 11 especies de herbívoros y 3 de carnívoros, y la fauna 39252 (Tabun Cave Level E, Israel) posee 13 especies de herbívoros y 3 de carnívoros. Las tres faunas cumplen con el criterio discutido anteriormente para este modelo, de una relación de alrededor de 4 a 1, entre las especies de herbívoros y carnívoros, respectivamente.

La recta de la regresión (ec. 25) muestra que existe una leve relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros. La pendiente es un poco mayor a la de la recta ideal de pendiente 1 y también se encuentra desplazada hacia arriba en el eje de las ordenadas (Fig. 5), como en casos anteriores.

Este continente tampoco posee taxones sin representantes actuales y aún así tiene varias faunas desbalanceadas, por lo que la existencia de estos taxones no se relaciona con la presencia o ausencia de balances.

La cantidad de faunas balanceadas que se obtuvieron con la aplicación del modelo de Productividad estaban por debajo del límite de 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros. Si este límite se moviera al 20% ninguna fauna se agregaría a la lista de balanceadas, pero si se moviera al 30%, entonces la fauna 40341 (Shanbeiyan Cave, China) debería ser agregada. Esta fauna tiene 13 especies de herbívoros y 4 de carnívoros, por lo que la proporción se asemeja a 4 a 1.

Mundo

Si se colocan todas las faunas analizadas (121) en una única base de datos y se realiza una regresión, con el 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros, se pueden observar 13 faunas balanceadas (aproximadamente el 11% del total). Si el límite se modifica al 20% no se observan cambios, y si se mueve al 30% este valor aumenta a 23 (19% del total). Estos balances no están relacionados con qué tan bien las faunas se encuentran representadas.

La recta de la regresión (ec. 26) muestra que no existe relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,09$). La recta de pendiente 1 se cruza con la recta obtenida (Fig. 6). Esto no es lo que se ve en todos los continentes al ser estudiados por separado, por lo que se cada continente se comporta de forma diferente ante este modelo, lo que plantea una necesidad de modificarlo para generar pautas similares en todos los continentes.

Productividad + Densidad de carnívoros

América del Sur

Este modelo no da como resultado ninguna fauna balanceada en América del Sur. Este modelo, al igual que el modelo de Fariña (1996), genera resultados en los que la productividad secundaria es mayor que los requerimientos de los carnívoros.

La recta obtenida de la regresión (ec. 27) muestra que hay una levísima relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,3$), y puede verse que la recta de pendiente 1 se aleja de la recta observada (Fig. 1).

Este continente es el que contiene más taxones sin representantes actuales, por lo que podría esperarse que los resultados no fueran del todo correctos, dada la falta de información acerca de estos mamíferos. Si se incluyera a alguno de los xenartros como cleptoparásitos (*Megatherium* y quizás también *Eremotherium*) el balance de algunas de las faunas se resuelve, pero no el de todas, lo cual sugiere que no necesariamente estas especies sean las responsables de los desbalances.

El modelo no devuelve ninguna fauna balanceada con el 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros. Si este límite se modifica al 20%, entonces la fauna 71346 (Talara Tar Seeps, Perú) estaría balanceada. Esta fauna tiene 9 especies de herbívoros y 3 de carnívoros, por lo que la relación es más similar a la observada en el modelo de Fariña (1996). Si el límite se considerara a alrededor del 30%, entonces la fauna 71304 (Arroyo Lobería, Argentina) también estaría balanceada, con 10 especies de herbívoros y 4 de carnívoros.

América del Norte

En América del Norte se encuentran 7 faunas balanceadas con este modelo (Tabla 12). La fauna 20023 (Red Quarry, Texas, EEUU) está compuesta por 9 especies de herbívoros y 5 de carnívoros, la fauna 20033 (Cita Canyon, Texas, EEUU) posee 11 especies de herbívoros y 7 de carnívoros. En la fauna 20273 (Camp Cady, California, EEUU) se encuentran 9 especies de herbívoros y 6 de carnívoros, mientras que en la 20283 (Cedazo, México) son 14 y 7, respectivamente. En la fauna 20351 (Haile 21A, Florida, EEUU) la relación entre especies de herbívoros es de 8 a 5, en la 20569 (American Falls Reservoir, Idaho, EEUU) es de 16 a 9 y en la 93181 (Natural Trap Cave, Wyoming, EEUU), de 8 a 6. La relación entre estos dos números de especies es igual que la encontrada en el modelo de Fariña (1996).

La recta de la regresión (ec. 28) muestra que no hay relación entre las variables comparadas ($r^2 = 0,09$) y puede verse que si bien la recta de pendiente 1 comparte varios puntos con la observada, ésta se aleja mucho de la última (Fig. 2).

La presencia de especies sin representantes actuales podría ser un punto a discutir, pero su presencia no afecta los balances, ya que estos taxones se encuentran en proporciones diferentes en las distintas faunas. En la única fauna donde no se observan xenartros es en la 93181, pero ésta se encuentra mal representada, por lo que puede ser que aún no se hayan encontrado en el sitio.

Si el límite de tolerancia para el balance de las faunas se modifica al 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros a un 20%, entonces sólo las faunas 20302 (Cumberland Cave, Maryland, EEUU) y 93281 (Burnet Cave, Nuevo México, EEUU) deben agregarse. Estas faunas tienen una relación de especies de herbívoros y carnívoros de 12 a 9 en el caso de la 20302 y de 10 a 5 en la 93281, la cual es similar a la que se encuentra en las otras faunas. En el caso de que el límite sea del 30%, entonces se deberían agregar las faunas 19758 (Santa Fe River, Florida, EEUU), 20062 (Taunton, Washington, EEUU), 20120 (Vallecito Creek, California, EEUU), 20289 (Coleman IIA, Florida, EEUU), 20295 (Cragin Quarry Locality 1, Kansas, EEUU), 20384 (Inglis IA, Florida, EEUU), 20415 (McLeod Limerock Mine, Florida, EEUU), 20639 (San Pedro Lumber Yard, California, EEUU) y 76059 (Dry Cave, Nuevo México, EEUU), con lo que se superaría la mitad de las faunas. En estas faunas se mantiene la relación de 2 a 1 entre la cantidad de especies de herbívoros y de carnívoros.

Es interesante destacar que muchas de las faunas de América del Norte que resultaron balanceadas por el modelo de Fariña (1996), también resultan balanceadas por este modelo. Para un 15% de similitud entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros se repiten las faunas 20033, 20273, 20351 y 93181. Si el límite aumenta a 20%, entonces se repiten las faunas 20302 y 20569, y si aumenta a 30%, se repiten las faunas 20023, 20283, 20415, 20639 y 76059. Es decir, si el límite está en 30%, entonces todas las faunas que están balanceadas según el modelo de Fariña (1996) lo están según este modelo, aunque este último cuente con un mayor número de faunas balanceadas en total. Probablemente esto se deba a que en este modelo la productividad es menor que la calculada según el modelo de Fariña (1996) y la densidad de carnívoros también lo es. Y no sólo disminuyen estos dos valores, sino que lo hacen de forma relativamente proporcional, de forma de mantener los balances ya encontrados y aportar otros.

Europa

En este continente se encuentran 8 faunas balanceadas. La fauna 34784 (Apollonia, Grecia) está compuesta por 10 especies de herbívoros y 6 de carnívoros, la 34898 (Venta Micena, España) posee 11 especies de herbívoros y 7 de carnívoros, mientras que la 35045 (Horvolgy, Hungría) posee 8 y 5, respectivamente. En la fauna 36220 (Wurzburg-Schalksberg, Alemania) la relación entre especies de herbívoros y carnívoros es de 13 a 7, en la fauna 43016 (Quisisana-Certosa, Italia) es de 9 a 5, en la 49087 (Abbeville, Francia) es de 6 a 4, en la 50199 (Mauerbei Heidelberg, Alemania) es de 12 a 9 y en la 50342 (Vallonnet Cave bed 3 'faunal level', Francia) es de 13 a 8. La relación entre estos dos números de especies es igual a la propuesta para América del Norte y para el modelo de Fariña (1996) en general, es decir, de 2 a 1, aproximadamente.

La recta de la regresión (ec. 29) muestra que prácticamente no existe relación entre las variables comparadas ($r^2 = 0,21$). La recta de pendiente 1 comparte muchos puntos con la obtenida, pero al ser sus pendientes diferentes, se cruzan cerca de los ejes (Fig. 3).

Como ya fue discutido, este continente no cuenta con taxones sin representantes actuales, por lo que éstos no influenciarían en los desbalances. Por otro lado, si la diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros fuera del 20%, entonces las faunas 40266 (Zasuchino, Rusia), 43020 (Taubach, Alemania), 47829 (Ceysaguet 1, Francia) y 50259 (Heppenlochbei Urach, Alemania) estarían balanceadas. Si el límite

estuviera en el 30%, entonces pasarían a estar balanceadas las faunas 34872 (Atapuerca TD6-AS, España), 40808 (Slivia, Trieste, Italia), 82530 (Eurogeul, Holanda) y 94328 (Island fossil ungulates and their predators, Italia). Todas estas faunas tienen una relación entre la cantidad de especies de herbívoros y carnívoros similar a 2 a 1.

Es interesante destacar que, al igual que en América del Norte, se observan faunas balanceadas en común entre este modelo y el modelo de Fariña (1996). Para una similitud entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros del 15%, se repiten las faunas 34898, 35045, 49087, 50199 y 50342. Si el límite se coloca en 20%, entonces se repiten las faunas 34784, 43016 y 47829. Si se coloca en 30%, entonces se encuentran repetidas las faunas 36220, 40266, 40808, 50259 y 94328. Si bien existen algunas pocas diferencias, esencialmente las faunas que se encuentran balanceadas al aplicar este modelo lo están al utilizar el modelo de Fariña (1996). La razón sería la misma que se explicó anteriormente para América del Norte, que tanto la productividad como la densidad de carnívoros disminuyen en este modelo, y lo hacen de forma proporcional a los valores obtenidos con el modelo de Fariña (1996), manteniéndose los balances.

África

África muestra solamente una fauna balanceada, la 34287 (Thomas Quarry 1 level G, Marruecos), que está compuesta de 11 especies de herbívoros y 7 de carnívoros, lo cual está de acuerdo con la relación de alrededor de 2 a 1 propuesta para este modelo.

La recta de la regresión (ec. 30), sin embargo, muestra una muy leve relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,3$). La recta de pendiente 1 (ideal) se aleja considerablemente de la recta obtenida (Fig. 4), observándose en ambas, pendientes muy diferentes.

Si bien este continente no cuenta con especies sin representantes actuales que pudieran alterar los resultados, sí cuenta con la presencia del género *Homo* en muchas de sus faunas, por lo que lo que se dijo anteriormente sobre la dificultad de interpretar los sitios en los que se encuentra (África, Modelo de Fariña) también aplica en este caso.

Al igual que como ocurrió en el modelo de Fariña (1996), modificar el límite por el cual se acepta una fauna como balanceada del 15% al 20% o al 30% no varía mucho los resultados. Si se considera en el 20% se agregaría solamente la fauna 34330 (Oulad Hamida 1 – Rhino Cave,

Marruecos), que tiene 12 especies de herbívoros y 6 de carnívoros, por lo que se ajusta a la relación propuesta para el modelo. Si se estableciese en el 30%, entonces no se agregaría ninguna fauna al grupo de las balanceadas.

La única fauna que se encuentra balanceada al aplicar el modelo de Fariña no es la misma que se encuentra balanceada utilizando este modelo, pero si el límite considerado es del 20%, entonces la fauna 34287 pasa a estar balanceada para los dos modelos. Esto muestra nuevamente que los dos modelos están relacionados.

Asia

En Asia se encuentran siete faunas balanceadas si se toma como válida una diferencia del 15% entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros. La fauna 40398 (Akhalkalaki 1, Georgia) está compuesta por 11 especies de herbívoros y 6 de carnívoros, la 40497 (Zyryanovsk, Kazajstán) por 6 especies de herbívoros y 4 de carnívoros. La fauna 43008 (Yarimburgaz Cave, Turquía) tiene una relación entre las especies de herbívoros y de carnívoros de 13 a 9, la fauna 51100 (Panxian Dadong, China) tiene una relación de 15 a 10, en la fauna 56733 (Dmanisi, Georgia) la relación es de 11 a 7, en la 71060 (Nalaikha, Mongolia) es de 7 a 5 y en la 73686 (Penghu Channel, Taiwán) es de 5 a 3. Si bien la relación no es exactamente 2 a 1, se asemeja bastante.

La recta de la regresión (ec. 31) muestra que hay una relación leve entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,44$). La recta obtenida no comparte muchos puntos con la recta de pendiente 1 y éstas de cruzan cerca de los ejes. La presencia del género *Homo*, al igual que en Europa y África dificulta la interpretación de los datos, pues este género se encuentra en 3 de las 7 faunas balanceadas.

Si la diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros fuera del 20% se deberían agregar las faunas 34104 (Lakhuti 2, Tajikistán), 37024 ('Ubeidiya Formation site II-23, Israel) y 39314 (Dursunlu, Turquía). Si fuera del 30%, entonces se agregarían las faunas 68380 (Renzidong, China) y 92787 (Huanglong Cave, China), superando la mitad de las faunas. Todas ellas tienen más o menos la misma proporción de especies de herbívoros y carnívoros que las balanceadas en este continente.

También en Asia se observa que hay faunas balanceadas que lo están también en el modelo de Fariña (1996). Con una diferencia del 15% entre la productividad secundaria y los

requerimientos de los carnívoros, todas las faunas que estaban balanceadas según el modelo de Fariña (1996) lo están también al aplicar este modelo. Al cambiar la diferencia al 20% no se comparten más faunas balanceadas, pero si se modifica al 30%, entonces nuevamente todas las faunas que están balanceadas con el modelo de Fariña (1996) lo están con este modelo, aunque este último incluya algunas otras. La relación entre estos dos modelos se hace entonces evidente.

Mundo

Al unir todas las faunas estudiadas en un solo análisis se observa que la relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros no es para nada significativa ($r^2 = 0,19$). La recta de pendiente 1 (ideal) comparte algunos puntos con la observada, pero la dispersión de los datos es muy grande.

Con este modelo se observan, con un 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros, un total de 23 faunas balanceadas (19% del total). Si se tomara el 20%, entonces la cantidad aumenta a 33 (27% del total), y si se cambia al 30%, entonces ese número aumenta a 49 (40% del total). Es interesante destacar que la gran mayoría de estas faunas se encuentran balanceadas también según el modelo de Fariña, pero esto no necesariamente estaría indicando que estos modelos sean los mejores para la interpretación de la ecología de los mamíferos pleistocenos, sino que ambos están relacionados, por lo que dan resultados similares. Esto hace que sea importante una reevaluación de ambos modelos para establecer cuáles son esas relaciones y cómo podrían mejorarse, ya que muchas de las faunas no se encuentran balanceadas y siempre la relación de las variables comparadas es poco significativa.

Por otro lado, se destaca que el hecho de que las faunas estén bien o mal representadas no está relacionado con los balances, por lo que faunas muy mal representadas pueden verse balanceadas y faunas muy bien representadas pueden no estarlo.

Densidad II

Este modelo es una modificación del modo de cálculo de la densidad poblacional de herbívoros y carnívoros de acuerdo a Silva y colaboradores (2001).

América del Sur

En este continente no se encuentra ninguna fauna balanceada utilizando el límite del 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros.

La recta de la regresión (ec. 33) muestra que no hay una relación significativa entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,15$). La recta obtenida no comparte puntos con la recta de pendiente 1 y éstas de cruzan cerca de los ejes.

Si el límite del 15% se modificara al 20%, entonces ninguna fauna estaría balanceada. En cambio, si se modificara al 30%, entonces la fauna 71341 (Cueva del *Myloodon*, Chile) sería la única balanceada.

América del Norte

En este continente se encuentra solamente una fauna balanceada utilizando el límite del 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros, la fauna 76059 (Dry Cave, Nuevo México, EEUU). Esta fauna tiene 8 especies de herbívoros y 6 de carnívoros y aparece como balanceada en el modelo original.

La recta de la regresión (ec. 34) muestra que no hay una relación significativa entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,02$). La recta obtenida no comparte puntos con la recta de pendiente 1 y éstas de cruzan cerca de los ejes.

Si el límite del 15% se modificara al 20% o incluso al 30%, entonces ninguna fauna se agregaría como balanceada.

Europa

En este continente se encuentran tres faunas balanceadas: 34911 (Cueva Victoria, España), 47829 (Ceyssaguet 1, Francia) y 50258 (Hundsheim bei Hainburg, Austria). Solamente la fauna 34911 aparece como balanceada en el modelo original y cuenta con 11 especies de herbívoros y 9 de carnívoros.

La recta de la regresión (ec. 35) muestra que no hay una relación significativa entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,002$). La recta obtenida tiene una pendiente negativa, por lo que no refleja la ecología de este continente.

Si el límite del 15% se modificara al 20% o incluso al 30%, entonces ninguna fauna se agregaría como balanceada. Cabe destacar la presencia de *Homo* en la fauna 34911, pero esto no es informativo, dada la pobre relación entre las variables que se observa en el modelo.

África

En este continente no se encuentra ninguna fauna balanceada utilizando el límite del 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros.

La recta de la regresión (ec. 36) muestra que hay una relación leve entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,32$). La recta obtenida no comparte puntos con la recta de pendiente 1 y éstas se cruzan cerca de los ejes.

Si el límite del 15% se modificara al 20% o incluso al 30%, entonces tampoco ninguna fauna se encuentra balanceada.

Asia

En este continente no se encuentra ninguna fauna balanceada utilizando el límite del 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros.

La recta de la regresión (ec. 37) muestra que hay una relación leve entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,48$).

Si el límite del 15% se modificara al 20% entonces ninguna fauna se encuentra balanceada. Si se modifica al 30% la fauna 43008 (Yarimburgaz Cave, Turquía) está balanceada, como ocurrió en el modelo original y en el cuarto modelo.

Mundo

Al unir todas las faunas estudiadas en un solo análisis se observa que la relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros no es para nada significativa ($r^2 = 0,26$). La recta de pendiente 1 (ideal) comparte algunos puntos con la observada, pero la dispersión de los datos es muy grande.

Con este modelo se observan, con un 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros, un total de 4 faunas balanceadas (3,3% del total). Si se tomara el 20%, entonces la cantidad permanece constante, y si se cambia al 30%, entonces ese número aumenta a 6 (5% del total). Es interesante destacar la poca cantidad de faunas balanceadas con este modelo con respecto al original. La modificación de un solo parámetro lo altera considerablemente.

Por otro lado, se destaca que el hecho de que las faunas estén bien o mal representadas no está relacionado con los balances, por lo que faunas muy mal representadas pueden verse balanceadas y faunas muy bien representadas pueden no estarlo.

Productividad + Densidad II

Este modelo es una modificación del modo de cálculo de la productividad secundaria y la densidad poblacional de herbívoros y carnívoros.

América del Sur

En este continente se encuentra solamente una fauna balanceada utilizando el límite del 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros, la fauna 70673 (Tarija, Bolivia). Esta fauna tiene 25 especies de herbívoros y 8 de carnívoros y no aparece como balanceada en el modelo original ni en ningún otro.

La recta de la regresión (ec. 39) muestra que no hay una relación significativa entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,16$). La recta obtenida no comparte puntos con la recta de pendiente 1 y éstas se cruzan cerca de los ejes.

Si el límite del 15% se modificara al 20%, entonces la fauna 71313 (Toca da Boa Vista, Brasil) estaría balanceada. Si se modificara al 30%, entonces 3 faunas más lo estarían: 71301 (Joao Cativo-Sitio 1, Brasil), 71334 (Toca da Cima dos Pilao, Brasil) y 71335 (Garrincho, Brasil). Estas dos últimas no aparecen como balanceadas en ningún modelo anterior, sin importar el límite tomado para la diferencia de los requerimientos de los carnívoros y la productividad secundaria. La fauna 71313 aparece balanceada ya en el modelo de Productividad.

América del Norte

En este continente se encuentran 9 faunas balanceadas utilizando el límite del 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros: 19758 (Santa Fe River, Florida, EEUU), 19955 (Broadwater Locality A, Nebraska, EEUU), 20322 (El Golfo de Santa Clara, México), 20327 (Fairmead Landfill, California, EEUU), 20347 (Gordon Fossil Quarry, Nebraska, EEUU), 20384 (Inglis IA, Florida, EEUU), 20400 (Leisey Shell Pit 1A, Florida, EEUU), 20520 (Santa Fe River IIA, Florida, EEUU) y 20556 (Turin, Iowa, EEUU). Este modelo difiere de los anteriores en no poseer una relación clara entre la cantidad de especies de herbívoros y la cantidad de especies de carnívoros necesarias para lograr un balance.

La recta de la regresión (ec. 40) muestra que no hay una relación significativa entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,01$). La recta obtenida no comparte puntos con la recta de pendiente 1.

Si el límite del 15% se modificara al 20%, entonces ninguna fauna más estaría balanceada. Si se modificara al 30%, entonces 2 faunas más lo estarían: 20289 (Coleman IIA, Florida, EEUU) y 20415 (McLeod Limerock Mine, Florida, EEUU).

Europa

En este continente se encuentran 5 faunas balanceadas utilizando el límite del 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros: 40266 (Zasuchino, Rusia), 43016 (Quisisana-Certosa, Italia), 45065 (Ehringsdorf, Alemania), 49087 (Abbeville, Francia) y 50342 (Vallonnet Cave, Francia). Aquí se ve nuevamente la falta de relación entre el número de especies de herbívoros y carnívoros.

La recta de la regresión (ec. 41) muestra que no hay una relación significativa entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,06$). La recta obtenida no comparte puntos con la recta de pendiente 1 y se encuentra casi paralela a la misma.

Si el límite del 15% se modificara al 20%, entonces la fauna 94328 (Island fossil ungulates and their predators, Italia) estaría balanceada. Si se modificara al 30%, entonces 4 faunas más lo estarían: 43020 (Taubach, Alemania), 43629 (Artenac 'Bed 8', Francia), 82530 (Eurogeul, Holanda) y 102954 (Dogger Bank, Reino Unido). Es interesante destacar que la mayoría de las faunas balanceadas, sea cual sea el límite, carecen de la presencia de *Homo*.

África

En este continente se encuentran 8 faunas balanceadas utilizando el límite del 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros: 21822 (Sterkfontein, Sudáfrica), 21825 (Swartkrans, Sudáfrica), 21856 (Mugharet el 'Aliya, Marruecos), 21916 (Klasies River Mouth, Sudáfrica), 21948 (Boomplas Cave, Sudáfrica), 21951 (Byeneskranskop Cave, Sudáfrica), 22074 (Matupi Cave, Congo-Kinshasa) y 22489 (Doukkala II, Marruecos). Aquí se ve nuevamente la falta de relación entre el número de especies de herbívoros y carnívoros.

La recta de la regresión (ec. 42) muestra que hay una relación leve entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,36$). La recta obtenida no comparte puntos con la recta de pendiente 1 y se encuentra casi paralela a la misma. La pendiente de la recta obtenida es de 0,94.

Si el límite del 15% se modificara al 20%, entonces las faunas 21828 (Swartkrans, Sudáfrica) y 21950 (Buffelskloof, Sudáfrica) estarían balanceadas. Si se modificara al 30%, entonces 2 faunas más lo estarían: 21695 (Die Kelders 1, Sudáfrica) y 42866 (Djebellrhoud, Marruecos). Es interesante destacar que la mayoría de las faunas balanceadas, sea cual sea el límite, cuentan con la presencia de un homínido.

Asia

En este continente se encuentran 4 faunas balanceadas utilizando el límite del 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros: 40398 (Akhalkalaki 1, Georgia), 40497 (Zyryanovsk, Kazajstán), 68380 (Renzidong, China) y 92781 (Tham Khuyen, Vietnam). Aquí se ve nuevamente la falta de relación entre el número de especies de herbívoros y carnívoros.

La recta de la regresión (ec. 43) muestra que hay una relación leve entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros ($r^2 = 0,51$). La recta obtenida no comparte puntos con la recta de pendiente 1.

Si el límite del 15% se modificara al 20%, entonces las faunas 34104 (Lakhuti 2, Tajikistán) y 120834 (Lion Rock, China) estarían balanceadas. Si se modificara al 30%, entonces una fauna más lo estaría: 11803 (Tabun Cave Level C & D, Israel). Pocas de las faunas balanceadas sin importar el límite utilizado cuentan con la presencia de *Homo*.

Mundo

Al unir todas las faunas estudiadas en un solo análisis se observa que la relación entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros no es para nada significativa ($r^2 = 0,37$). La recta de pendiente 1 (ideal) comparte algunos puntos con la observada, pero la dispersión de los datos es muy grande.

Con este modelo se observan, con un 15% de diferencia entre la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros, un total de 27 faunas balanceadas (22% del total). Si se tomara el 20%, entonces el número pasa a ser 33 (27% del total), y si se cambia al 30%, entonces ese número aumenta a 45 (37% del total).

Por otro lado, se destaca que el hecho de que las faunas estén bien o mal representadas no está relacionado con los balances, por lo que faunas muy mal representadas pueden verse balanceadas y faunas muy bien representadas pueden no estarlo.

Paleoecología

La paleoecología es una disciplina que en los últimos años se ha desarrollado enormemente (Dodd & Stanton, 1990; Jackson, 2007). No obstante, los modelos paleoecológicos no han tenido mucho desarrollo. Desde Fariña (1996), solamente Prevosti & Vizcaíno (2006) plantearon un escenario ecológico para los mamíferos pleistocénicos de América del Sur. Este trabajo muestra un aspecto nuevo de la paleoecología nunca antes estudiado, genera una visión global de la paleoecología de los mamíferos pleistocénicos de todo el mundo, como forma de resaltar y establecer pautas comunes dentro de los continentes y en todos ellos en conjunto.

Si bien ninguno de los modelos logra comprender el comportamiento de las faunas fósiles del Pleistoceno, varios aspectos de su ecología se desprenden del estudio. La presencia de especies sin representantes actuales ya fue discutida anteriormente, y si bien no altera los resultados, es un punto importante a tener en cuenta a la hora de desarrollar modelos paleoecológicos. De la misma manera debe considerarse la presencia humana en las diferentes faunas. Éste es un factor que no mostró tampoco alterar los resultados. Debe destacarse, sin embargo, que se trata de un modelo, y que éste no puede por sí solo predecir el comportamiento de la especie humana ya que éste no es del todo comprendido por nosotros mismos, especialmente previo al desarrollo de civilizaciones.

Otro punto importante a destacar es la relación observada entre el número de especies de herbívoros y carnívoros en las faunas estudiadas. Sin ser en el caso del modelo de Densidad de carnívoros y en el de Productividad + Densidad II, los otros modelos se vieron influidos por esa relación. En el caso del modelo de Fariña (1996) y el modelo de Productividad + densidad de carnívoros, las faunas balanceadas fueron aquellas cuyo número de especies de herbívoros era alrededor del doble del número de especies de carnívoros. En el modelo de Productividad esta relación debía ser de 4 a 1 a favor de los herbívoros.

El número especies de carnívoros ha sido un tema de discusión que ha acompañado la polémica sobre la paleoecología sudamericana del Pleistoceno (Fariña, 1996; Prevosti & Vizcaíno, 2006; Soibelzon, 2002). Se ha planteado que este continente tiene un bajo número de especies de carnívoros desde antes de este período (Croft, 2001), por lo que sería común encontrar faunas con pocos carnívoros. Fariña (1996) planteó la posibilidad de que alguna de las especies tradicionalmente considerada como herbívora pudo haber consumido carne al

menos ocasionalmente. Se propuso que esta especie pudo haber sido *Megatherium americanum* (Fariña & Blanco 1996), y su influencia como carnívoro en el modelo de Fariña (1996) fue analizada en Di Giacomo (2008).

En este trabajo no se analizó a *Megatherium americanum* como consumidor de carne, pues se pretendió conocer el comportamiento de las faunas frente a los diferentes modelos. En el caso del modelo de Fariña (1996) y en el de Productividad + densidad de carnívoros, la cantidad de especies de carnívoros es baja en América del Sur, pero también lo es en el resto de los continentes, por lo que agregar a esa especie como carnívoro podría balancear alguna de las faunas, aunque eso significaría la necesidad de agregar especies de carnívoros al resto de los continentes. En el modelo de Densidad de carnívoros, al ser tan poco predictivo, no se puede interpretar la posibilidad de un cambio de alimentación al propuesto para esta especie. En el caso del modelo de Productividad la situación es la contraria a los primeros dos modelos, la cantidad de especies de carnívoros es alta, por lo que agregar a esta especie (o a la filogenéticamente próxima especie de perezoso gigante *Eremotherium laurillardii* en las faunas del norte de América del Sur) solamente estaría generando aún más desbalance. En otras palabras, hasta que no se desarrolle un modelo que comprenda mejor la dinámica ecológica de los mamíferos del Pleistoceno, no se conocerá la influencia que tiene el considerar a estas especies como consumidoras de carne.

Soibelzon (2002) fue uno de los autores que intervino en el debate sobre la cantidad de especies de carnívoros en América del Sur, y planteó que Fariña (1996) no había considerado a una especie de oso en su trabajo. Prevosti & Vizcaíno (2006) tomaron la sugerencia de Soibelzon (2002) y agregaron una especie más de *Arctotherium* a su estudio, pero puede observarse que dicha especie no se encuentra en la Fauna Local de Luján (sin importar la base de datos utilizada), por lo que esa observación carece de validez. Cabe destacar que, si bien Soibelzon (2002) señala las especies de *Arctotherium* como omnívoras pero con una marcada tendencia hacia la carnivoría y el carroñeo, un trabajo reciente de Figueirido et al. (2010) muestra la necesidad de revisar dicha afirmación, ya que las especies del género *Arctodus* (filogenéticamente cercano a *Arctotherium* y morfológicamente muy similar) también eran consideradas como carnívoros activos, pero sus características morfológicas estarían proponiendo que se trataba de un omnívoro.

Finalmente, un aspecto importante de la discusión de la paleoecología de los mamíferos sudamericanos es el bajo metabolismo propuesto para los xenartros (Prevosti & Vizcaíno, 2006). Estos autores sugieren que, al tener un bajo metabolismo, los xenartros habrían tenido

densidades poblacionales más bajas que las calculadas por Fariña (1996). La densidad poblacional y los requerimientos metabólicos de los organismos escalan de forma inversa, casi recíproca (Damuth, 1981), por lo que si una especie tiene requerimientos metabólicos bajos, entonces la densidad de su población será alta. Y si bien un bajo metabolismo da como resultado tasas de recambio bajas, al tratarse de un estudio paleoecológico los tiempos considerados son muy largos, por lo que los momentos puntuales de baja densidad poblacional no afectarían los resultados. Por lo tanto, la disminución de la población de xenartros no sería una solución a las faunas desbalanceadas. Dado el poco conocimiento acerca de la ecología de estos organismos, lo más parsimonioso sería decir que se comportan como el resto, hasta que se encuentre evidencia de lo contrario.

Interpretación de los modelos

Ninguno de los modelos utilizados en este análisis obtuvo los resultados esperados según lo propuesto por Fariña (1996), es decir, que la productividad secundaria y los requerimientos de los carnívoros fueran iguales, para así tener faunas balanceadas desde el punto de vista energético.

Como fue discutido anteriormente, el límite del 15% de diferencia entre los dos parámetros comparados es un límite arbitrario propuesto en este estudio que pretende señalar que no hay una gran diferencia entre ambos. Además, como alternativa se propone tomar un 20% o un 30% de diferencia, de forma de contemplar el hecho de que se trata de faunas fósiles, cuyas desventajas ya se han señalado. En el caso del modelo de Densidad de carnívoros, éste no brinda como resultado ninguna fauna balanceada, por lo que se trataría del modelo que menos explica el comportamiento de las faunas pleistocenas de mamíferos.

Fariña (1996) obtuvo en su análisis que la fauna de Rancho La Brea se hallaba balanceada. En este trabajo se replicó dicho análisis y el resultado fue el mismo. Además, esta fauna también está balanceada utilizando el modelo de Productividad + densidad de carnívoros. Por lo tanto, dada una fauna tan completa y bien representada, sería de esperar que estos modelos fueran los que mejor explicarían la dinámica ecológica pleistocena.

El modelo de Productividad + Densidad II es el único modelo que genera resultados positivos en faunas actuales. Al estudiarse las faunas africanas de Serengeti, Maasai Mara y Ngorongoro, se ve que este modelo muestra estas tres faunas como balanceadas. Las faunas africanas actuales y las pleistocenas no difieren demasiado en su composición faunística, por lo que se desprende que este modelo podría ser el que mejor explicase la dinámica de ecología de comunidades de mamíferos en ese entonces.

Si bien los resultados de r^2 no muestran relación significativa entre las variables en la mayoría de los casos, la pendiente de la recta en África es la que se acerca más a lo esperado. Además, este modelo es el único que brinda resultados positivos en faunas actuales. Se trata de una adaptación del modelo de Fariña (1996), por lo que debería ser refinado considerando otros parámetros o modos de cálculo para poder así transformarlo en un modelo más predictivo y que logre captar la dinámica energética de las faunas pleistocenas.

En este estudio se analizaron un total de 121 faunas en 6 modelos cada una, por lo que la cantidad de datos generados fue muy grande. Si bien se procedió a elegir las faunas que estuvieran mejor representadas, esto no siempre fue posible, pues existen continentes, como es el caso de América del Sur, en donde no hay gran cantidad de datos de dónde elegir. Por esto mismo es que el hecho de elegir faunas que no reflejaran la realidad del Pleistoceno pudo comprometer el estudio.

En cada continente se pudo observar que más que el estar o no bien representadas, lo que influye en el balance es la relación entre la cantidad de especies de herbívoros y carnívoros. Este es uno de los detalles a corregir de los modelos, pues se debería trabajar solamente con faunas bien representadas, que reflejasen la comunidad del momento estudiado, y que entonces permitiesen realizar inferencias sobre aquéllas que carecen de buenos hallazgos y se encuentran representadas por un número de especies inferior al original.

La validez de los modelos para explicar pautas en paleoecología se pone a prueba constantemente ya que se trabaja con datos que *a priori* se sabe que son incompletos. El registro fósil, por excelente que pueda ser en algunas partes del planeta, no llega a equiparar al ecosistema que hubo en un momento dado (Behrensmeyer & Hill, 1980). Por esa razón es que los modelos deberían ser mejorados y deberían continuar utilizándose, de forma de poder completar la información faltante del registro.

Los modelos con ecuaciones alométricas, si bien pueden arrojar resultados con errores, son hoy en día de las mejores herramientas con las que se cuenta en paleontología, pues permiten predecir características de las especies, comunidades o ambiente, de las que no es posible obtener información, y lo hacen a partir de pocos datos. Uno de estos datos es la masa de las especies, lo cual facilita mucho el poder trabajar con estos modelos, pues es uno de los datos de los que mejor registro se tiene y uno de los datos que en la mayoría de los casos se pueden inferir con pocas herramientas.

Con un refinamiento de los modelos actuales será entonces posible comprender de mejor manera a las comunidades de mamíferos pleistocenos del mundo. Incluso, con dicho refinamiento, se podrá extender el uso de dichos modelos a faunas de mamíferos de otros períodos, generando así un modelo ecológico general para las faunas fósiles de mamíferos.

Conclusiones

Solamente uno de los seis modelos utilizados en este trabajo pudo abarcar parte de la complejidad de los balances energéticos presentes en las comunidades de mamíferos del Pleistoceno. Sin embargo, casi todos ellos aportaron información sobre cuáles son los siguientes pasos a seguir en esta línea de trabajo.

El modelo de Fariña (1996) y el modelo de Productividad + densidad de carnívoros arrojaron resultados similares, incluso compartiendo en la gran mayoría de los casos las faunas balanceadas. En estos modelos, la relación entre la cantidad de especies de herbívoros y carnívoros debe ser de 2 a 1, respectivamente. Si eso se cumple, la fauna estaría balanceada, sin importar ningún otro aspecto de la misma. El modelo de Densidad de carnívoros no produjo por sí solo faunas balanceadas, pero el enfoque sirvió para complementar al modelo de Productividad en el cuarto modelo realizado.

El modelo de Productividad, por su parte, también obtuvo algunas faunas balanceadas, aunque éstas no fueron las mismas que en los modelos anteriores. La razón es que para este modelo, la relación entre la cantidad de especies de herbívoros y la cantidad de especies de carnívoros es de 4 a 1, respectivamente. Al igual que en los modelos anteriores, si la relación se cumple, la fauna está balanceada, sin importar nada más sobre la misma.

En ninguno de los modelos tuvo influencia la presencia de especies sin representantes actuales de sus linajes (o sin representantes ecológicamente similares dentro de sus linajes). En los únicos continentes en los que se encuentran dichos organismos es en América del Norte y América del Sur. Los modelos no mostraron mejores resultados en el resto de los continentes, por lo que la presencia de estos organismos no estaría afectando los cálculos. Esto estaría diciendo que, si bien no se conoce bien la biología de estos mamíferos, la misma no debió ser tan diferente de la ya conocida para otros mamíferos.

La presencia humana tampoco afectó los resultados o su efecto no pudo observarse dados los errores de cada modelo. En los continentes en los que se hallaban humanos o especies filogenéticamente relacionadas, Europa, África y Asia, hubo faunas balanceadas que contaban con su presencia y faunas desbalanceadas que también los incluían, por lo que se debe trabajar aún más en estos modelos para poder luego aplicarlos a las faunas con las mencionadas especies.

Por otra parte, la modificación de los hábitos alimenticios de *Megatherium americanum* (o de *Eremotherium laurillardii*) no resolvería muchos de los desbalances, e incluso los empeoraría en el caso del modelo de Productividad.

Finalmente, debe destacarse la validez y relevancia de los modelos alométricos a la hora de estudiar faunas fósiles. Lo propuesto por Prevosti & Vizcaíno (2006) puede ser cierto, es decir, que la densidad de carnívoros calculada por Fariña (1996) no era la real para el Pleistoceno, pero no es cierto que estos modelos no puedan predecirla porque no tienen en cuenta enfermedades, falta de presas, etc. Esto carece de sentido, pues si bien los modelos deben refinarse, con esta idea, la densidad de herbívoros también estaría mal calculada, pues éstos también se ven afectados por factores extrínsecos de esa índole. Además, al tratarse de modelos, se trata de una simplificación de la realidad, por lo que todos los factores que alteran la biología de los organismos no pueden tenerse en cuenta, pues dejaría de tratarse de un modelo, para ser una copia de la realidad.

Este estudio muestra un enfoque diferente al planteado anteriormente por otros investigadores, al estudiar al Pleistoceno como un todo y muestra posibles nuevas líneas de abordaje sobre estos temas. El modelo de Productividad + Densidad II es el más cercano a la realidad actual, por lo que se trata de un buen punto de partida para estudiar las faunas de mamíferos del Pleistoceno.

Bibliografía

- Alberdi, M. T. 2010.** Estudio de los caballos de los yacimientos de Fuente Nueva-3 y Barranco León-5 (Granada). *En: Martínez-Navarro, B., Ballester, J. A. & Toro, I. 2010. Ocupaciones humanas en el Pleistoceno Inferior y Medio de la cuenca de Guadix-Baza*, 291-306. Junta de Andalucía, Consejería de Cultura. España.
- Arribas, A. & Palmqvist, P. 1998.** Taphonomy and palaeoecology of an assemblage of large mammals: Hyena activity in the lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-baza basin, Granada, Spain). *Geobios*, 31, 3, supplement: 3-47.
- Athanassiou, A. 2011.** A skeleton of *Mammuthus trogontherii* (Proboscidea, Elephantidae) from NW Peloponnese, Greece. *Quaternary International*, doi:10.1016/j.quaint.2011.03.030.
- Banse, K. & Mosher, S. 1980.** Adult Body Mass and Annual Production/Biomass Relationships of Field Populations. *Ecological Monographs*, Vol. 50, 3: 355-379.
- Barnosky, A. D., Koch, P. L., Feranec, R. S., Wing, S. L. & Shabel, A. B. 2004.** Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents. *Science*, 306: 70-75.
- Behrensmeyer, A. K., & Hill, A. P. 1980.** *Fossils in the making: Vertebrate taphonomy and paleoecology*. Chicago: University of Chicago Press. 345 pp.
- Brugal, J. P. & Croitor, R. 2007.** Evolution, ecology and biochronology of herbivore associations in Europe during the last 3 million years. *Quaternaire*, 18, (2): 129-152.
- Bulger, J. & Hamilton, W. J. 1987.** Rank and density correlates of inclusive fitness measures in a natural chacma baboon (*Papio ursinus*) Troop. *International Journal of Primatology*, 8 (6): 635-650.

- Cantalapiedra, J. L., Hernández Fernández, M. & Morales, J. 2006.** Linajes fantasma y correlación con variables ecológicas: el caso de la Subfamilia Caprinae. *Estudios Geológicos*, 62 (1): 167-176.
- Carbone, C & Gittleman, J. L. 2002.** A common rule for the scaling of carnivore density. *Science*, 295: 2273-2276.
- Carbone, C., Mace, G. M., Roberts, S. C. & Macdonald, D. W. 1999.** Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature*, 402: 286–288.
- Carotenuto, F. 2009.** The Plio-Holocene large mammals of the western Eurasia: macroecological and evolutionary analyses of the faunas. Dottorato in Scienze della Terra, Geologia del Sedimentario. Università degli Studi di Napoli Federico II.
- Casamiquela R. 1984.** Critical catalogue of some Chilean fossil vertebrates. I. The Deers: Complementary considerations on Antifer (*Antifer niemeyeri* n.sp.), the Pleistocene Giant Deer. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 2: 41-45.
- Christiansen, P. 1999.** What size were *Arctodus simus* and *Ursus spelaeus* (Carnivora, Ursidae)? *Annales Zoologici Fennici*, 36: 93-102.
- Christiansen, P. 2004.** Body size in proboscideans, with notes on elephant metabolism. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140: 523–549.
- Christiansen, P. & Harris, J. M. 2005.** Body Size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). *Journal of Morphology*, 266: 369–384.
- Croft, D. A. 2001.** Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and Distributions*, 7: 271–287.
- Croitor, R. 2011.** A skull of *Praemegaceros pliotarandoides* (Cervidae, Mammalia) from the Taman Peninsula (South-West Russia). *Acta Palaeontologica Romaniaae*, 7: 113-121.

- Damuth, J. 1981.** Population density and body size in mammals. *Nature*, 290: 699-700.
- Damuth, J. 1982.** Analysis of the preservation of community structure in assemblages of fossil mammals. *Paleobiology*, 8 (4): 434–446.
- Damuth, J. 1987.** Interspecific allometry of population density in mammals and other mammals: the independence of body mass and population energy use. *Biological Journal of the Linnean Society*, 31: 193–246.
- Damuth, J. 1993.** Cope's rule, the island rule and the scaling of mammalian population density. *Nature*, 365: 748–750.
- Darwin, C. 1839.** *Voyage of the Beagle*. London: John Colburn. 615 pp.
- Dean, M. C. & Schrenk, F. 2003.** Enamel thickness and development in a third permanent molar of *Gigantopithecus blacki*. *Journal of Human Evolution*, 45: 381–387.
- Deng, T. & Tseng, Z. J. 2010.** Osteological evidence for predatory behavior of the giant percrocutid (*Dinocrocuta gigantea*) as an active hunter. *Chinese Science Bulletin*, 55 (17): 1790–1794.
- Di Giacomo, M. 2008.** Paleoecología de los mamíferos Pleistocénicos de América del Sur. Pasantía de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
- Diedrich, C. G. 2009.** Upper Pleistocene *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810) remains from the Bilstein Caves (Sauerland Karst) and contribution to the steppe lion taphonomy, palaeobiology and sexual dimorphism. *Annales de Paléontologie*, 95 : 117–138.
- Dodd, J. R. & Stanton, R. J. 1990.** *Paleoecology, concepts and applications*. Wiley-IEEE. 502 pp.
- Eisenman, V. 2004.** Equus: an evolution without lineages? 18th International Senckenberg Conference in Weimar.

- Eisenmann, V. & Kuznetsova, T. 2004.** Early Pleistocene equids (Mammalia, Perissodactyla) of Nalaikha, Mongolia, and the emergence of modern *Equus* Linnaeus, 1758. *Geodiversitas*, 26(3): 535-561.
- Ewer, R. F. 1956.** The fossil carnivores of the Transvaal Caves: Canidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 126 (1): 97–120.
- Fariña, R. A. & Blanco, R. E. 1996.** *Megatherium*, the stabber. *Proceedings of the Royal Society B*, 263 (1377): 1725-1729.
- Fariña, R. A. 1996.** Trophic relationship among Lujanian mammals. *Evolutionary Theory* 11: 125–134.
- Fariña, R. A., Vizcaíno, S. & Bargo, M. S. 1998.** Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene- Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, 5(2):87-108.
- Fariña, R. A. & Vizcaíno, S. F. 2009.** *Hace sólo 10.000 años*. Ed. Fin de Siglo, Montevideo. 125pp
- Fernández, D. G. & Castells, J. V. 2007.** *Coelodonta antiquitatis*, el rinoceront pelut del Quaternari glacial. *Butll. Centre d'Est. Natura BN*, VII (2): 181 221.
- Ferretti, M. P. 2010.** Anatomy of *Haplomastodon chimborazi* (Mammalia, Proboscidea) from the late Pleistocene of Ecuador and its bearing on the phylogeny and systematics of South American gomphotheres. *Geodiversitas* 32 (4): 663-721.
- Frost, S. R., Plummer, T., Bishop, L. C., Ditchfield, P., Ferraro, J. & Hicks, J. 2003.** Partial cranium of *Cercopithecoides kimeui* Leakey, 1982 From Rawi Gully, Southwestern Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, 122:191–199
- García, N. & Virgós, E. 2007.** Evolution of community composition in several carnivore palaeoguilds from the European Pleistocene: the role of interspecific competition. *Lethaia*, 40: 33-44.

- Garrido, G. & Arribas, A. 2008.** Generalidades sobre los carnívoros del villafranquiense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. En A. Arribas (Ed.), *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. Cuadernos del Museo Geominero, nº 10. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid. 85-146.
- Garrido, G. 2008.** La asociación de los géneros *Croizetoceros*, *Metacervoceros* y *Eucladoceros* (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) en el yacimiento de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). En A. Arribas (Ed.), *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. Cuadernos del Museo Geominero, nº 10. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid. 365-396.
- Górecki, A. 1975.** Calorimetry in ecological studies. En W. L. Grodzinski et al., eds. *Methods for ecological bioenergetics*. IBP Handbook No. 24. Blackwell, Oxford. 275-281
- Grodzinski, W. 1975.** Energy flow through a vertebrate population. En: Grodzinsky W, Klekowski RZ, Ducan A, eds. *Methods for Ecological Bioenergetics*. IBP Handbook No. 24. Blackwell, Oxford.
- Hansen, D. M. & Galetti, M. 2009.** The Forgotten Megafauna. *Science* 34: 42-43.
- Harrington, C. R. 2007.** Giant Beaver, *Castoroides ohioensis*, Remains in Canada and an Overlooked Report from Ontario. *Canadian Field-Naturalist* 121(3): 330-333.
- Hartwig, W. C. & Cartelle, C. 1996.** A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. *Nature* 381(6580): 307-311.
- Hawley, A. H. 1986.** Human ecology: a theoretical essay. University of Chicago Press. 168pp.
- Hemmer, H., Kahlke, R. D. & Vekua, A. K. 2001.** The jaguar- *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938) (Carnivora: Felidae) in the late lower Pleistocene of Akhalkajaki (South Georgia; Transcaucasia) and its evolutionary and ecological, significance. *Geobios* 34 (4): 475-486.

- Hulbert, R. C. 1993.** Late Miocene *Nannippus* (Mammalia: Perissodactyla) from Florida, with a description of the smallest hipparionine horse. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13 (3): 350-366.
- Jackson, S. T. 2007.** *Paleoecology: using the past as a key to the future*. Volumen 5, Número 9 de *Frontiers in ecology and the environment*. Ecological Society of America. 56 pp.
- Jiménez-Hidalgo, E. & Carranza-Castañeda, O. 2010.** Blancan camelids from San Miguel de Allende, Guanajuato, Central México. *Journal of Paleontology*, 84(1): 51–65.
- Kaiser, T. M. & Croitor, R. 2004.** Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceysaguet (Haute-Loire, France). *Geodiversitas*, 26 (4): 661-674.
- Kempe, S. & Döppes, D. 2009.** Cave bear, Cave lion and Cave hyena skulls from the Public Collection at the Humboldt Museum in Berlin. *Acta Carsologica*, 38 (2-3): 253-264.
- Kirkpatrick, R. C., Long, Y. C., Zhong, T. & Xiao, L. 1998.** Social Organization and Range Use in the Yunnan Snub-Nosed Monkey *Rhinopithecus bieti*. *International Journal of Primatology*, 19 (1): 13-51.
- Lei, R., Jiang, Z., Hu, Z., & Yang, W. 2003.** Phylogenetic relationships of Chinese antelopes (subfamily Antilopinae) based on mitochondrial ribosomal RNA gene sequences. *Journal of Zoology, London*, 261: 227–237.
- MacPhee, R. D. E. 1999.** *Extinctions in near time: causes, contexts, and consequences*. Springer. 394pp.
- Marquet, P. A., Quiñones, R. A., Abades, S., Labra, F., Tognelli, M., Arim, M. & Rivadeneira, M. 2005.** Scaling and power-laws in ecological systems. *The Journal of Experimental Biology*, 208: 1749-1769.

- Martínez-Navarro, B. & Rook, L. 2003.** Gradual evolution in the African hunting dog lineage, Systematic implications. *Comptes Rendus Palevol*, 2: 695–702.
- Martínez-Navarro, B., Pérez-Claros, J. A., Palombo, M. R, Rook, L. & Palmqvist, P. 2007.** The Olduvai buffalo *Pelorovis* and the origin of *Bos*. *Quaternary Research*, 68: 220–226.
- Meloro, C. 2007.** *Plio-Pleistocene large carnivores from the Italian peninsula: functional morphology and macroecology*. Dottorato di Ricerca in Scienze della Terra, Università degli Studi di Napoli “Federico II”.
- Meloro, C. 2011.** Locomotor adaptations in Plio-Pleistocene large carnivores from the Italian peninsula: Palaeoecological implications. *Current Zoology* 57 (3): 269–283.
- Mills, M. G. L. 1982.** *Hyaena brunnea*. *Mammalian species*, 194: 1-5.
- O’Regan, H. J. & Reynolds, S. C. 2009.** An ecological reassessment of the southern African carnivore guild: a case study from Member 4, Sterkfontein, South Africa. *Journal of Human Evolution*, 57: 212–222.
- Ouchaou, B. & Amani, F. 2002.** Les carnivores des gisements néolithiques et protohistoriques du nord du Maroc. *Quaternaire*, 13 (1) : 79-87.
- Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B. & Arribas, A. 1996.** Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity. *Paleobiology*, 22(4): 514-534.
- Palmqvist, P., Gröcke, D. R., Arribas, A., & Fariña, R. A. 2003.** Paleoecological reconstruction of lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{18}\text{O}$, Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology*, 29 (2): 205–229.
- Peters, 1983.** *The Ecological Implications of Body Size*. 329 pp. Cambridge University Press, Cambridge.

- Pomi, L. H. 2008.** Una nueva asociación de vertebrados fósiles de Edad Ensenadense (Plioceno tardío-Pleistoceno medio) de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* [online], 45 (2), pp. 503-510. Disponible en: <http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0002-70142008000200019&lng=es&nrm=iso>. [citado 2011-10-01]
- Prevosti, F. J. & Vizcaíno, S. F. 2006.** Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51 (3): 407–422.
- Rue, L. L. 2002.** *Beavers*. Voyageur Press. 72pp.
- Salesa, M. J. Antón, M., Turner, A. & Morales, J. 2006.** Inferred behaviour and ecology of the primitive sabretoothed cat *Paramachairodus ogygia* (Felidae, Machairodontinae) from the Late Miocene of Spain. *Journal of Zoology*, 268: 243–254.
- Sepkoski, J. J. 1981.** A Factor Analytic Description of the Phanerozoic Marine Fossil Record. *Paleobiology*, 7 (1): 36-53.
- Silva, M., Brimacombe, M. & Downing, J. A. 2001.** Effects of body mass, climate, geography, and census area on population density of terrestrial mammals. *Global Ecology & Biogeography* 10: 469–485.
- Smith, F. A., Lyons, S. K., Ernest, S. K. M., Jones, K. E., Kauffman, D. M., Dayan, T., Marquet, P. A., Brown, J. H. & Haskell, J. P. 2003.** Body mass of late Quaternary mammals. *Ecology*, 84:3403.
- Soibelzon, L.H. 2002.** *Los Ursidae (Carnivora, Fissipedia) fósiles de la República Argentina. Aspectos Sistemáticos y Paleoecológicos*. 239 pp. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

- Sokolov, I. I. 1959.** On the postcranial skeleton and the outward appearance of *Spirocerus kiakhtensis* M. Pavlova. *Vertebrata Palasiatica*, 3(1): 23-33.
- Teague, R. L. 2009.** *The ecological context of the early Pleistocene hominin dispersal to Asia*. A.B. in Anthropology, Harvard University.
- The Paleobiology Database. 2011.** www.paleodb.org Disponible al 01-10-2011.
- Tonni, E. P., Prado, J. L., Menegaz, A. N., & Salemme, M. C. 1985.** La unidad mamífero (Fauna) Lujanense. Proyección de la estratigrafía mamaliana al cuaternario de la región pampeana. *Ameghiniana*, 22: 255-261.
- Turner, A. 1988.** Relative Scavenging Opportunities for East and South African Plio-Pleistocene Hominids. *Journal of Archaeological Science*, 15: 327-341.
- Van Valkenburgh, B. 1991.** Iterative Evolution of Hypercarnivory in Canids (Mammalia: Carnivora): Evolutionary Interactions Among Sympatric Predators. *Paleobiology*, 17 (4): 340-362.
- Vizcaíno S.F., Fariña R.A., Zárate M.A., Bargo M.S., Schultz P. 2004.** Palaeoecological implications of the mid-Pliocene faunal turnover in the Pampean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 213 (1-2): 101-113.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., and Cassini, G. H. 2006.** Dental occlusal surface area in relation to food habits and other biologic features in fossil Xenarthrans. *Ameghiniana* 43 (1): 11–26.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Kay, R. F., Fariña, R. A. Di Giacomo, M., Perry, J. M. G., Prevosti, F. J., Toledo, N., Cassini, G. H. & Fernicola, J. C. 2010.** A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late–early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292 (3–4), 507–519.

Walker, J.D., & Geissman, J.W., compilers, 2009. Geologic Time Scale: Geological Society of America,
doi: 10.1130/2009

Werdelin, L. 1999. *Pachycrocuta* (hyaenids) from the Pliocene of east Africa. *Paläontologische Zeitschrift*, 73 (1/2): 157-165.

Western, D. 1983. Production, reproduction and size in mammals. *Oecologia* (Berlin), 59: 269-271.

Winberg, G. G. 1968. *Zavisimost skorosti razvitija ot temperatury. The dependence of the rate of development on temperatures.* In : *Metody Opredelenija Produckii Vodnyh Zivotnyh* Izd Vysejsaja, Skola, Minsk.

Wood, B. & Collard, M. 1999. The Human Genus. *Science*, 284 (65), 65-71.