

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

***MAMIFEROS ACUATICOS DEL
MIOCENO MEDIO Y TARDIO DE ARGENTINA
SISTEMATICA, EVOLUCION Y BIOGEOGRAFIA***

por

Mario Alberto COZZUOL

Trabajo de Tesis para optar al Título de
DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

Director de Tesis: **Dr. Rosendo PASCUAL**

La Plata

-1993-

16 ABR 1993

RESUMEN

Algunos de los mamíferos acuáticos del Mioceno tardío de Argentina se cuentan entre los primeros vertebrados fósiles en ser descritos en el país, pese a lo cual la atención que estos grupos recibieron fue comparativamente escasa en relación a los mamíferos terrestres. En el presente trabajo se reestudian las especies previamente descritas, y se describen varios nuevos taxones. El estudio se ha dividido en especies procedentes de sedimentitas marinas informalmente agrupadas bajo el nombre de "Entrerriense", y aquellas especies procedentes de aguas continentales, de sedimentitas agrupadas en el Piso/Edad Mesopotamiense, por primera vez propuesto aquí de manera formal. Dentro de las especies procedentes de sedimentitas marinas se han reconocido dos asociaciones consideradas diacrónicas. La más antigua, referida al Mioceno medio, procede de los afloramientos del "Entrerriense" de Patagonia, agrupando seis especies, en su mayoría descritas aquí por primera vez: *Patagophyseter rionegrensis* (Gondar) nueva combinación (Cetacea, Physeteridae); *Notoziphius bruneti* gen. y esp. nuevos (Cetacea, Ziphiidae); *Goos valdesensis* gen. y esp. nuevos (Cetacea, Balenidae); "*Plesiocetus*" *notopelagicus* Cabrera, 1926 (Cetacea, Cetotheriidae); *Kawas benegasii* gen. y esp. nuevos (Pinnipedia, Phocidae), y restos no determinables a nivel específico o genérico que documentan la presencia de la familia Eurhinodelphidae. La asociación referida al Mioceno tardío es más pobre en número de taxones, pero se diferencia de la anterior en que los taxones representados tienen mayores afinidades con las especies modernas: *Pontistes rectifrons* Burmeister, 1891 (Cetacea, Potoporiidae); *Properiptychus argentinus* (Ameghino, 1893) (Pinnipedia, Phocidae); *Metaxytherium* sp. (Sirenia, Dugongidae); y restos que documentan la presencia de las familias de cetáceos Balaenidae y Balaenopteriidae, muy similares a las especies actuales. En los afloramientos del Piso Mesopotamiense, de origen fluvial, se han hallado restos de tres especies de delfines de la familia Iniidae (representada con una especie actual en la cuenca del río Amazonas y del Orinoco, y una de la familia Pontoporiidae, así como una especie de sirenio de la familia Trichechidae. La asociación debió originarse en el Norte de América del Sur. Se proponen aquí hipótesis sistemáticas, paleogeográficas y paleobiogeográficas, así como discusiones estratigráficas, cronológicas.

AGRADECIMIENTOS

Muchas personas han hecho posible que llegara a completar este trabajo.

Durante más de diez años, comenzando cuando yo era aún un alumno, mi director, Rosendo Pascual, guió mi trabajo y se mostró siempre abierto, permitiendo que mis propias ideas fueran las que se expresaran en el trabajo, corrigiendo mis errores conceptuales y, permanentemente, aportando nuevos puntos de vista y sugerencias acerca de la orientación del trabajo.

Varias personas del Departamento Científico de Paleontología de Vertebrados (antes División Paleontología de Vertebrados) del Museo de La Plata, han colaborado de una u otra manera. Alberto L. Cione leyó el manuscrito de la tesis, aportó mucha información y compartió, generosamente, muchas ideas que contribuyeron a la tesis. Pedro E. Tonni y Zulma Gasparini me ayudaron (y toleraron) varias veces con la problemática del Mesopotamiense. Richard Madden compartió largas charlas acerca de la paleogeografía y biogeografía de América del Sur durante el Mioceno medio y tardío, aportando información e ideas sumamente valiosas. Deseo asimismo agradecer al Dr. Richard Kay y al ya mencionado Richard Madden por brindarme la oportunidad de trabajar en los depósitos de La Venta, en Colombia.

Debido a que la problemática de los mamíferos acuáticos fósiles en Argentina no contaba con especialistas al momento de comenzar mi trabajo, mis consultas sobre los temas particulares debieron realizarse con colegas del exterior. Particularmente productivo fue el intercambio de ideas e información con los siguientes especialistas: Lawrence G. Barnes (Los Angeles County Museum), Frank C. Whitmore (US Geological Survey, Washington D.C.), Daryl Domning (Howard University, Washington D.C.), Clayton Ray (National Museum of Natural History), André Wyss (University of California, Santa Barbara), Christian de Muizon (Instituto Francés de Estudios Andinos, Perú), R. Ewan Fordyce (University of Otago, Dunedin, New Zealand).

Un fructífero intercambio de información se mantuvo con colegas no directamente relacionados con esta problemática, pero que aportaron enfoques que mejoraron el trabajo. Deseo particularmente mencionar a Miguel J. Haller, Claudio Campagna, Enrique A. Crespo, Atila Gosztonyi y Rodolfo Casamiquela. Información sumamente valiosa fue provista por Alceu Rancy y Jean Bocquentin-Villanueva (Universidade Federal do Estado do Acre, Brasil) y por Daniel Perea y Mariano Verde (Facultad de Ciencias, Universidad de la República, R.O. del Uruguay).

Este trabajo no hubiera sido posible sin los siete años de becas que me concedió el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) entre 1985 y 1992. Tampoco hubiera sido posible sin los subsidios de CONICET (PIA 004-0624/87 y PIB 5264/89 concedidos al Dr. José Bonaparte) que hicieron posible mi traslado al Centro Nacional Patagónico y parte de mis trabajos de campo. Gran parte de los trabajos de campo fueron también financiados con los subsidios 4044-89 y 4508-91 de National Geographic Society, el primero de los cuales también permitió un viaje de consulta a Nueva Zelanda. El Fondo Lerner-Gray para investigaciones marinas (American Museum of Natural History, New York, USA), y el Subsidio para Visitas Cortas (Smithsonian Institution, Washington D.C.) permitieron la realización de un viaje a distintas instituciones de los Estados Unidos de Norte América que resultó de suma importancia para la etapa final de esta tesis.

En los trabajos de campo conté con la valiosa colaboración de Roberto Taylor (CENPAT) y Pablo Puerta (Museo Egidio Feruglio, Trelew), y la de varios otros que prestaron sus ojos y su tiempo en la búsqueda. Parte de la preparación de los materiales se llevaron a cabo en el laboratorio de preparación del Museo Egidio Feruglio de Trelew, por lo que agradezco a su director, Rubén Cúneo y por su intermedio a su personal técnico, Pablo Puerta, Eduardo Ruiz Gómez y Raúl Vaca. El Dr. José Bonaparte, Jefe de la Sección Paleontología de Vertebrados del Museo Bernardino Rivadavia de Buenos Aires, hizo posible que me trasladara al CENPAT y permitió generosamente el acceso a las colecciones de la Sección. También quiero agradecer a los responsables del Museo de Entre Ríos en Paraná y del Museo del Colegio Aventista del Plata por permitir el estudio de materiales depositados en dichas instituciones.

Muchos de los ejemplares aquí descriptos fueron cedidos o hallados por personas que, desinteresadamente, los pusieron a mi disposición. En particular deseo agradecer a: el Sr. Rodolfo Brunet, el Sr. José Rodríguez y su familia, Damián y Guillermo Benegas, Guillermo Harris y Angel Tarsia.

El personal del Centro Nacional Patagónico prestó siempre su valiosa ayuda de múltiples maneras. Deseo en particular agradecer al personal del servicio de Computación y de Fotografía, que pacientemente colaboraron con la impresión, armado y las ilustraciones de esta tesis.

Finalmente, quiero agradecer expresamente a mi esposa, María Teresa Dozo, que es además mi colega. Sin su apoyo durante todos estos años, soportando ausencias, malos humores, períodos de estancamiento y muchas otras cosas, nunca hubiera podido terminar este trabajo.

INDICE

Resumen
Agradecimientos

ii
iii

Primera Parte
INTRODUCCION

- I. Antecedentes
- II. Paleogeografía
- III. Metodología

1
2
6
11

Segunda Parte
LOS MAMIFEROS MARINOS DEL ENTRERRIENSE
DE ARGENTINA

- I. Edad, Correlación y Paleoambientes
de los depósitos entrerrienses
- II. Sistemática
 1. Mamíferos marinos del Mioceno
medio del Norte de Patagonia
 2. Mamíferos marinos del Mioceno
tardío de los alrededores de
Paraná, Entre Ríos

13
14
21
21
66

Tercera Parte
LOS MAMIFEROS ACUATICOS CONTINENTALES DEL
MESOPOTAMIENSE

- I. Geología
 1. Estratigrafía
 2. Edad
 3. Conclusiones
- II. Sistemática
- III. Características ambientales
- IV. Los mamíferos acuáticos del Mesopotamiense y
los actuales de los ríos Amazonas y Orinoco

75
76
76
79
86
89
117
125

Cuarta Parte
CONCLUSIONES GENERALES

- I. Mamíferos marinos
 1. Mioceno medio
 2. Mioceno tardío
- II. Mamíferos acuáticos continentales

128
129
130
132
134

Bibliografía

136

Apéndice I

CONICET
CENPAT

PRIMERA PARTE

CONICET
CENPAT

CONICET
CENPAT

CONICET
CENPAT

CONICET
CENPAT

INTRODUCCION

CONICET
CENPAT

I. ANTECEDENTES

La búsqueda y estudio de mamíferos acuáticos fósiles en la Argentina nunca recibieron una atención equiparable a la dispensada a los mamíferos terrestres. Se han descrito menos de una veintena de especies, y pese a lo reducido del número muchas de ellas son relevantes desde el punto de vista evolutivo y biogeográfico.

En términos cronológicos puede agruparse a los mamíferos acuáticos fósiles del Terciario de Argentina en dos conjuntos. Los más antiguos y mejor conocidos proceden de sedimentitas de edad leonense (Oligoceno tardío-Mioceno temprano) (ver Lydeker, 1894; Kellogg, 1928; Barnes *et al.*, 1985). Sólo se conocen, hasta hoy, cetáceos en estos depósitos. Esta asociación documenta el registro más antiguo de de muchas familias con representantes actuales, producto de una radiación post-eocénica que aún cuenta con escasa documentación.

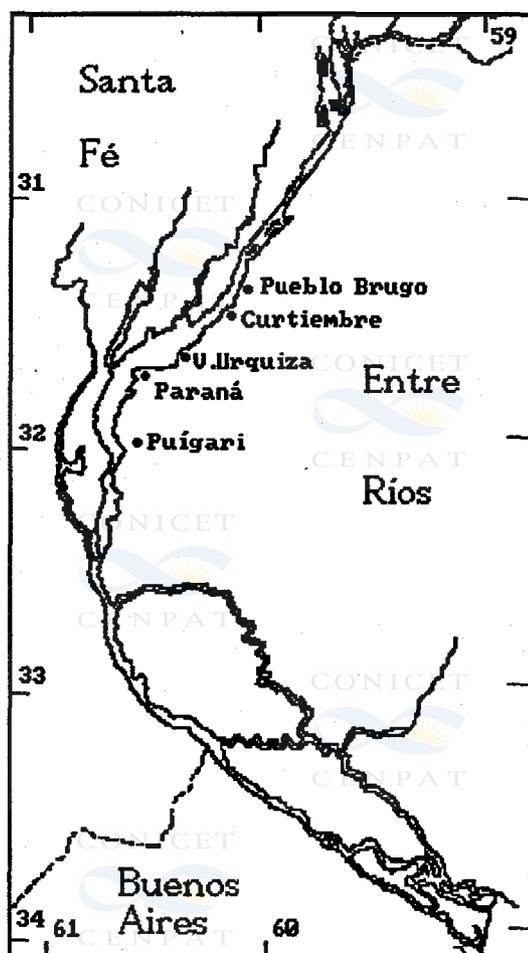
De sedimentos depositados durante el Mioceno medio y tardío se ha exhumado un conjunto más diverso y heterogéneo. En él se hallan cetáceos, pinípedos y sirenios, y puede subdividirse en formas marinas hallados en sedimentitas de la denominada "transgresión Entrerriense", y en formas de aguas continentales procedentes de Mesopotamiense. A pesar de ser conocidas desde hace más de un siglo (Burmeister, 1871; 1891; 1892; Ameghino, 1891;

1892; Rovereto, 1915; Cabrera, 1926; Gondar, 1975; Cozzuol, 1985; 1989) las especies involucradas presentan aún un *status* confuso y necesitan ser revisados.

El presente trabajo está centrado en las especies del Mioceno medio y tardío. El interés que concitan estas formas va más allá que la intención de poner orden en un panorama confuso. Durante el Mioceno medio y tardío ocurrió una renovación en la composición de las faunas de mamíferos marinos en todo el mundo. Durante el mioceno medio se registran los más antiguos representantes de la familia Phocidae, con formas que tradicionalmente se han reconocido como pertenientes a las dos subfamilias vivientes. Los sirenios sufren un proceso de dispersión global, alcanzando su acmé tanto en su distribución como en el número de especies presentes. Pertenecientes a este último orden, se registran los primeros Trichechidae. Entre los cetáceos, durante el Mioceno medio se extinguen las familias predominantes y características de la primera parte del Mioceno y comienzan a cobrar cada vez más importancia las familias modernas, haciendo su aparición los primeros representantes de los Delphinidae, Phocoenidae, Monodontidae, Balaenopteridae, entre otros. Durante el Mioceno tardío aparecen algunas especies congénicas de especies vivientes.

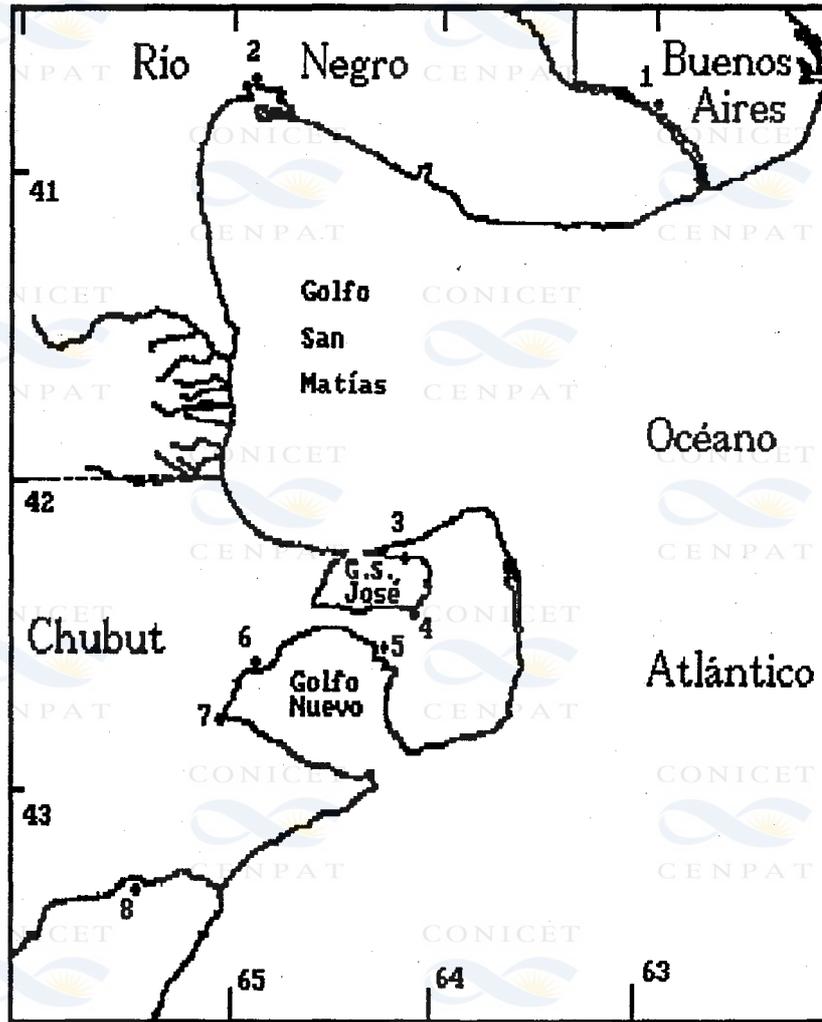
Lo que hoy sabemos respecto de la historia de los mamíferos acuáticos del Mioceno medio y tardío procede casi en su totalidad de registros del Hemisferio Norte (Bohaska *et al.*, 1991; Whitmore, 1991). Los pocos datos procedentes de distintas localidades del Hemisferio Sur aparecen aislados y difíciles de

interpretar, sin duda debido a la relativa poca atención recibida. Los hallazgos son, casi siempre, accidentales, y muchas de las descripciones son preliminares. Recientemente, tanto en Australia y Nueva Zelanda, así como en América del Sur se han comenzado a publicar resultados de trabajos sistemáticos de búsqueda, recolección y revisión de mamíferos acuáticos. El presente trabajo tiene por objeto principal contribuir al conocimiento de estos mamíferos en la Argentina durante el Mioceno medio y tardío, tratando de interpretarlos en el contexto global para dilucidar cuál fue el papel que el Atlántico sudoccidental tuvo en el proceso evolutivo de los mismos.



Mapa 1. Localidades del Mioceno tardío en la región mesopotámica de Argentina.

En los Mapas 1 y 2 puede hallarse la ubicación de la localidades de donde proceden los especímenes que se discuten en la presente Tesis.



Mapa 2. Localidades del Mioceno medio en el norte de Patagonia: 1. Carmen de Patagones; 2. San Antonio Oeste; 3. Punta San Román; 4. Campamento 39; 5. Punta Pardelas-Punta Pirámide; 6. El Doradillo; 7. Puerto Madryn; 8. Loma Blanca.

II. PALEOGEOGRAFIA

El Neógeno marino en Argentina está representado por dos grandes eventos transgresivos, ambos ubicados en el Mioceno. El primero de ellos corresponde al denominado Piso Leonense (Bertels, 1980) que se refiere al lapso Oligoceno tardío-Mioceno temprano. La transgresión Leonense afectó fundamentalmente a Patagonia, y está representada por depósitos parcialmente diacrónicos en el Norte y el Sur de dicha región. La retirada de las aguas de esa transgresión ocurrió, aparentemente, a causa de fenómenos de tectonismo, afectando antes el extremo Sur y posteriormente al Norte (Cione y Cozzuol, en prep.).

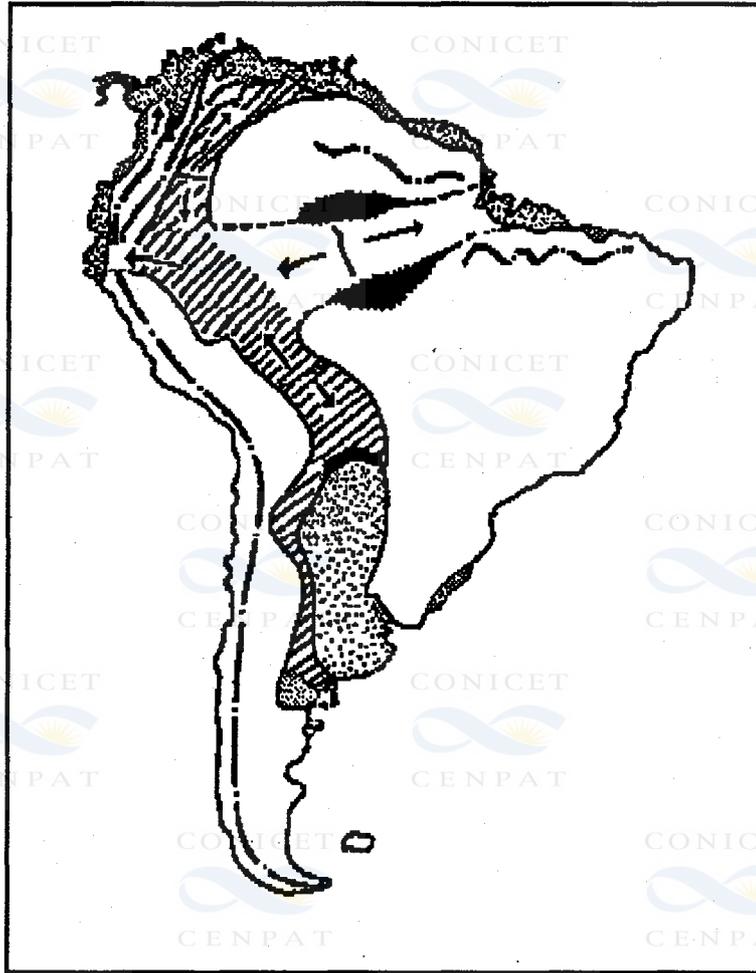
Aproximadamente entre los 14 y los 8 M.a.a.P. una extensa transgresión marina, frecuentemente citada en la literatura como "transgresión Entrerriense" o "mar Paranense", cubrió buena parte del actual territorio argentino (ver Fig. 1). La Patagonia fue afectada en su parte Noreste, en una faja costera de unos pocos kilómetros de ancho a excepción del valle inferior del río Chubut, donde penetró más profundamente y de la Península Valdés, que fue afectada en su totalidad (Frenguelli, 1926; Haller y Mendía, 1980; Mendía y Bayarsky, 1981; Haller, 1981). Más al Norte, en la provincia de Buenos Aires y la cuenca Chaco-paranense, el mar cubrió un área más extensa y se la registra predominantemente en el subsuelo. Se han reconocido afloramientos de esta transgresión en las barrancas orientales del curso inferior del río Paraná, entre la ciudad de Paraná y la colonia General San Martín, Entre Ríos, en las provincias

de Catamarca, Tucumán y Salta (Frenguelli, 1920; Aceñolaza, 1976; Bertels y Zabert, 1969; Russo y Serraitto, 1978; Bossi y Palma, 1982). En Patagonia los afloramientos han recibido los nombres de F. Puerto Madryn (Chubut), F. Puerta del Diablo, F. Gran Bajo del Gualicho (*partim*) y Facies Balneario La Lobería (Río Negro). En el área mesopotámica se conocen con el nombre de F. Paraná (Aceñolaza, 1976), en Catamarca y Tucumán se refieren al Grupo Santa María (Bossi y Palma, 1982) y en Salta a la Formación Anta (Russo y Serraitto, 1978). Hacia el Norte, se han reconocido sedimentos atribuidos a esta transgresión en el Sur de Paraguay (Sosa, 1979, *fide* del Río, 1990:211), lo que ha llevado a pensar en la posibilidad de que existiera un corredor marino intracontinental (ver del Río, 1990).

Aproximadamente a los 10 M.a.a.P. se produce un descenso del nivel del mar a escala global, que por primera vez alcanza niveles más bajos que la cota actual (Haq *et al.*, 1987). Parece aceptable pensar que fue este fenómeno global el que determinó la regresión de la "transgresión Entrerriense" (ver Fig. 2). Como consecuencia de la retirada de este mar, en la región mesopotámica (probablemente afectando todo el Noreste del actual territorio argentino) se desarrolló un sistema fluvial cuyos depósitos afloran entre las localidades de Pueblo Brugo y Paraná, en la costa del río Paraná. Estos sedimentos suelen ser referidos a la F. Ituzaingó (ver Aceñolaza, 1976), aunque la correlación con la sección tipo de dicha formación, en la provincia de Corrientes, es discutible. Estos depósitos se interpretan como el producto de un evento mayor que afectó a todas las grandes cuencas sudamericanas, esto es a las de los ríos Orinoco,

INTRODUCCION

Amazonas y Paraná.



Mapa 3. Reconstrucción paleogeográfica de América del Sur durante el Mioceno medio y la primera parte del Mioceno tardío. Las áreas punteadas corresponden a intrusiones marinas; las áreas con rayado inclinado corresponden a áreas bajas pericratónicas; las líneas discontinuas indican elevaciones montañosas; las áreas oscuras indican límites imprecisos; las flechas indican la dirección del drenaje.

Fittkau (1974) y Grabert (1983) han propuesto que la cuenca del

Amazonas, durante el Mioceno medio y tardío tenía una doble vertiente, con la divisoria de aguas en la línea Iquitos-Purús. La mayor de las vertientes drenaba sus aguas hacia el Pacífico, en tanto que la menor lo hacía al Atlántico. En ese momento, la cuenca del actual río Paraná estaba cubierta, en su mayor parte, por la transgresión Entrerriense, al igual que buena parte de la costa atlántica del Norte de América del Sur, afectando la zona del actual curso inferior del río Orinoco (Mapa 3). Entrado el Mioceno tardío por actividad tectónica se elevó la cordillera en la región de la flexura de Guayaquil, cerrando la vertiente pacífica del proto-Amazonas. Sin embargo la divisoria de aguas en la línea Iquitos-Purús continuó activa, lo que produjo una gran concentración de aguas contra el contrafuerte cordillerano. Estas aguas probablemente drenaron por las cuencas del río Orinoco y del recién formado río Paraná, que crecía hacia el Sur en la región que dejaban libres las aguas de la transgresión Entrerriense. Este sistema fluvial interconectado dio lugar a la formación de un corredor de tierras bajas en una faja pericratónica (Mapa 4), que fue utilizado como vía de dispersión para fauna y flora de origen septentrional sudamericano, pero también permitió el ingreso de especies australes hacia el Norte. Esto, sin dudas, debió incrementar significativamente el intercambio biótico que hasta entonces existía entre el Sur y el Norte de América del Sur.

Posteriormente, a fines del Mioceno tardío, por erosión retrocedente, la divisoria de aguas en Iquitos-Purús fue perdiendo importancia, y el sistema del Amazonas comenzó a drenar totalmente hacia el Atlántico. A partir de allí las conexiones entre las cuencas se debilitaron, especialmente entre las del

Amazonas y Paraná, llegando a la actualidad donde las conexiones son muy restringidas y tan solo estacionales (Boneto, 1975).



Mapa 4. Reconstrucción paleogeográfica de América del Sur durante la parte final del Mioceno tardío. Las áreas punteadas corresponden a intrusiones marinas; las áreas con rayado inclinado corresponden a áreas bajas pericratónicas; las líneas discontinuas indican elevaciones montañosas; las áreas oscuras indican límites imprecisos; las flechas indican la dirección del drenaje.

III. METODOLOGIA

Considero necesario hacer aclaraciones respecto del encuadre metodológico seguido en el presente trabajo. En lo que sigue, se utilizará el término **asociación** para designar al conjunto de los fósiles de animales, mamíferos acuáticos en particular, procedentes de un determinado depósito, acotado areal y temporalmente. Cabe entonces hacer la distinción del caso, ya que como es utilizado aquí, el significado de este término es muy diferente del que se le da en Ecología. Esto se debe a que es imposible determinar qué tipo de relaciones se daban (si existía alguna) entre los animales considerados, y a que el concepto geológico de sincronía es, obviamente, más laxo que el de una disciplina que se ocupa exclusivamente de formas vivientes.

Para los estudios sistemáticos se ha seguido aquí la escuela y la metodología de la Sistemática Filogenética, para los fundamentos de la cual se sugiere remitirse a Hennig (1968), Eldredge y Cracraft (1980) y Wiley (1981). En algunos casos se han aplicado los algoritmos contenidos en los programas Hennig'86 versión 1.5 de J.Farris (1988) y Clados versión 1.2 de Kevin C. Nixon (1992), con el objeto de hallar las combinaciones más parsimoniosas. Cuando existe, en base a los caracteres considerados, más de una combinación igualmente parsimoniosas, se han obtenido árboles de consenso por el método de consenso estricto y aplicando algoritmos de pesados sucesivos de los caracteres incluidos en Hennig '86, y que se basa en evidencias de homoplasias para estimar la confiabilidad de los caracteres (ver Carpenter, 1988).

INTRODUCCION

En el contexto geológico, se ha seguido a Cione y Tonni (1991, y com. pers.) en cuanto a considerar a las Edades-Mamífero (Pascual *et al.*, 1965; Marshall *et al.*, 1983) como "Pisos/Edades", destacando su estrecha vinculación con unidades de tipo cronoestratigráfico.

I. EDAD, CORRELACION Y PALEOAMBIENTES DE LOS DEPOSITOS ENTRERRIENSES

En Argentina se han reconocido depósitos de sedimentitas marinas del Mioceno medio y Mioceno tardío de las que se exhumaron restos de mamíferos marinos en varios puntos del país, desde el área mesopotámica, unos kilómetros al Norte de la ciudad de Paraná (31° 20' latitud Sur), hasta el valle inferior del río Chubut (43° 20' I.S.).

Los afloramientos marinos de esta edad han sido de los primeros en ser estudiados en el territorio argentino. Autores como D'Orbigny (1842), Darwin (1838), Bravard (1858), Burmeister (1859), Ameghino (1906), entre otros, se ocuparon tempranamente de ellos. Aunque Doering (1882) y Ameghino (1889, 1893, 1906) consideraron la edad de estos sedimentos como oligocena y otros (D'Orbigny, 1842; Bravard, 1858; Darwin, 1838) como simplemente terciaria, la mayoría los consideró pertenecientes al Terciario tardío, principalmente al Mioceno superior aunque también al Plioceno (Frenguelli, 1920, 1926; Ortman, 1902).

Frenguelli (1920, 1926) retoma una propuesta de Doering (1882) que reconoce la presencia de más de una transgresión marina en área de Paraná, esquema que se extendió para los afloramientos de Patagonia (Frenguelli, 1926). La discusión entre aquellos que aceptaban las propuestas de Frenguelli (*i.e.* Reig, 1957; Pascual y Bondesio, 1961; Castellanos, 1965; Yrigoyen, 1969;

Pascual y Odreman Rivas, 1973) y los que, al igual que D'Orbigny, reconocían una única transgresión (que, a lo sumo, tuvo características pulsatorias; *i.e.* Darwin, 1838; Bravard, 1858; Ameghino, 1906; Bonarelli y Nágera, 1913; Scartascini, 1954) continuó hasta tiempos recientes. La disputa puede considerarse sanjada desde el esquema presentado por Aceñolaza (1976) favoreciendo la interpretación de una única transgresión.

Todos estos depósitos han sido considerados como el producto de la denominada "transgresión Entrerriense", que cubrió gran parte del territorio argentino, principalmente el Noreste del país (cuenca Chaco-Paranense), y el área costera del Norte de Patagonia. La denominación informal de "Entrerriense", utilizada como Piso Entrerriense por algunos autores, agrupa sedimentos que corresponden a varias unidades litoestratigráficas distintas: *i.e.* F. Paraná (Yrigoyen, 1969), en Entre Ríos, Grupo Santa María (Bertels y Zabert, 1969) en Tucumán y Catamarca, unidades marinas no nominadas en el subsuelo de las cuencas del Colorado y del Salado en la provincia de Buenos Aires, Facies Balneario La Lobería (Angulo y Casamiquela, 1982), F. Gran Bajo del Gualicho (*partim*) (Sepúlveda, 1982), F. Puerta del Diablo (Sepúlveda, 1982) en Río Negro y F. Puerto Madryn (Haller, 1978) en Chubut. Casi desde los primeros estudios, se consideró contemporáneos a los afloramientos de Patagonia y Paraná, aún cuando se discrepaba en cuanto a la edad.

En Paraná la formación homónima no tiene base expuesta y su espesor por encima del nivel de río alcanza los 30 metros (Aceñolaza, 1976:99, 102). Se ha

interpretado que la transgresión marina formó en la cuenca Chaco-Paranense un amplio engolfamiento, de aguas someras y cálidas (Scartascini, 1954), interpretación que se ve apoyada por la mayor parte de la fauna registrada (Bertels, 1979; del Río, 1991). Algunos autores sugieren que dicho engolfamiento no es más que el extremo sur de una vía marina intracontinental que habría comunicado el Atlántico Sur con el área caribeana (vease del Río, 1990:210-211).

La edad atribuida a los afloramientos de Paraná ha sido objeto de discusión, y el panorama resulta aún hoy algo confuso. Dejando de lado la propuesta de Doering (1882) y Ameghino (1889, 1893, 1906) quienes los consideraron oligocenos, en términos generales hay consenso en considerar a la F. Paraná de edad miocénica. Sin embargo no hay acuerdo en lo que se refiere a su ubicación dentro del Mioceno. Aceñolaza (1976) y Aceñolaza y Sayago (1980) la refirieron al Mioceno superior. Por otro lado, de Muizon y Bond (1982) la consideraron Mioceno medio. Estos últimos autores interpretaron que las asignaciones al Mioceno superior postuladas por autores anteriores se realizaron teniendo en mente el concepto de "Mioceno corto". Sin embargo, un análisis detallado de la información utilizada por estos autores revela algunas discrepancias. Aquellos autores que se ocuparon de la microfauna de esta unidad, trabajaron con el criterio europeo de "Mioceno largo", debido a que usaron los patrones de comparación de la escala europea para los foraminíferos. Sin embargo, los autores que se ocuparon de los vertebrados, en especial los continentales, utilizaron el concepto de "Mioceno corto". Las confusiones

proceden de la utilización simultanea de ambos conceptos de manera inadvertida, con el fin de determinar la edad de las unidades involucradas (véase por ejemplo Zabert y Herbst, 1977).

El problema se vio agravado por la extensión temporal que se le atribuía al Mesopotamiense (suprayacente) extendiéndose del Piso/Edad Chasiquense al Montehermosense (Mioceno superior a Plioceno, o Plioceno en el contexto del "Mioceno corto"). Como se discutirá en la Tercera Parte de esta tesis, una tal extensión temporal para el Mesopotamiense no tiene fundamento, y la aparente disparidad de los grados evolutivos de sus mamíferos puede ser explicada de otro modo. De lo anterior surge que la atribución de la F. Paraná al Mioceno medio por parte de Muizon y Bond (1982) se debe a una confusión.

La mayor parte de los autores en la actualidad apoyan una edad miocénica tardía para la sección de la Formación Paraná aflorante en el sur de la Provincia de Entre Ríos (Martinez, 1989). Recientemente, en base a estudios sobre asociaciones de moluscos, fundamentalmente bivalvos, del "Entrerriense" en Argentina se han sugerido estrechas afinidades con las faunas de moluscos del Mioceno medio de la Provincia Miocénica Caribeana (del Río, 1988, 1990, 1991a, 1991b). El núcleo de la fundamentación descansa sobre la presencia de una asociación de pectínidos gigantes, el estado morfológico de los representantes del género *Chesapecten*, y los biocrones combinados de un conjunto de géneros (del Río, 1988, 1991b), cuyos mejores registros proceden de los depósitos "entrerrienses" de Patagonia septentrional (ver más adelante). Del

Río (1991a:21) destaca que los niveles de identidad específica entre las faunas de Patagonia y Paraná son bajos para áreas tan próximas, pero son altos a nivel genérico. La autora concluye que estos datos podrían indicar un cierto grado de heterocronía entre los depósitos de Patagonia y Paraná, aunque incluye a ambos en el Mioceno medio.

Los mamíferos marinos de la F. Paraná no concuerdan con esta determinación. La presencia de Balaenidae y Physeteridae de tipo moderno, de Balaenopteridae (desconocidos en todo el mundo antes del Mioceno tardío), y la ausencia, hasta el momento, de formas en común con los depósitos de Patagonia septentrional, sugieren que, al menos los términos superiores de esta unidad, deberían ubicarse en el Mioceno tardío.

En Patagonia septentrional, los mejores afloramientos de la F. Puerto Madryn corresponden a los de la Península Valdés y alrededores de Puerto Madryn (Rovereto, 1913, 1921; Frenguelli, 1926; Haller, 1978; Scasso y del Río, 1987), donde alcanza espesores de hasta 100 mts. Como se mencionó más arriba, la asociación de moluscos bivalvos de esta formación presenta afinidades caribeanas y sugiere una edad miocénica media (del Río, 1988). Esta interpretación se ve reforzada por la existencia de dataciones radioisotópicas K/Ar procedentes del tope de la secuencia en Punta Cracker, sur del Golfo Nuevo, arrojando un promedio de 9,41 Ma (Zinsmeister et al., 1981). Al respecto se deben tomar en cuenta dos aspectos: las edades K/Ar deben considerarse sólo como edades mínimas (Ford y Schwarcz, 1981), y que las

muestras proceden del tope de la formación.

En la asociación de mamíferos marinos faltan los representantes típicos del Mioceno tardío (*i.e.* Balaenopteridae, Delphinidae, Phocoenidae), y en su conjunto presentan afinidades con las formas del Mioceno medio de América del Norte y Europa. La presencia de una especie de Balaenidae, un elemento aparentemente moderno, debe interpretarse como el producto de un endemismo a nivel familiar. *Morenocetus parvus* Cabrera, 1926 del Mioceno temprano del valle del río Chubut, el representante más antiguo y arcaico de la familia es, aparentemente, la forma más próxima a la entrerriense. Los Eurhinodelphidae, típicos del Mioceno medio, están representados con dudas por un húmero, elemento que no es completamente diagnóstico. Los Squalodontidae, por su parte, no se han registrado hasta hoy.

Por último, Pascual (1986) correlacionó la retirada del "Mar Paranense" con el descenso del nivel del mar ubicado entre los 10.5 y 7 M.a. (Haq et al. 1987), lo que coincide con la progresiva somerización que se observa en los afloramientos de península Valdés y Puerto Madryn, que rematan en el desarrollo de paleosuelos (Scasso y del Río, 1987).

Desde el punto de vista paleoambiental, los depósitos del Norte de Patagonia representan un área muy próxima a la costa, con canales de marea y que en ciertas zonas podría quedar descubierta en mareas bajas. Son frecuentes los depósitos de tempestitas (Scasso y del Río, 1987). Por lo anterior es posible

inferir que esta región correspondería a una zona de aguas someras y cálidas pero de costa abierta. Por el contrario, los depósitos de Paraná sugieren un área protegida, de aguas someras, cálidas y tranquilas. En ambas regiones la fauna de invertebrados y parte de la de vertebrados sugiere temperaturas más altas que las actuales en la misma región. Del Río (1991b) estima entre 18° y 20° la temperatura de invierno y más de 24° la de verano.

II. SISTEMÁTICA

1. MAMIFEROS MARINOS DEL MIOCENO MEDIO DEL NORTE DE PATAGONIA

Orden Cetacea

Suborden Odontoceti

Superfamilia Physeteroidea

Familia Physeteridae

Género *Patagophyseter* gen.nov.

Diagnosis. Physeteridae diferente de *Aulophyseter* e *Idiophyseter* porque presenta un único foramen infraorbitario a cada lado del cráneo; difiere de *Diaphorocetus*, *Idiorophus*, *Idiophyseter* y *Orycterocetus* por carecer de septos interalveolares bien definidos en el maxilar; de *Physeter* y *Scaldicetus* se distingue porque el rostro es anteriormente más estrecho; es diferente de *Aulophyseter*, *Idiorophus*, *Idiophyseter*, *Orycterocetus*, *Physeter* y *Diaphorocetus* por que presenta una proyección anterior de los pterigoides que contacta los maxilares y por la presencia de un foramen dorsal en el premaxilar izquierdo; de *Aulophyseter* y *Physeter* se diferencia porque presenta dos forámenes por detrás de la incisura maxilar; de *Physeterula* se distingue por la mandíbula más robusta y la serie dentaria más corta que en el último; es

distinto de *Kogia*, *Praekogia* y *Scaphokogia* porque carece de septo facial.

Etimología: de Patagonia, haciendo referencia al la región de la procedencia de los ejemplares; y *Physeter* género tipo de la familia.

Especie tipo: *Aulophyseter rionegrensis* Gondar, 1975

Patagophyseter rionegrensis nueva combinación

Sinonimia. *Aulophyseter rionegrensis* Gondar, 1975

"*Aulophyseter*" *rionegrensis* Cozzuol, 1986

Diagnosis. La misma que la del género por monotípia.

Holotipo. MLP 62-XII-19-1, cráneo prácticamente completo con ambos dentarios, atlas, complejo cervical, periótico y bulla timpánica izquierdos en su posición natural y varios dientes.

Paratipo. MLP 62-XII-18-1 cráneo incompleto.

Material referido. MPEF-PV 505 un periótico derecho aislado.

Procedencia geográfica. El holotipo procede de la localidad de Fuerte Argentino, 30 Km. al SSE de la ciudad de San Antonio Oeste, en el área intermareal. El paratipo fue hallado a 3 Km. al SEE de San Antonio Oeste a 7 Kmts. de la costa. Material referido a esta especie, consistente en un periótico aislado, procede del valle inferior del río Chubut, en las proximidades de Loma Blanca (Bryn Gwyn).

Procedencia estratigráfica. Los niveles de los que se exhumaron los restos de esta especie fueron asignados por Gondar (1975) al "Rionegrense". Este nombre informal se utilizaba para designar sedimentitas (marinas y continentales) del Terciario tardío. Si bien no se ha dado a las sedimentitas de las que se extrajeron los restos en cuestión un nombre litoestratigráfico formal, es posible que sean correlacionables en parte con las de la Formación Puerta del Diablo (Sepúlveda, 1978), con localidad tipo en el Gran Bajo del Gualicho, y en parte con la Formación Gran Bajo del Gualicho, de la misma localidad (Sepúlveda, 1983) y su antigüedad se estima Mioceno medio (ver discusión geológica). El periótico referido a esta especie procede de sedimentitas referidas a la F. Puerto Madryn, Mioceno medio.

Descripción.

Cráneo. El cráneo es de tamaño comparable al de las especies del género actual *Berardius* (familia Ziphiidae). La base del rostro es ancha, adelgazándose bruscamente hacia adelante y con el extremo anterior de los márgenes paralelos. La muesca maxilar (o antorbital) es profunda y relativamente estrecha. La incisura maxilar se encuentra por encima de la órbita. Detrás de la incisura se observan dos forámenes más pequeños. Todos estos forámenes maxilares se relacionan con el único foramen infraorbital. El premaxilar derecho está muy extendido por detrás de las narinas y cubre parcialmente al nasal izquierdo (el derecho está ausente en todos los fisetéridos). El premaxilar derecho tiene un foramen dorsal al nivel de la muesca maxilar. Un foramen similar se observa en el premaxilar izquierdo ligeramente por

delante del anterior.

En vista ventral se observan las series alveolares en las que los alvéolos presentan septos muy reducidos. El vomer esta ampliamente expuesto entre la porción palatal de los maxilares. Los pterigoides presentan una proyección anterior que contacta con los maxilares y cubre parcialmente a los palatinos, una condición similar a la que se observa en *Kogia*. Los procesos cigomáticos son largos y de contorno triangular y la fosa temporal es relativamente grande. La cavidad glenoidea es poco concava y un pequeño pero evidente proceso falciforme se observa medialmente. El proceso postorbitario del frontal es delgado y ligeramente curvado hacia adentro. El yugal es grácil y delgado. El lagrimal es triangular en vista ventral.

En vista posterior se observa que el supraoccipital presenta los margenes laterales muy cóncavos, mientras que los exoccipitales son convexos lateralmente. El foramen magnum es oval con su eje mayor horizontal.

En vista lateral se observa el parietal que tiene una exposición relativamente grande. La fosa temporal se extiende muy hacia atrás. La órbita es grande.

Dentários. Ambos se han preservado. El derecho esta casi perfectamente preservado, mientras que el izquierdo tiene roto el extremo anterior y falta la mitad inferior de la región proximal. La sínfisis no es anquilosada y la región

sinfisaria comprende casi un tercio del largo mandibular. La serie alveolar tiene una longitud equivalente a más de la mitad de la longitud del dentario. Los alvéolos, contrariamente a los maxilares, están bien definidos y con septos interalveolares bien desarrollados. En cada rama mandibular se alojaban 19 dientes, pero solo 5 dientes incompletos se encuentran en su lugar en el dentario izquierdo. El cóndilo mandibular está situado al mismo nivel que la serie dentaria. La fosa mandibular es larga, extendiéndose a lo largo de la mitad proximal de cada dentario. El extremo anterior de las ramas mandibulares se curva ligeramente hacia arriba.

Elementos óticos. Se preservaron la bulla y el periótico izquierdos en su posición original. Se los extrajo y preparó, debiendo cortar parte del proceso posterior de la bulla que se encontraba fusionado con el cráneo. También fue imposible separar el proceso posterior de la bulla de aquél del periótico. Dentro de la cavidad timpánica se halló el martillo en su posición natural. En la descripción se incluyó también un periótico aislado referido a esta especie.

La bulla timpánica presenta una rotura en la región posteroexterna. El margen anterior es truncado, carente de espina anterior. La escotadura anterior tiene forma de U, aunque es menos profunda que en *Physeter*. La morfología del proceso sigmoideo es muy similar a la de *Physeter* y *Orycterocetus*. El involucro es menos masivo que el de *Physeter*, más similar al que se encuentra en *Orycterocetus*, con una constricción muy marcada en la mitad de su longitud. No se observa surco lateral ni quilla ventral. La prominencia posterointerna se

curva medialmente. No hay surco medio y la superficie ventral es convexa. La muesca interprominencial es más marcada que en *Physeter*. El proceso posterior de la bulla es grande y de estructura laminar. Se encontraba ubicado entre el escamoso y el proceso paraoccipital y fuertemente suturado con ambos, llegando al margen latero-externo del cráneo.

El periótico, por su morfología, es más próximo a *Physeter* que a *Orycterocetus* y *Aulophyseter*. El proceso anterior está curvado medialmente formando un ángulo de 90° respecto del proceso posterior. El proceso anterior es más alto y robusto que en *Physeter*, aunque al igual que este último su extremo anterior es bífido. El osículo accesorio es proporcionalmente menor y el proceso anterior más delgado que en *Physeter*. El proceso superior es más prominente en *Physeter* que en *Patagophyseter*. El proceso posterior está fuertemente suturado con el proceso posterior de la bulla, al punto de que su separación es imposible sin romper alguno de los elementos, pero no así con el escamoso y el proceso paraoccipital. En el ejemplar referido puede observarse el proceso posterior presenta acanaduras antero-posteriores y una proyección postero-ventral.

El martillo es en general similar a aquellos de los otros *Physeteridae* y de los *Ziphiidae*. La faceta para el yunque ocupa la mayor parte del huesecillo, mientras que el proceso anterior es proporcionalmente pequeño. El manubrio es relativamente mayor que otros fiseteroideos, aunque pequeño en relación a otros odontocetos.

Dientes. Sólo cinco dientes se hallaron en su posición en el dentario izquierdo. Varios dientes se encontraron en la matriz que rodeaba el cráneo. Dado que el número de dientes excede el que contendrían los dos dentarios, varios de ellos debieron estar alojados en los maxilares y debido a que el desarrollo de los alvéolos es incipiente debieron ser sostenidos por las encías.

La cavidad pulpar esta abierta en todos los dientes. El esmalte está preservado en muy pocos y restringido al extremo superior de la corona, por lo que desaparece en las primeras fases de desgaste.

Vértebras cervicales. Como en la mayoría de los *Physeteroidea* el atlas se encuentra libre mientras que las seis vértebras restantes forman un complejo cervical único.

En el atlas el canal neural es proporcionalmente mayor que en *Physeter*, pero los márgenes latero-internos son casi rectos y en forma de "V". El margen superior es muy curvado. La espina neural es muy pequeña. Los procesos transversos son bífidos como en otros odontocetos pero diferente a lo que ocurre con *Physeter* en el cual son simples. Las facetas articulares anteriores son relativamente planas, sin un cuello distinguible a excepción del borde superior en donde la cara articular tiene un borde libre. Las facetas articulares posteriores son prominentes pero carecen de cuello.

En el complejo cervical los cuerpos de las restantes seis vértebras

cervicales están fusionados. Sólo se preservó parte del arco neural de la séptima vértebra cervical. El axis es ancho, con un ancho y poco prominente proceso odontoideo. Las facetas articulares para el atlas son más altas que anchas y arriñonadas. La cara articular posterior, correspondiente a la última vértebra cervical, tiene forma de embudo y de contorno circular. En conjunto el atlas más el complejo cervical son más largos que en *Physeter*, por lo que el cuello debió ser más largo.

Comparación con *Aulophyseter morricei* Kellogg. Debido a que esta especie fue originalmente referida al género *Aulophyseter*, y así fue aceptada recientemente por otros autores (ver Barnes et al., 1985), creo necesario realizar una comparación detallada entre ambas especies para remarcar las diferencias que sirvieron de base para reconocer este nuevo género.

De *Aulophyseter morricei* Kellogg, 1927, especie tipo y única conocida hasta hoy, sólo se conoce el cráneo, dientes y perióticos (estos últimos son referidos, no hallados en asociación). Ni los dentários ni las vértebras cervicales pueden ser comparados.

En vista dorsal los premaxilares son más angostos en *Patagophyseter* que en *Aulophyseter* en el extremo anterior del rostro. El proceso posterior del premaxilar derecho es mucho mayor en *Patagophyseter*, sobrepasando el margen externo de la narina izquierda. El premaxilar izquierdo de *Patagophyseter* tiene un foramen que no tiene homólogo en *Aulophyseter* y su

extremo posterior sobrepasa el borde posterior de las narinas. La incisura maxilar es más grande en *Aulophyseter* y sólo se observa un foramen por detrás de ella, mientras que *Patagophyseter* presenta dos.

En vista ventral se observa que la serie alveolar en *Patagophyseter* presenta paredes interalveolares rudimentarias, mientras que están ausentes en *Aulophyseter*. Este último género se caracteriza por presentar dos forámenes ventrales en el maxilar relacionados con el sistema infraorbitario, mientras que *Patagophyseter*, al igual que la mayor parte de los miembros de la familia, presenta sólo uno. La fosa temporal es mucho más grande en *Patagophyseter* y consecuentemente difiere también la morfología y extensión del aliesfenoides de aquella de *Aulophyseter*. En éste los procesos hamulares de los pterigoides son divergentes, mientras que son paralelos en *Patagophyseter*, el que además presenta una proyección de los pterigoides que cubre los palatinos y alcanza los maxilares. Los procesos cigomáticos son más largos en *Patagophyseter*.

En vista posterior los cóndilos occipitales y el foramen magnum se ubican relativamente más altos en *Aulophyseter*. Los márgenes laterales del supraoccipital en *Patagophyseter* son marcadamente cóncavos en lugar de casi rectos como en *Aulophyseter*, mientras que los exoccipitales son muy convexos en *Patagophyseter* y mucho menos en *Aulophyseter*.

El yugal de *Patagophyseter* es más delgado y grácil y la fosa temporal se extiende mucho más atrás. La órbita está ubicada relativamente más adelante en

este género y es más grande. La exposición del parietal es más reducida en *Aulophyseter*.

Ubicación sistemática y filogenética de *P. rionegrensis*. Discusión de las relaciones intragrupalas.

Los Physeteroidea constituyen uno de los grupos de odontocetos con registro fósil más extenso. Los más antiguos representantes proceden de sedimentitas de la Formación Gaiman (Piso Leonense, Oligoceno tardío-Mioceno temprano) del valle inferior del río Chubut (Moreno, 1892; Lydekker, 1893; Kellogg, 1928). Recientemente se ha propuesto que *Ferecetrotherium kelloggi*, del Oligoceno tardío de la región del Cáucaso, y conocido sólo por una mandíbula y restos asociados, pertenece a esta familia (Barnes, 1985), lo que parece apoyado por la morfología del periótico y por nuevos hallazgos aún inéditos (Mchedlidze, 1984; com.pers.). A lo largo del Mioceno se diversificaron, alcanzando su máxima diversidad durante el Mioceno medio y comienzos del Mioceno tardío. En la actualidad sobreviven sólo tres especies agrupadas en dos géneros.

Las relaciones sistemáticas y filogenéticas intra y extragrupalas de esta superfamilia han sido objeto de controversias. Como señalan Barnes et al. (1985:23) es necesaria aún una revisión del grupo que se base en materiales diagnósticos. El principal problema se encuentra en que muchas especies se

basaron en material inadecuado, tales como dientes aislados, fragmentos mandibulares y rostrales o elementos aislados del esqueleto postcraneano, todos los que son de escasa significación en la sistemática de los odontocetos (ver Barnes, 1976). No obstante esto, en por lo menos doce especies (incluyendo las tres vivientes) se conoce bastante del cráneo, el que constituye un elemento suficientemente útil para un análisis filogenético de este grupo. La siguiente discusión sistemática se basa en esas especies, y no considera las muchas que se han basado en elementos considerados no diagnósticos.

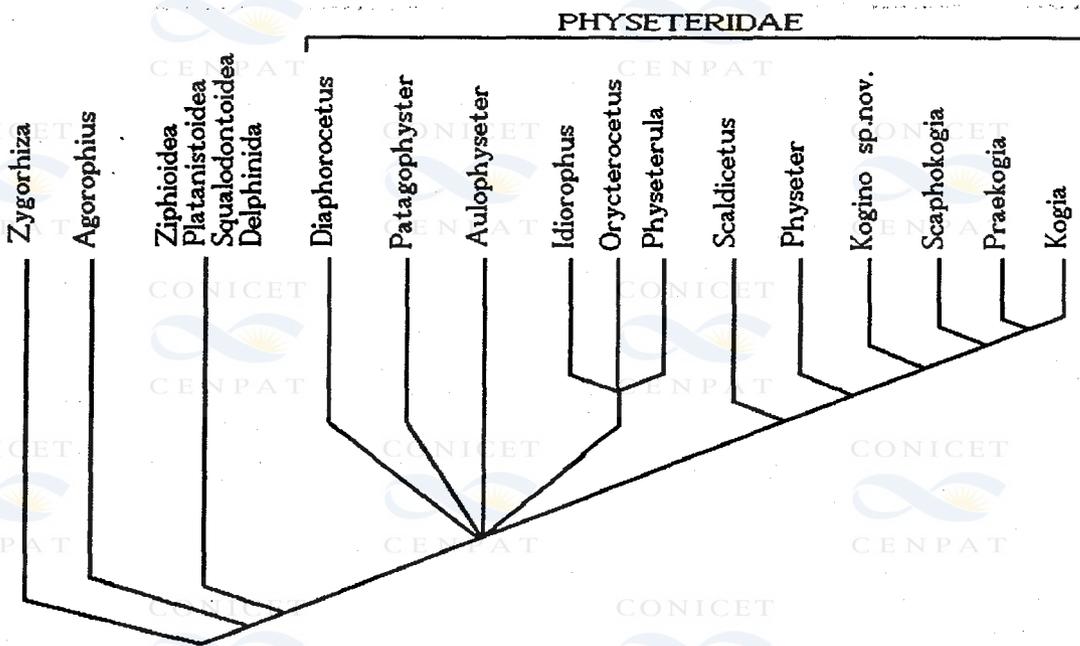


Figura 1. Cladograma de consenso estricto presentado las relaciones filogenéticas de los Physeteroidea. La matriz y los caracteres se presentan en el Apéndice 1.

Ultimamente la mayor parte de los autores que se han ocupado de la sistemática de los odontocetos han coincidido en considerar a los Physeteroidea (o Physeteridae) como el grupo hermano del resto de los odontocetos con telescopización craneana completa (Mead, 1975; Muizon, 1984, 1988; Heyning, 1989; Barnes, 1990; Cozzuol, 1990b; 1991). Algunos, sin embargo, consideran que los Ziphiioidea (o Ziphiidae) conforman un grupo monofilético junto con los Physeteroidea (Muizon, 1984; 1988; 1991). Esta postura se contrapone a múltiples datos, procedentes de diversas fuentes, tales como osteológicas, de anatomía blanda, serológicas y cariológicas (Mead, 1975; Fraser y Purves, 1960; Heyning, 1989; Barnes et al., 1985; Arnason y Benirshke, 1973; Arnason et al., 1977) todas las que indican que los Ziphiioidea son más similares a los demás odontocetos que a los Physeteroidea, y que estos últimos presentan características únicas dentro del suborden.

Las relaciones intragrupalas son asimismo materia de desacuerdos. Prácticamente todos los autores coinciden en que *Kogia* y las formas fósiles relacionadas (i.e. *Scaphokogia* y *Praekogia* y otras aún no descritas) deben separarse del resto de los Physeteroidea, ya sea a nivel subfamiliar o familiar. Es importante destacar que una estrecha vinculación entre *Kogia* y *Physeter* ya fue señalada por Raven y Gregory (1933).

Entre aquellos que sostienen una diferenciación a nivel familiar (Barnes et al., 1985; Muizon, 1988) se suele dividir a la familia Physeteridae en dos subfamilias, Physeterinae y Hoplocetinae.

Con el objeto de poner a prueba las hipótesis sistemáticas previas se reunió información de las especies en las que se conoce el cráneo. Se seleccionaron siete taxones (a nivel genérico) como grupos externos para permitir polarizar los caracteres. Se tomaron en total 19 caracteres, todos ellos osteológicos y craneanos (incluyendo dientes, elementos óticos y mandíbulas) y uno en vértebras cervicales. Para el análisis se utilizó el programa Hennig'86 versión 1.5 de J.S.Farris (1988) y Clados versión 1.2 de K.Nixon (1992).

Los resultados indican que los Physeteroidea son el grupo hermano del resto de los odontocetos con telescopización completa, mientras que los Ziphioidea se agrupan más próximos a estos últimos que a los Physeteroidea como proponen algunos autores.

Respecto de las relaciones intragrupales, *Diaphorocetus pucheti*, del Mioceno temprano de Patagonia, un clado integrado por los géneros *Idiorophus*, *Physeterula* y *Orycterocetus*, más *Patagophyseter* y *Aulophyseter*, y el clado compuesto por *Scaldicetus*, *Physeter*, *Kogia*, *Praekogia*, *Scaphokogia* y una forma aún no descrita (bajo estudio por el Dr. Frank C. Whitmore Jr., del National Museum of Natural History, Washington D.C., EE.UU) conforman una politomía no resuelta. Las especies del "grupo *Kogia*", que constituyen un grupo monofilético (*i.e* *K.simus*, *K.breviceps*, *Scaphokogia cochlearis*, *Praekogia cedrosensis*, y la nueva forma mencionada más arriba), comparten un ancestro común inmediato con *Physeter*. *Scaldicetus*, *Physeter* y las especies del "grupo *Kogia*" constituyen un grupo monofilético y una secuencia evolutiva. La

nueva especie en estudio por el Dr. F. Whitmore, retiene algunos caracteres claramente primitivos, como la presencia de un nasal, en tanto que ambos se han perdido en los demás koginos, y de la morfología de la región preorbitaria más similar a *Physeter*, con una doble "muesca antorbitaria". *Scaphokogia* aparece como un grupo divergente del resto de los "koginos", con un cráneo muy estrecho y el septo facial desplazado hacia la izquierda, en tanto que ocupa una posición central en *Kogia* y *Praekogia*. Estas últimas comparten el presentar la muesca antorbital incluida en la concavidad craneana.

Estos resultados resultan relevantes porque presentan diferencias significativas con las propuestas anteriores, particularmente en lo relacionado con las relaciones internas de la superfamilia. La subfamilia Hoplocetinae, frecuentemente utilizada para reunir a los fiseteroideos con dentición superior funcional, aparece aquí como un grupo parafilético. La separación de las especies del "grupo *Kogia*" en un taxón independiente implicaría reconocer o bien un grupo parafilético para el resto de los miembros del clado, o aumentar innecesariamente el número de taxones del mismo rango. Por lo anterior, se prefiere no establecer divisiones internas en la familia Physeteridae, única incluida en la superfamilia Physeteroidea.

Familia Ziphiidae

Notoziphius gen.nov.

Diagnosis. Zífido distinto de *Mesoplodon*, *Indopacetus*, *Hyperoodon* y *Ziphius* por carecer de crestas premaxilares evertidas lateralmente; se distingue de *Hyperoodon*, *Mesoplodon* e *Indopacetus* porque los nasales están proyectados hacia adelante más allá de las crestas premaxilares; de *Berardius*, *Squaloziphius* y *Ninoziphius* se distingue por una mayor asimetría del vértex y una menor exposición de los frontales en dicha región; de *Tasmacetus* difiere por una asimetría de los nasales más acentuada y por que el margen posterior del vértex es más ancho; se diferencia de *Ziphius*, *Tasmacetus*, *Hyperoodon*, *Mesoplodon* e *Indopacetus* porque el desarrollo de las crestas premaxilares es menor; de *Ziphius*, *Hyperoodon*, *Mesoplodon* e *Indopacetus* difiere por presentar alvéolos bien desarrollados en el maxilar y el dentario; de *Ziphius*, *Choneziphius* y *Ziphistrostrum* se distingue porque los nasales presentan un contorno netamente triangular y carece de acuencamiento prenasal de los premaxilares.

Etimología. Del griego *notos* = Sur y *Ziphius*, género tipo de la familia.

Especie tipo. *Notoziphius bruneti* sp.nov.

Notoziphius bruneti sp.nov.

Diagnosis. La misma que la del género por monotipia.

Etimología. En homenaje a Don Rodolfo Brunet, quien halló el ejemplar tipo y es profundo conocedor de la geología y paleontología de las áreas de Península Valdés y Puerto Madryn.

Holotipo. MPEF.PV 510. Cráneo parcial, con el rostro y la región basicraneana mal conservada, más fragmentos de ambos dentarios.

Procedencia geográfica. Barrancas al Oeste de la Baliza Punta Flecha, extremo Norte de la playa El Doradillo, costa Oeste del Golfo Nuevo.

Procedencia estratigráfica. Niveles inferiores de la F. Puerto Madryn (Mioceno medio).

Descripción.

Cráneo. Se ha conservado la mayor parte del cráneo del ejemplar, faltando el proceso cigomático y región ótica izquierda, basioccipital, parte e los procesos ascendentes de los maxilares, ambas bullas y perióticos, pterigoides y el extremo anterior del rostro. La región del vértex esta muy bien conservada. Los nasales son proporcionalmente muy grandes, triangulares y asimétricos, siendo el derecho mucho mayor. Los frontales se observan como un angosta banda por detrás de los nasales. Las crestas premaxilares son pequeñas y poco prominentes, similares a las de *Berardius*. Las crestas maxilares son bajas, con una condición similar a la que se observa en *Berardius*. El rostro, en su parte

dorsal, está relativamente mal preservado, pero los elementos constitutivos pueden reconocerse con claridad. No se observa paquiostosis, frecuente en *Mesoplodon*, *Ziphius* y algunas formas fósiles poco conocidas. Los premaxilares, al menos en su región proximal, no contactan medialmente, por lo que el canal vomerino está abierto dorsalmente.

En vista lateral, el rostro es aplanado, aunque no tanto como en *Ninoziphius*. Al igual que en este último género, así como en *Tasmacetus* y *Ziphirostrum* se observa un canal alveolar continuo, de posición ventrolateral, con esbozos de separación que permite reconocer once alvéolos del lado izquierdo. Por la profundidad y tamaño de los alvéolos, es posible que ellos alojaran dientes funcionales. La fosa temporal es de mayor tamaño que en los zífidos vivientes, en *Ninoziphius* la región occipital está mal preservada, por lo que no es posible compararlo. La región orbitaria es grande. El proceso cigomático es corto y robusto, con la cavidad glenoidea curvada y estrecha, con un fuerte proceso post-glenoideo.

En vista ventral el rostro es plano anteriormente, pero es más convexo hacia atrás. Al igual que en *Tasmacetus*, el vómer aparece medialmente justo por delante de los pterigoides, formando una estructura triangular. No se observa sutura entre palatinos y maxilares, aunque, aparentemente, los primeros deberían estar presentes. Por ellos es posible que ocurra aquí algo similar a lo observado en *Ninoziphius* y en algunos especímenes de *Mesoplodon* en los que las suturas han desaparecido. A unos 90 mm. por delante de la aparición

proximal del vómer, éste vuelve a aparecer entre los maxilares. Los pterigoides no se han conservado y la región palatal posterior está muy destruída.

En vista posterior, el occipital tiene un contorno groseramente hexagonal, con el borde superior que contacta con los frontales en el vértex, más ancho que en las especies vivientes. Tampoco aquí es posible la comparación con *Ninoziphius*.

Dentarios. Sólo se conservan fragmentos de ambos dentarios, conteniendo un canal alveolar, sin tabiques interalveolares. Los alvéolos son profundos y numerosos, por lo que se infiere que la dentición inferior era numerosa y funcional. No se ha conservado la región sinfisaria ni el extremo anterior, por lo que no es posible saber si los dientes apicales eran mayores que el resto, como ocurre en *Ninoziphius* y *Tasmacetus*.

Discusión. Esta especie es una de las más antiguas y primitivas conocidas hasta hoy para la familia. Las relaciones filogenéticas y, en consecuencia, la sistemática de la familia ha sido recientemente analizada por de Muizon (1991).

Anteriormente Moore (1968) propuso un esquema ligeramente diferente.

Por la morfología de los nasales, unidos medialmente y proyectados hacia adelante, *Notoziphius* debería considerarse perteneciente a la tribu Berardini de la subfamilia Ziphiinae (*sensu* de Muizon, 1991). Sin embargo, excepto *Squaloziphius*, *Berardius* es el representante más primitivo de la familia

en cuanto a la estructura craneana, con poco desarrollo de las crestas premaxilares y sin proyección del vértex hacia adelante. Los nasales son los elementos más importantes del vértex, pero los frontales también ocupan un área significativa. En *Tasmacetus* las crestas premaxilares se hacen más prominentes y el vértex está proyectado hacia adelante como en las restantes especies. Los nasales son muy prominentes, mientras que los frontales están notablemente reducidos a estrechas bandas de tamaño poco significativo. *Notoziphius* presenta una condición intermedia entre estos dos géneros. Las crestas premaxilares son muy poco mayores que en *Berardius*, pero los nasales son mucho más grandes e incluso más asimétricos que en *Tasmacetus*. Al igual que en este último los frontales están muy reducidos en el vértex.

En *Ziphius* y *Ziphirostrum* los nasales son muy prominentes y los frontales reducidos como en *Notoziphius* y *Tasmacetus*, pero las crestas premaxilares son mucho más prominentes y divergentes. Por otra parte, en *Indopacetus* (= *Mesoplodon pacificus*), *Mesoplodon* e *Hyperodon* las crestas premaxilares están lateralmente expandidas, pero los nasales son relativamente pequeños y los frontales proporcionalmente grandes.

Por lo visto anteriormente, no debería descartarse la posibilidad de que *Berardius* (tal vez conjuntamente con *Ninoziphius*) constituya el grupo hermano del resto de los Ziphiidae (excepto *Squaloziphius*), lo que cambiaría ligeramente el esquema presentado por Muizon (1991, fig.5). Sin embargo, es necesaria una reevaluación exhaustiva de las relaciones de esta familia para lo cual resulta



necesario reestudiar algunas de las especies fósiles, particularmente los nuevos especímenes de *Ninoziphius* y las de los géneros *Ziphirostrum* y *Choneziphius*.

Dicha revisión excede el marco de esta tesis.



Superfamilia Squalodontoidea

Familia ?Eurhinodelphidae

Eurhinodelphiidae? indet.

Material. MPEF-PV 504. Un húmero derecho completo, con el borde anterior erosionado.

Discusión. El húmero pertenece a un odontoceto pequeño, de tamaño significativamente menor que *Eurhinodelphis bossi* Kellogg, 1925, y sólo ligeramente menor que *Phocaenopsis mantelli* Huxley, 1859 (ver Fordyce, 1981).

En vista anterior el húmero es notablemente curvado en sentido medial. La cabeza es oval, relativamente más pequeña que en los Delphinida y puede observarse un cuello bien definido, pero muy corto. La diáfisis larga, y pese a la erosión que ha sufrido en el margen anterior, puede observarse una prominencia hacia la mitad de la diáfisis sobre la cresta deltóidea, denominada tuberosidad delto-pectoral. Un profundo canal separa la tuberosidad mayor de la menor. A diferencia de los Delphinida vivientes, la tuberosidad mayor es la más prominente. Esta última es prácticamente continua con la cabeza del húmero. El extremo distal es ligeramente ensanchado, presentado las facetas para el radio y la ulna bien delimitadas por una cresta. En la base del borde posterior se encuentra la faceta para el olécranon, bien evidente y grande. La fosa para la

inserción del músculo *infraespinatus*, ubicada medialmente en la diáfisis, es grande y relativamente profunda. En posición postero-distal a la anterior se observa el área de inserción del músculo *latissimus dorsi*. El desarrollo de la tuberosidad mayor sugiere una poderosa inserción del músculo *subescapularis*. Bordeando el margen lateral de la epífisis distal se observa una cresta que se interpreta como la inserción del músculo deltoides.

La afinidades con los Eurhinodelphidae están basadas en características basicamente primitivas, sumadas a su tamaño pequeño. Este ejemplar es muy similar a la holotipo de *Phocaenopsis mantelli*, que fuera referido como *Odontoceti incertae sedis* por Fordyce (1981), aunque destacó las afinidades con los Eurhinodelphidae. En términos de similitud general, el húmero en cuestión se asemeja más a los de los miembros de esta última familia que a ningun otro odontoceto.

Medidas del húmero MPEF.PV.504

Largo máximo	78,9 mm.
Largo anteroposterior de la epífisis distal	34,6 mm.
Largo anteroposterior de la epífisis proximal	31,7 mm.
Diámetro proximo-distal de la cabeza	31,8 mm.

Suborden Mysticeti
Familia Balaenidae

Género *Goos* Gen. nov.

Diagnosis. Balaenidae de tamaño pequeño, distinto de *Balaena* y *Eubalaena* porque presenta el rostro relativamente corto, poco curvado y ancho, de contorno netamente triangular; de *Neobalaena* difiere porque el supraoccipital no se prolonga por delante de los procesos supraorbitarios y éstos son más angostos y más largos; de *Morenocetus* difiere por su tamaño menor, porque los procesos cigomáticos son menos evertidos y la fosa temporal es menor.

Etimología. Del tehuelche meridional *goos* = ballena.

Especie tipo. *Goos valdesensis* sp. nov.

Goos valdesensis sp. nov.

Diagnosis. La misma que el género por monotipia.

Etimología. Por la localidad de procedencia, Península Valdés.

Holotipo. MPEF-PV 502. Cráneo completo, muy bien preservado, con partes de ambas regiones óticas, sin las mandíbulas.

Paratipo. MPEF-PV 503. Neurocráneo incompleto, sin los procesos

supraorbitarios de los frontales y el escudo occipital roto.

Procedencia geográfica. El holotipo fue exhumado de la planicie de marea en Punta Pardelas, al Este de Puerto Pirámide, costa Norte del Golfo Nuevo; el paratipo procede de la restinga de la costa Sur del Golfo San José, Lote 39. Ambas localidades en Península Valdés, Provincia del Chubut.

Procedencia estratigráfica. Niveles inferiores de la F. Puerto Madryn (Mioceno medio).

Descripción.

Cráneo. La descripción que aquí se presenta es preliminar, y basada en comparaciones con los géneros vivientes y *Morenocetus*, debido a que las demás especies fósiles no han estado disponibles para su comparación.

En vista dorsal el cráneo presenta un escudo occipital de contorno triangular con el extremo anterior romo, cuyo margen anterior no sobrepasa el borde anterior de los procesos supraoccipitales de los frontales. El foramen magnum es de posición posterodorsal, de tamaño proporcionalmente grande. Los procesos supraorbitales de los frontales son estrechos y descienden abruptamente desde el vértex, sin mediar escalón alguno como en los Balaenopteridae. A diferencia de *Morenocetus* y *Caperea* estos son largos y estrechos como en *Balaena* y *Eubalaena*, pero orientados latero-posteriormente, de manera similar a los dos primeros. El rostro es comparativamente corto, de contorno triangular y prácticamente no curvado, similar al de *Caperea*, y muy distinto a los de *Eubalaena* y *Balaena*, en los que

es estrecho, largo y fuertemente curvado.

Los procesos cigomáticos, como en *Morenocetus*, son cortos y proyectados hacia abajo y adelante, condición muy distinta de la que se observa en *Eubalaena* y, en menor medida, en *Balaena*, en los que los procesos cigomáticos son divergentes en sentido anterolateral, y relativamente largos. La fosa temporal es más pequeña que en *Morenocetus*, *Eubalaena* y *Balaena*, y carece de la proyección posterior que se observa en *Caperea*.

Elementos óticos. Del holotipo se conocen ambos perióticos, el derecho incompleto, y la bulla timpánica izquierda incompleta.

La bulla es proporcionalmente pequeña, no tan inflada como en los Balaenidae actuales. El involucro es masivo y el extremo anterior termina de manera abrupta. La cara lateral no se ha preservado.

El periótico es típicamente balénido. La región coclear es relativamente pequeña y dorsolateralmente comprimida. El proceso anterior es más corto que en la mayoría de los Balaenopteridae pero más grande que en los balénidos actuales. Este proceso es de contorno cuadrangular, lo que constituye un carácter primitivo para los cetáceos. En *Eubalaena* y *Balaena* el proceso anterior es aún más corto, alcanzando su máxima reducción en *Caperea*. En todas las formas vivientes el ángulo anterodorsal del proceso anterior está muy reducido, por lo que dicho proceso presenta un contorno triangular. El contorno

de la ventana auditiva interna es liso, sin la proyección de la lámina ósea tubular que se observa en *Eubalaena* y *Caperea*. El tamaño del proceso posterior es muy grande en relación al tamaño general del periótico. La fosa para la cabeza del martillo es casi lisa, sin presentar la concavidad que se observa en otros misticetos.

Discusión. Este balénido es muy probablemente el misticeto más pequeño registrado hasta el presente. Las vinculaciones con el resto de las especies de la familia son difíciles de establecer ya que la misma nunca ha sido revisada. Esto es particularmente grave para la mayor parte de las especies fósiles, cuyas descripciones datan de fines del siglo pasado.

En el presente estado de conocimiento de la familia Balaenidae, la observación más significativa que puede extraerse se refiere a la distribución de la misma durante la primera parte del Neógeno. Como es bien conocido en la literatura de revisión reciente, *Morenocetus parvus* es el balénido más primitivo y antiguo conocido, exhumado de los niveles de la F. Gaiman en el valle inferior del río Chubut (Mioceno inferior). Su cráneo, aunque claramente presenta las características de la familia, presenta un desarrollo del supraoccipital menor que cualquier otro balénido. Las mandíbulas exhiben un muy reducido pero evidente proceso coronoideo, estructura ausente en todos los demás miembros de la familia. En el momento de su descripción original (Cabrera, 1926) el hallazgo reafirmó la hipótesis sostenida por varios especialistas que sugerían que los Balaenida eran los misticetos más primitivos conocidos, y que no podían

vincularse con claridad a ninguno de los grupos reconocidos en ese suborden. Aún hoy, con el panorama de la evolución de los misticetos más claro, estas consideraciones siguen siendo válidas. *Goos valdesensis* presenta algunas características decididamente primitivas, como la morfología del proceso anterior del periótico y la morfología de rostro, pequeño, triangular y no curvado. El supraoccipital es prácticamente idéntico al de *Morenocetus*, pero los procesos supraorbitarios están en un estadio que puede considerarse intermedio entre los de *Morenocetus* y los de *Eubalaena* y *Balaena*.

A partir de la presencia de *Morenocetus* en el Mioceno inferior y *Goos* en el Mioceno medio de Patagonia, y la llamativa ausencia de Balaenidae en todo el mundo -incluidas las localidades del Oligoceno tardío (Duntroniano) y Mioceno temprano (Waitakiano) de Nueva Zelanda, que han brindado un importante número de misticetos (Fordyce, com.pers.)- permite postular que el origen y la evolución de esta familia durante la mayor parte del Neógeno estuvo restringida a las aguas costeras del Atlántico Sudoccidental. Los registros indican que, hacia fines del Mioceno tardío los balénidos, con especies próximas a las vivientes y de amplia distribución, se habían ya dispersado en todos los océanos. La distribución de las especies actuales, como para otros cetáceos, obedece a patrones establecidos luego del final del período glacial. El hallazgo de esta nueva especie permite cubrir parcialmente la falta de registro entre el Mioceno temprano y fines del Mioceno tardío, y sugiere que, contrariamente a lo que sucedió con otros cetáceos (*i.e.* Balaenopteridae y Delphinidae) el origen de las formas modernas de este grupo debe buscarse en el Hemisferio Sur.

Familia Cetotheriidae

"Plesiocetus" notopelagicus Cabrera, 1926

Holotipo: MLP 5-45, neurocráneo incompleto.

Discusión. Esta especie fue descrita por Cabrera (1926:372-373) sobre la base de un neurocráneo mal conservado, perteneciente a un animal de pequeño tamaño. Hasta hoy el único ejemplar conocido es el holotipo.

En la actualidad hay consenso en que las especie que Cabrera (1926) atribuyó al género *Plesiocetus* no pertenecen al mismo (Kellogg, 1928, 1934; Barnes et al., 1985). Sin embargo, como está definida convencionalmente la familia Cetotheriidae es un taxón problemático, basado en simplesiomorfías, probablemente parafilético. La mayor parte de las especies descritas proceden de Europa y América del Norte. Las descripciones disponibles son, en particular para las formas europeas, antiguas. Una revisión del grupo no puede hacerse sin reestudiar el material previamente, y sin esta revisión no es posible analizar las afinidades de la especie que aquí se trata.

Orden Pinnipedia
Familia Phocidae
Subfamilia Phocinae

Género *Kawas* gen.nov.

Diagnosis. Phocidae diferente de *Monachus*, *Mirounga*, *Properiptychus*, *Piscophoca*, *Acrophoca* y las especies agrupadas en la tribu Lobodontini por poseer un forámen entepicondileano y una prominente cresta ectepicondilar en el húmero, las falanges proximales trocleadas y la falange intermedia del dedo 5 del miembro anterior no significativamente reducida; de los Phocini y Cystophorini se distingue porque la cresta deltopectoral del húmero es continua distalmente sobre la diáfisis y los iliones no son tan divergentes ni tan profundamente excavados; de *Homiphoca* difiere por su tamaño más pequeño, porque en el femur la fosa trocantérica es más profunda, los epicóndilos y el trocater mayor son más prominentes, el radio y la ulna son más gráciles y los iliones más evertidos y ligeramente más excavados.

Etimología. Del tehuelche, *kawas* femenino de *kawa*, alude al mito de las sirenas, aparentemente originado en los elefantes marinos del Sur, *Mirounga leonina*, perteneciente a la familia Phocidae.

Especie tipo. *Kawas benegasii* sp. nov.

Kawas benegasii sp. nov.

Diagnosis. La misma que la del género por monotipia.

Etimología. En homenaje a los hermanos Guillermo y Damian Benegas, quienes hallaron el ejemplar tipo y que han prestado su generosa colaboración para el rescate de material biológico de las regiones costeras de Península Valdés.

Holotipo. MPEF-PV 501. Esqueleto parcial, articulado, sin el cráneo y mandíbula, las vértebras cervicales, las vértebras caudales posteriores a la cuarta, casi todo el miembro anterior izquierdo, la mayor parte de los miembros posteriores y la porción proximal de húmero derecho.

Procedencia geográfica. Punta San Román, costa Noreste del Golfo San José.

Procedencia estratigráfica. Niveles inferiores de la F. Puerto Madryn (Mioceno medio).

Descripción.

Escápula. Se conoce parte de las dos escápulas del holotipo. En ambas falta la fosa supraespinosa.

La espina escapular es prominente como en "*Monachus*", *Piscophoca*, *Acrophoca*, los Phocinae, así como en los Odobenidae y Otariidae, a diferencia de los Lobodontini en quienes está muy reducida. El acromion está roto, pero por lo que de él queda puede deducirse que fue pequeño.

Al igual que en *Homiphoca* y "*Monachus*" el margen posterior es triangular en sección. Como en *Homiphoca*, en los Phocinae y los Otariidae existe una marcada depresión en la región posterolateral del cuello, en la inserción del músculo *triceps brachii*. Por lo que se ha preservado de la cavidad glenoidea, puede inferirse que ésta fue ligeramente más larga que ancha, a diferencia de *Homiphoca*, en la que es más elongada en sentido transversal.

Húmero. Sólo se ha conservado la mitad distal del húmero derecho del holotipo.

Aunque el tamaño de la epífisis distal es más pequeño que en *Leptonychotes*, las proporciones sugieren que fue más largo que el de este último. Al igual que *Homiphoca*, *Monotherium* y los Phocinae, *Kawas* presenta un foramen entepicondileano, ausente en los Lobodontini, *Piscophoca*, *Acrophoca* y en el resto de los "Monachinae" (*sensu* de Muizon, 1982), pero también en los Odobenidae y Otariidae. En el borde ectepicondilar se observa una cresta, denominada cresta epicondilar ("supinator ridge" en la literatura inglesa). En los "Monachinae" esta cresta está ausente o muy reducida, en tanto que en los Phocinae está bien desarrollada. En *Kawas* el desarrollo de esta cresta es intermedio entre la condición observada en *Monotherium* y la de los Phocinae, similar a la de *Homiphoca*.

La cresta deltoidea, al igual que en la mayor parte de los "Monachinae" se prolonga sobre la diáfisis distalmente, a diferencia de los Phocinae vivientes y *Leptonychotes* en los que termina abruptamente. La fosa olecraneana es más

profunda que en los Lobodontini, pero estrecha, similar a la que se observa en *Piscophoca*, *Acrophoca* y *Homiphoca*. La fosa radial es más profunda que en la mayor parte de los Phocidae, Otariidae y Odobenidae. Las inserciones musculares de la epífisis distal son fuerte, y muy marcadas, por lo que los músculos correspondientes debieron ser fuertes. En vista lateral el hueso presenta un contorno ondulado, como en los Phocinae, a diferencia de la mayor parte de los "Monachinae". Como en los Phocinae y contrariamente a los Lobodontini, el húmero es gracil y elongado.

Radio. Sólo se conoce el radio derecho, completo y en perfecto estado de preservación.

La superficie articular proximal es más circular que en los Lobodontini y en *Homiphoca*. La tuberosidad bicipital es de posición posterolateral, como en los Lobodontini y a diferencia de la mayor parte de los "Monachinae" fósiles. La faceta ulnar es grande y continua con la faceta humeral.

La diáfisis es grácil, con un cuello delgado y bien definido y la cara medial ligeramente cóncava. El hueso es bastante comprimido lateralmente. La inserción del ligamento interóseo es muy fuerte. Las muescas para los tendones de los músculos *abductor pollicis longus*, *extensor digitorum comunis* y *extensor digitorum lateralis* son más profundas que en los Lobodontini y *Piscophoca*, más similar a la condición de *Homiphoca* y *Acrophoca*.

La faceta distal, correspondiente a la articulación con el escafoular es concavo-convexa, como en los Phocinae, en tanto que es sólo cóncava en los "Monachinae".

Ulna. Se conocen la ulna derecha completa y en perfecto estado y la mitad distal de la ulna izquierda del holotipo.

El olécranon está bien desarrollado, aunque no tanto como en *Piscophoca* o *Messiphoca*. Al igual que *Monotherium* y *Homiphoca* la faceta radial está orientada antero-lateralmente. La faceta humeral es corta y muy convexa en sentido transversal. Como en *Homiphoca*, *Monotherium* y los Phocinae existe en el borde anterior del extremo proximal de la ulna una prominente tuberosidad para la inserción del músculo *anconeus medialis*. En coincidencia con el radio, la inserción del tendón interóseo es muy fuerte, formando una tuberosidad. También el área de inserción del músculo *brachialis* es más fuerte que en los "Monachinae". La inserción del *triceps brachii* aparenta estar desplazada a una posición más medial.

Mano. Se conoce la mano derecha completa (a excepción del pisciforme) y algunos elementos de la izquierda del holotipo.

En *Kawas* los metacarpales y las falanges presentan articulaciones trocleadas, a diferencia de los "Monachinae" en los que la articulación es casi recta. Las falanges son de sección triangular como en los Phocinae, en tanto

que son planas en los "Monachinae".

A diferencia de lo que se observa en los Lobodontini, en los que el primer metacarpal es mucho mayor que el segundo, en *Kawas*, al igual que en *Piscophoca* y "*Monachus*", el metacarpal 1 es sólo ligeramente mayor que el metacarpal 2. Esto resulta intermedio entre los Lobodontini y los Phocinae, en los que el primer metacarpal es aproximadamente del mismo largo que el segundo. La mano de *Kawas* se asemeja a la de los Phocinae en que la falange proximal del dedo 1 es más larga que el metacarpal 1, Mientras que en todos los "Monachinae" y *Piscophoca* se da la condición inversa. También como en los Phocinae la falange intermedia del dedo cinco mantiene una proporción con la del dedo anterior, en tanto que en los "Monachinae" es muy reducida.

Pelvis. Se conocen ambas pelvis del holotipo, faltando en ellas la mayor parte de los púbis.

Al igual que todos los Phocidae en la pelvis de *Kawas* se observa una prominente espina isquiática y el ilion corto y evertido. A diferencia de la mayor parte de los "Monachinae", en esta especie el ilion es un poco más corto, más extendido dorsoventralmente y ligeramente más excavado, lo que la ubica en una posición intermedia entre los "Monachinae" y los Phocinae, condición similar a la que se observa en *Erignatus*. Al igual que en algunos especímenes de "*Monachus*" *tropicalis* en *Kawas* se observa en la pélvis derecha un foramen obturador, separado de la fenestra obturadora, y por el cual pasa el nervio

obturador. En el lado izquierdo se observa una escotadura, pero no está totalmente separado. En "*Monachus schauinslandi*" este foramen se presenta de manera constante de ambos lados y en todos los individuos. Ray (1977) considera esto un carácter primitivo, homólogo de los que se observa en los Otariidae.

Fémur. Se conoce el fémur derecho del holotipo, al cual le falta el cóndilo distal interno.

La morfología general de este hueso responde al patrón de los fócidos. El epicóndilo lateral y la cresta entepicondilar son mucho más prominentes que en *Homiphoca* y *Acrophoca*, reflejando una mayor potencia de los músculos que allí se insertan. En este aspecto el fémur de *Kawas* es muy similar al de *Hydrurga*.

El trocanter mayor es muy prominente y se encuentra ligeramente por encima de la cabeza del fémur, similar a lo que se observa en *Acrophoca* y *Homiphoca*, pero distinto de los Lobodontini. Una muy profunda fosa trocantérica se puede observar en la cara postero-medial del trocanter mayor. Una fosa similar, aunque notablemente menor, se observa en *Homiphoca*, *Lobodon* y *Leptonychotes*. La condición de *Kawas* en este último carácter se asemeja a la de los Phocinae.

La fosa patelar es cóncava en sentido mediolateral, al igual que en

Acrophoca, pero distinto de lo que se observa en *Homiphoca* y los Lobodontini. Una característica sorprendente y de difícil interpretación es la presencia de una prominencia en la posición en que en los Otariidae y Odobenidae se encuentra el trocánter menor. En *Kawas* esta estructura presenta el tamaño que se observa en las hembras de *Otaria*. En ningún otro Phocidae se ha mencionado la presencia de una estructura de este tipo, más aún, la ausencia de este trocánter se menciona como una de las características de la familia. En los otáridos y odobénidos (como en todos los mamíferos terrestres) en el trocánter menor se inserta el músculo *psaos mayor*, que se vincula con la abducción del miembro posterior y permite a estos pinípedos apoyarse sobre los miembros posteriores. En todos los fócidos conocidos el *psaos mayor* se inserta en el margen posteroventral del ilion, por lo que los fócidos han perdido la capacidad de utilizar los miembros posteriores en la locomoción terrestre.

Patela. Sólo se conservó la patela derecha. Como en todos los Phocidae la patela es gruesa en su extremo proximal, adelgazándose hacia el extremo distal. La cara craneal es rugosa, en tanto que la cara caudal está ocupada en su totalidad por la faceta articular con el fémur.

Pie. Del pie sólo se conservaron el calcáneo derecho, el ectocuneiforme derecho, la falange proximal del dedo 1 y las falanges proximal e intermedia del dedo 2 derecho y la falange ungueal del dedo 1 izquierdo.

El calcáneo recuerda el de *Acrophoca* y es mucho menos expandido en

su extremo distal que en *Homiphoca*, el que es similar, en este aspecto, al de los Otariidae. Las proporciones del calcáneo de *Kawas* son muy diferentes que los de los Lobodontini, en los que es más masivo. El sustentáculo es más extenso y cóncavo que en *Homiphoca* y los Lobodontini.

El ectocuneiforme no presenta diferencias destacables respecto de sus homólogos en otros fócidos. Las falanges, con excepción de las ungueales, son proporcionalmente más pequeñas que las de los Lobodontini. La falange ungueal, por su parte, es grande y con el eje del estuche córneo bien desarrollado como en "*Monachus*" y los Phocinae. *Piscophoca* también presenta una condición similar, pero el desarrollo es menor. En los Lobodontini las falanges ungueales están muy reducidas apicalmente.

Vertebras. La columna vertebral del holotipo se ha preservado desde la tercera dorsal hasta la tercera caudal. Por la presencia de cinco vértebras lumbares se infiere la presencia de 15 vértebras dorsales, lo que resulta la condición más común para los Phocidae. También como en el resto de los fócidos las espinas transversas de las vértebras lumbares son más largas que anchas.

El sacro se encuentra compuesto por tres vértebras soldadas entre sí, a diferencia de *Homiphoca* y *Acrophoca* en los que la tercera no está fusionada con el resto. Como en todos los pinípedos, excepto *Odobenus*, sólo la primera vértebra sacra forma los procesos auriculares para recibir al ilion. Solamente tres vértebras caudales se han preservado, cuando en la mayoría de los Phocidae

superan la decena. Las dos primeras tienen una espina neural bien desarrollada y el correspondiente canal neural, aunque muy reducido. La tercera carece de ambas estructuras.

Costillas. Casi todas las costillas se han conservado. No hay en ellas particularidades notables que justifiquen una descripción detallada, siendo prácticamente idénticas a las del resto de la familia.

Esternón. Cinco esternobras se han preservado, incluyendo el manubrio, que, como en todos los fócidos, carece de la prominencia preesternal que se observa en los Otariidae. Esta última es cartilaginosa en los primeros.

Dientes. Dos dientes postcaninos inferiores y un fragmento de otro es todo lo que se ha conservado. Como en la mayoría de los Phocidae terciarios estos dientes son complejos. Todos presentan un cingulo bien marcado alrededor de toda la corona. De los que están completos, uno recuerda mucho el M_1 de *Piscophoca*, aunque está bastante gastado en el borde anterior, mientras que el margen posterior no presenta signos de desgaste y se observa en él una pequeña cúspide. El restante tiene una corona más baja, casi no presenta desgaste y puede observarse una cúspide principal relativamente baja, ligeramente recurvada y una pequeña cúspide posterior. El material es muy fragmentario para extraer conclusión alguna, más aún teniendo en cuenta lo complejo de la evolución dentaria de los Phocidae, que presenta notables convergencias.

Discusión. Esta especie representa el registro más antiguo para la familia en el Hemisferio Sur, así como el fócido fósil más austral registrado hasta hoy. Con una antigüedad estimada en 14 M.a., es también uno de los registros más antiguos de la familia, muy próximo o coincidente con los procedentes de la F. Calvert, en América del Norte.

Como ya ha puesto de manifiesto Wyss (1988), la polaridad de muchos de los caracteres que se discutirán a continuación está fuertemente ligada a la elección del grupo externo. Las propuestas recientes que presentan una hipótesis monofilética para los pinípedos, colocando a los Odobenidae como el grupo hermano de los Phocidae (Berta y Ray, 1990; Wyss, 1987; 1988) aparece mucho más fundamentada que las hipótesis difiléticas sustentadas desde los años sesenta por casi todos los paleontólogos, y resultan concordantes con los datos moleculares (Arnason, 1989). Sin entrar en la discusión de esta problemática, se ha resuelto en este trabajo adoptar las hipótesis monofiléticas tal como han sido presentadas recientemente y se ha utilizado a la familia Odobenidae como el grupo externo para discutir las interrelaciones de los Phocidae. En el cladograma de la Fig.2 no se han incluido, pero si se consideraron en el análisis filogenético (ver Apéndice I) a *Enaliarctos*, a los Otariidae y a *Allodesmus*.

Wyss (1988) ha propuesto un esquema de relaciones intragrupal para los Phocidae vivientes en el que los "Monachinae" aparecen como un grupo parafilético. En esa propuesta no se incluyó a las especies fósiles, pese a que sí se las consideró en la discusión. El estudio de las relaciones filogenéticas de

Kawas benegasii condujo a replantear la sistemáticas de los Phocidae incluyendo algunas de las especies fósiles mejor conocidas. Para este análisis se utilizaron los programas Hennig'86 (ver.1.5 de J.S.Farris, 1988) y Clados (ver.1.2 de K.Nixon, 1992) sobre 51 caracteres osteológicos en 24 taxones (20 especies de Phocidae fósiles y vivientes y cuatro taxones utilizados como grupo externo).

La posición de *Kawas* en el cladograma obtenido lo ubica como un Phocinae. La estructura del miembro anterior de *Kawas benegasii* sugiere una utilización del mismo mayor que en los Lobodontini actuales, aunque de modo diferente que en los Otariidae, ya que carece de la extensión cartilaginosa. La proporción de los metacarpales 1 y 2, intermedia entre la de los Lobodontini y los Phocinae, puede interpretarse como el estado primitivo, aunque se acerca más a la condición de los segundos, la que es considerada por Wyss (1988) como derivada. También se acerca a la condición de los Phocinae la relación entre el metacarpal 1 y la falange proximal del dedo 1. En los "Monachinae", *Piscophoca* y *Acrophoca* el metatarsal 1 es más largo que la falange proximal de ese dedo (de Muizon, 1981; Piérard, 1971), mientras que en los Phocinae y en *Kawas* se observa la condición inversa. La falanges ungueales de *Kawas* están bien desarrolladas, como en los Phocinae.

Algunas características, sin embargo, resultan claramente primitivas. La presencia de un foramen obturador en la pélvis derecha y de un canal no totalmente cerrado en la izquierda, sugiere un estado más avanzado que "*M. schauinslandi*", pero más primitivo que en otros Phocidae. La extensión distal de

la cresta deltoidea del húmero, considerada un carácter de "Monachinae", se presenta también en *Leptophoca lenis*, un focino del Mioceno medio de América del Norte y Europa, y por ello se considera aquí un carácter primitivo para los Phocidae. Si la estructura que se observa en la cara posteromedial del fémur, por debajo del cuello del cóndilo, es homóloga del trocanter menor de los Otariidae y Odobenidae, *Kawas* sería el único fócido que lo presenta, y tal carácter es, sin dudas, una plesiomorfía.

Desde el punto de vista funcional, la potencia de los músculos, que se infiere de las inserciones musculares, tanto en el miembro anterior como el posterior, sugieren una utilización de los mismos, y en particular de los dígitos mucho mayor que en los Lobodontini y que en la mayor parte de los Phocidae.

Por otra parte, resulta interesante la ubicación de las especies fósiles en el cladograma (Fig.2). *Acrophoca*, *Piscophoca* y *Homiphoca* fueron previamente consideradas como Monachinae Lobodontini (de Muizon, 1982). Sin embargo, en este análisis se aproximan a los Phocinae. Al igual que en la propuesta de Wyss (1988) los Monachinae constituyen un grupo parafilético, mientras que los Lobodontini se mantienen como un grupo monofilético, pero restringido a las especies vivientes. *Kawas benegasii* queda incluida dentro del Phocinae constituyen una tricotomía no resuelta, conjuntamente con *Erignatus* y el resto de la subfamilia, posiblemente debido a la falta de datos craneanos. Es posible que cuando se cuente con más información acerca de ciertos elementos postcraneos de *Homiphoca capensis* esta especie resulte más próxima a los

Phocinae de los que aparece en el cladograma de la Fig. 2. *Leptophoca*, de la Formación Calvert (Mioceno medio de la costa atlántica de América del Norte), es el Phocidae más antiguo conocido hasta hoy y fue tradicionalmente considerado como un Phocinae primitivo. Material aún no descrito depositado en el National Museum of Natural History (Washington, D.C., USA), incluyendo cráneo y la mayor parte del postcráneo, revela que se trata de un Phocinae sorprendentemente avanzado para una especie tan antigua.

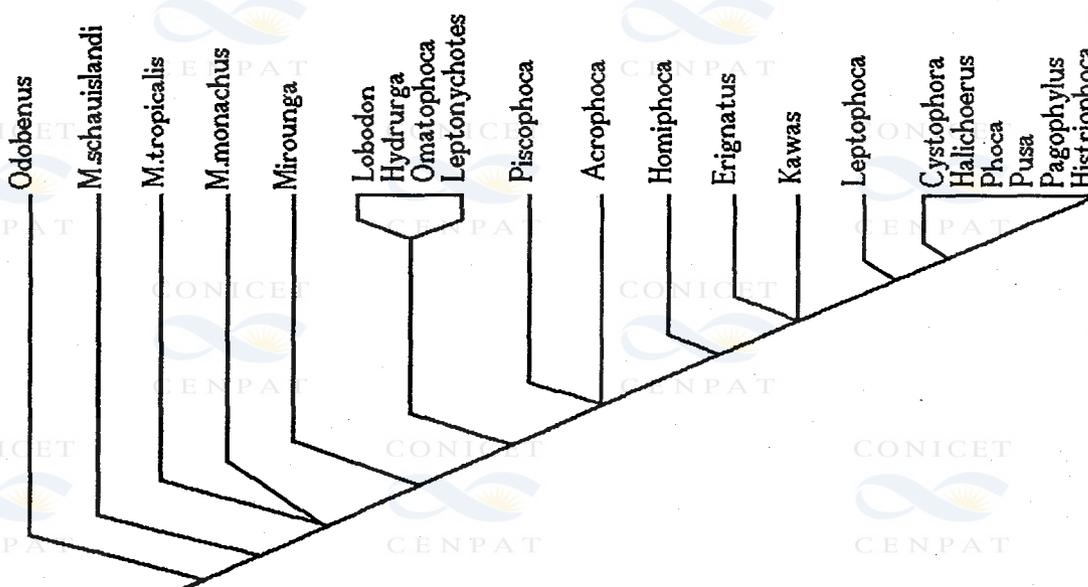


Figura 2. Cladograma de consenso estricto de las relaciones filogenéticas de algunos fócidos actuales y fósiles. La matriz y los caracteres utilizados se encuentran en el Anexo 1.

El esquema que se presenta aquí coincide fundamentalmente con el de

Wyss (1988). También plantea, sin embargo, interesantes cuestiones biogeográficas. En la división de los Phocidae en "Monachinae" y Phocinae (King, 1983; de Muizon, 1982) subyace un criterio fundamentalmente geográfico, nunca suficientemente reconocido, pero implícito en la denominación informal de "focas del Sur" para los "Monachinae" y "focas del Norte" para los Phocinae. Es ampliamente reconocido, sin embargo, que todas las especies del agrupadas en el género "*Monachus*" viven al Norte del Ecuador, al igual que el elefante marino del Norte (*Mirounga angustirostris*). Los Phocinae, por su parte, no se conocen en la actualidad, ni se los ha mencionado hasta hoy como fósiles, al Sur del Ecuador. Si el análisis que se presenta en esta tesis es correcto, varias de las especies fósiles procedentes de localidades del Hemisferio Sur están cercanamente relacionadas con los Phocinae, y *Kawas benegasii* en particular debe incluirse en dicha subfamilia. Más aún, la definición de los Lobodontini empleada por de Muizon (1980, 1982) debe ser revisada.

Según Ray (1976) la morfología de la región ótica, particularmente del complejo petromastoideo de los Phocidae, es lo suficientemente complicada como para no poder asegurar dónde se encuentran los límites entre mastoides y petroso, lo cual es crítico para establecer el carácter básico que de Muizon (1982, fig.8) utiliza para definir a los Lobodontini. Pero aún concediendo que la identificación de los elementos en cuestión es correcta, es tan sólo un carácter, y en el caso particular de *Homiphoca capensis* ese carácter está en conflicto con varios otros derivados de la anatomía postcraneana. Como señala Wyss (1988),

en el contexto de la propuesta de de Muizon (1982) resulta incongruente que características que definen a la subfamilia Monachinae (*sensu* de Muizon, 1982:197), como la ausencia de foramen entepicondileano y cresta supracondilar en el húmero, se encuentren presentes en una especie de un grupo menos inclusivo como los Lobodontini. Resulta mucho más parsimonioso aceptar que la estructura del complejo petromastoide (que, por otro lado parece tener bastante variación individual) resulta convergente, tal vez en relación a adaptaciones a la audición subacuática o las condiciones de buceo.

Kawas benegasii se considera aquí un Phocinae. En muchos aspectos de su anatomía postcraneana es similar a *H. capensis*, particularmente en aquellos que las vinculan con los Phocinae. Es posible que estas dos especies pertenezcan a un linaje de Phocinae que colonizó el Atlántico Sur tempranamente y que sobrevivió hasta el Plioceno. ¿Qué sucedió con ese linaje y cuáles fueron las causas de la distribución de las especies actuales? Estos interrogantes no pueden plantearse sin efectuar una revisión de los Phocidae más antiguos y primitivos que permita aclarar las relaciones intragrupalas. Si bien una revisión de tal magnitud está fuera del campo de esta tesis, es posible adelantar algunas hipótesis preliminares.

El Mioceno medio fue un momento de temperaturas relativamente elevadas y las fajas climáticas fueron entonces mucho más amplias que en la actualidad. En latitudes tan bajas como los 42°S, en Península Valdés se ha exhumado una asociación de moluscos de afinidad caribeana, indicadores de

aguas muy cálidas (ver "Edad, Correlación y Paleoambientes de los Depósitos Entrerrienses" más arriba). Toda la evidencia disponible indica que los Phocidae se originaron en el Atlántico no antes del Mioceno temprano (Ray, 1976, 1977). Si, como se ha sugerido, Odobenidae y Phocidae comparten un ancestro común, éste debió llegar al Atlántico a través del estrecho interamericano antes del Mioceno medio. Los primitivos Phocidae habrían sufrido un proceso de dispersión dentro del Atlántico a comienzos del Mioceno medio. En las costas del Atlántico sudoccidental se han exhumado restos de fócidos del Mioceno medio (*Kawas*) y tardío (*Properiptychus*) que representan distintos niveles evolutivos dentro de la familia. Los Phocinae (*Kawas* y, posiblemente, *Homiphoca*) se extinguieron en el Atlántico Sur durante el Plioceno, en tanto que a partir de formas similares a "*Monachus*" (*¿Properiptychus?*) se habrían originado los Lobodontini, quienes debieron colonizar las aguas frías del antártico no antes del Plioceno y, más probablemente, durante el Pleistoceno, al igual que los Phocinae lo hicieron en el Artico. Los elefantes marinos son formas adaptadas a aguas antárticas sólo recientemente (Holoceno), y una especie habita actualmente en aguas cálidas del Pacífico Norte. Las focas monje ("*Monachus*"), en especial "*M. schauinslandi*", son formas muy primitivas, relictos supervivientes cercanas al tronco original de los Phocidae.

2. MAMIFEROS MARINOS DEL MIOCENO TARDIO DE LOS ALREDEDORES DE PARANA, ENTRE RIOS

Orden Cetacea
Suborden Odontoceti
Familia Pontoporiidae
Subfamilia Pontoporiinae

Pontistes rectifrons Burmeister, 1891

Sinonimia. *Delphinus pontistes* Bravard, 1858

Pontistes rectifrons Burmeister, 1891

Pontivaga fischeri Ameghino, 1891

Diagnosis. Pontoporino de talla aproximada al doble de *Pontoporia blainvillei*; diferente de *Pontoporia* y *Pliopontos* por presentar el rostro y la mandíbula anchos y dorso-ventralmente aplastados, porque los premaxilares contactan a los nasales en el vértex y porque este último es elevado y lateralmente comprimido.

Holotipo. MACN 3190 cráneo parcial (originalmente bien conservado, pero muy deteriorado actualmente).

Ejemplares referidos. MACN 13484 mandíbula incompleta, holotipo de

Pontivaga fischeri; MLP 41-XII-13-936 y MLP 41-XII-13-950, fragmentos craneanos.

Discusión. La familia Pontoporiidae fue, en el pasado, un grupo de amplia distribución geográfica que incluía las costas del Pacífico de América del Norte y del Sur y las Atlánticas de A. del Sur. También fue un grupo notablemente diverso, tanto desde el punto de vista taxonómico como ecológico, dentro del que se han reconocido tres subfamilias. Actualmente está representada por una única especie, la que se distribuye a lo largo de la costa atlántica de A. del Sur, desde el Sur de Brasil hasta el Norte de Patagonia, penetrando al Río de La Plata.

Las relaciones filogenética de las distintas especies de pontopóridos conocidas están en discusión, ocasionando una sistemática notablemente fluctuante. No obstante, parece haber consenso en que *P. rectifrons* es una especie próxima a *P. blainvillei*, la especie viviente (de Muizon, 1988), aún cuando la estructura del rostro y la mandíbula, muy comprimidos dorso-ventralmente, sugieren un tipo ecológico distinto. *Pomatodelphis inequalis* Allen (Kellogg, 1959), un Platanistidae del Mioceno medio de la Formación Calvert (EEUU), presenta una morfología rostral sorprendentemente similar a la de *P. rectifrons*. La ausencia de tipos morfológicos similares en la actualidad limita la posibilidad de determinar la funcionalidad de dicha estructura.

Familia Physeteridae

Physeteridae indet.

Material: MACN N°8926, un diente aislado, donación del Sr. Scalabrini, 1924.

Discusión. Perteneciente a una especie de esta familia, se halla depositado en las colecciones de Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" un diente aislado, que posee las características del grupo (*i.e.* gruesa capa de cemento y esmalte muy reducido o ausente). Por su tamaño y morfología, el diente es similar a los de la especie viviente *Physeter macrocephalus*. Aunque indicativo de la presencia de esta familia en los mencionados depósitos, lo poco informativo del material no permite más presiciones sistemáticas y/o evolutivas.

Suborden Mysticeti
Familia Balaenopteridae

Balaenopteridae indet.

Materiales: MACN Nros. 2946, 3282, 13220 y 14309; material no numerado (bullas y gran parte de un cráneo) depositados en el Museo del Colegio Adventista del Plata, Villa Libertador General San Martín, Entre Ríos.

Discusión. Restos de representantes de esta familia son frecuentes en las colecciones de la zona de Paraná depositados en distintos museos. La mayor parte corresponden a bullas timpánicas aisladas, caracterizadas por que son notablemente elongadas en sentido anteroposterior y presentan carenas en su cara medial.

En el Colegio Adventista del Plata se halla depositado un cráneo de grandes proporciones procedente de las barrancas del arroyo Paraíso-Ensenada, próximo a la Villa Libertador general San Martín, Entre Ríos. El ejemplar está aún incluido en el sedimento. La morfología del vértex, del que están excluidos los frontales y parietales, el abrupto desnivel entre los procesos supraorbitarios y la región interorbitaria, y la morfología de dichos procesos, anchos y rectos, permiten reconocer un representante de la familia Balaenopteridae. El estado del material no permite precisar con más detalle la posición sistemática de esta forma, pero se la menciona por sus implicaciones cronológicas y biogeográficas.

Familia Balaenidae

Balaenidae indet.

Material: MACN 13221

Discusión. Bullas timpánicas de esta localidad, de representantes de esta familia se encuentran depositados en las colecciones del Museo de La Plata y del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Aunque todas ellas están incompletas, son notablemente similares a las bullas timpánicas de las especies actuales de la familia.

Las bullas timpánicas de los Balaenidae son más cortas y más infladas que las de los Balaenopteridae y Cetotheriidae, y carecen de las carenas que se observan en la cara medial de las bullas de los primeros.

Los Balaenidae son conocidos con anterioridad al Mioceno tardío sólo en Patagonia, representados por *Morenocetus parvus* Cabrera, 1926, de afloramientos de la Formación Gaiman (Mioceno temprano), y *Goos valdesensis* de sedimentos de la F. Puerto Madryn (Mioceno medio) que se describió anteriormente. Estas dos últimas son formas pequeñas y arcaicas. Los ejemplares de la F. Paraná son, por su morfología y tamaño, más similares a los de las formas más modernas.

Orden Pinnipedia
Familia Phocidae
Subfamilia "Monachinae"

Properiptychus argentinus (Ameghino, 1893)

Holotipo. MACN 11593, fragmento de maxilar derecho con el P³

Paratipo. MER (Museo de Entre Ríos, Paraná) 685, húmero derecho completo con la cresta deltopectoral ligeramente dañada.

Material referido. MACN 3538a, parte de hemimandíbula derecha con P₃ y P₄; MACN 3538b un ?P⁴ derecho; MACN 3538c un ?P¹ derecho;

Discusión. Esta especie ha sido revisada por de Muizon y Bond (1982). Representa una de las dos especie de pinípedos conocidas para Argentina hasta hoy (ver más adelante). Los ejemplares conocidos son escasos y fragmentarios. La mayor parte consisten en piezas aisladas.

De acuerdo con los autores mencionados, esta especie debe ubicarse próxima a *Pristiophoca*, del Mioceno medio a Plioceno inferior de Europa, mostrando algunas características "arcaicas". Si bien los autores mencionados asignan esta especie a la subfamilia "Monachinae", que se considera aquí como un taxón parafilético, no definen formalmente su ubicación en ninguna de las tribus reconocidas dentro de ella.

La asignación a la subfamilia "Monachinae" se basa fundamentalmente en la ausencia de foramen entepicondileano en el húmero (de Muizon y Bond, 1982:178). Como puede verse más arriba, la polaridad de éste y otros caracteres ha sido cuestionada, ofreciendo hipótesis alternativas (Wyss, 1987, 1988a, 1988b, 1989; Berta et al., 1990).

La calificación de "arcaica" para *P. argentinus* que a lo largo de todo el trabajo destacan de Muizon y Bond (1982) cobra en el nuevo contexto un sentido distinto. Los dientes robustos y proporcionalmente grandes, la ausencia de foramen entepicondileano y el menor desarrollo del trocánter menor en el húmero, la presencia de fosa trocántérica bien desarrollada en el fémur, entre otros caracteres, permite considerar a *P. argentinus* un fócido primitivo, posiblemente representante de un clado conservador que divergió tempranamente del resto del grupo muy cerca del origen del mismo. Sin embargo, una ubicación sistemática y evolutiva más precisa necesita fundamentalmente de ejemplares más completos y de una revisión completa de la familia. En la discusión de *Kawas benegasii* se ha presentado un análisis filogenético preliminar de algunas especies de esta familia basado en caracteres postcraneos únicamente. Lo escaso del material conocido para *P. argentinus* impidió incluirla en el mismo. Sin embargo, no puede descartarse que esta especie esté vinculada con el origen de los Lobodontini, con los que comparte un conjunto de rasgos plesiomórficos, los que, aunque no son indicativos de vinculación filogenética, la ponen en una situación adecuada para considerarla un potencial ancestro de las focas árticas.

Orden Sirenia
Familia Dugongidae
Metaxytherium sp.

Material: FCENC (Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de Córdoba) 4301, un M³ izquierdo aislado

Discusión. El ejemplar consiste en un M³ izquierdo, procedente de las barrancas orientales del río Paraná a la altura de la localidad de Villa Urquiza, de sedimentitas de la Formación Paraná. Este ejemplar fue descrito por R.H.Reinhart (1976) y referido a una especie no determinada dentro del género *Metaxytherium*.

Las principales diferencias de este ejemplar con las otras especies del género *Metaxytherium* radican en la ausencia de una cúspula labial que cierra el cingulo anterior y en el tamaño mucho menor que otras especies. Estas particularidades no resultan, sin embargo, suficientes para fundamentar una especie nueva. Domning (com.pers.) considera lo más parsimonioso considerar a este ejemplar como una variación de *M. calvertense*, pero lo escaso del material impide confirmar esta hipótesis.

Dugongidae indet.

Discusión. Los Dugongidae poseen un desarrollo paquiostósico de las costillas, las cuales son de sección subcircular. Costillas de este tipo han sido frecuentemente halladas en los afloramientos de la Fn. Paraná. Varias de ellas se hallan depositadas, sin número, en el Museo del Colegio Adventista del Plata, en la Villa Libertador General San Martín, provincia de Entre Ríos.

En principio sería posible asignar estos materiales a *Metaxytherium* sp., pero esta asignación sólo se basa en la presencia de una especie de este género en la zona (ver más arriba). Sin embargo, las costillas no permiten una identificación por debajo del nivel de familia, por lo que se ha preferido llegar hasta ese nivel.

Estos restos resultan relativamente frecuentes, sugiriendo que los dugóngidos no eran meros visitantes ocasionales del área. Esto contrasta con la escasa cantidad de restos craneanos y dentarios, que permitirían una mejor identificación.

CONICET
CENPAT

CONICET

CONICET

CONICET

LOS MAMIFEROS ACUATICOS
CONTINENTALES DEL MESOPOTAMIENSE

CONICET
CENPAT

I. GEOLOGIA

1. ESTRATIGRAFIA

El nombre **Mesopotamiense**, tal como es empleado en la literatura reciente tiene connotaciones cronoestratigráficas muy poco precisas. Sin embargo Frenguelli (1920) utilizó este nombre para designar estrictamente a su "nivel 3", compuesto de "arenas fluviales y conglomerados osíferos" y que ubicó entre dos niveles marinos: Paranense (cuspidal), infrayacente, y Entrerriense, suprayacente. Pese a esto, autores posteriores utilizaron el término Mesopotamiense (encomillado o no) para designar de manera implícita o explícita al conjunto de las sedimentitas continentales terciarias de las barrancas orientales del curso inferior del río Paraná, en la provincia de Entre Ríos (Pascual, 1953; Pascual y Odreman Rivas, 1971, 1973; Reig, 1956; Cione, 1978; Scillato-Yané, 1981; de Muizon y Bond, 1982; Bondesio, 1985; Bondesio y Boquentin Villanueva, 1989). Esta identificación debe considerarse errónea, ya que, como señalan Aceñolaza y Sayago (1980:140) la F. Ituzaingó (originalmente descrita en la provincia de Corrientes, pero que extienden al área en cuestión) en Entre Ríos corresponde al conjunto de lo que Frenguelli (1920) llamó Mesopotamiense, Rionegrense fluvial y Arcilla lacustre Araucanense.

Es posible que este error de asignación se deba a que los autores que

retuvieron y emplearon extensivamente la denominación de Mesopotamiense son aquellos que se ocuparon de sus vertebrados fósiles, y ese nombre va siempre vinculado a la asociación de vertebrados que proceden del "Conglomerado Osífero". Este conglomerado, de acuerdo con Aceñolaza (1976:101) es el "único nivel con fósiles continentales". El "Conglomerado Osífero" se encuentra en todos los casos en la base de la F. Ituzaingó y tiene distribución discontinua. Si bien se tienen datos de la presencia de unos pocos restos de vertebrados continentales procedentes de niveles distintos del "Conglomerado Osífero" (Pascual, com.pers.), en el total de las colecciones que involucran varios miles de piezas, éstos son poco significativos.

Stappenbeck (1926, no visto, citado por Windhausen, 1931) consideró que la secuencia estratigráfica descrita por Frenguelli (1920) se ajustaba a la de un delta y que el "Conglomerado Osífero" era uno de sus depósitos típicos. Como ya se ha señalado más arriba, los afloramientos del mencionado conglomerado son discontinuos. Sus depósitos son de forma lenticular y encierran areniscas sabulíticas con abundantes restos fósiles, especialmente vertebrados continentales y marinos. Esto permite inferir que los paleocanales (posiblemente de un delta si la hipótesis de Stappenbeck es correcta) fueron cegados por los materiales arrastrados por el río, ya sea por depositación primaria (fósiles continentales) como secundaria por remoción (fósiles marinos). Esto último se basa en que los restos de fósiles marinos del "Conglomerado Osífero" son conespecíficos con aquellos de la F. Paraná (marina, infrayacente). Sin embargo, no puede descartarse que las formas

marinas procedan de deposición primaria por ingreso ocasional de éstas al delta.

Otros aspectos geológicos, tales como las relaciones estructurales y la presencia o ausencia de fallamientos en el área también han sido, y son, temas discutidos (ver Aceñolaza, 1976). Sin embargo un análisis detallado de esos problemas está fuera de los objetivos de la presente tesis. Para los fines del análisis faunístico es de primordial importancia precisar la procedencia de los especímenes en estudio. Tal como se ha establecido más arriba, queda claro, y es aceptado por la mayoría de los autores, que los vertebrados continentales proceden en su casi totalidad del "conglomerado osífero", por lo que, más allá de otros aspectos discutibles de la geología de la región, la procedencia estratigráfica de los materiales bajo estudio está adecuadamente acotada.

2. EDAD

La antigüedad de los depósitos del Mesopotamiense, y consecuentemente de su fauna, ha sido, desde el comienzo de su estudio, un tema discutido. Doering (1882) y Ameghino (1906) consideraron al Mesopotamiense parte de la formación marina infrayacente, y reconocieron para el conjunto su pertenencia al Oligoceno. Frenguelli (1920) lo refirió al Mioceno superior. Autores posteriores (Scartascini, 1957; Aceñolaza, 1976; Aceñolaza y Sayago, 1980) asignaron al conjunto de la F. Ituzaingó al Plioceno, incluyendo al Mesopotamiense. Pascual y Odreman Rivas (1971, 1973) también lo consideraron así basados en los restos de mamíferos del Mesopotamiense, pero debe hacerse la salvedad de que estos autores, así como todos los que se ocuparon de vertebrados fósiles, utilizaban aún el concepto de "Plioceno largo", con la base en 10 M.a.a.P..

En la actualidad, y también en base a los mamíferos fósiles, la mayoría de los autores han reconocido afinidades de las formas del Mesopotamiense con aquellos de los Pisos/Edades (o Edades-Mamífero, ver Introducción) Chasiquense, Huayqueriense y Montehermosense (referidos al lapso Mioceno tardío-Plioceno temprano), aunque todos coinciden en señalar que la mayor cantidad de formas se vinculan con las del Piso/Edad Huayqueriense (Mioceno terminal) (Pascual, 1970; Pascual y Odreman Rivas, 1971; 1973; Bondesio *et al.*, 1980; Bondesio, 1986; Scillato-Yané, 1981; Marshall *et al.*, 1983; Bond, 1986a).

Por tanto, el problema que se plantea con la antigüedad del Mesopotamiense es doble. En primer lugar se debe discriminar si la asociación de fósiles continentales es sincrónica (*i.e.* si todos los organismos presentes en los depósitos vivieron dentro de un estrecho margen temporal), y en segundo lugar cuál es la edad de dicha asociación.

El reconocimiento de formas referidas a edades tan diversas en los mismos depósitos requería la elaboración de hipótesis que explicaran esta "mezcla" de faunas aparentemente diacrónicas. En general las hipótesis sostenidas tradicionalmente han sido dos:

1. los depósitos del Mesopotamiense son el resultado de la remoción y posterior redepositación de los restos desde depósitos cercanos de las distintas edades allí representadas (e.g. Pascual y Odreman Rivas, 1971)

2. la mezcla de faunas se debe a un defecto de colección, ya que los depósitos del Mesopotamiense serían en realidad diacrónicos, depositados por el río o delta a medida que este avanzaba durante el lapso Chasiquense - Montehermosense, por lo que los depósitos del Norte contendrían una fauna más antigua que los del Sur (Herbst *et al.*, 1976).

Ambas hipótesis presentan la debilidad de fallar en sus respectivas bases empíricas. La primera hipótesis expuesta requiere la presencia de depósitos de distintas edades en las vecindades de los actuales, los cuales no han sido

hallados. Si bien la evidencia negativa no es concluyente, resulta llamativo que yacimientos que contuvieron una gran cantidad de restos hayan desaparecido por completo del área. La segunda hipótesis, que supone una diacronía entre los depósitos del Mesopotamiense de Norte a Sur, tropieza con la dificultad de que, hasta donde se ha podido comprobar, existe identidad taxonómica entre los más septentrionales y los más meridionales. Por otro lado, estos depósitos se encuentran separados por sólo 70 km aproximadamente, entre la localidad de Pueblo Brugo al Norte y poco más al Sur de la ciudad de Paraná, ambas en la provincia de Entre Ríos, distancia que debería haberse recorrido durante el extenso período comprendido entre fines del Mioceno medio y el Plioceno.

Una hipótesis alternativa que permite explicar la aparente heterogeneidad temporal de la fauna registrada en el Mesopotamiense está basada en una característica de la asociación del mismo que ha sido destacada frecuentemente por muchos autores, esto es, la particular composición de su fauna (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Bondesio *et al.*, 1980; Bond, 1986b; Vucetich, 1986; Gasparini *et al.*, 1986; Scillato-Yané, 1986, ver más abajo).

Tomados en conjunto, los datos acerca de las particularidades composicionales y de identidad taxonómica entre las localidades permiten postular una distribución diacrónica de la fauna, es decir que en el área mesopotámica, en el momento de la depositación de las sedimentitas del Mesopotamiense, convivió un conjunto de formas que son taxonómicamente idénticas o presentan estrechas relaciones con formas

que en momentos anteriores y posteriores se registran en otras áreas del actual territorio argentino.

Respecto de la edad del Mesopotamiense, las estimaciones se basan, principalmente, en datos estratigráficos y de la edad relativa (o "grado evolutivo") de la fauna. Pascual (1984) correlacionó la regresión del mar Paranense con el descenso global del nivel del mar ubicado entre los 10.5 y los 7 M.a.a.P. (Haq *et al.*, 1987). Esta correlación se ve apoyada por los microfósiles de esta unidad (Bertels, 1979) y dataciones radimétricas en sedimentitas que se consideran corelacionables en Patagonia (Zinsmeister *et al.*, 1981), por tanto, los depósitos del Mesopotamiense, que se apoyan directamente sobre los depósitos dejados por ese mar, pueden asignarse al Mioceno tardío.

Por otro lado, como ya se señaló más arriba, la mayor parte de las formas de mamíferos terrestres presentes en el Mesopotamiense que también se encuentran representados en otras áreas de Argentina, están vinculadas con aquellas de los Pisos/Edades (o Edades-Mamífero) Chasiyuense y Huayqueriense, las cuales se refieren al Mioceno tardío, entre 12 y 6 M.a., sobre la base de dataciones absolutas y magnetoestratigráficas (Butler *et al.*, 1984; Marshall, 1985; Marshall *et al.*, 1985).

Sin embargo, resulta indispensable llamar la atención sobre la necesidad de una revisión del conjunto de la fauna del Mesopotamiense. En muchos

casos las determinaciones están basadas en materiales inadecuados o no homólogos, o no han sido revisadas desde su determinación original, la que en muchos casos fue preliminar.

Los vertebrados del Mesopotamiense, como ha sido destacado desde hace mucho tiempo (véase más arriba), presentan un alto grado de endemismo. A medida que se conoce más de los depósitos del Norte de América del Sur, resulta claro que muchos de esos endemismos no representan otra cosa que la presencia en el área mesopotámica de formas ampliamente distribuidas más al Norte.

La inclusión de todo o parte del conjunto faunístico del Mesopotamiense a las listas faunísticas del Piso/Edad Huayqueriense, sin discriminar su origen, ha resultado en que las recientemente estudiadas faunas de Acre, Juruá, Purús, Urumaco y otras fueran asignadas a esa edad, cuando en realidad las coincidencias están dadas con el Mesopotamiense. Por otra parte, el uso del criterio de "grado evolutivo" para correlacionar temporalmente conjuntos faunísticos, en tanto que puede resultar adecuado para linajes que se desarrollaron dentro de áreas de una cierta uniformidad ambiental, que funcionaron como una unidad en términos biogeográficos, no debería aplicarse cuando se trata con taxones pertenecientes a linajes desarrollados en áreas con procesos de evolución ambiental distintos del área considerada.

Este es, aparentemente, el caso del Mesopotamiense, que, como se ha

señalado antes, ya estaba entonces definido como un apéndice del Dominio Subtropical, con condiciones ambientales muy distintas a las del resto del actual territorio argentino. Por ello, la correlación con el Piso/Edad Huayqueriense basada sólo en el "grado evolutivo" de la fauna es arriesgada.

Un elemento utilizado como *datum* para reconocer el Piso/Edad Huayqueriense es la aparición de los primeros inmigrantes norteamericanos, los Carnívora de la familia Procyonidae (*i.e.* *Cyonasua*). Este es, hasta hoy, el argumento más fuerte en favor de la hipótesis de una correlación del Mesopotamiense con el Piso/Edad Huayqueriense, ya que se han descrito varias especies de *Cyonasua* procedentes de depósitos considerados de edad Huayqueriense (incluidos la F. Huayquerías y el Mesopotamiense, Linares, 1981; Bond, 1986a y literatura allí citada). Aún así, es imprescindible revisar las colecciones disponibles y hacer nuevas colecciones con mayor precisión.

Resultan pertinentes a la discusión anterior las observaciones de Pascual y Odreman Rivas (1971:404-405):

"...Pero, despreocupándonos de su asignación [del Mesopotamiense] a alguna de las Edades que hemos reconocido, surgen detalles muy importantes que merecen por cierto ser destacados. El tipo de su 'asociación' no tiene parangón con ninguna otra conocida del Plioceno [Plioceno "largo"] del territorio argentino, e indica que entonces la actual región mesopotámica estaba ya definida, y en forma más marcada, como un apéndice austral del Dominio Subtropical."

Desgraciadamente, quienes se ocuparon de la fauna del Mesopotamiense en tiempos más recientes se preocuparon más por su ubicación temporal en el marco de los esquemas desarrollados para otras áreas del país que de la peculiaridad de su asociación, atribuyendo la misma con frecuencia a una supuesta mezcla temporal o estratigráfica.

3. CONCLUSIONES

Las discusiones anteriores en torno a la estratigrafía y antigüedad del Mesopotamiense, así como el análisis detallado de su asociación de vertebrados continentales (aspecto sobre el cual se avanzará más adelante), permiten extraer algunas conclusiones:

1. La asociación de vertebrados continentales del "Conglomerado osífero" representa una asociación primaria, esto es que no se trata de una mezcla de especímenes procedentes de distintos depósitos y redepositados posteriormente, ni el producto de la confusión de distintos niveles fosilíferos o localidades portadoras de fauna de diversas edades. Por el contrario, los taxones allí representados concurren temporal y arealmente en esa región durante la depositación de los sedimentos que contienen sus restos.

2. Como consecuencia de las discusiones acerca de la estratigrafía y edad de los depósitos del Mesopotamiense, se propone aquí un nuevo Piso/Edad, que se denominará Piso/Edad Mesopotamiense ubicado en el Mioceno tardío. Se propone como el área tipo a las barrancas orientales del río Paraná, entre Pueblo Brugo y el Arroyo Antoñico. En términos litoestratigráficos corresponde a los niveles basales de la F. Ituzaingó en la mencionada región. La extensión temporal de este Piso/Edad Mesopotamiense dentro del Mioceno tardío es difícil de precisar, pero parece no haber sido muy grande en base a los datos de la procedencia geográfica y estratigráfica de la asociación faunística. Resultan

claramente útiles para definir bioestratigráficamente esta unidad los cetáceos *Ischyrorhynchus* y *Saurocetes*, el sirenio *Ribodon*, los roedores *Phoberomys*, *Neoepiblema* y *Kiyutherium*, y el cocodrilo *Gryposuchus*. Una revisión de la totalidad de la fauna permitirá eventualmente extender esta lista.

3. La correlación de este nuevo Piso/Edad con alguno de los Pisos/Edades reconocidas previamente en el Neógeno del extremo austral de América del Sur es difícil. Algunos grupos revelan más similitud (en términos de taxones en común) con el Piso/Edad Chasiyuense y otros con el Piso/Edad Huayqueriense. En los últimos tiempos, muchos taxones considerados endémicos del mismo se han revelado como de amplia distribución en el Norte de América del Sur. La presencia de *Cyonasua* en sedimentitas del Piso/Edad Huayqueriense y el Piso/Edad Mesopotamiense es un dato muy sugerente, ya que esta forma representa la primera llegada de carnívoros placentarios a América del Sur. Sobre esta base, no puede descartarse que el Piso Mesopotamiense sea al menos parcialmente coevo con el Piso/Edad Huayqueriense.

4. Se reconoce la presencia de este Piso/Edad en varias localidades del Norte de América del Sur, tales como Río Juruá, Río Purús (Brasil), Río Acre (Perú), Urumaco (Venezuela), y la de las barrancas de San Gregorio, Kiyú, en la R.O. del Uruguay.

5. Se propone a este nuevo Piso/Edad como parte de una secuencia de

Pisos/Edades para el norte de América del Sur, la cual está recién comenzando a ser conocida y que se propone como independiente de la elaborada para el extremo austral del continente. La presencia de taxones pertenecientes a linajes desarrollados en el extremo Sur de América del Sur juntamente con otros procedentes del Norte del mismo continente en los depósitos del Mesopotamiense de Paraná, permitirán establecer correlaciones entre las dos secuencias.

II. SISTEMÁTICA

Orden Cetacea
Suborden Odontoceti
Infraorden Delphinida
Superfamilia Inioidea
Familia Iniidae

Diagnosis. Inioidea caracterizados por:

- . presencia de un prominente vértex craneano formado principalmente por los frontales y con los nasales reducidos a placas ubicados en la cara anterior del vértex;
- . reducción de la lámina ventral del pterigoides en los procesos hamulares;
- . presencia del vómer en exposición continua en la región palatal, separando medialmente a los palatinos a todo su largo;
- . participación del esternón en la cintura pectoral permitiendo mayor movilidad al miembro anterior.

Subfamilia Ischyrorhynchinae nov.

Diagnosis. Iniidae caracterizados por:

- . rostro y mandíbula extremadamente largos en relación al

neurocráneo;

. presencia de cresta maxilar neumatizada;

. supraoccipital muy estrecho y concavo.

Género *Ischyrorhynchus* Ameghino

Diagnosis. Iniidae diferente de *Inia* por presentar un rostro muy largo, aproximadamente tres veces el largo del neurocráneo y por carecer de la plataforma lateral o posterior en los dientes posteriores. Diferente de *Saurocetes* porque los dientes son proporcionalmente más pequeños y las estrías del esmalte dentario no se anastomosan y desaparecen hacia la cúspide. Distinto de ambos géneros por presentar una gran reducción de la región orbitaria, el rostro y la mandíbula comprimidos lateralmente, y una cresta maxilar neumatizada.

Ischyrorhynchus vanbenedeni Ameghino, 1891

Sinonimia: *Ischyrorhynchus vanbenedeni* Ameghino, 1891

Saurodelphis argentinus Burmeister, 1892 (*partim*)

Saurodelphis argentinus Abel, 1909 (*non* Burmeister, 1891)

Anisodelphis brevirostratus Rovereto, 1915

Holotipo. MACN 13486, fragmento del rostro con dientes (Ameghino,

1891:164, fig.72).

Ejemplares referidos. MLP 5-16, neurocráneo incompleto; MLP 5-18, cráneo incompleto; MLP 41-XII-13-935, fragmento distal de rostro; MACN 4832, fragmento proximal del rostro; MACN 1513, cráneo incompleto.

Diagnosis. La misma del género por monotipia.

Discusión. Esta especie presenta un extremo de adaptación a un ambiente fluvial de alta turbidez, lo que se infiere de la extrema reducción de la región orbital, la compresión lateral del rostro y la mandíbula, y el desarrollo de una cresta maxilar vinculada al sistema de senos aéreos, caracteres estos que resultan sorprendentemente convergentes con los que se observan en el delfín del Ganges y el Indo (*Platanista* spp.) (Pilleri y Gahr, 1979; Fraser y Purves, 1960). Pilleri y Gahr (1979) discuten los posibles mecanismos de ecolocalización de este odontoceto y su comportamiento durante la natación a partir de estos datos de la morfología craneana.

Esta es la mejor conocida de las especies de odontocetos registrados para la zona de Paraná. Representa la forma más especializada de la familia. Se la ha registrado fuera del área mesopotámica de Argentina, ya que se han exhumado restos, aún no descriptos, de sedimentitas continentales de la localidad de Kiyú, en la R.O. del Uruguay. Recientemente (de Muizon, 1988a) se ha sugerido que el holotipo de *I. vanbenedeni* resulta insuficiente para definir una especie de odontoceto y que el nombre debe restringirse a ese único espécimen y considerarse un *incertae sedis*. De esa manera todo el material referido a esta

especie debería recibir otro nombre. No estoy de acuerdo con esa opinión aunque coincido en que debe evitarse fundar especies de odontocetos en materiales tan fragmentarios como el del holotipo de *I. vanbenedeni*. Sin embargo, en el mencionado ejemplar existen características que permiten reconocer la identidad con los especímenes más completos asignados, tales como la fuerte compresión lateral del rostro y el tamaño y disposición de los dientes (muy distintos al de las especies de *Saurocetes*). Por esto es que considero que *I. vanbenedeni* debe mantenerse en el contexto que se le otorgara hasta hoy (ver Cabrera, 1926; Pilleri y Gihl, 1979; Cozzuol, 1985).

La creación de una nueva subfamilia para ubicar a *Ischyrorhynchus* y, posiblemente, a *Saurocetes* (ver más abajo) obedece a que estas formas presentan un conjunto de sinapomorfías, no presentes en *Inia* y carecen de las de este último, por lo que se interpreta que corresponden a clados divergentes dentro de los Iniidae (ver Origen y Evolución de la Familia Iniidae más adelante).

Subfamilia Ischyrorhynchinae ?

Género *Saurocetes* Burmeister

Diagnosis. Iniidae diferente de *Inia* por poseer dientes posteriores de corona simple, sin plataforma lateral o posterior, con pocos o ningún

diente implantado en las ramas no sinfisarias de los dentarios; rostro más largo con los dientes anteriores más espaciados entre sí. De *Ischyrorhynchus* difiere por no presentar una significativa compresión lateral en el rostro y la mandíbula, por el tamaño proporcionalmente menor de los dientes, por su disposición y porque las rugosidades del esmalte son anastomosadas y más profundas hacia la cúspide.

Discusión. Recientemente de Muizon (1988) ha sugerido que el nombre *Saurocetes*, originalmente propuesto por G. Burmeister en 1871 y posteriormente reemplazado por el mismo autor por el más utilizado *Saurodelphis*, debe ser mantenido. Este autor considera que la interpretación de Ameghino (1891b), el propio Burmeister (1891) y Cabrera (1926) (y que fuera seguido por la totalidad de los autores que se ocuparon del tema hasta hoy) quienes consideraron a *Saurocetes* sinónimo de *Saurocetus* Agassiz, 1848 es errónea. Simpson (1945) expresó una opinión similar, aunque consideró que era preferible retener el nombre más utilizado a fin de evitar confusiones. En la presente Tesis, y siguiendo las normas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, coincido con Muizon en que el nombre de *Saurocetes* debe mantenerse, ya que no puede considerárselo sinónimo posterior de *Saurocetus* Agassiz, ni como *nomen oblitum* pues ha sido citado en varios trabajos durante los últimos cincuenta años.

La inclusión de este género en la subfamilia *Ischyrorhynchinae* es tentativa debido a que los ejemplares conocidos de las dos especies de

Saurocetes no son lo suficientemente completos como para permitir mayor precisión. Sin embargo, la similitud que presentan con *I. vanbenedeni*, así como la ausencia de las sinapomorfías características de *Inia*, permiten sospechar que *Saurocetes* se vincula estrechamente con *Ischyrorhynchus*.

Saurocetes argentinus Burmeister, 1871

Sinonimia: *Saurocetes argentinus* Burmeister, 1871

Saurocetes obliquus Ameghino, 1891a

Saurodelphis argentinus (Burm.) Burmeister, 1891

Saurodelphis argentinus Cozzuol, 1989

Saurodelphis acutirrostratus Rovereto, 1915

Pontoplanodes argentinus (Burm.) Ameghino, 1891b

Pontoplanodes obliquus (Amegh.) Ameghino, 1891b

Holotipo. MACN 15135, mandíbula incompleta con dientes (Burmeister, 1891:lám.8, fig.6)

Material referido. MACN 13485; MACN 13490; MACN 3193; MACN 8589; MACN 6185; MACN 2657; MACN 6184; MLP 5-32; MLP 5-44; MLP 41-XII-13-944; MLP 82-III-31-1 al 8; MER 819.

Diagnosis. Difiere de *S. gigas* por su tamaño mucho menor, por presentar bordes cortantes en las caras anteriores y posteriores de la corona, la cual se curva posteromedialmente y por presentar uno a tres dientes sobre la rama no sinfisaria de los dentarios.

Discusión. Esta especie es, también, bastante frecuente en los depósitos del Mesopotamiense. Es conocida principalmente por mandíbulas y fragmentos rostrales, por lo que durante mucho tiempo su pertenencia a la familia Iniidae se basó en sus similitudes generales con *Inia* y con *Ischyrorhynchus*. Sin embargo recientemente y en base a material nuevo se ha reconocido la presencia en *S. argentinus* de una de las sinapomorfías básicas de los Iniidae como es la presencia de una exposición continua del vómer en la región palatal separando medialmente a los maxilares y los palatinos (Cozzuol, 1985). La presencia de bordes cortantes en las coronas dentarias podría indicar algún tipo de diferencias en la forma de tomar las presas y, tal vez, en el tipo de presas que capturaba, aunque esto resulta altamente especulativo.

Saurocetes argentinus ha sido registrada en sedimentitas de la región del Acre brasileño y en las barrancas de San Gregorio en la R.O del Uruguay (Rancy *et al.*, 1989; Boquentín Villanueva *et al.*, 1990; Verde y Perea, com.pers.; observación personal).

Saurocetes gigas (Cozzuol, 1989) nueva combinación

Sinonimia. *Saurodelphis gigas* Cozzuol, 1989

Holotipo. MER 817, fragmento de mandíbula proximo al comienzo de la región sinfisaria, sin dientes.

Paratipo. MLP 83-III-31-9 al 13, cinco dientes aislados.

Diagnosis. Diferente de *S. argentinus* por su tamaño mucho mayor, por no presentar ningun diente implantado en la porción no sinfisaria de las ramas de los dentarios, por carecer de bordes cortantes en las coronas de los dientes y por presentar una fuerte dilatación de la raíz justo debajo de la corona.

Discusión. Esta especie se destaca del contexto por su inusual tamaño, el que groseramente puede ser equiparado con el de una de las especies menores del género *Mesoplodon*, con un cráneo de aproximadamente 1 m de longitud y un largo corporal estimado entre los 4,5 a 5 m. En realidad lo sorprendente es su presencia en un medio de aguas continentales, donde, usualmente, predadores de las características de un cetáceo, no sobrepasan los 2,5 m de longitud. Sin embargo, en los depósitos del Mesopotamiense, así como en otros de similares características ubicados en el Norte de América del Sur, son frecuentes formas gigantes de varios grupos, tanto terrestres como acuáticos, por lo que esta forma, si bien sorprendente, no es discordante en el contexto de la asociación en la que se halla.

Iniidae indet. A

Material. Un un húmero aislado (MLP 76-V-7-3), procedente de los mismos depósitos en los que se hallaron las especies mencionadas más arriba.

Descripción. Este ejemplar presenta una gran similitud con el elemento homólogo de *Inia geoffrensis*. Por su tamaño puede descartarse la pertenencia a la especie mayor, *S. gigas*, pero podría pertenecer a alguna de las otras dos especies. La importancia de este ejemplar radica en la información que permite extraer sobre las adaptaciones funcionales de los Iniidae durante el Mioceno tardío.

La morfología básica, como ya se indicó, es prácticamente idéntica a la del húmero de *Inia geoffrensis*, con la cabeza articular hemisférica, un cuello bien definido e irregular, la tuberosidad menor que continúa medialmente la curvatura de la cabeza del húmero, el cuerpo es chato y proporcionalmente más largo que en los Delphinidae y sin cara articular para el olécranon de la ulna, lo que indica la ausencia de dicha estructura.

Hay, no obstante, algunas diferencias menores. La tuberosidad menor es un poco más reducida que en *Inia* y no se observa un área rugosa de la magnitud de la presente en este último. Por ello es posible que la inserción del músculo subescapular fuese de menor magnitud o más concentrada. Junto al borde ulnar se observa una marcada depresión correspondiente a una inserción muscular que

no es tan conspicua en *Inia*. Topográficamente esta impronta puede corresponder al teres menor (*sensu* Klima *et al.*, 1980), indicando, por tanto, una mayor potencia de este músculo, que produce la adducción y la rotación hacia afuera de la aleta, que es relativamente poco importante o ausente (ver Strickler, 1978) en otros cetáceos. Próximo al extremo distal, sobre la cara lateral se encuentra una ligera pero rugosa prominencia que corresponde a la inserción del músculo deltoides que participa en la abducción y rotación de la aleta. La tuberosidad mayor falta por rotura, pero todo indica que no debió diferir de la que se observa en *Inia*. Como continuación de esta tuberosidad faltante, se observa sobre el borde radial una depresión que se interpreta como correspondiente a la inserción de los músculos supraespinato y, posiblemente, una de las ramas del esternomasto-humeral, que participan en la abducción y extensión de la aleta. Sobre el borde ulnar, un poco medialmente se encuentra una prominencia que se interpreta como la inserción del *latissimus dorsi*, que participa en la adducción de la aleta. Sobre el extremo distal de la cara medial se observa un área rugosa correspondiente a la inserción del músculo pectoral mayor que cumple la función de flexionar la aleta. La tuberosidad deltopectoral es muy poco evidente. Las facetas para la ulna y el radio están más netamente separadas.

Discusión. Pese a las diferencias señaladas más arriba, las grandes similitudes morfológicas y de inserciones musculares con aquellas de la especie viviente, sugieren que el funcionamiento de la cintura escapular de esta especie era esencialmente el mismo que en *Inia*, en el que el húmero articula con la cavidad

glenoidea de la escápula y en una cavidad ubicada en el esternón (Klima **et.al.**, 1980), lo que permite movimientos de la aleta muy particulares, no observados en otros odontocetos. Esta doble articulación, no mencionada hasta hoy para ningun otro odontoceto (ni en otro mamífero), ha sido interpretada como una adaptación a un medio de baja visibilidad y con gran número de obstáculos, en el que resulta ventajoso un alto grado de maniobrabilidad a baja velocidad.

Desde un punto de vista filogenético, la presencia de esta adaptación en formas del Mioceno tardío pertenecientes a una subfamilia distinta de la del género actual, *Inia*, sugiere una colonización temprana del ambiente y permite pensar que consiste en una sinapomorfía de la familia Iniidae.

Medidas del húmero MLP 76-V-73

Largo máximo	113,3 mm.
Ancho epífisis distal	53,8 mm.
Ancho mínimo (diáfisis)	36,3 mm.
Diámetro tróclea	38,2 mm.

Iniidae indet. B

Material. Dos bullas timpánicas procedentes de los alrededores de Paraná, Entre Ríos, depositadas en el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernadino Rivadavia" bajo los números MACN 2566 y MACN 13320, coleccionadas por C.Caixo y A.Lelong respectivamente.

Descripción. En las bullas en cuestión el proceso sigmoideo presenta un expansión en su extremo distal y el borde posterodorsal del involucro presenta una morfología sigmoide, rasgos que caracterizan a los Delphinida (de Muizon, 1988a). El proceso posterior de la bulla es pequeño, lo que concuerda con el pequeño proceso posterior del periótico de los Iniidae. Las bullas son "infladas", anchas, sin presentar compresión lateral, con el involucro metido hacia el interior de la cavidad timpánica. El surco medio está presente pero es estrecho y el surco lateral es bien notable.

Discusión. La comparación con la bulla timpánica de *Inia geoffrensis*, no deja lugar a dudas de su pertenencia a una especie de la misma familia, ya que, excepto por su tamaño un poco mayor, los timpánicos de Paraná podrían confundirse con los de *Inia*.

Medidas de las bullas timpánicas de Iniidae indet. B

	MACN 2566	MACN 13320
Largo extremo anterior -prominencia externa	54,0 mm.	47,9 mm.
Largo extremo anterior -prominencia interna	50,1 mm.	43,9 mm.
Ancho al nivel del proceso sigmoideo	33,0 mm.	31,6 mm.
Profundidad de la muesca interprominencial	4,0 mm.	3,0 mm.
Diámetro mayor del foramen elíptico	13,7 mm.	10,3 mm.

Origen y Evolucion de la Familia Iniidae

La única especie viviente de la familia Iniidae, *Inia geoffrensis*, habita exclusivamente cuencas fluviales y, en base a la evidencia disponible, los índos del Mesopotamiense fueron también habitantes exclusivos de los cursos fluviales.

En el pasado se han descripto numerosas especies de cetáceos marinos fósiles como pertenecientes a esta familia (Kellogg, 1928; 1944; 1955; Wilson, 1935; Resbenger, 1969, True, 1909; 1912), e incluso se refirió a la misma una especie viviente de hábitos continentales del río Yang Tse, en China (Miller, 1918). Recientemente muchas de estas especies fósiles han sido revisadas y

referidas a otros grupos (Barnes, 1978; Barnes et al., 1985; Cozzuol, 1987), ya que ninguna de ellas presenta las sinapomorfías de la familia (Zhou, 1982; Cozzuol, 1985; de Muizon 1988).

Lipotes vexilifer, especie que habita el río Yang Tse, ha sido excluida de la familia Iniidae y ubicada en una familia propia (Zhou *et al.*, 1979), como una subfamilia de la familia Pontoporiidae (Barnes, 1985), e incluso en una superfamilia propia vinculada a formas fósiles del Pacífico Norte (de Muizon, 1988).

Los registros del Mesopotamiense corresponden, entonces, a los más antiguos de la familia Iniidae. Debido al avanzado grado de especialización al ambiente acuático continental que se observa en *I. vanbenedeni*, y la presencia en los mismos depósitos de miembros de esta familia con adaptaciones tan particulares como la participación del esternón en la cintura escapular (ver más arriba) vinculadas a la ventaja de una alta capacidad de maniobra a baja velocidad, es posible postular la hipótesis de que la familia Iniidae representa un grupo endémico, producto de un evento cladogenético ocurrido dentro de las grandes cuencas fluviales sudamericanas. Es posible que la invasión del medio continental a partir de formas marinas ocurriera hacia el Mioceno medio o antes. Un mejor conocimiento del origen de estas formas necesita de un relevamiento de los depósitos fluviales del Mioceno medio y tardío del Norte de América del Sur. Recientemente se han hallado restos, aún no descritos, de *S. argentinus* en los depósitos de la región del Acre brasileño, lo que refuerza la hipótesis

presentada más arriba (Campbell, com.pers.; Rancy *et al.*, 1989).

Las relaciones filogenéticas de los Iniidae con otros grupos de odontocetos así como dentro de la familia ha sido discutida recientemente por de Muizon (1988). Sin embargo las hipótesis de este autor dejan muchos puntos oscuros y considero que no ha presentado suficiente fundamentación de muchos de los caracteres utilizados y, consecuentemente, de los grupos reconocidos.

Los Iniidae presentan en común con los Pontoporiidae, los Lipotidae, los Delphinoidea y los Prosqualodontidae la presencia de una lamina lateral del palatino, como consecuencia del avance del seno pterigoideo sobre ese elemento óseo del basicráneo (de Muizon, 1984, 1988a; Cozzuol y Humbert Lan, 1989, en prensa; Cozzuol, 1989, en prensa). Esta sinapomorfía los aparta de los Ziphiioidea, Physeteroidea, Platanistoidea y Squalodontoidea y constituye la característica básica del Infraorden Delphinida (Muizon, 1984, 1988b).

De Muizon (1984) propone la Superfamilia Inioidea para reunir a los Pontoporiidae e Iniidae (incluyendo a *Lipotes* en esta última familia). Más tarde (de Muizon, 1985; 1988b) excluye a *Lipotes* de los Iniidae ubicándolo en una familia propia (lo que ya fuera propuesto por Zhou (1982)), junto a las especies del género *Parapontoporia* Barnes, 1985, y considera que los Lipotidae constituyen el grupo hermano de los demás Delphinida, por lo que los eleva al rango de superfamilia.

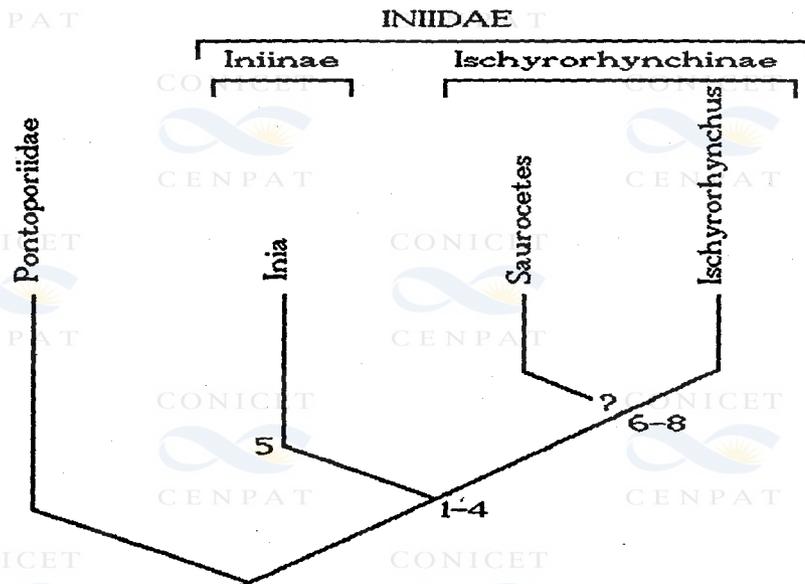


Figura 3. Esquema de las relaciones filogenéticas de los Iniioidea. 1.Vértex craneano prominente; 2.Reducción de las láminas ventrales de los pterigoides en los procesos hamulares; 3.Vomer separando los palatinos en toda su exposición; 4.Articulación húmero-esternón; 5.Plataforma posterolingual en los dientes posteriores; 6.Rostro y mandíbula muy elongados; 7.Cresta maxilar neummatizada; 8.Supraoccipital estrecho y cóncavo

Considero (Cozzuol, en prensa) que, aún cuando *Lipotes* es más primitivo que el conjunto Iniidae-Pontoporiidae, *Parapontoporia* presenta notables sinapomorfías que lo vinculan estrechamente a los Pontoporiidae y debe incluirse en esa familia. Asimismo creo que la propuesta de Muizon respecto de *Lipotes* sobrestima las plesiomorfías de este género y que, posiblemente, sea más razonable considerarlo el grupo hermano del conjunto Iniidae-Pontoporiidae.

Este conjunto, para el que se utilizará el nombre de Inioidea, siguiendo las propuestas de de Muizon (1988), se caracteriza por la extrema reducción de los procesos anterior y posterior del periótico, desaparición de la sutura entre palatinos y maxilares, y una extrema reducción del manubrio del martillo.

Hasta hoy se conocen solamente tres géneros válidos, reuniendo cuatro especies, que pueden referirse con certeza a la familia Iniidae, dos de los cuales son fósiles. *Plicodontinia mourai* Miranda Ribeiro, 1938, se basa en un diente aislado del Pleistoceno de la cuenca amazónica, el cual presenta una plataforma posterolingual idéntica a las que se observa en los dientes posteriores de *Inia*. El material es inadecuado para basar en él una especie, tal como lo señalara de Muizon (1988b) y muy posiblemente pertenezca a una especie del género *Inia*.

Todas las especies fósiles conocidas hasta hoy de esta familia proceden del Mesopotamiense. Los materiales procedentes de otras áreas y que aún no han sido descritos pertenecen a las mismas especies. Sólo *I. vanbenedeni* es conocida por elementos craneanos lo suficientemente completos, pero las similitudes de las otras dos (pertenecientes al género *Saurocetes*) con la primera permiten suponer que son filogenéticamente más próximas entre sí que cualquiera de ellas con *Inia*. Por esta razón creo útil el establecer divisiones subfamiliares dentro de los Iniidae. La subfamilia Ischyrorhynchinae se caracteriza porque presenta un rostro muy largo en relación con el neurocráneo, el supraoccipital muy estrecho y cóncavo y crestas maxilares neumatizadas similares a las de *Platanista* (Pilleri y Gahr, 1979), y no presenta la sinapomorfía

MESOPOTAMIENSE, SISTEMÁTICA.

más destacada de *Inia*, cual es el desarrollo de plataformas posteriores o posteriolinguales en los dientes posteriores, confiriendo una heterodoncia secundaria, que considero aquí como la característica definitoria de la subfamilia **Iniinae**.

Familia Pontoporiidae
Subfamilia Pontoporiinae ?
Pontoporiinae? indet.

Material. Cuatro perióticos aislados, MACN 9232 al 9235, procedentes de los afloramientos de Paraná.

Discusión. Estos ejemplares fueron referidos anteriormente por Cozzuol (1985a) a *Pontoporia* sp. y por de Muizon (1984, 1988a) tentativamente a *Pontistes* son considerados aquí como pertenecientes a un Pontoporiinae indeterminado.

La extrema reducción de los procesos anterior y posterior, la proyección posterior de una delgada lámina de la porción articular del proceso posterior, así como la morfología de la región coclear, ponen fuera de duda su pertenencia a la familia mencionada. Por su parte, el reducido tamaño de la faceta articular del proceso posterior del periótico, similar a *Pontoporia* y a diferencia de *Brachydelphis* Muizon, permite asignar con dudas este material a la subfamilia Pontoporiinae.

Sin embargo, las dos asignaciones hechas previamente son objetables. Mi anterior asignación al género *Pontoporia* (Cozzuol, 1985a) ha sido adecuadamente objetada por de Muizon (1988:120, nota de pie de página) excepto por la referencia al tamaño, que no es significativamente mayor en los ejemplares mencionados que en *Pontoporia* (ver Cozzuol, 1985:47, tabla 1). La

asignación de de Muizon a *Pontistes* es objetable, precisamente, por que *P. rectifrons* es un animal cuya talla aproximadamente duplica la de *Pontoporia*, en tanto que los perióticos en cuestión, como se mencionó antes, son aproximadamente de igual tamaño que en el último género. Por lo anterior prefiero mantener la asignación sistemática a nivel familiar.

Orden Sirenia
Familia Trichechidae
Género *Ribodon* Ameghino

Diagnosis. Trichechidae diferente de *Trichechus* por poseer molariformes más grandes y más bunodontes, con las cúspides más conspicuas, menor número de molariformes en uso simultáneamente (7 o más en *Trichechus*, 5 en *Ribodon*), y prominentes *cristida obliqua* y lófulo del hipoconúlido. De *Potamosiren* difiere por presentar reemplazo horizontal continuo de los molariformes a partir de la cápsula dentaria posterior, y porque el hipoconúlido lofoide es ligeramente menor que *Potamosiren*.

Ribodon limbatus Ameghino, 1883

Sinonimia: *Trichechus* sp. Simpson, 1932

Holotipo. Molariforme superior muy desgastado, depositado en el Museo De Entre Ríos, Paraná, sin número.

Ejemplares referidos. MLP 41-XII-13-1721, mandíbula izquierda incompleta con tres molariformes; MLP 41-XII-13-1725, molariforme superior izquierdo muy desgastado; MACN 3488, molariforme superior izquierdo; MACN 13506, molariforme superior derecho; MACN 13506, molar inferior derecho; MACN 8895, molar inferior izquierdo; MACN 12259, dos molariformes inferiores; MACN 8897, molariforme superior; MACN 2616, molariforme superior;

MACN 8896, molariforme superior; MACN 8094, molariforme inferior; BM(NH) M7073 mandíbula izquierda incompleta con dos molariformes y raíces de otros dos; LACM 117532 molariforme II? decidido.

Diagnosis. La misma del género por monotipia.

Discusión de las relaciones filogenéticas de *R. limbatus*. Esta especie tiene un doble interés, en primer lugar por su presencia en depósitos ubicados geográficamente en un área en la cual no habitan las formas relacionadas actuales, y en segundo lugar porque en ella se observan por primera vez las adaptaciones particulares que caracterizan a las formas vivientes. En el primer caso, *R. limbatus* puede considerarse un indicador de diferencias climáticas, particularmente de las temperaturas de la zona respecto del presente, ya que ningún triquérido viviente llega hoy día a latitudes tan altas.

El segundo aspecto destacado más arriba se refiere al particular tipo de reemplazo dentario que presenta esta especie y que comparte con las especies vivientes. Este reemplazo ocurre con un desplazamiento horizontal de la serie dentaria, con la aparición de las nuevas piezas desde la cápsula dentaria ubicada detrás de la misma. Pero en *Ribodon limbatus*, a diferencia de las formas más primitivas y antiguas, este reemplazo es continuo durante la vida del animal, generándose nuevos molariformes a medida que se desgastan y caen en el extremo anterior de la serie. Como se verá más adelante, este fenómeno se ha relacionado con cambios en la composición de la dieta debido a cambios ecofisiográficos.

Desde el punto de vista sistemático, este carácter es de fundamental importancia ya que constituye una sinapomorfía que reúne a *Ribodon* con *Trichechus* y aparta a ambos de *Potamosiren* Reinhart, 1951 (procedente de La Venta, Colombia, de depósitos referidos al Mioceno medio), que podría ser considerado el grupo hermano plesiomorfo del resto de los triquéquidos. Por esto es que no se acepta aquí la sinonimización de *Potamosiren* con *Ribodon*, como propusieran Pascual (1953; 1965), Paula Couto (1956; 1979) y Marshall *et al.* (1983).

Origen y Evolución de la Familia Trichechidae

Simpson (1932) postuló el origen de los Trichechidae en Africa, de donde luego habrían migrado hacia América. Los datos de que se dispone actualmente sugieren que el origen de la familia es americano (Domning, 1982). La especie más antigua atribuida a esta familia es *Potamosiren magdalenensis* del Mioceno medio de La Venta, Colombia; esta especie carece aun de reemplazo continuo de molariformes (Reinhart, 1951). La primera especie de triquéquido en la que se ha registrado reemplazo continuo de los molariformes es *Ribodon limbatus* (Pascual, 1953).

Domning (1982) ha postulado una hipótesis acerca del proceso que condujo al desarrollo del reemplazo continuo de los molares en los triquéquidos.

Este autor señala que las primeras formas que presentan esta característica se hallan en depósitos del Mioceno tardío, lo que resulta coincidente con el cierre de la pendiente pacífica del actual río Amazonas. Como se verá más adelante, Domning sugiere que el aporte de nutrientes de las vertientes cordilleranas provocó la expansión de las hasta entonces escasas gramíneas acuáticas. Estos vegetales presentan fitolitos que producen un fuerte desgaste en los dientes de los herbívoros.

Los primitivos triquéquidos, sin reemplazo continuo de los molariformes, debieron estar sometidos a una fuerte presión de selección que culminó en la retención de la funcionalidad de la cápsula dentaria, área donde se generan las nuevas piezas dentarias, con el consecuente proceso de reemplazo horizontal y continuo de los molares. En las especies vivientes el reemplazo es ininterrumpido a lo largo de toda la vida del animal, y no hay indicios que permitan suponer que algo distinto sucedió en *Ribodon*. Por lo anterior, resulta que *Ribodon* representa un cambio cualitativo fundamental en el proceso evolutivo del grupo.

Frailey (1986:34, fig.28 A, C y D) ha descrito un molariforme inferior izquierdo de la localidad de Acre como perteneciente a ?*Ribodon*, el cual muy posiblemente corresponda a un diente II (siguiendo la denominación de Domning (1982:608) para *Trichechus*) de un individuo juvenil de *R. limbatus* Ameghino, por la presencia de un "pelacónido" (paracónido, según Frailey) en el extremo anterior. Esta característica también se observa en los dientes II de *Trichechus*

senegalensis y *T. manatus* (ver Domning, 1982:608).

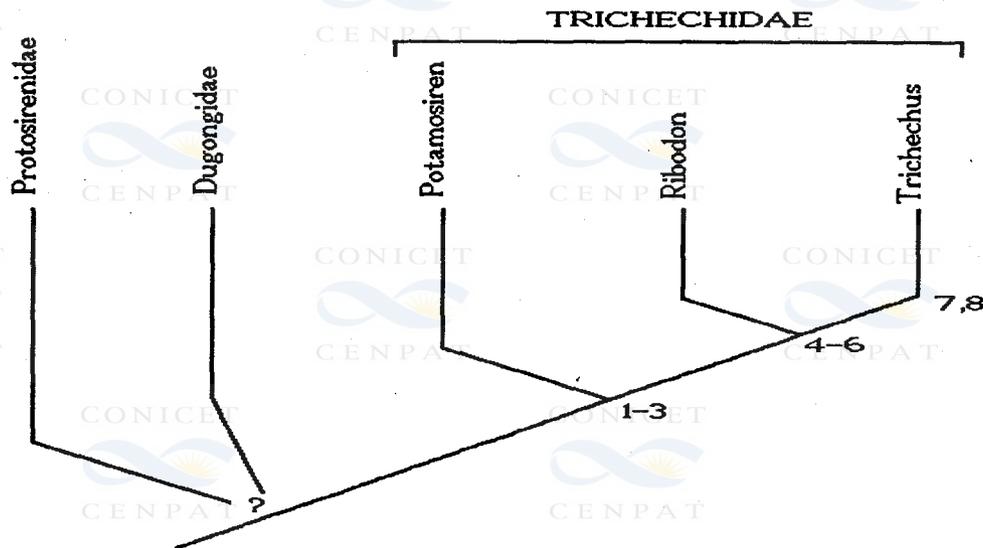


Figura 4. Esquema de las relaciones filogenéticas de la familia Trichechidae. 1.Esmalte dentario muy grueso; 2.Borde posterior del puente orbitario delgado; 3.Extremo anterior de los palatinos por detrás del puente orbitario; 4.Reemplazo continuo de los molariformes; 5.Puente orbitario al mismo nivel que el paladar óseo; 6.Paladar grueso; 7.Siete o más molariformes en uso simultáneamente; 8.Molariformes pequeños.

Paula Couto (1956) describió una calota craneana de un triquéquido de la localidad del río Jurua, que asignó a *T. manatus*, especie que actualmente habita el litoral atlántico sudamericano y el Caribe y que es morfológicamente más primitiva que la especie amazónica, *T. inunguis*. Frailey (1986) destaca que este resto procede probablemente de niveles correlacionables con aquéllos de los que procede el molariforme arriba mencionado; considera que la calota puede pertenecer a una especie del género *Ribodon* (Frailey, 1986:34), lo cual resulta

posible en virtud de que aunque la morfología craneana de *Ribodon* no es conocida, dado el estado primitivo en que se encuentran otros caracteres en *Ribodon* respecto de *Trichechus*, es predecible una estructura más próxima a la primitiva de *T. manatus* que a las otras especies del mismo género.

Un maxilar sin dientes (USNM 167655) hallado en Carolina del Norte (E.E.U.U.), aparentemente procedente de depósitos del Plioceno temprano, ha sido referido tentativamente al género *Ribodon* en base a que el tamaño de los molariformes (inferidos desde el de sus alvéolos) es mucho mayor que en *Trichechus* y en que presenta indicios de reemplazo horizontal continuo de los molariformes (Domning, 1982). Si esta asignación es correcta, el género *Ribodon* tenía una distribución similar a la que presenta hoy día el género *Trichechus* (a excepción del área de la costa occidental africana) (Domning, 1982; com.pers.). Frailey (1986) ha sugerido que *Sirenotherium pirabense* Paula Couto, conocido por elementos esqueléticos asociados a un molariforme superior, procedentes de la formación Pirabás (Mioceno medio, Bertels, 1979:337) corresponde en realidad a una especie del género *Ribodon*, lo cual resultaría concordante con la presencia de éste en el área Caribeña.

Ha sido propuesto que *Potamosiren* es ancestral a *Ribodon* y éste a *Trichechus* (Domning, 1982, fig.9). Aunque en un sentido estricto no puede hablarse de relaciones ancestro-descendiente entre géneros, la secuencia morfoestructural es muy posiblemente correcta.

De las especies vivientes del género *Trichechus*, *T. manatus* resulta la más plesiomorfa y *T. inunguis* la más apomorfa. De sedimentos pleistocénicos de la cuenca amazónica se han exhumado restos mandibulares que tienen más afinidad con *T. manatus* que con *T. inunguis*. Curiosamente esa especie no habita en el río Amazonas en la actualidad, sino que se encuentra en el Caribe y las costas del Norte de América del Sur, mientras que la especie amazónica es *T. inunguis*. Domning (1982) propone tres hipótesis para explicar esta incongruencia:

1. Si *Ribodon* se considera "ancestral" a *Trichechus*, puede considerarse que el primero dio origen al segundo en el área del Caribe; la especie original fue muy similar a *T. manatus* (la más primitiva), desde allí migró hasta la costa occidental africana, por un lado, dando origen a *T. senegalensis*, y, por el otro, penetró en el Amazonas diferenciando la especie *T. inunguis*, mientras que en el área caribeña los cambios sufridos fueron menores;

2. La transición *Ribodon-Trichechus* tuvo lugar en las aguas continentales sudamericanas, dando origen a formas similares a *T. manatus*, que se desplazaron hacia el Caribe, donde permanecieron casi sin cambios, y hacia el Africa, donde diferenciaron la especie *T. senegalensis*; dentro de las cuencas fluviales, debido principalmente al tipo de alimento disponible (predominantemente gramíneas), la forma ancestral diferenció a *T. inunguis*;

3. Finalmente *Ribodon* pudo dar lugar a *Trichechus* independientemente

en el área atlántica y el área amazónica.

Si bien esta última hipótesis es la menos plausible, las dos restantes son básicamente especulativas, y con los datos disponibles no es posible refutar ninguna de las dos. Por ello resulta necesario un análisis crítico de las especies conocidas y de toda la información disponible, a fin de disminuir el grado de especulación de ellas.

III. CARACTERISTICAS AMBIENTALES

Se considera aquí que el conjunto de los vertebrados continentales del Mesopotamiense constituyen una asociación primaria, esto es que las formas allí registradas concurren espacial y temporalmente y no son el producto de remoción y redepositación (véase Geología).

Pascual y Odreman Rivas (1971) destacaron que la asociación del Mesopotamiense es sumamente singular en el contexto del Terciario tardío de Argentina y consideraron que la región mesopotámica estaba ya entonces definida como parte del Dominio Subtropical. Esta singularidad se observa tanto en el conjunto como en los grupos particulares.

Bond (1986b:180) señala que entre los ungulados se destaca la ausencia de elementos netamente pastadores y la presencia de elementos relictuales "pansantacrucianos". Los roedores presentan una enorme variedad con numerosas formas de gran tamaño de las familias Hydrochoeridae, Dinomyidae y Neoepiblemidae, estos últimos conocidos sólo en el área mesopotámica de Argentina (Vucetich, 1986:161). Entre los edentados se reconocen abundantes Megalonychidae y frecuentes Mylodontidae Mylodontinae, contrariamente a lo que sucede en otras áreas (Scillato-Yane, 1986:154). Entre los marsupiales se encuentran varios Didelphidae Didelphinae, algunos Borhyaenidae, particularmente un Prothylacyninae de gran tamaño, convergente con úrsidos o prociónidos, que no tiene claras vinculaciones con las formas conocidas de la

subfamilia y que representa a la vez el último registro de la misma (Pascual y Bond, 1986:148).

Otro tanto puede decirse de los reptiles. Los Crocodylia son frecuentes y se conocen formas de gran tamaño, entre las que se destaca el gaviálido *Gryposuchus neogaeus* (Burmeister, 1885) (Gasparini et al.,1986). Otros reptiles también avalan esto y deben destacarse tortugas Testudinidae gigantes, pero que a diferencia de las tortugas gigantes actuales y la mayoría de las fósiles, presentan un caparazón extremadamente grueso (de La Fuente. com. pers.).

Los mamíferos acuáticos procedentes de esos depósitos son, también, sumamente particulares y no presentan antecedentes en otras áreas del país.

En base a los taxones registrados allí se ha inferido que las condiciones en la Mesopotamia fueron entonces más benignas que las actuales. Gasparini et al.(1986) interpretan que los Crocodylia y algunos Chelonia señalan áreas bajas, inundables y con abundante vegetación. También se han sugerido temperaturas mayores que las actuales para el área. De acuerdo con Cione (1978), sin embargo, los peces continentales se encuentran dentro de su rango térmico, y muchos de los taxones fósiles aún persisten o tienen representantes muy relacionados en la misma zona. Aunque no puede descartarse que las temperaturas fuesen entonces mayores, esto no es estrictamente necesario, ya que la limitante para la mayoría de estas formas son las bajas temperaturas

invernales de los cursos medio e inferior del río Paraná. Esto implica que lo que sugieren estas formas es que entonces la amplitud térmica fue menor que en la actualidad.

Bondesio *et al.*(1980) consideraron al área mesopotámica como una vía de penetración de formas septentrionales. Obviamente también actuó como parte de un "refugio" de linajes que previamente presentaron una distribución más amplia en áreas australes, como es el caso de algunos ungulados (Bond, 1986b).

De hecho, el conjunto de la fauna registrada en los depósitos del Mesopotamiense presenta más afinidades con asociaciones registradas en el Norte de América del Sur que con los depósitos relativamente contiguos y considerados coetáneos del Oeste y centro de la Argentina. El área mesopotámica constituía entonces también un área marginal para la distribución de muchas formas con historias evolutivas desarrolladas predominantemente en áreas más septentrionales, de las que se tienen muy pocos registros.

Asociaciones similares, tanto por los taxones involucrados como por su composición, se han registrado en otras localidades de América del Sur. Se conocen varias localidades con fauna de estas características: las localidades ubicada en la región de Acre, en la frontera peruano-brasileña (aproximadamente a los 10° de latitud Sur) (Paula Couto, 1978; Frailey, 1986); dos localidades del área de los ríos Juruá y Purús, de Brasil, a los 9° de latitud

Sur, próxima a la frontera con Perú (Paula Couto, 1956; 1976; 1978); la localidad de Urumaco, al noroeste de Venezuela, aproximadamente a los 11° de latitud Norte y 70° de longitud Oeste, (Pascual y Diaz de Gamero, 1969; Mones, 1981; Patterson, 1973; Patterson y Diaz de Gamero, 1971; Sill, 1970); y dos localidades del Suroeste de la R.O. del Uruguay, al Oeste de Montevideo, Kiyú en las Barrancas de San Gregorio (Goñi y Hoffstetter, 1964; Francis y Mones, 1965), y Puerto Arazati (Perea *et al.*, 1985; De Santa Ana *et al.*, 1988).

Las tres primeras localidades corresponden al extremo oeste de la cuenca amazónica, área a la que, como se discutirá más adelante, algunas hipótesis otorgan un papel fundamental en la elaboración de los patrones biogeográficos hacia fines del Mioceno. La última localidad es, comparativamente, la más atípica de todas, incluyendo las del área de Paraná, muy posiblemente por ser la más meridional de ellas. En las restantes se encuentran las formas características de roedores gigantes de las familias Hydrochoeridae, Dinomyidae y Neoepiblemidae (en algunos casos especies congénéricas o hasta la misma especie) (Patterson, 1942; Frailey, 1986; Bondesio y Bocquentin Villanueva, 1989), así como ungulados y edentados, entre los mamíferos terrestres; también los reptiles presentan afinidades muy estrechas, por ejemplo los gaviálidos se encuentran en las tres localidades (Bocquentin Villanueva y Buffeteau, 1981; Sill, 1970), y una especie, *Gryposuchus neogaeus*, se encuentra en el área de Paraná y en Acre (Gasparini *et al.*, 1986).

En cuanto a los mamíferos acuáticos recientemente han sido hallados

cetáceos odontocetos, notablemente similares a los hallados en los depósitos del Mesopotamiense en distintas localidades terciarias continentales del Norte de América del Sur (Bocquentin Villanueva *et al.*, 1989; Campbell, com.pers., Rancy *et al.*, 1989). Además, se han exhumado restos de los ínidos *Ischyrorhynchus vanbenedeni* y *Saurocetes argentinus* aún no descriptos, en la localidad de Kiyú, R.O. del Uruguay (obs.pers.; Verde y Perea, com.pers.). Como se mencionó más arriba, *Ribodon* ha sido registrado en la región del Acre peruano, y posiblemente se encuentre también en las localidades de los ríos Juruá y Purús, en Brasil (Frailey, 1986).

Es posible que el pobre registro de restos de mamíferos acuáticos en las localidades del Norte de América del Sur se deba a que éstas han comenzado a explotarse sistemáticamente hace relativamente poco tiempo, y, por otro lado, a la ausencia de especialistas dedicados a estos grupos en la región. Esta afirmación se basa en que las formas que se registran en los depósitos de Argentina presentan un alto grado de especialización a la vida en aguas continentales (vease Pilleri y Gihl, 1979; Cozzuol, 1985), lo que sugiere que un considerable período de evolución dentro de las cuencas fluviales, el que, a causa de que el área Mesopotámica (y gran parte del resto de país, hasta el Sur de Paraguay) estaba cubierta por la ingresión marina Paranense, debió transcurrir en las cuencas del Norte de América del Sur.

Resulta importante destacar la ubicación de las áreas donde se han hallado asociaciones "tipo Mesopotamiense", referibles al mismo Piso/Edad.

Estas corresponden a zonas pericratónicas, deprimidas y con abundante irrigación fluvial. Grabert (1983) postula que la actual cuenca del Amazonas presentaba, hasta el Mioceno tardío, una doble pendiente, con la divisoria de aguas ubicada en una línea entre la localidad de Iquitos y el río Purús. Hacia el Este existía un drenaje de vertiente atlántica que constituía lo que Grabert denomina pre-Amazonas, y hacia el Oeste las aguas drenaban al Pacífico. En ese momento la ingresión Paranense se extendía sobre la actual llanura chaco-pampeana, llegando al sur de Paraguay al Norte y a la provincia de Catamarca al Oeste. En ese momento las aguas continentales habrían carecido del aporte de nutrientes procedentes del drenaje de las aguas desde áreas positivas (Fittkau, 1974; Simpson, 1975), por lo que serían relativamente pobres en comparación con las actuales (Domning, 1982:611).

Durante el Mioceno tardío se retiró el mar Paranense de la zona chaco-pampeana, en relación con la caída global del nivel del mar registrada entre los 10,5 y 7 M.a.a.P. (Pascual, 1984; Haq et al., 1987). Grabert (1983) y otros autores (i.e. Fittkau, 1974) consideran que en este momento la pendiente oeste del actual Amazonas se cierra por levantamiento de la Cordillera en el área donde actualmente tiene sus nacientes el río Marañón. Sin embargo, la divisoria de aguas en Iquitos-Purús aún persistía. Esto produjo que en las áreas pericratónicas se desarrollara un sistema de cuerpos de aguas que pusieron en contacto todos los grandes sistemas fluviales de América del Sur, facilitando así el intercambio biótico entre ellos.

De acuerdo con Domning (1982), el aporte de nutrientes procedentes de la erosión de las masas montañosas que quedaba atrapado en los mencionados cuerpos de aguas, produjo un aumento en la productividad primaria y el desarrollo explosivo de las macrófitas acuáticas. Obviamente este aumento en los recursos tróficos debió afectar directamente a toda la fauna de las cuencas fluviales. En parte ésto podría explicar también el por qué de los grandes tamaños de algunas formas acuáticas, inusuales en la actualidad en aguas continentales, así como la diversidad de formas que se encuentran representadas. También, según Grabert hacia fines del Plioceno se habría establecido la actual pendiente del río Amazonas, drenando hacia el Atlántico. En consecuencia el aporte hídrico hacia las áreas pericratónicas se vio disminuido, provocando un aislamiento más o menos parcial de las cuencas fluviales hasta entonces conectadas. A esto se suma el creciente deterioro climático global, más acentuado en la zona austral, y que para entonces comenzaba a afectar también el centro y parte del Norte de Argentina.

En la actualidad los mamíferos acuáticos han desaparecido de toda la cuenca del río Paraná. Si bien para los cursos medio e inferior del río esto puede explicarse por un aumento en la amplitud térmica con bajas temperaturas invernales, no puede decirse lo mismo del curso superior y de los grandes afluentes del Oeste. En el primer caso la limitante puede encontrarse en la altura a la que se encuentra, entre 200 y 1000 metros sobre el nivel del mar, y en sus aguas torrentosas, lo que resulta incompatible con los requerimientos de estos mamíferos acuáticos. El sistema del río Paraguay tiene, en su curso

superior, conexiones estacionales con tributarios del Amazonas (Bonetto, 1975), y las condiciones de temperatura -especialmente de amplitud térmica- y las características de las corrientes, no son sustancialmente distintas a las que se presentan en el sistema del Amazonas. Sin embargo no se ha mencionado la presencia de mamíferos acuáticos en esta zona. Si esto es un defecto de observación o realmente estos animales no habitan esta área es algo que no puede afirmarse.

IV. LOS MAMIFEROS ACUATICOS DEL MESOPOTAMIENSE Y LOS ACTUALES DE LOS RIOS AMAZONAS Y ORINOCO

Obviamente, cualquier comparación entre una asociación actual y una "asociación fósil" presenta los problemas que son inherentes a la asimetría que implica la comparación de una tanatocenosis con una biocenosis. Por ello no se pretenderá aquí ir más allá de discutir los tipos ecológicos representados y, cuando los restos disponibles lo permitan, extraer hipótesis acerca de sus adaptaciones y posibles relaciones tróficas.

En las cuencas de los ríos Amazonas y Orinoco en la actualidad se encuentran tres especies de mamíferos acuáticos. Los sirenios están representados por *Trichechus inunguis*, especie exclusiva de las aguas continentales (en el Caribe, Antillas, Centroamérica y el Norte de América del Sur se encuentra otra especie del mismo género, *T. manatus*, que suele adentrarse en los cursos fluviales sólo cuando éstos no están habitados por la especie anterior; *T. senegalensis* vive en las costas del Oeste de Africa y se adentra en los grandes ríos africanos). *T. inunguis* es, al igual que todos los sirenios, estrictamente herbívora, pero se alimenta preferentemente de gramíneas acuáticas.

Los cetáceos tienen formas endémicas pertenecientes a dos familias de odontocetos, los Iniidae, representados por *Inia geoffrensis*, y los Delphinidae,

por *Sotalia fluviatilis*. Esta última especie tiene formas dulciacuícolas y marinas, aunque se reconocen diferentes poblaciones, una exclusivamente fluvial y otra marina. *I. geoffrensis*, por su parte es estrictamente dulciacuícola. Las dos especies de odontocetos son ictiófagas, pero tanto por el tipo de presas como por la forma de capturarlas así como por su comportamiento social, difieren notablemente (da Silva, 1984).

Las formas de mamíferos acuáticos registrados en el Mesopotamiense ya se han enumerado y descrito en el punto 2 del presente capítulo. Resulta destacable la diversidad que presentan los ínidos, tanto en número como en morfología, ya que *Inia geoffrensis*, la especie viviente, es la forma más primitiva, al menos desde el punto de vista osteológico. Los restos de estos ínidos son muy frecuentes en los depósitos del Mesopotamiense, lo que podría dar algún indicio de su abundancia relativa.

La presencia de una especie de la familia Pontoporiidae es difícil de interpretar. La especie viviente habita el estuario del río de la Plata, pero la mayor parte de su distribución ocurre en áreas costeras marinas. Por ello podría considerarse que la especie fósil fue sólo un visitante ocasional del ambiente continental.

Ribodon limbatus, aunque puede considerarse más primitivo que las especies del género *Trichechus*, posiblemente no difiera demasiado en sus requerimientos ecológicos, al menos en cuanto a lo que se puede inferir a partir

de la osteología de la especie fósil. Los restos, particularmente los elementos dentarios, son muy frecuentes en los depósitos, y dado que son pocos los que presentan el avanzado grado de desgaste característico de un diente caído en vida del animal, puede inferirse que la especie fue relativamente abundante.

Los odontocetos delfínidos están ausentes de los depósitos considerados, pero esto debe ser interpretado en el contexto evolutivo de la familia. Los representantes más antiguos de la misma se encuentran en el Mioceno tardío, sufriendo durante el Plioceno un proceso cladogenético que dio lugar a la diversidad actual. Posiblemente la invasión del medio acuático continental por parte de este grupo haya tenido lugar durante el Pleistoceno o incluso más tarde.

En términos relativos, los mamíferos acuáticos continentales fueron más abundantes durante el Mesopotamiense que en la actualidad. Los más diversos fueron los cetáceos, especialmente los ínididos, que presentaron morfotipos notablemente especializados. No es posible evaluar si parcial o totalmente esa diversidad está cubierta en la actualidad por los delfínidos del género *Sotalia*, pero ninguna de las especies registradas presenta convergencia morfológica con los delfínidos.

CONICET
CENPAT

CUARTA PARTE

CONICET
CENPAT

CONCLUSIONES GENERALES

CONICET
CENPAT

Los mamíferos acuáticos del Mioceno medio y tardío de Argentina pueden dividirse en dos grupos atendiendo al ambiente en el cual vivieron. Así pueden reconocerse formas marinas y formas continentales. Las primeras, a su vez, se dividen en formas exhumadas de sedimentitas depositadas durante el Mioceno medio y otras durante en Mioceno tardío. Las formas continentales corresponden, en su totalidad, al Mioceno tardío.

I. MAMIFEROS MARINOS.

Las dos asociaciones de mamíferos marinos del Mioceno medio y tardío de Argentina presentan afinidades que son dependientes de la edad a la que pertenecen.

En los mamíferos marinos del Mioceno medio se observa una combinación de elementos restringidos al Hemisferio Sur o endémicos del Atlántico Sudoccidental (a nivel familiar y genérico). Relativamente primitivos, están relacionados con las formas que se han reconocido en los depósitos del Mioceno temprano. Junto a estas especies se hallan unas pocas formas de distribución, cuando menos, anfiatlántica.

Los mamíferos marinos del Mioceno tardío reflejan una "modernización" en la composición taxonómica que se interpreta como un fenómeno de alcance

global. La mayor parte son formas de amplia distribución, cuyas relaciones con las especies del Mioceno medio distan de ser claras, o sencillamente son muy lejanas. Se registra la llegada de algunas especies cuyo origen tuvo lugar en otras regiones. En suma, la fauna toma un aspecto más cosmopolita que el que se observa en las anteriores.

1. MIOCENO MEDIO.

De sedimentitas de esta edad, aflorantes en el Norte de Patagonia, se han exhumado restos correspondientes a seis taxones, la mayor parte correspondientes a formas nuevas.

Las formas típicas del Mioceno medio en el resto del mundo (*i.e.* Eurhinodelphidae y Squalodontidae) son o bien muy raras, o no se han registrado en estos depósitos. La única indicación de la presencia de Eurhinodelphidae lo constituye un húmero, elemento que no es demasiado diagnóstico de esta familia. Sin embargo, dado lo reciente de los hallazgos, y que estos depósitos han comenzado a estudiarse sólo hace muy poco tiempo, es posible suponer que se debe a falta de prospección.

Patagophyseter rionegrensis es un fisetérido de características primitivas, con relaciones poco claras con el clado que agrupa a las especies vivientes de la familia. También es una de las especies de dicho grupo mejor conocida. En base

de *Morenocetus parvus*, del Mioceno temprano, hacia las formas más modernas. Esta especie llena en parte el vacío que se extendía entre el Mioceno temprano y fines del Mioceno tardío en el registro de los Balaenidae. Por otra parte, que la familia no se registre con anterioridad al Mioceno tardío en ninguna otra región del globo, tanto en el Hemisferio Norte como en el Sur, sugiere fuertemente que el grupo fue endémico del Atlántico Sur hasta ese momento.

Kawas benegasi es el Phocidae más antiguo del Hemisferio Sur y uno de las especies más antiguas de la familia a nivel mundial. El análisis de sus afinidades filogenéticas revela su pertenencia a la subfamilia Phocinae, por lo que su presencia en esta región requiere modificar las hipótesis respecto del origen y la dispersión de los Phocidae en general.

2. MIOCENO TARDIO.

Las especies del Mioceno tardío proceden de las sedimentitas marinas aflorantes en las barrancas orientales del río Paraná. La asociación de esta región tiene, en conjunto, un aspecto más moderno que la de Patagonia y vivió en un ambiente distinto, de aguas muy someras y tranquilas.

Pontistes rectifrons es un Pontoporiidae de talla grande, filogenéticamente próximo a *Pontoporia*, pero que presenta adaptaciones muy particulares en lo que respecta a la morfología del rostro y mandíbula, indicando

un modo de vida distinto del de la especie viviente.

Los Physeteridae son conocidos sólo por un diente aislado, muy similar por morfología y tamaño a los de *Physeter macrocephalus*, la especie viviente. Los mysticetos se encuentran presentes con especies de la familia Balaenopteriidae y Balaenidae. Los restos que se conocen de estas especies, en su mayor parte muy fragmentarios, son muy similares a las de las formas modernas. La presencia de los Balaenopteriidae, no registrados con anterioridad al Mioceno tardío, pone de manifiesto, no sólo la edad de la asociación, sino también la rápida dispersión global del grupo. Es, asimismo, llamativa la ausencia de restos de Cetotheriidae, que sobrevivieron hasta el Plioceno.

Properyptichus argentinus es un fócido de características arcaicas, que fue considerado próximo a "*Monachus*". Su presencia en estas latitudes permite especular que puede estar vinculado al origen de los Lobodontini (*sensu stricto*), pero lo escaso y fragmentario del material no permiten avanzar más en el nivel de certeza.

Los restos de sirenios Dugongidae son relativamente abundantes, indicando que eran habitantes comunes de esa región. Sin embargo el único material diagnóstico lo constituye un molariforme aislado que se ha identificado como *Metaxytherium* sp.. Aún así, la presencia de esta familia es importante porque durante el Mioceno estuvo presente en casi todo el mundo, siendo este registro y material más completo procedente del Perú los únicos conocidos para

América del Sur.

II. MAMIFEROS ACUATICOS CONTINENTALES.

La asociación de mamíferos acuáticos continentales del Mesopotamiense de Argentina y Uruguay se halla, claramente, en el extremo Sur de su distribución. Debido a que las aguas de la transgresión "Enterriense" cubrieron todo el norte y centro del actual territorio argentino durante el Mioceno medio y parte del Mioceno tardío, los mamíferos acuáticos continentales que allí se han registrado debieron tener su origen en las cuencas del Norte de América del Sur, donde debió transcurrir la mayor parte de su historia evolutiva. Sólo luego de la retirada del mar Enterriense se desarrollaron las cuencas fluviales que permitieron a estas formas alcanzar latitudes más altas. Esa misma vía permitió el intercambio de otros elementos bióticos entre el Sur y el Norte de América del Sur, regiones que, al menos desde el Oligoceno, estaban relativamente aisladas entre sí.

Ischyrorhynchus y *Saurocetes* son, hasta hoy, los miembros más antiguos de la familia Iniidae. Dado que no se conocen índios de depósitos marinos, se concluye que la familia es el producto de un evento cladogenético que tuvo lugar dentro de las cuencas fluviales sudamericanas. Esta familia presentó en ese momento la mayor diversidad en todo su registro conocido. Las formas registradas pertenecen a una subfamilia extinguida y presentan tipos adaptativos

CONCLUSIONES GENERALES.

muy distintos de los de la especie viviente.

Restos muy escasos de Pontoporiidae colectados en esos depósitos indican que, como en la actualidad, esta familia fue una visitante ocasional del medio acuático continental.

El triquérido *Ribodon limbatus* es una forma que refleja un avance cualitativo fundamental en el proceso evolutivo de la familia. Es el ancestro estructural ideal para *Trichechus*, y puede decirse que el reemplazo horizontal ininterrumpido de los molariformes de los triquéridos, que hace su aparición por primera vez en *Ribodon*, es una alternativa de la hipsodoncia de otros mamíferos herbívoros. Si, como se ha sugerido, la aparición de esta característica tuvo lugar en la región amazónica, los cambios ecofiográficos ocurridos durante el Mioceno medio y tardío debieron ser uno de los elementos fundamentales que actuaron como disparadores de estas modificaciones.

BIBLIOGRAFIA

- Aceñolaza, F.G. 1976. Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana* 13(2):91-108.
- Aceñolaza, F.G. y J.M. Sayago, 1980. Análisis preliminar sobre la estratigrafía, morfodinámica y morfogénesis de la región de Villa Urquiza, provincia de Entre Ríos. *Acta Geológica Lilloana* 15(2):139-154.
- Ameghino, F. 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la formación patagónica. (Recogidos en las barrancas del Paraná por el profesor P. Scalabrini). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba* 5:112-113.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 4.
- Ameghino, F. 1891a. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1:129-167.
- Ameghino, F. 1891b. Mamíferos y aves fósiles argentinos. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1:240-255.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie, avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien Continent. *Anales Museo Nacional Historia Natural Buenos Aires* 15(8): 1-568.
- Angulo R.J. y R.M. Casamiquela, 1982. Estudio estratigráfico de las unidades aflorantes en los acantilados de la costa Norte del Golfo de San Matías (Río Negro y extremo austral de Buenos Aires) entre los meridianos 62°30' y 64°30'W. *Mundo Ameghiniano*, Fundación Ameghino, 20-73.
- Arnason, U., K. Bernirschke, J.G. Mead y W.W. Nichols. 1977. Banded karyotypes of three whales: *Mesoplodon europaeus*, *M. carlhubbsi* and *Balaenoptera acutorostrata*. *Hereditas* 87:189-200.
- Arnason, U. y K. Benirschke, 1973. Karyotypes and idiograms of sperm and pigmy sperm whales. *Hereditas* 114:263-269.
- Barnes, L.G. 1976. Outline of Eastern North Pacific Fossil Cetacean Assemblages. *Systematic Zoology* 25(4): 321-343.
- Barnes, L.G. 1978. A review of *Lophocetus* and *Liolithax* and their relationships to the delphinoid family Kentriodontidae (Cetacea: Odontoceti). *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin* 28:1-35.
- Barnes, L.G. 1985a. Review: G.A. Mchedlidze, General features of the paleobiological evolution of Cetacea, 1984. English translation. *Marine Mammal Science* 1(1):15-53.
- Barnes, L.G. 1985b. Fossil pontoporiid dolphins (Mammalia: Cetacea) from the Pacific coast of North American Contributions in Science, Natural History

Museum Los Angeles County, 363:1-34.

Barnes, L.G. 1990. The fossil record and evolutionary relationships of the genus *Tursiops*. pp.3-26. In: R.R. Reeves and S. Leatherwood (eds.), *The Bottlenose Dolphin*, Academic Press, Inc.

Barnes, L.G., D. Domning y C. Ray. 1985. Status of studies on fossil marine mammals. *Marine Mammal Science*, 1(1):15-53.

Berta A., C.E. Ray y A. Wyss. 1989. Skeleton of the oldest known pinniped, *Enaliarctos mealsi*. *Science* 244:60-62.

Berta A. y C.E. Ray, 1990. Skeletal morphology and locomotor capabilities of the archaic pinniped *Enaliarctos mealsi*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(2):141-157.

Bertels, A. 1975. Bioestratigrafía del Paleógeno en la República Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 7(3):429-450.

Bertels, A. 1980. Estratigrafía y foraminíferos (Protozoa) bentónicos de la Fm. Monte León (Oligoceno) en su área tipo, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología* 2:213-273.

Bertels, A. y L.L. Zabert. 1980. Microfauna del Grupo Santa María (Terciario superior) en las provincias de Catamarca y Tucumán, República Argentina. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Buenos Aires, 3:67-73.

Bocquentin Villanueva, J. y E. Buffeteau, 1981. *Hesperogavialis cruxenti* n.gen., n.sp., nouveau gavilidé (Crocodylia, Eusuchia) du Miocène supérieur (Huayquerian) d'Urumaco (Venezuela). *Geobios*14:415-419.

Bocquentin Villanueva, J., Ch. de Muizon y J.P. de Souza Filho. 1990. Novos achados de cetáceos longirrostrós no Neógeno do Acre, Brasil. *Bol.Mus.Para. Emilio Goeldi, sér.Ciências da Terra* 2:59-64.

Bocquentin Villanueva, J., J.P. de Souza Filho y F.R. Negri. 1990. *Neoepiblema acrensis*, sp.n. (Mammalia, Rodentia) do Neógeno do Acre, Brasil. *Bol.Mus.Para. Emilio Goeldi, sér.Ciências da Terra* 2: 65-72.

Bohaska, D.J., M.D. Gottfried y F.C. Whitmore. 1991. The cetacean fauna of the mid-Miocene Chesapeake Group (abstract). *Journal of Vertebrate Paleontology* 11(Suppl. to no.3), 16A.

Bonarelli, G. y J.J. Nagera, 1913. Informe preliminar sobre un viaje de investigación geológica a las provincias de Entre Ríos y Corrientes. *Boletín de la Dirección general de Minas e Hidrología*, Buenos Aires, 5.

Bond, M. 1986a. Los carnívoros terrestres fósiles de Argentina: resumen de su historia. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2:167-172.

Bond, M. 1986b. Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2:173-186.

- Bondesio, P. 1985. *Kiyutherium scillatoyanei*, n.sp. (Rodentia, Hydrochoeridae, Cardiatheriinae) de la Formación Ituzaingó de la Provincia de Entre Ríos (República Argentina). *Ameghiniana* 21(2-3):275-279.
- Bondesio, P. 1986. Lista sistemática de los vertebrados terrestres del Cenozoico de Argentina. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2:187-190.
- Bondesio, P., J.H. Laza, G.J. Scillato Yané, E.P. Tonni y M.G. Vucetich. 1980. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la Provincia de Buenos Aires. *Actas II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, III*:101-127.
- Bondesio, P. y J. Bocquentin Villanueva. 1989. Novedosos restos de Neopiblemidae (Rodentia, Hystricongnathi) del Mioceno tardío de Venezuela. *Inferencias paleoambientales. Ameghiniana* 25(1):31-37.
- Bonetto, A.A. 1975. Hydrologic regime of the Paraná River and its influence in the ecosystems. pp.175-197, in: A.D.Hasler (ed.), *Coupling of Land and Water Systems*. Springer-Verlag, New York.
- Bossi, G.E. y R.M. Palma. 1982. Reconsideración de la estratigrafía del valle de Santa María, Provincia de Catamarca, Argentina. *Actas V Congreso Latinoamericano de Geología I*:155-172.
- Bravard, 1858. Monografía de los terrenos terciarios del Paraná. (Reimpresión de 1884) *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 3:45-94.
- Burmeister, G. 1859. Ueber die Tertiaerformation von Paraná. *Z. dt. geol.Ges.*, 10:423-432.
- Burmeister, G. 1871. On *Saurocetes argentinus*, a new type of Zeuglodontidae. *Ann.Mag.nat.Hist.*, London 4(7):51-55.
- Burmeister, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por D. Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente. *Anales del Museo Nacional de Historia Nacional de Buenos Aires* 3:93-174.
- Burmeister, G. 1891. Nuevos objetos del Museo Nacional. *La Prensa, Buenos Aires* 22(6690):4.
- Burmeister, G. 1892. Continuación a las adiciones al examen crítico de los mamíferos fósiles terciarios. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3:401-488.
- Butler, R.F., L.G. Marshall, R.E. Drake y G.H. Curtis. 1984. Magnetic polarity stratigraphy and 40K-40Ar dating of Late Miocene and Early Pliocene continental deposits, Catamarca Province, NW Argentina. *Journal of Geology* 92:623-636.
- Cabrera, A. 1926. Cetáceos fósiles del Museo de La Plata. *Revista del Museo de La Plata*, 28:363-411.

Carpenter, J.M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics* 4:291-296.

Castellanos, A. 1965. Estudio fisiográfico de la provincia de Corrientes. Publicación 49, Instituto Fis. Geología, Universidad nacional del Litoral, Rosario, pág. 1-122.

Cione, A.L.. 1978. Aportes paleoictiológicos al conocimiento de la evolución de las paleotemperaturas en el área austral de América del Sur durante el Cenozoico. Aspectos zoogeográficos y ecológicos conexos. *Ameghiniana* XV(1-2): 183-208.

Cione, A.L. y E.P. Tonni. 1991. Un nuevo piso continental para el Cenozoico superior de América del Sur. *Ameghiniana* 28(3-4):404-405.

Cozzuol, M.A. 1985. The odontoceti of the "Mesopotamiense" of the Paraná River Ravines. Systematic Review. *Invest.on Cetacea* (G.Pilleri, Ed.) (17):39-54.

Cozzuol, M.A. 1987. Sobre la identidad del holotipo de *Proinia patagonica* True, 1909 (Cetacea:Odontoceti) del Oligoceno tardío de la provincia de Santa Cruz, Argentina. IV Jorn.Arg.Paleont. Vert., Comodoro Rivadavia. Resúmenes, pp.25-26.

Cozzuol, M. A. 1989a. An alternative interpretation of the evolutionary significance of the lateral bony lamina of the pterigoid bone and its implication for odontocete systematic. Presentado en el simposio "Cetacean Systematic" en el V Congreso Teriológico Internacional, Roma, agosto de 1989.

Cozzuol, M.A. 1989b. Una nueva especie de *Saurodelphis* Burmeister, 1891 (Cetacea:Iniidae) del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío-Plioceno temprano) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 25(1):39-45

Cozzuol, M.A. 1990. Aproximación filogenética a la sistemática de los Physeteroidea (Mammalia:Cetacea) 4ª Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur, Valdivia, noviembre de 1990. Programa y Resúmenes p.21.

Cozzuol, M.A. 1991. Primer registro de un pinípedo terciario en Patagonia. VIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Rioja, Resúmenes, *Ameghiniana* 28(3-4):406.

Cozzuol, M.A. y G. Humbert Lan, 1989. On the systematic position of the genus *Prosqualodon* Lydekker, 1893 and some comments on the odontocete family Squalodontidae. Presentado en el simposio "Cetacean Systematic" en el V Congreso Teriológico Internacional, Roma, Agosto, 1989.

Da Silva, V. 1984. Comportamento de alimentação dos golfinhos de água doce, *Inia geoffrensis* e *Sotalia fluviatilis* con considerações sobre a pesca comercial. Primera Reunión de Trabajo de Expertos en Mamíferos Acuáticos de América del Sud, Buenos Aires, Resúmenes p.43.

Darwin, C. 1838. Geological notes made during a survey of the east and west coast of South América. London.

- De Santa Ana, H., G. Veroslavsky, S. Martínez, D. Perea y M. Ubilla. 1988. Estudio estratigráfico de la secuencia mio-pliocena de SW del Uruguay. Actas 6to. panel de Geología del Litoral, Ira. Reunión de Geología del Uruguay pp.62-67.
- del Río, C.J. 1988. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía de la Formación Puerto Madryn (Mioceno Medio)-Provincia del Chubut- Argentina. Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Buenos Aires 40:231-254.
- del Río, C.J. 1990. Composición, origen y significado paleoclimático de la malacofauna "entrerriense" (Mioceno medio) de la Argentina. Anales de la Academia nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Buenos Aires, 42:207-226.
- del Río, C.J. 1991a. Revisión sistemática de los bivalvos de la Formación Paraná (Mioceno medio) Provincia de Entre Ríos, Argentina. Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Buenos Aires 7:1-93
- del Río, C.J. 1991b. Moluscos "entrerrienses" (Mioceno medio) de la República Argentina: Paleontología, Estratigrafía y Paleoclimatología. XII Congreso Brasileiro de Paleontologia, San Pablo, Brasil, .
- Doering, 1882. Informe oficial de la Comisión científica agregada al Estado Mayor General de la Expedición al Río Negro (Patagonia). Tercera Parte (Geología). Edición Oficial de Buenos Aires, págs. 300-490.
- Domning, D.P. 1982. Evolution of the manatees: a speculative history. Journal of Paleontology, 56(3):599-619.
- D'Orbigny, A. 1842. Voyage dans l'Amérique meridionale (Le Brésil, l'Uruguay, exsecuté pendant les années 1826-1833. III (3)-(4), París.
- Eldrege, N. y J. Cracraft. 1980. Phylogenetic paterns and evolutionary process. Method and theory in comparative biology. Columbia University Press, New York, 349pp.
- Farris, J.S. 1988. Hennig'86 reference.
- Fittkau, E.J. 1974. Zur ökologischen Gliederung Amazoniens. I. Die erdgeschichtliche Entwicklung Amazoniens. Amazoniana 5(1):77-134.
- Ford, D.C. y H.P. Schwarcz. 1981. Miscellaneous dating methods. In: Goudie, A. (Ed.) Geomorphological Techniques. George Allen and Unwin. London: 292-297.
- Frailey, C.D. 1986. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the río Acre region, western Amazonia. Contribution in Science, Natural History Museum of Los Angeles County, 374:1-46.
- Francis, J.C. y A. Mones, 1965. Sobre el hallazgo de *Kiyutherium orientalis* n.g., n.sp. (Rodentia, Hydrochoaridae) en la Formación Kiyú de las barrancas de San Gregorio, Departamento de San José, República Oriental del Uruguay.

Kraglieviana 1(2):45-54.

- Fraser, F.C. y P.E. Purves, 1960. Hearing in Cetaceans. Evolution of the accessory air sacs and the structure of the outer and middle ear in recent Cetaceans. Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology 7(1):1-140, pls. 1-55.
- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba 24:55-256.
- Frenguelli, J. 1926. El Entrerriense del golfo Nuevo en el Chubut. Boletín de la Academia nacional de Ciencias de Córdoba 29:191-270.
- Gasparini, Z., M. de la Fuente y O. Donadío. 1986. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 2:119-130.
- Gondar, D. 1975. La presencia de cetáceos Physteridae en el Terciario Superior ("Rionegrese") de la Provincia de Río Negro. Actas del Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Universidad nacional de Tucuman, Asociación Paleontológica Argentina 2:349-356.
- Goñi, J.C. y R. Hoffstetter. 1964. Uruguay. Lexique Stratigraphique International. Vol.V Amérique Latine, fasc. 9a. CNRS, Paris, pp.1-202.
- Grabert, H. 1983. Der Amazonas-Geschichte eines Stromes zwischen Pazifik und Atlantik. Natur und Museum 113(3):61-71.
- Haller, M. 1978. Estratigrafía de la región al poniente de Puerto Madryn, Chubut, Argentina. Actas VII Congreso Geológico Argentino I:285-297.
- Haller, M. 1981. Descripción geológica de la Hoja 43h - Puerto Madryn. Servicio Geológico Nacional, Boletín 184:1-45.
- Haller, M. y J. Mendia. 1980. Las sedimentitas del ciclo Patagoniano en el litoral atlántico nordpatagónico. Coloquio "R.Wichmann". Asoc.Geol.Arg. 28-11-80.
- Haq, B.U., J. Handerbol y P. Vail. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. Science 235: 1156-1167.
- Henning, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. EUDEBA, Buenos Aires. 353 pp.
- Herbst, R., J.N. Santa Cruz y L.L. Zabert. 1976. Avances en el conocimiento de la estratigrafía de la Mesopotamia argentina, con especial referencia a la Provincia de Corrientes. Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral 7:101-121.
- Heyning, J. 1989. Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and systematic revision among the family of extant Odontoceti. Contribution in Science, Natural History Museum of Los Angeles County 405:1-64.
- Kellogg, R. 1928. The history of whales-their adaptation to life in the water.

- Kellogg, R. 1934. A new Cetothere from the Modelo Formation at Los Angeles, California. *Carnegie Institute Publications* 447:83-104.
- Kellogg, R. 1944. Fossil cetaceans from the Florida Tertiary. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University Collections* 94(9):433-471.
- Kellogg, R. 1955. Three Miocene porpoises from the Calvert Cliffs, Maryland. *Proceedings of the United States National Museum* 105, 101-154.
- Kellogg, R. 1959. Description of the skull of *Pomatodelphis inequalis* Allen. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 121(1), 1-26, pls.1-6.
- King, J. 1983. *Seals of the World*. Second edition. Cornell University Press, Ithaca, New York. 240 pages.
- Klima, M., H.A. Oelschläger, y D. Wunsch. 1980. Morphology of the pectoral girdle in the Amazon dolphin *Inia geoffrensis* with special reference to the shoulder joint and the movements of the flippers. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 45(5):288-309.
- Ledje, C. y U. Arnason. 1989. The use of highly repetitive DNA for solving pinniped phylogeny. *Fifth International Theriological Congress, Roma, 1989, Abstract of Papers and Posters* 1:55.
- Linares, O.J. 1981. Tres nuevos carnívoros prociónidos fósiles del Mioceno de Norte y Sudamérica. *Ameghiniana* 18(3-4):113-121.
- Lydekker, R. 1893. Contribution to the knowledge of the fossil vertebrates of Argentina. Part II. Cetacean skulls from Patagonia. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología Argentina* II, 2(part):1-13, pls.1-6.
- Lydekker, R. 1894. Contributions to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina. II. Cetacean skulls from Patagonia. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología Argentina* II, 2(part):1-13, pls.1-6.
- Marshall, L.G. 1985. Geochronology and land-mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. In Stehli, F. G. and S.D. Webb (eds.). *The Great American Biotic Interchange*. New York, Plenum Press, p. 49-85.
- Marshall, L.G., R. Hoffstetter y R. Pascual. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Paleovertebrata, Montpellier, Mémoire Extraordinaire*: 1-93.
- Martínez, S. 1989. Los depósitos de la "transgresión entrerriana" (Mioceno de Argentina, Brasil y Uruguay): comparación de sus principales áreas fosilíferas a través de los bivalvos y gastrópodos. *Ameghiniana* 25(1):23-29.
- Mchedlidze, G.A. 1984. General features of the paleobiological evolution of Cetacea (English translation from Russian for the Smithsonian Institution Libraries and the National Science Foundation). *Amerind Publishing Co.Pvt.Ltd.*,

New Delhi. 139 pp., pls. 1-32.

- Mead, J. 1975. A fossil beaked whale (Cetacea: Ziphiidae) from the Miocene of Kenya. *Journal of Paleontology*, 49:745-751.
- Mead, J.G. 1975. Anatomy of the external nasal passages and facial complex in the Delphinidae (Mammalia: Cetacea). *Smithsonian Contrib. Zool.* 207:1-72.
- Mendia y Bayarsky, 1981. Estratigrafía del Terciario en el valle inferior del Río Chubut. *Actas VIII Congreso Geológico Argentino III*: 593-606.
- Miller, G.S. 1918. A new river-dolphin from China. *Smithsonian Miscellaneous Collection* 68(9):1-12.
- Mones, A. 1981. Un Neopiblemidae del Plioceno medio (Formación Urumaco) de Venezuela (Mammalia: Rodentia: Caviomorpha). *Ameghiniana* 17:277-297.
- Moore, J.C. 1968. Relationships among the living genera of beaked whales with classifications, diagnoses and keys. *Fieldiana: Zoology* 53(4):i-iv + 209-298.
- Moreno, F.P. 1892. Noticias sobre algunos cetáceos fósiles y actuales de la República Argentina. *Revista del museo de La Plata*, 3:381-400.
- Muizon, Ch. de. 1981. Les Vértébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Première partie: deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocène inférieur de Sud-Sacaco. *Recherche sur les Grandes Civilisations, Institut Français d'Etudes Andines, Paris, Memoire* 6:1-150.
- Muizon, Ch. de. 1982. Phocid phylogeny and dispersal. *Annals of the South African Museum*, 89(2):175-213.
- Muizon, Ch. de. 1984. Les Vértébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Deuxième partie: Les Odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Pliocène inférieur de Sud-Sacaco. *Travaux Institut Français D'Etudes Andines, Paris, Éditions Recherche sur les Civilisations, Memoire* 50:1-188, pls.1-17.
- Muizon, Ch. de. 1985. Nouvelles données sur le diphylétisme des Dauphins de rivière (Odontoceti, Cetacea, Mammalia). *Comptes Rendus de l'Académie de Science, Paris, sér.II*, 301(5):359-362.
- Muizon, Ch. de. 1988a. Les Vértébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Troisième partie: les Odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Miocène. *Travaux Institut Français D'Etudes Andines, Paris, Éditions Recherche sur les Civilisations, Memoire* 78:1-244.
- Muizon, Ch. de. 1988b. Les relations phylogénétiques des delphinida (Cetacea, Mammalia). *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)*, 74(4):159-257.
- Muizon, Ch. de. 1991. A new Ziphiidae (Cetacea) from the Early Miocene of Washington State (USA) and analysis of the major groups of odontocetes. *Bulletin Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4 sér.*, 12, 1990 (1991) section C, nros. 3-4:297-326.

- Muizon, Ch. de y M. Bond. 1982. Le Phocidae (Mammalia) miocène de la formation Paraná (Entre Ríos, Argentine). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4^e sér., 4, section C, (3-4):165-207.
- Muizon, Ch. de y D.P. Domning. 1985. The first records of fossil sirenians in the southeastern Pacific Ocean. Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris, 4^e sér., 7, section C, n°3:189-213.
- Muizon, Ch. de y Q.B. Hendey. 1980. Late Tertiary seals of the South Atlantic Ocean. Annals of the South African Museum 82:91-128.
- Nixon, K.C. 1992. Clados Version 1.2. L.H. Bailey Hortorium, Cornell University, Ithaca, New York.
- Ortman, 1902. Tertiary invertebrates. Reports Princeton Expeditions to Patagonia 4(2): 45-332.
- Pascual, R. 1953. Sobre nuevos restos de sirénidos del Mesopotamiense. Revista de la Asociación Geológica Argentina 8(3):163-181.
- Pascual, R. 1965. Los Toxodontidae (Toxodontia, Notoungulata) de la formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la Provincia de Buenos Aires. Características geológicas. Ameghiniana 4:101-129.
- Pascual, R. 1970. Evolución de las comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados Cenozoicos de Argentina. Actas del IV Congreso Latinoamericano de Zoología, Caracas, II:991-1088.
- Pascual, R. 1986. La sucesión de las Edades-mamífero, de los climas y del diastrofismo sudamericanos durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. Actas Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 36:15-37.
- Pascual, R. y Bond, M. 1986. Evolución de los marsupiales cenozoicos de Argentina. Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 2:143-150.
- Pascual, R. y P. Bondesio. 1961. Un nuevo Cardiatheriinae (Rodentia, Hydrochoeridae) de la Formación Monte Hermoso (Plioceno superior) de la Provincia de Buenos Aires. Algunas consideraciones sobre la evolución morfológica de los molares de los Cardiatheriinae. Ameghiniana 2(6):93-111.
- Pascual, R. y M.L. Diaz de Gamero, 1969. Sobre la presencia del género *Eumegamys* (Rodentia, Caviomorpha) en la Formación Urumaco del Estado de Falcón (Venezuela). Su significación cronológica. Boletín Informativo de la Asociación Venezolana de Geología, minas y Petróleo 12(10):369-388.
- Pascual, R. y O.E. Odreman Rivas. 1971. Evolución de la comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. Ameghiniana 8(3-4):372-412.
- Pascual, R. y O.E. Odreman Rivas. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadores de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastrofícos. Actas del V Congreso Geológico Argentino 3:293-338.

- Pascual, R., E.J. Ortega Hinojosa, D. Gondar y E.P. Tonni. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio bonarense. *Anales Comisión Investigaciones Científicas Buenos Aires* 6:165-193.
- Patterson, B. 1942. Two Tertiary mammals from northern South America. *American Museum Novitates* 1173:1-7.
- Paula Couto, C. de. 1956. Mamíferos fósseis do Cenozóico do Amazônia. *Boletim do Cons. Nacional da Pesquisas* 3:1-121.
- Paula Couto, C. de. 1976. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. 1. Astrapotheria. *Congreso Brasileiro de Geologia* 28°, 2:237-249.
- Paula Couto, C. de. 1978. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. 2. Rodentia Caviomorpha Dinomyidae. *Iheringia, Sér.Geol.*, 5:3-17.
- Paula Couto, C. de. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 590 pp.
- Perea, D., M. Ubilla y S. Martínez. 1985. Nuevos aportes a la fauna, geocronología y paleoambientes del Sur del Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 2da. época, 3:42-54.
- Piérard, J. 1971. Osteology and myology of the Weddell seal *Lepnychotes weddelli* (Lesson, 1926). in: W.H. Burt (ed) *Antartic Pinnipedia, Antarctic Research Series* 18:53-108.
- Pilleri, G. y M. Gühr, 1979. Skull, sonar field and swimming behaviour of *Ischyrorhynchus vanbenedeni* (Ameghino, 1891) and taxonomical position of the genera *Ischyrorhynchus*, *Anisodelphis*, and *Pontoplanodes* (Cetacea). *Investigation on Cetacea*, G. Pilleri (ed) 10:17-70.
- Rancy, A., J. Boquentin Villanueva, J. Pereira de Souza Filho, J.C.R. Santos y F.R. Negri. 1989. Lista preliminar da fauna do Neógeno da região oriental do estado do Acre, Brasil (Material depositado em Rio Branco). *VII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, Buenos Aires, Ameghiniana* 26(3-4):249.
- Raven, H.C. y W.K. Gregory. 1933. The spermaceti organ and nasal passages of the sperm whale (*Physeter catodon*) and other odontocetes. *American Museum Novitates* 677:1-18.
- Ray, C. 1976. *Phoca wymani* and other Tertiary seals (Mammalia:Phocidae) described from the eastern seabord of North America. *Smithsonian Contribution to Paleobiology*, 26:1-36.
- Ray, C. 1977. Geography of phocid evolution. *Systematics Zoology* 25(4):391-406.
- Reig, O. 1957. Sobre la posición sistemática de *Zygolestes paranensis* Amegh. y de *Zygolestes entrerrianus* Amegh. con una re4consideración de la edad y correlación del "Mesopotamiense". *Holmbergia* 5(12-13):209-226.
- Reinhart, R.H. 1951. A new genus of sea cow from the Miocene of Colombia.

University of California Publications in Geological Sciences 28(9):203-214.

- Reinhart, R.H. 1976. Fossil sirenians and demostylids from Florida and elsewhere. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 20(4):187-300.
- Resbenger, J.M. 1969. A new iniid cetacean from the Miocene of California. *University of California Publications in Geological Sciences* 82:1-43.
- Rovereto, C. 1913. La Península de Valdés e le forme costiere della Patagonia settentrionale. *Reale Accademia dei Lincei*. 23(2):103-105.
- Rovereto, C. 1915. Nuevas investigaciones sobre los delfines longirrostrados del Mioceno del Paraná (República Argentina). *Anales del Museo nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 27:139-151.
- Rovereto, C. 1921. Studi de geomorfologia argentina. V - La Península de Veldés. *Boletino della Societa di Geologia Italiana* 40:1-47.
- Russo, A. y A. Serraitto. 1978. Contribución al conocimiento de la estratigrafía terciaria en el norte argentino. *Actas VII Congreso Geológico Argentino, Neuquén, Tomo 1*.
- Scartascini, G. 1954. El límite Plio-Pleistoceno de la Provincia de Entre Ríos. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 1(3):55-77.
- Scasso, R. y C.J. del Río. 1987. Ambiented de sedimentación, estratigrfía y proveniencia de la secuencia marina del Terciario superior de la región de Península Valdés, Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 42(3-4):291-321.
- Scillato-Yane, G.J. 1981. Nuevo Mylodontidae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 18(1-2):29-34.
- Scillato-Yane, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2:151-155.
- Sepúlveda, E.G. 1983. Descripción geológica de la Hoja 38i, Gran Bajo del Gualicho, Provincia de Río Negro. *Servicio Geológico Nacional, Boletín* 194:1-61.
- Sepúlveda, E.G. y J.C. Martínez Machiavello. 1982. La Formación Puerta del Diablo en el Gran Bajo del Gualicho (Río Negro), y su Paleoecología basada en diatomeas. *Resúmenes III Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, p.34.
- Sill, W.D. 1970. Nota preliminar sobre un nuevo gavial del Plioceno de Venezuela y una disucusión de los gaviales sudamericanos. *Ameghiniana* 7:151-159.
- Simpson, G.G. 1932. Fossil Sirenia of Florida and evolution of Sirenia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 59:419-503.
- Simpson, G.G. 1945. Principles of classification and a classification of mammals.

- True, F. 1909. A new genus of fossil cetacean from Santa Cruz Territory, Patagonia; and description of a mandible and vertebrae of *Prosqualodon*. Smithsonian Miscellaneous Collections, 52(1875):141-156.
- True, F. 1912. A fossil toothed cetacean from California, representing a new genus and species. Smithsonian Miscellaneous Collections 60(11):1-7.
- Verde, M. y D. Perea. 1992. Mamíferos "Mesopotamienses" (Xenarthra, Litopterna y Cetacea) (Mioceno superior) de la bahía de Colonia, Uruguay. (Act. III Jorn. Zool. Uruguay) Boletín Soc. Zool. Uruguay (2ª época) 7:31-32.
- Vucetich, M.G. 1986. Historia de los roedores y primates en Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales durante el Cenozoico. Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 2:157-165.
- Whitmore, F. 1991. Neogene Cetacea of the North Atlantic: emergence of modern fauna. Journal of Vertebrate Paleontology 11(Supplement to number 3):62a.
- Wiley, 1981. Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. John Wiley and Sons, New York. xv+439 pp.
- Wilson, L.E. 1935. Miocene marine mammals from the Baskersfield region, California. The Peabody Museum of Natural History, Bulletin 4:1-143.
- Windhausen, A. 1931. Geología Argentina. Segunda parte. Geología histórica y regional del territorio argentino. Buenos Aires, p. 1-646.
- Wyss, A. 1987. 1987. The walrus auditory region and the monophyly of Pinnipeds. American Museum Novitates, 2871:1-31.
- Wyss, A. 1988a. Evidence from flipper structure for a single origin of Pinnipeds. Nature, 334:427-428.
- Wyss, A. 1988b. On "retrogression" in the evolution of the Phocinae and phylogenetic affinities of the monk seals. American Museum Novitates, 2924:1-38.
- Wyss, A. 1989. Flippers and pinniped phylogeny: has the problem of convergence been overrated? Marine Mammal Science 5:343-375.
- Yrigoyen, M. 1969. Problemas estratigráficos del Terciario de Argentina. Ameghiniana 6(4):315-329.
- Zabert, L.L. y R. Herbst, 1977. Revisión de la microfauna miocena de la Formación Paraná (entre Victoria y Villa Urquiza-Provincia de Entre Ríos-Argentina), con algunas consideraciones estratigráficas. Facena 1:131-168.
- Zhou Kaiya. 1982. Classification and phylogeny of the superfamily Platanistoidea, with notes on evidence of the monophyly of the Cetacea. Scientific Reports of the Whales Research Institute 34: 93-108.
- Zhou Kaiya, W. Quian y Y.Li. 1979. The osteology and systematic position of the baiji, *Lipotes vexillifer*. Acta Zoologica Sinica 25:58-74. (en chino, con

APENDICE I

1. Archivo de Hennig'86 y Clados para el análisis filogenético de los Physeteroidea.

xread

'Physeteroidea por M.A.Cozzuol, 08/02/93'

32 17

Zygorhiza	00000	00000	00000	00000	00000	00000	00
Agorophius	10000	00000	0-001	00010	00000	00010	10
Diaphorocetus	10000	11111	--111	00010	00000	00111	11
Idiorophus	1000-	111--	---11	10010	00-00	001-1	11
Patagophyseter	10000	11111	11111	00010	00000	00111	11
Aulophyseter	10000	11111	11111	01010	00000	00111	11
Orycterocetus	10000	11111	11111	10010	00000	00111	11
Scaldicecetus	10000	11111	--111	00110	00000	00111	11
Physterula	100--	11111	--111	10010	00000	00111	11
Physter	10000	11111	11111	00110	10000	00111	11
Kogino_sp_nov	10000	11111	11111	00110	11110	00111	11
Scaphokogia'	10000	1-111	--211	00010	12110	00111	11
Praekogia	10000	1-11-	--211	00-11	11110	001-1	11
Kogia	10000	11111	11211	00111	11110	00111	11
Ziphoidea	10001	00000	00001	00010	00001	10111	11
Platanistoidea	11101	00000	00001	00010	00001	01111	11
Otros_Odontocetos	11111	00000	00001	00010	00001	01111	11

;

proc;

Clados command:

\$

cc/10 0.16 18.31;

cc/3 17;

cname;

{0.31 " absent present;

{0. Max_Asc_Proc_Broad;

{1. Cranial_hiatus;

{2. Jugal_lacrimal_fused;

{3. Palatine_affected_by_pterygoid_sinus;

{4. Pterygoid_hamulus_excavated;

{5. Large_cranial_basin;

{6. Abundant_tooth_cement;

{7. Left_bony_nares_hipertrofied;

{8. Right_premaxillar_behind_nares;

{9. Periotic_forming_angle_90°;

{10. Anterior_opening_tympanic_"U";

{11. Involucrum_swollen;

{12. Lost_nasal_bones none one both;

{13. Cranium_brachycephalic;

{14. Multiple_dorsal_maxillary_foramina;

{15. Premaxillaries_strongly_arched;

CONICET

CONICET

CONICET

{16. Number_infraorbital_foramina one two;

CE

{17. Rostrum_triangular;

CENPAT

CENPAT

{18. Infraorbital_plate_of_maxillar present absent;

{19. Antorbital_notch_in_supracranial_basin;

NICET

CONICET

{20. Parietal_visible present absent;

CENPAT

CENPAT

{21. Facial_septum absent meddially left;

{22. Posterior_proc_tympanic_large;

CENPAT

CENPAT

{23. Jugal_bone presence lost;

CO

{24. Prominent_vertex;

CONICET

CONICET

{25. Synvertex;

CE

{26. Posterior_sinus;

CENPAT

CENPAT

{27. Intertemporal_constriction present absent;

CENPAT

{28. Posterior_process_periotic large reduced;

{29. Narial_passages_roofed_by_nasals yes no;

NICET

CONICET

{30. Antorbital_notch;

CENPAT

CENPAT

{31. Maxillaries_close_to_supraoccipital;

\$

CENPAT

CENPAT

CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

CONICET



CENPAT

2. Listado de caracteres utilizados en el análisis de los Physeteroidea.

0. Procesos ascendentes de los maxilares extendidos sobre los frontales.

1. Hiato craneano presente.

2. Yugal y lagrimal fusionados.

3. Palatinos afectados por el seno pterigoideo.

4. Procesos hamulares excavados.

5. Muy marcado acuencamiento craneano en la región posterior del rostro.

6. Cemento dentario muy abundante.

7. Pasaje nasal izquierdo hipertrofiado respecto del derecho.

8. Premaxilar derecho proyectado por detrás de los pasajes nasales.

9. Procesos anterior y posterior del periótico formando un ángulo de 90°.

10. Abertura anterior de la bula timpánica en forma de "U".

11. Involucro de la bula timpánica globoso.

12. Pérdida de huesos nasales (izquierdo o ambos).

13. Cráneo marcadamente braquicefálico.

14. Forámenes maxilares dorsales múltiples (homólogos del forámen preorbitario).

15. Premaxilares fuertemente arqueados y elevados en la región anterior del rostro.

16. Dos forámenes infraorbitarios.

17. Rostro triangular, con los maxilares ampliamente expuestos.

18. Lámina infraorbitaria del maxilar ausente.

19. Muesca antorbital incluida en la concavidad craneana.

20. Parietales no visibles en la pared lateral del cráneo.

21. Septo facial presente, central o desplazada hacia la izquierda.

22. Proceso posterior de la bula timpánica muy grande y extendido sobre el proceso paraoccipital.

23. Yugal ausente.

24. Vértex craneano prominente.

25. Sinvertex (conurrencia del maxilar, premaxilar, nasal y frontal en el vértex craneano).

26. Seno posterior presente.

27. Parietales no presentes en el vértex craneano determinando la ausencia de contricción intertemporal.

28. Proceso posterior del perótico reducido.

29. Pasaje nasal óseo no cubierto por los nasales.

30. Muesca antorbitalia presente (pasaje dorsal del nervio facial).

31. Proceso ascendente del maxilar muy próximo o en contacto con el supraoccipital.

3. Archivo de Hennig'86 y Clados para el análisis filogenético de los Phocidae

xread

'Phocidae 12.Nov.1992'

51 24

Enaliarctos

0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 - ? ? 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 - 0 0

Otariidae

0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0
 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0

Odobenus

0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0
 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0

Allodesmus

0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 1 1 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 1 0 0 1 0 0 0 1 1 0 ? 0 0 0
 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0

"M."schauinslandi

1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 1 2 0 0 0 0 0 0 1 0 2 1 1 0 1 0 0
 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 ? 0

"M."tropicalis

1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1 0 1 0 0
 0 1 1 0 0 1 1 0 1 1 0 0

"M."monachus

1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1 0 1 0 0
 0 1 0 0 0 1 1 0 1 1 1 0

Mirounga

1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 1 0 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1 0 1 0 0
 0 1 - 1 0 1 1 1 1 1 1 1

Leptonychotes

1 1 0 1 1 0 0 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1 1 1 0 0
 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0

Hydrurga

1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1 1 1 0 0
 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0

Omatophoca

1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1 1 1 0 0
 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0

Lobodon

1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 2 1 1 1 1 0 0
 0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0

Erignatus

1 1 0 0 0 1 1 1 1 1 0 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 1 1 2 1 0 0 1 0 0
 0 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 0

Cystophora

1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0 0 0 1 0 0 1 1 1 2 1 0 0 1 1 1
 1 1 - 1 0 1 1 1 1 1 1 1

Phoca

1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 1 1 1 2 1 0 0 1 1 1
 1 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 0

Halichoerus

1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 1 1 1 2 1 0 0 1 1 1

1 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 0

Pagophylus

1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 1 1 1 2 1 0 0 1 1 1
1 0 1 1 0 1 1 1 1 1 1 0

Histriophoca

1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 1 1 1 2 1 0 0 1 1 1
1 0 1 1 0 1 1 1 1 1 1 0

Pusa

1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 1 1 1 2 1 0 0 1 1 1
1 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 0

Piscophoca

1 1 0 0 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0 1 1 0 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 ? 0 2 1 ? 0 1 0 0
0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0

Acrophoca

1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 0 0 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 2 1 ? 0 1 0 0
0 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0

Homiphoca

1 1 ? ? ? 1 1 0 1 ? 0 1 ? ? 0 0 0 ? 1 1 0 0 1 0 1 0 1 0 ? 1 ? 1 2 1 ? ? 1 0 0
0 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0

Leptophoca

1 1 1 0 0 1 1 0 1 1 0 1 ? ? 0 0 0 ? 1 1 1 1 1 1 1 0 1 1 ? 1 1 1 2 1 ? 0 1 0 0
0 0 0 1 0 1 1 1 1 1 1 0

Kawas

1 1 0 0 ? 1 1 0 ? 1 0 1 1 0 0 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 0 1 1 0 ? ? ? ? 1 ? 0 ? ? ?
? ? ? 1 ? ? ? ? ? ? ? ?

;

proc;

Clados commands:

\$

cc/10 0.5 8.13 16.22 25 28.29 31.33 35.39 44.49;

cc/0 50;

cc/1 24 41;

cc/2 6.7 23 30 40;

cc/4 14.15 26.27 34 42.43;

{0.45 " ausente presente;

{0 infrasp_fossa small large;

{1 teres_proc small large;

{2 hook_proc;

{3 scap_spine normal reduced;

{4 scap_border rounded square;

{5 entepic_f;

{6 supinator;

{7 deltopect long short;

{8 hum_great_tub high low;

{9 scapholunar_facet conave concaveconvex;

{10 ulna_hum_fac normal expanded;

{11 anconeus_proc;

{12 metacl>2 yes no;

{13 manus_int_fal5 long short;

{14 flanges flat high;

{15 palmar_ridge;

{16 claws_epif short long;

{17 metac1>fall yes no;
{18 isquiatic_spine;
{19 ilium1 long short;
{20 ilium2 straight everted;
{21 gluteal_fossa shallow deep;
{22 psoas_major femoral ilial;
{23 obtur_for absent ocasional present;
{24 trocat_fossa;
{25 fem_less_troc;
{26 fem_great_tr small large;
{27 femoral_crest;
{28 patella flat conic;
{29 tibia_fibula unfused fused;
{30 fibular_proc present absent;
{31 post_tib_fos;
{32 calcaneal_proc abs small large;
{33 tuber_calci long short;
{34 pes_digit3 normal short;
{35 pes_claws normal reduced;
{36 bulla flat inflated;
{37 mastoid normal inflated;
{38 carotid_open visible no_vis;
{39 post_lac_for normal coalesc;
{40 upper_incisors 6 4;
{41 max-premax_suture visible no_vis;
{42 postcanines broad compresed;
{43 mastoid_lip;
{44 petrosal unexp expand;
{45 audit_meatus present absent;
{46 roof_iam present absent;
{47 auditory_ossicles normal enlarged;
{48 so_process large reduc absent;
{49 nasal_premax_suture broad narr_abs;
{50 premax_asc_proc present absent;
\$

4. Listado de caracteres utilizados en el análisis filogenético de los Phocidae.

A. Escápula.

0. Fosa infraespinosa grande.
1. Proceso para el *teres major* agrandado
2. Proceso para el *teres major* en forma de hoz.
3. Espina escapular extremadamente reducida.
4. Borde escapular cuadrangular.

B. Húmero.

5. Foramen entepicondilar ausente.
6. Cresta epicondilar (= "supinator ridge") reducida.
7. Cresta deltopectoral terminada abruptamente.
8. Tuberosidad menor más alta que la mayor.

C. Radio.

9. Faceta escafolunar concavoconvexa.

D. Ulna.

10. Faceta humeral de la ulna expandida.
11. Proceso anconeal prominente.

E. Mano.

12. Metacarpal 1 mucho más largo que el Mt.2.
13. Falange intermedia del dedo 5 reducida.
14. Falanges de sección redondeada.
15. Crestas palmares en los metacarpales.
16. Epífisis proximal de las falanges ungueales largas.
17. Metacarpal 1 mayor que la falange 1.

F. Pélvis.

18. Espina inquéatica prominente.
19. Ilión extremadamente corto.
20. Ilión evertido.
21. Fosa gluteal profunda.
22. *Psoas major* insertado en la margen posteroventral del ilión.
23. Foramen obturador (ausente, variable, constante).

G. Femur.

24. Fosa trocantérica ausente.
25. Trocánter menor ausente.
26. Tuberosidad mayor grande y expandida.
27. Crestas femorales prominentes.

H. Patela.
28. Cónica.

I. Tíbia-fíbula.
29. Fusionadas proximalmente.
30. Proceso lateral de la fíbula reducido.
31. Fosa posterotibial grande.

J. Pie.
32. Proceso calcaneal presente (ausente, pequeño o grande).
33. *Tuber calci* corto.
34. Dedo 3 menor que el resto, márgen posterior cóncavo.
35. Falanges ungueales reducidas.

K. Cráneo.
36. Bulla timpánica inflada.
37. Mastoides inflado.
38. Foramen carotideo no visible en vista ventral.
39. Foramen lacerado posterior coalescente con la fisura petrobasilar.
40. Cuatro incisivos superiores.
41. Sutura maxilar-premaxilar no visible en vista lateral.
42. Postcaninos lateralmente comprimidos.
43. Labio mastoideo presente.
44. Petroso expandido.
45. Meato auditivo interno ausente.
46. Techo del meato auditivo ausente.
47. Osículos auditivos agrandados.
48. Proceso supraorbitario reducido o ausente.
49. Sutura nasal-premaxilar muy reducida o ausente.
50. Proceso ascendente del premaxilar ausente.

LAMINAS

Lámina I. *Patagophyseter rionegrensis*, holotipo (MLP 62-XII-19-1), cráneo en vista a. dorsal, b. ventral, c. posterior.

Lámina II. Idem. a. cráneo en vista lateral, b. dentario derecho en vista lateral, c. dentario derecho en vista medial, d. dentario izquierdo en vista lateral, e. dentario izquierdo en vista medial.

Lámina III. Idem. a.-d. Periótico izquierdo, a. vista cerebral, b. vista timpánica, c. vista medial, d. vista lateral; e. - f. bulla timpánica izquierda, e. vista ventral, f. vista dorsal, g. vista medial, h. vista lateral.

Lámina IV. *Notoziphius bruneti*, holotipo (MPEF 510), cráneo, a. vista dorsal, b. vista lateral derecha, c. vista lateral izquierda.

Lámina V. *Goos valdesensis*, holotipo (MPEF 502), cráneo, a. rostro parcial en vista dorsal, b. neurocráneo en vista dorsal.

Lámina VI. Idem. a. Neurocráneo en vista ventral.

Lámina VII. *Kawas benegasii*, holotipo (MPEF 501), miembro anterior derecho (la barra blanca corresponde a tres centímetros).

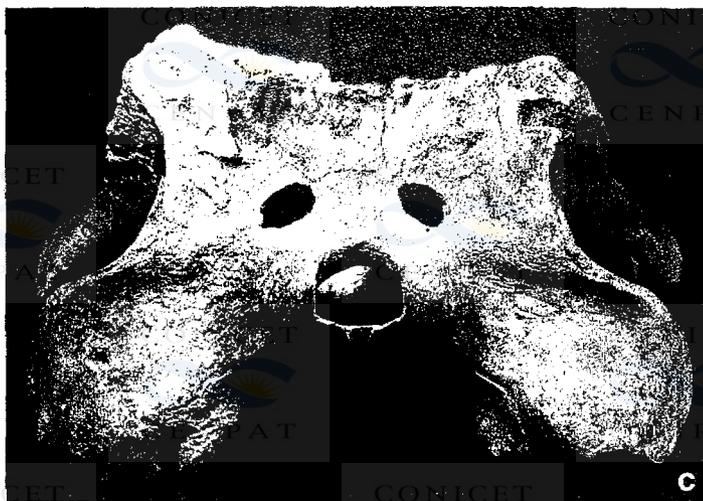
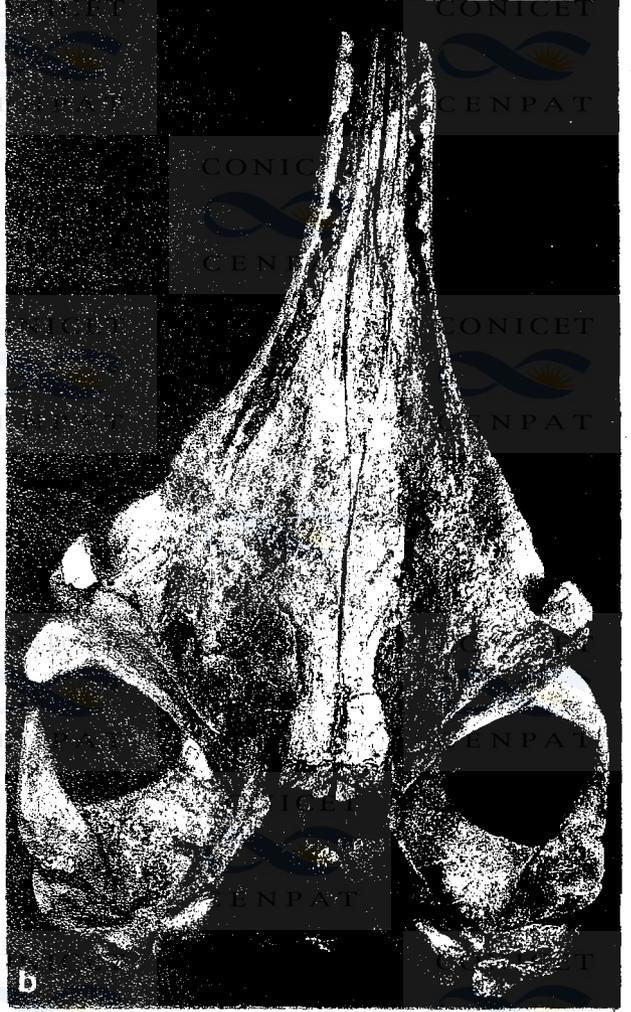
Lámina VIII. Idem. a. escápula izquierda en vista lateral, b. húmero en vista lateral, c. idem. en vista anterior, d. falange 1 del dedo II en vista ventral, e. diente postcanino inferior (?pm4), f. diente postcanino inferior (?m2).

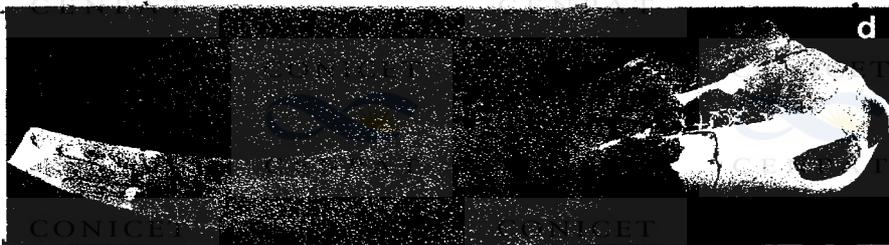
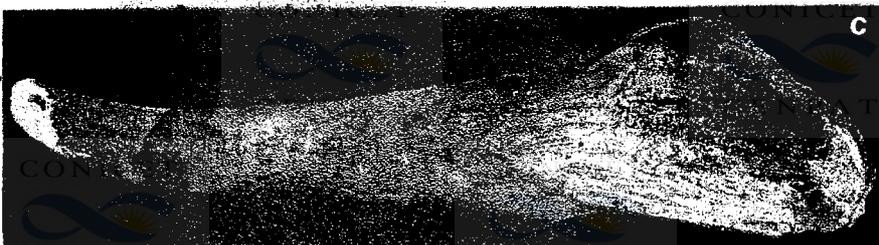
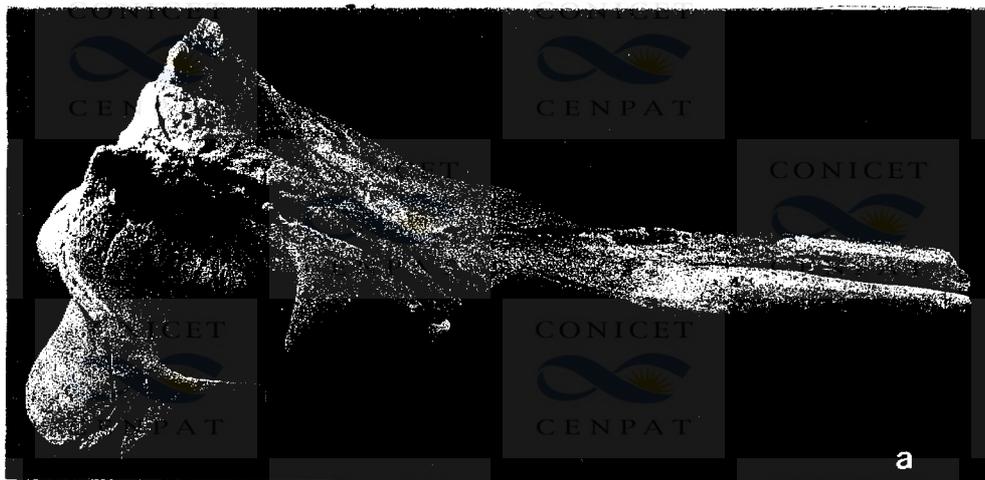
Lámina IX. Idem. Pelvis y sacro, a. vista dorsal, b. vista lateral derecha.

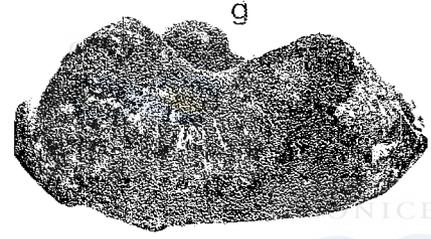
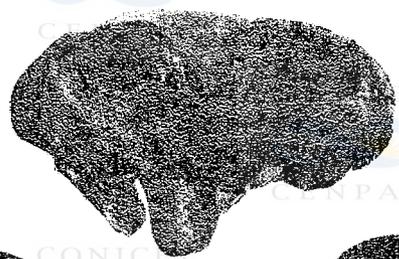
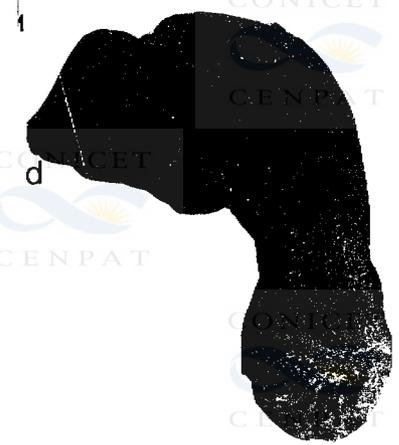
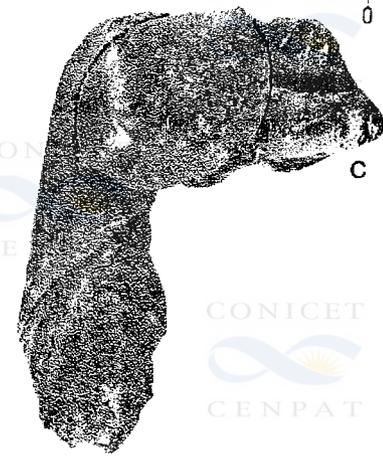
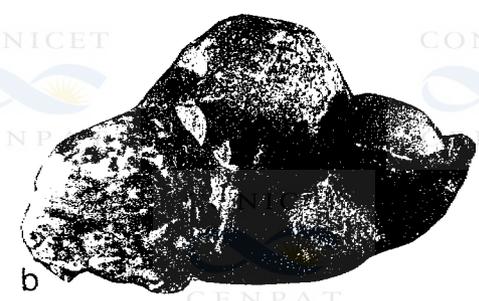
Lámina X. Idem. a.- b. Fémur derecho, a. vista anterior, b. vista posterior; c. calcáneo izquierdo en vista astragalar, d. falange unguis del dedo V derecho.

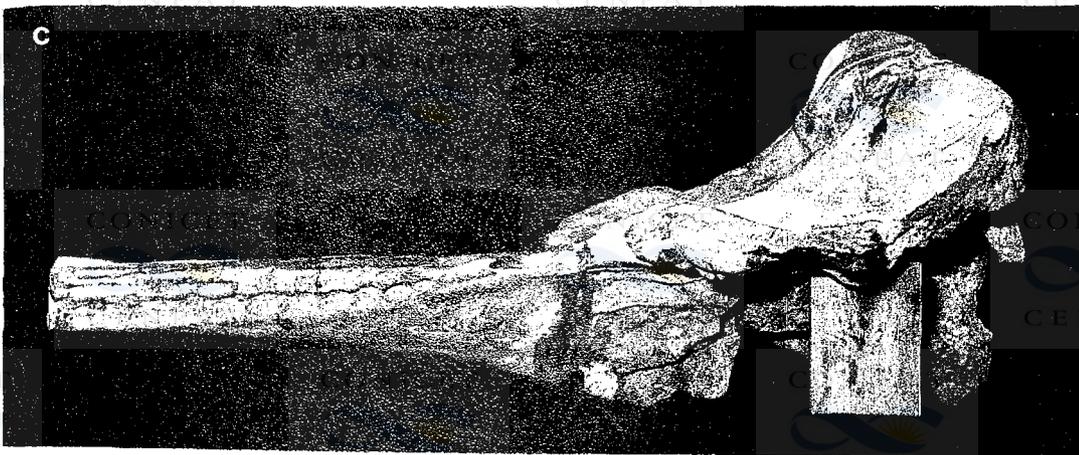
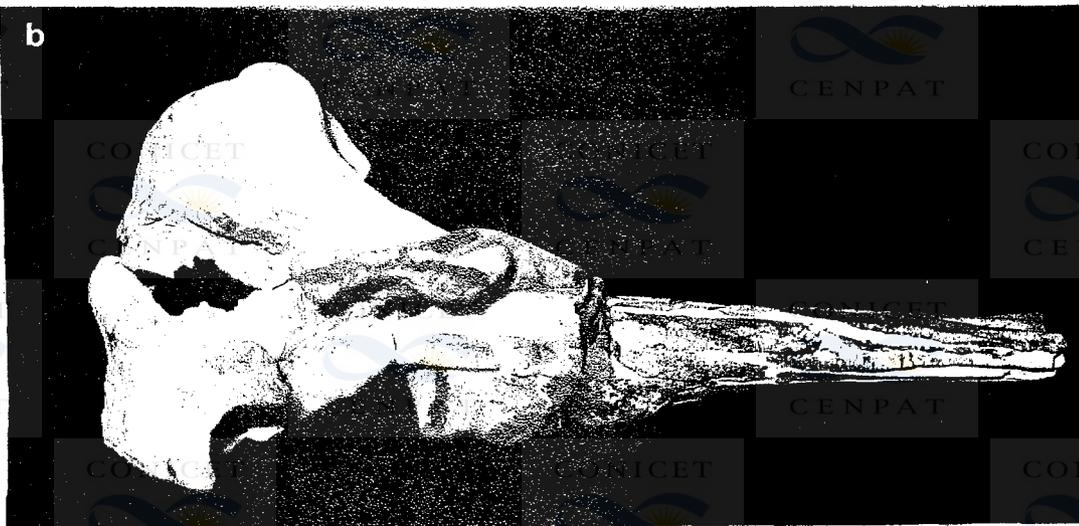
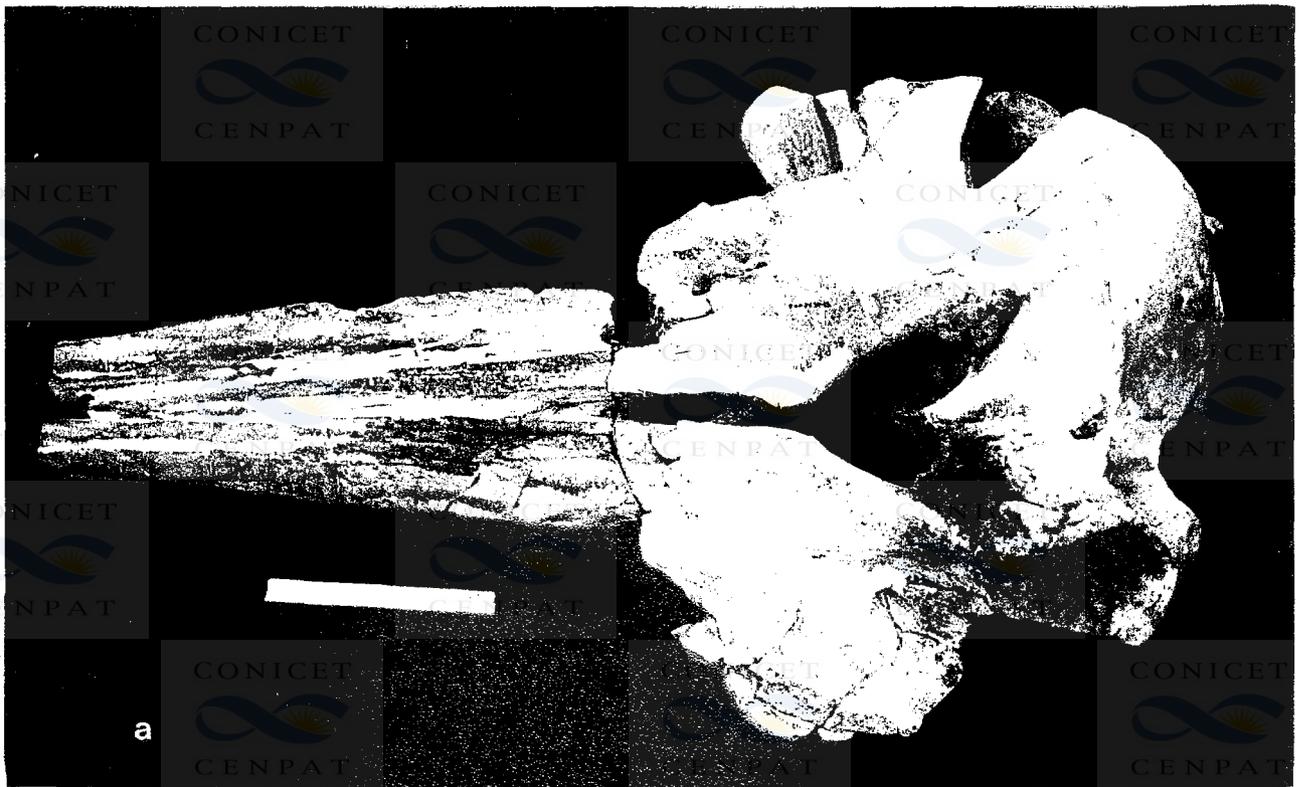
Lámina XI. a.- b. Eurhinodelphidae indet., húmero derecho, (MPEF.PV. 504), a. vista postero dorsal, b. vista antero ventral, c.- d. Iniidae indet., húmero derecho (MLP 76-V-7-3), c. vista postero dorsal, d. vista antero ventral.

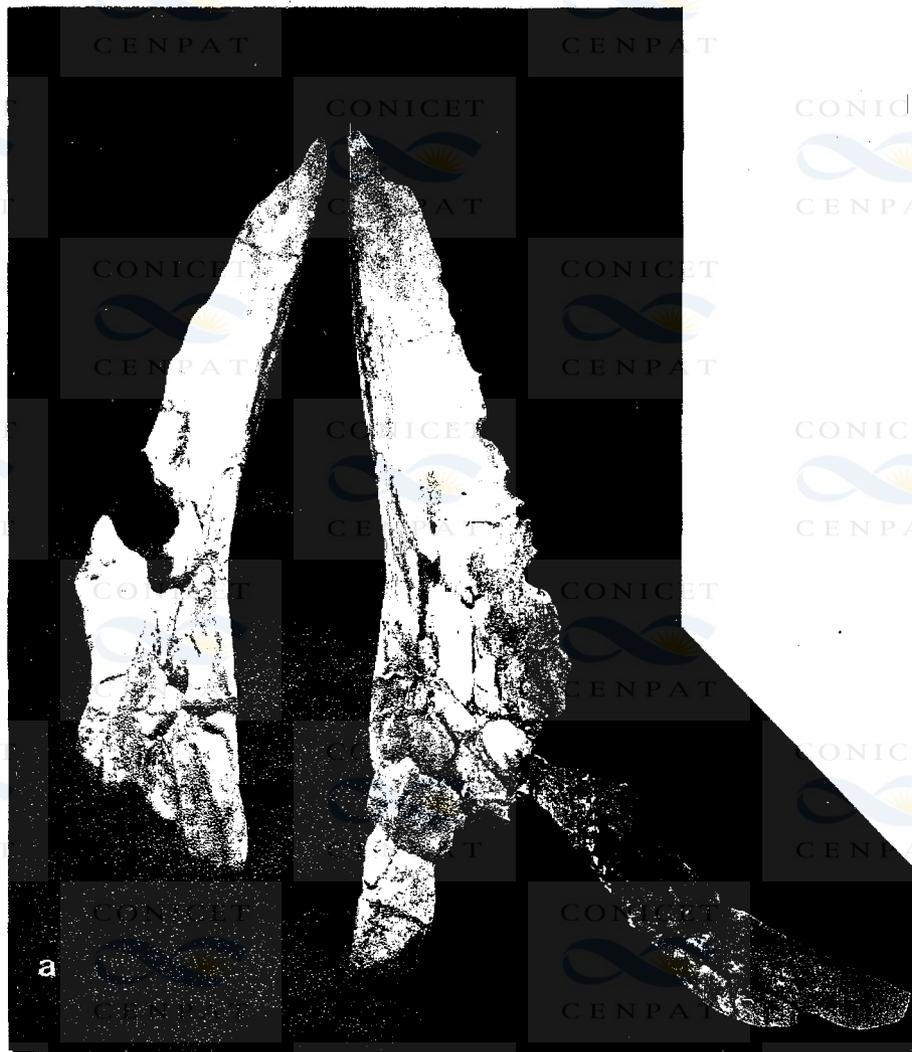
Lámina XII. a.- c. *Metaxytherium* sp., M3 izquierdo, a. vista bucal, b. vista lingual, c. vista oclusal; d. "*Plesiocetus*" *notopelagicus*, holotipo (MLP 5-45), neurocráneo incompleto en vista dorsal; e. Balaenidae indet. (MACN 13221) bulla timpánica derecha; f. Balaenopteridae indet. (MACN 13220) bulla timpánica izquierda.

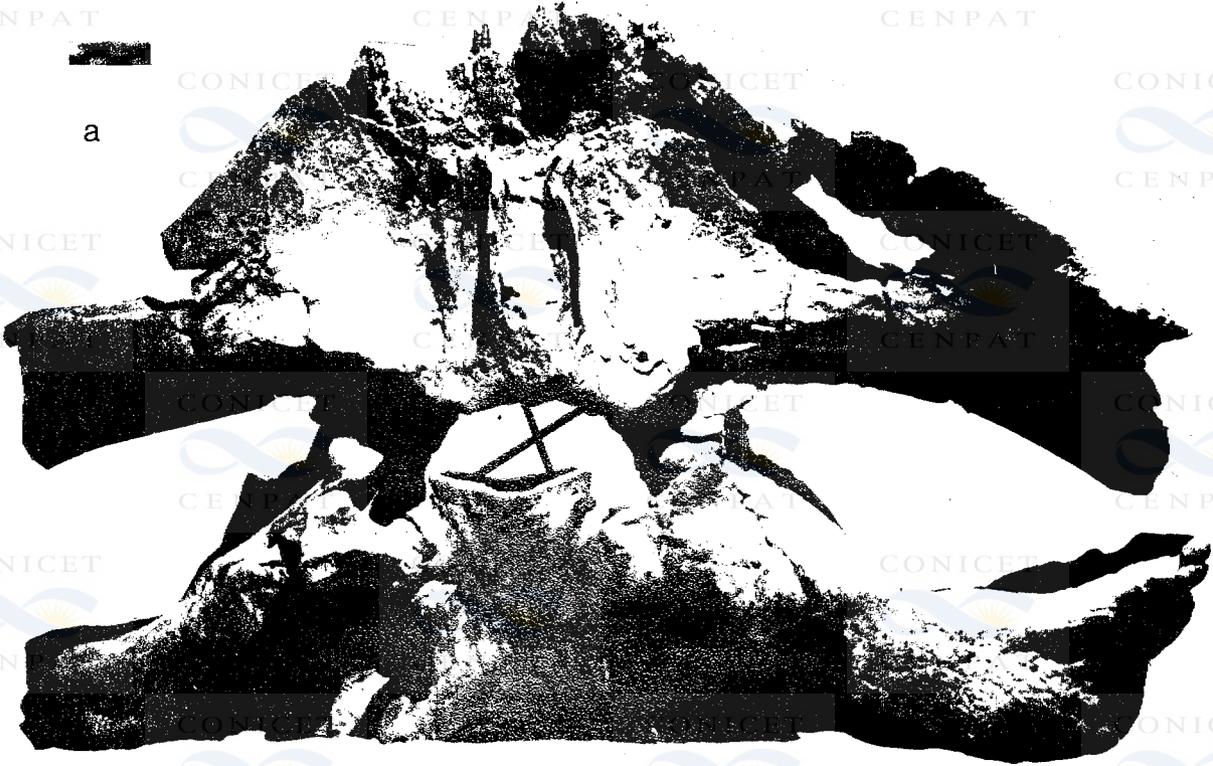






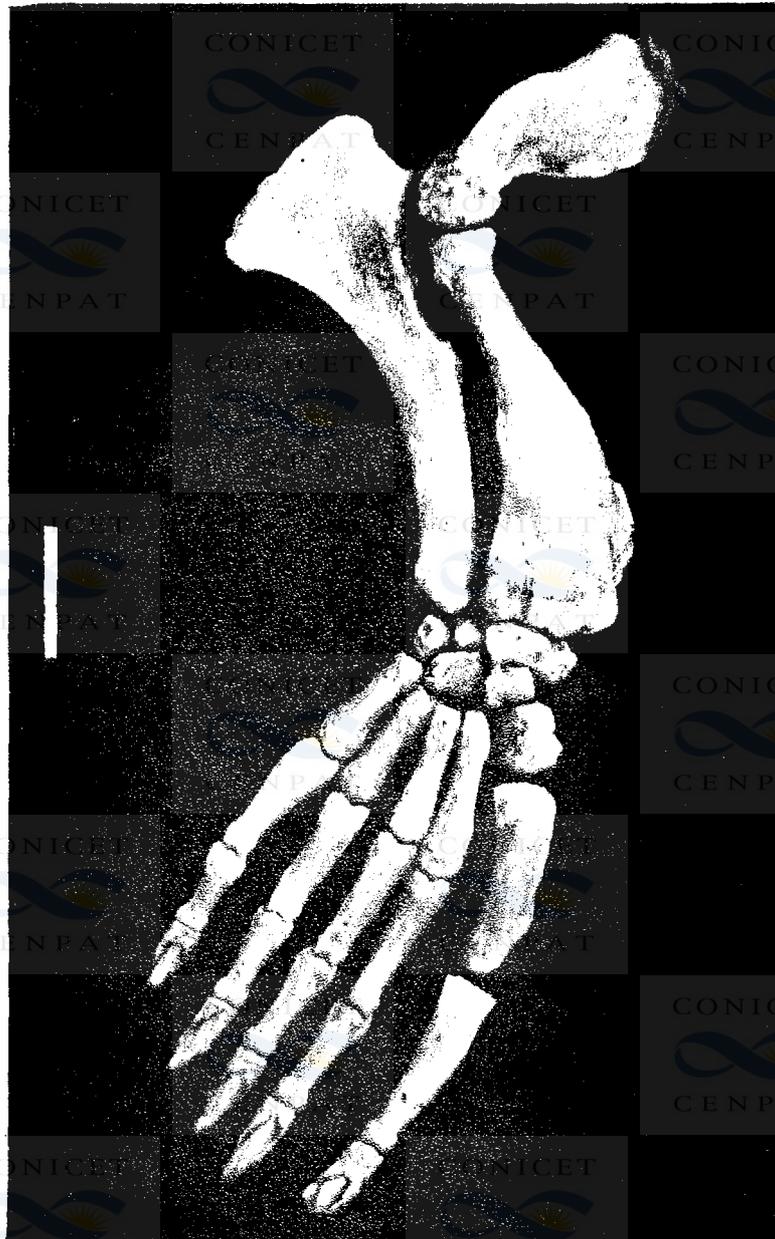


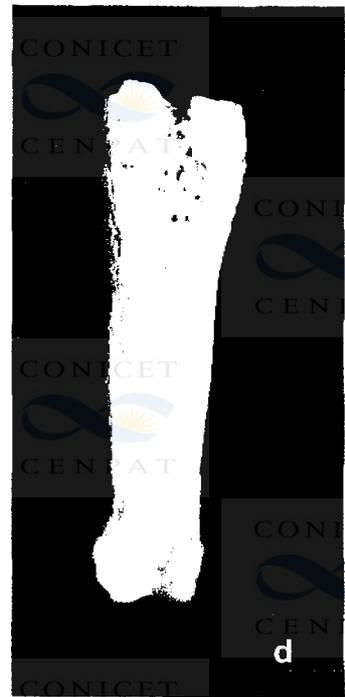


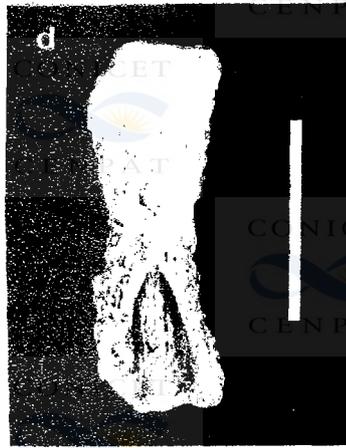
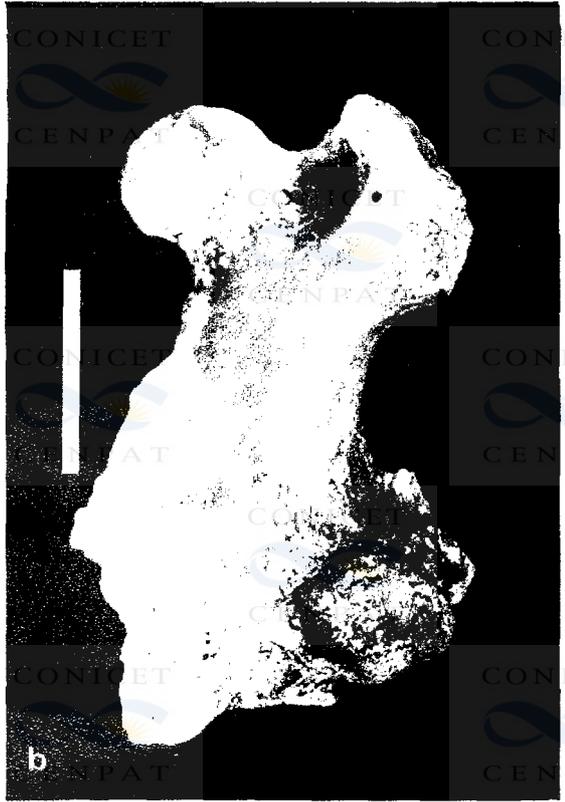


a







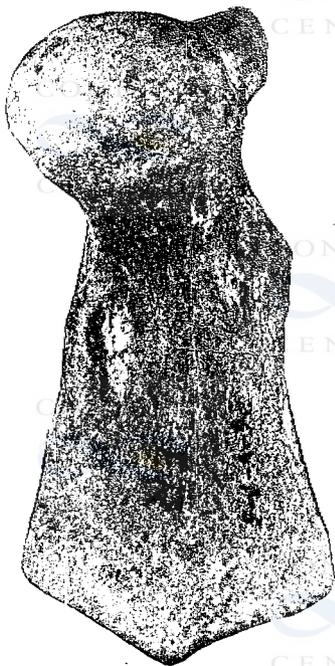




a



b



c



d

