



UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA

“CARACTERIZACIÓN SISTEMÁTICA Y
BIOGEOGRAFÍA DE LA COMUNIDAD
DE LOBOS MARINOS (CARNIVORA,
OTARIIDAE) DEL NEÓGENO TARDÍO -
CUATERNARIO DE LA CUENCA PISCO
ESTE (AREQUIPA) Y SU RELACIÓN
CON EL SISTEMA BIÓTICO DE
HUMBOLDT”

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR

RAFAEL MARTIN VARAS MALCA

LIMA – PERÚ

2021

ASESOR

Dr. Rodolfo Martín Salas Gismondi

Laboratorio de Biogeociencias, Facultad de Ciencias y Filosofía –
Centro de Investigación para el Desarrollo Integral y Sostenible (CIDIS),
Universidad Peruana Cayetano Heredia

Departamento de Paleontología de Vertebrados, Museo de Historia Natural,
Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Division of Paleontology, American Museum of Natural History, NY, EE.UU.

JURADO DE TESIS

DR. JORGE VÉLEZ JUARBE

Department of Mammalogy, Natural History Museum of Los Angeles County,

EE.UU.

PRESIDENTE

DRA. DIANA OCHOA

Laboratorio de Biogeociencias, Facultad de Ciencias y Filosofía –
Centro de Investigación para el Desarrollo Integral y Sostenible (CIDIS),
Universidad Peruana Cayetano Heredia

VOCAL

DRA. MÓNICA R. BUONO

Instituto Patagónico de Geología y Paleontología, CONICET, Argentina

SECRETARIA

*A la memoria de mis queridos padres, María y Helberth,
cuyo aliento y cariño siempre estuvieron presentes
para permitir mi formación académica. A ellos y por ellos.*

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio de los lobos marinos fósiles de Sacaco fue favorecido por la interacción de varias personas e instituciones, en distintos momentos, a quienes tengo el agrado de expresar mi profundo agradecimiento en esta sección.

Me gustaría agradecer al Consejo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación Tecnológica (CONCYTEC) del Estado peruano por concederme una beca para poder cursar los estudios de maestría en la UPCH, a través del programa FONDECYT MAGNET (Contrato N° 07-2017-FONDECYT), y por financiar las expediciones paleontológicas necesarias para coleccionar parte de los especímenes estudiados y poder tener los indispensables marcos geológico y paleoecológico.

A mi asesor, Rodolfo Salas Gismondi, a quién agradezco no solamente el haberme dado la oportunidad de participar en este proyecto, sino también por abrirme las puertas del DPV MUSM hace ya varios años y haber forjado ese laboratorio para poder hacer Paleontología de vertebrados en este país.

A Mario Urbina Schmitt, naturalista apasionado, gran amigo y conocedor de los tesoros paleontológicos de los desiertos del sur peruano como ningún otro. Gracias a su enorme dedicación y conocimientos adquiridos, los peruanos tenemos, ahora, una formidable colección paleontológica de vertebrados marinos para poder hacer investigación. Los lobos marinos fósiles peruanos estudiados en este trabajo y las localidades fosilíferas fueron descubiertos por Mario.

A Jorge Vélez, Diana Ochoa y Mónica Buono, por haber aceptado ser el jurado calificador de esta tesis, así como proveer acertados comentarios y sugerencias para mejorarla en fondo y forma.

La visita a las colecciones científicas de pinnípedos del American Museum of Natural History fue posible gracias a fondos del Collection Study Grant. Agradecimientos por su ayuda en esta institución van para John Flynn y Judith Galkin de la Division de Paleontology, y para Robert Voss, Neil Duncan y Sara Ketelsen del Department of Mastozoology. Asimismo, la visita a las colecciones científicas de pinnípedos del Natural History Museum of Los Angeles County se realizó por medio del Student Collection Study Award. Deseo agradecer allí a Xiaoming Wang, Samuel McLeod y Vanessa Rhue del Department of Vertebrate Paleontology, y para Jorge Vélez-Juarbe y Jim Dines del Department of Mastozoology. *Many thanks to all of you for your kindness and support!*

Agradezco también a Nick Pyenson y Dave Bohaska del Smithsonian Institution (USNM) por abrirme sus puertas y poder revisar los pinnípedos fósiles. *Thanks, Nick, for making some space in your very tight agenda and catch up over a coffee.*

La visita a la colección paleontológica del MP UNI, en Lima, fue hecha gracias al visto bueno del Ing. Rolando Carrascal y la Ing. Carmen Galindo, a quienes agradezco su ayuda en ese museo, además de la Ing. Esther Rivera, años antes.

Al proyecto PRIN (2012YJSBMK), financiado por la República Italiana y liderado por Giovanni Bianucci (Univ. Pisa), Claudio Di Celma (Univ. Camerino) y Elisa Malinverno (Univ. Milano, Bicocca), que permitió el descubrimiento del espécimen MUSM 3608, estudiado en este trabajo. A Giovanni, Claudio y Elisa y los amigos italianos que conocí en el laboratorio y en varias expediciones geo-paleontológicas al desierto: Alberto Collareta, Giulia Bosio, Anna Gioncada, Walter Landini, Karen Gariboldi, Caro Soffientini. *Molto grazie!*

A los expedicionarios del siglo pasado que hicieron posible conocer la historia temprana de los pinnípedos en América del Norte a través de sus increíbles fósiles. Al gran Douglas R. Emlong, Richard H. Tedford, Lawrence G. Barnes, Charles A. Reppening, Clayton E. Ray, J. C. Clark, Harold Meals, entre otros.

Mis visitas en EE.UU. no habrían sido las mismas sin la cordialidad de algunas personas. En NYC, debo agradecer a Glenda Gonzáles por facilitarme parte de mi estadía, con ayuda de Dyann Santos y Consuelo Gonzáles. En Los Angeles, agradezco la camaradería, los buenos momentos y los cafés con Jorge Vélez-Juarbe y Tania Pineda, y a Jim Parham (CSU Fullerton) *for having a nice talk and going for the best tacos in LA.*

Esta maestría me dio la oportunidad de conocer también a excelentes personas con las que compartí aulas. A Analucía Serrepe, Rolf Rivas, César Cueto, Juan Carlos Guerra, Claudia Morales, Lucía Maldonado, Nicolás Rovegno y Pedro Espinoza por su camaradería, ocurrencias, momentos agradables y de (mucho) tensión compartida durante cada vivencia pasada. Asimismo, agradezco también al prof. Dimitri Gutiérrez Aguilar y a su equipo de profesores-investigadores de esta maestría, por compartir sus conocimientos y pasión por las ciencias naturales y darle a este programa un alto nivel académico.

Durante mi estadía en el Departamento de Paleontología de Vertebrados, lugar donde me formé y donde posteriormente desarrollé esta tesis, he conocido a grandes amigos, además de Rodolfo y Mario. Quisiera agradecer a Marcelo Stucchi Portocarrero (AICB Perú), ornito-paleontólogo, quien siempre me apoyó y aconsejó en esta travesía académica, por revisar este manuscrito minuciosamente, además de ser un ejemplo de disciplina, trabajo arduo y de cómo ser un biólogo en este país.

A mi compañero de aventuras paleontológicas en el campo y amigo, Manuel Laime Molina. Ambos visitamos, con Mario, la quebrada Caracoles en el 2015, observamos el potencial paleontológico del lugar antes que se desarrolle el proyecto Magnet, y descubrimos la mandíbula del lobo marino MUSM 3605, estudiada en este trabajo. A Walter Aguirre Díaz, “Walkir”, por ayudarme a preparar los fósiles para su estudio, por ser un gran amigo a lo largo de estos años, compartir esta pasión por el trabajo de campo y ser el mejor preparador de fósiles del país. A Kevin Montalbán Rivera, pues, aunque no pudimos reconstruir la apariencia externa de “Tonny mandíbulas” (MUSM 3628) por diversos motivos, me ayudó a refrescar lo olvidado de las ciencias básicas y poder dar mejor batalla en el proceso de postulación a la maestría. A Giancarlo Olmedo, Manuel Burga, Alí Altamirano, Iván Alvarado y Joan Chauca, por las interesantes discusiones académicas y no académicas, vivencias en el DPV MUSM, y sobretodo su amistad.

A Susana Cárdenas-Alayza (CSA – UPCH) por la oportunidad única de estar en el taller postcongreso de la SOLAMAC en el 2018, conocer a los grandes de la ecología de lobos marinos de la región sudamericana y poder observar las colonias reproductivas de *A. australis* y *Otaria* en la Reserva Punta San Juan, Perú.

A Larissa Oliveira (UNISINOS), Eli Amson (Staatliches Museum für Naturkunde), Carolina Loch (Univ. Otago), Romala Govender (Iziko Museums of South Africa) y Marcelo Stucchi, quienes desinteresadamente compartieron materiales fotográficos de pinnípedos que fueron de muchísima utilidad. Aprecio bastante esos gestos pues son parte de su esfuerzo. Además, agradezco a Bobby Boessenecker (College of Charleston) y Morgan Churchill (Univ. Wisconsin, Osh Kosh) por compartir también fotos en sus proyectos 529 y 530 de MorphoBank.

A Martín Chávez Hoffmeister (Univ. Austral, Chile), por compartir sus conocimientos sobre el análisis filogenético y despejar algunas dudas. A Tom DeVries (Burke Museum of Natural History and Culture), quien siempre ha sido generoso en sus comentarios para hacernos entender la geología de la cuenca Pisco. A Flavio Solís-Mundaca (UPCH) por permitirme el uso de la curva de productividad primaria de Pisco de su tesis de maestría, no publicada. A mi amigo, el odontólogo Dr. Bryan Balvín Elguera, quien permitió hacer la toma de placas de rayos X a MUSM 2014 en su consultorio dental. A Tom DeVries, Julia Tejada, José Hernández Macalopú y mi primo Cristian Llanos Malca por apartar un espacio en su maleta para traer desde el extranjero libros sobre pinnípedos, valiosos para mi trabajo.

A mis grandes amigos y hermanos de barrio, José Romero y Alejandro Flores, por su apoyo en momentos claves de mi vida y su continua amistad, algo que siempre voy a apreciar. A mis amigos de la Univ. Ricardo Palma, Marianella Ayala, Rocío Dávalos, Javier Fernández, Pamela Olaechea, Liliana Lizana, Yuliana Zevallos, Sandra Carmona, Milagros Ormachea, Lynn Zamalloa, Silvana Canario, Ricardo Montanez, Miguel Tejada, Julio Magán, por conservar la amistad a lo largo del tiempo.

Por último, quisiera expresar mi profundo agradecimiento a mi familia materna Malca Terrones, y a Gabriela VF, quienes han hecho sentir su calor familiar en todo momento. A mi tía-abuela Luz Barboza Medina, mi abuela Delia Barboza Medina y mi bisabuela Ysabel Medina Avalos, quienes velaron por mí desde un principio, apoyaron mi formación académica y siempre vivirán en mi ser. A mi mamá María Sobeida Malca Terrones, por ser la mejor madre que pude haber tenido y mi mejor

ejemplo a seguir en todo aspecto posible. Asimismo, a mi padre, Helberth Varas Barboza, quien siempre se preocupó de acercarme libros de ciencias naturales y de que tenga una formación académica. Un abrazo enorme hasta el cielo a ambos.

FUENTES DE FINANCIAMIENTO

El programa FONDECYT MAGNET “Clima, paleoambientes y biodiversidad en sistemas marinos y acuático continentales (007-2017-FONDECYT)” permitió, a través de una beca, la realización de los estudios de maestría en Ciencias del Mar en la Universidad Peruana Cayetano Heredia del autor, así como la realización de las expediciones científicas necesarias para desarrollar la presente tesis. Este programa fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación Tecnológica (CONCYTEC) del Perú, a través del Fondo Nacional de Desarrollo Científico, Tecnológico y de Innovación Tecnológica (FONDECYT).

La beca “Collection Study Grant” del American Museum of Natural History (Nueva York, EE.UU.) permitió la visita a sus colecciones científicas de pinnípedos del Departamento de Mastozoología y de la División de Paleontología.

La beca “Student Collection Study Award” del Natural History Museum of Los Angeles County (Los Angeles, EE.UU.) permitió la visita a sus colecciones científicas de pinnípedos de los Departamentos de Mastozoología y Paleontología de Vertebrados.



TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN

ABSTRACT

I. INTRODUCCIÓN	1
1. Marco teórico.....	4
1.1. Anatomía ósea de Otariidae. Diferencias con Phocidae y Odobenidae.....	4
1.2. Consideraciones sistemática, filogenética y biogeográfica de los otáridos.....	9
1.3. Marco geológico y paleontología de vertebrados marinos del área de Sacaco durante el Neógeno.....	19
2. Planteamiento del problema.....	30
3. Justificación del estudio.....	33
II. HIPÓTESIS	37
III. OBJETIVOS	37
IV. METODOLOGÍA	39
1. Diseño del estudio.....	39
1.1. Tipo de estudio.....	39
1.2. Escalas temporal y espacial del estudio.....	39
1.3. Área de estudio.....	39
2. Operacionalización de las variables.....	42
3. Procedimientos y técnicas.....	42
3.1. Muestras.....	42
3.2. Estudio anatómico comparativo.....	43
3.3. Tamaño corporal.....	44
4. Consideraciones éticas.....	45
5. Plan de análisis.....	45
5.1. Análisis filogenético.....	45
V. RESULTADOS	50
1. Redescipción y comparaciones anatómicas del género <i>Hydrarctos</i>	50
1.1. <i>Hydrarctos lomasiensis</i> (MP UNI 04).....	51
1.2. MUSM 2014.....	62
2. Descripción morfológica de <i>Hydrarctos</i> sp. nov.	67
2.1. MUSM 3628.....	84
2.2. MUSM 3608.....	86
2.3. MUSM 3605.....	92
2.4. MUSM 3624.....	94
2.5. MUSM 3598.....	98
2.6. MUSM 3707.....	100
3. Análisis filogenético de Pinnipedimorpha, enfatizando Otariidae.....	102
VI. DISCUSIÓN	110
1. Topología general.....	108
2. Posición filogenética del clado <i>Hydrarctos</i> ,	114
3. Sobre el otárido más antiguo del hemisferio sur.....	121

4. Implicaciones biogeográficas y relevancia en la consolidación del Sistema de Humboldt.....	125
VII. CONCLUSIONES.....	135
VIII. RECOMENDACIONES.....	137
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	139
X. ANEXOS	
1. Lista de acrónimos institucionales	
2. Lista de especímenes de pinnípedos usados para la codificación filogenética y el análisis anatómico comparativo	
3. Lista de caracteres usados en el estudio filogenético de Otariidae	
4. Láminas comparativas adicionales	
5. Matriz filogenética	
6. Tablas de mediciones de los especímenes estudiados	
7. Resúmenes presentados en reuniones científicas	

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Principales diferencias osteológicas entre Otariidae, Odobenidae y Phocidae.....	8
Figura 2	Comparación entre las hipótesis filogenéticas morfológicas de Otariidae según (A) Berta y Deméré (1986), (B) Barnes et al. (2006) y (C) Vélez-Juarbe (2017).....	13
Figura 3	Comparación entre las hipótesis filogenéticas moleculares de Otariidae según (A) Wynen et al. (2001), (B) Higdón et al. (2007), (C) Yonezawa et al. (2009) y de evidencia combinada según (D) Churchill et al. (2014a).....	14
Figura 4	Comparación entre las rutas de dispersión de otáridos durante el Mioceno-Pleistoceno desde (A) un enfoque clásico (Deméré et al., 2003) y (B) bayesiano (Churchill et al., 2014a).....	18
Figura 5	Mapa de las cuencas del antearco de Perú y corte transversal de la corteza continental peruana.....	20
Figura 6	Diagrama cronoestratigráfico de la subcuenca de Sacaco.....	23
Figura 7	Diagrama estratigráfico general para la cuenca Pisco y diagrama estratigráfico de la subcuenca de Ica.....	25
Figura 8	Reconstrucciones paleofaunísticas de la costa sur del Perú.....	29
Figura 9	Registros de Otariidae durante el Plioceno – Pleistoceno.....	31
Figura 10	Mapa geográfico mostrando la ubicación de las áreas de estudio y mapa geológico.....	40
Figura 11	Vista panorámica del yacimiento en las laderas de la Quebrada Caracoles.....	41
Figura 12	Cráneo de <i>Hydrarctos lomasiensis</i> en vista dorsal.....	52
Figura 13	Cráneo de <i>Hydrarctos lomasiensis</i> en vista ventral.....	54
Figura 14	Cráneo de <i>Hydrarctos lomasiensis</i> en vistas laterales.....	55
Figura 15	Cráneo de <i>Hydrarctos lomasiensis</i> en vistas anterior y posterior.....	57
Figura 16	Hemimandíbula derecha de <i>Hydrarctos lomasiensis</i> en vistas lateral, medial y oclusal.....	61
Figura 17	Hemimandíbula izquierda de MUSM 2014 en vistas lateral, medial, oclusal.....	65
Figura 18	Detalle de las raíces la hemimandíbula izquierda (MUSM 2014) mediante rayos X.....	66
Figura 19	Cráneo de MUSM 3628 en vista dorsal y diagrama interpretativo.....	70
Figura 20	Cráneo de MUSM 3628 en vista ventral y diagrama interpretativo.....	73
Figura 21	Cráneo de MUSM 3628 en vista lateral y diagrama interpretativo.....	75
Figura 22	Cráneo de MUSM 3628 en vistas anterior y posterior.....	77
Figura 23	Hemimandíbula de MUSM 3628 en vistas vistas lateral, medial y oclusal.....	78
Figura 24	Comparación de proporciones mandibulares en pinnípedos.....	79
Figura 25	Postcráneo de MUSM 3628.....	83
Figura 26	Cráneo de MUSM 3608 en vista dorsal y diagrama interpretativo.....	85
Figura 27	Cráneo de MUSM 3608 en vista ventral y diagrama interpretativo. Detalle del basicráneo.....	86
Figura 28	Cráneo de MUSM 3608 en vista lateral.....	88

Figura 29	Cráneo de MUSM 3608 en vistas anterior y posterior.....	90
Figura 30	Hemimandíbula derecha de MUSM 3608 en vistas lateral, medial y oclusal.....	91
Figura 31	Hemimandíbula derecha de MUSM 3605 en vistas lateral, medial y oclusal.....	93
Figura 32	Postcráneo de MUSM 3624.....	97
Figura 33	Hemimandíbula izquierda de MUSM 3598 en vistas lateral y medial. Región temporal.....	100
Figura 34	Hemimandíbula izquierda de MUSM 3707 en vistas lateral y medial.....	101
Figura 35	Hipótesis filogenética de Pinnipedimorpha a partir del primer resultado.....	103
Figura 36	Hipótesis filogenética de Pinnipedimorpha a partir del segundo resultado.....	104
Figura 37	Hipótesis filogenética de Pinnipedimorpha a partir del tercer resultado.....	105
Figura 38	Permutaciones a partir del segundo análisis filogenético.....	107
Figura 39	Comparación entre la hipótesis filogenética propuesta con la de Lopes et al. (2020).....	113
Figura 40	Análisis filogenético de Pinnipedimorpha preliminar no figurado en Varas-Malca et al. (2019).....	115
Figura 41	Morfoespacio ternario de las variables craneanas en algunas especies de pinnípedos Comparación de fémures de otáridos adultos seleccionados en vista posterior.....	117
Figura 42	Comparación de fémures de otáridos adultos seleccionados en vista posterior.....	123
Figura 43	Filogenia calibrada cronoestratigráficamente y variables físicas..	128
Figura 44	Hipótesis biogeográfica inferida a partir del análisis filogenético	131
Figura 45	Hipótesis biogeográfica alternativa.....	132

LISTA DE TABLAS

Tabla 1	Principales diferencias externas y osteológicas entre Otariidae, Odobenidae y Phocidae.....	5
Tabla 2	Dataciones Sr/Sr para algunas localidades del área de Sacaco	22
Tabla 3	Vertebrados fósiles (por familias) de la formación Pisco en el área (cuenca) de Sacaco.....	26
Tabla 4	Listado de especímenes estudiados de Otariidae.....	42

RESUMEN

Hydrarctos lomasiensis representa la primera migración conocida de otáridos hacia el antiguo sistema de Humboldt. Sin embargo, la falta de consenso en su posición filogenética, procedencia estratigráfica desconocida y el escaso registro paleontológico de otáridos en el Plio-Pleistoceno, dificultan el entendimiento de este importante evento biogeográfico.

Se describen comparativamente restos craneodentarios y mandibulares de siete nuevos especímenes, provenientes de las formaciones Caracoles (2.7-1.9 Ma) y Pongo (~ 2-1 Ma), del área fosilífera de Sacaco, Arequipa. El análisis filogenético usando máxima parsimonia los recupera como el clado hermano de *Hydrarctos lomasiensis*, y este dentro del clado de *Arctocephalus*, pero con escaso soporte estadístico. Se discute a favor de una posición dentro del clado corona de Otariidae para *Hydrarctos*. La evidencia favorece la hipótesis de una migración de los lobos marinos al hemisferio sur desde la cuenca del Pacífico nororiental, luego del periodo cálido del Plioceno medio (~ 3 Ma). Las costas occidentales sudamericanas recibieron posiblemente múltiples olas de especies colonizadoras, empezando por las especies simpátricas *Otaria*, *Hydrarctos* spp. y posiblemente también el *Arctocephalus* ancestral. La comunidad de vertebrados de esta localidad preliminarmente indica que es distinta a la del Plioceno temprano y representa una etapa previa a la consolidación de la biota moderna del Humboldt. Esta reestructuración habría empezado en el Plioceno tardío, periodo en el cual las focas residentes se extinguen.

PALABRAS CLAVE: Pinnipedia, Otariidae, Paleontología, Biogeografía, Evolución, Sistema biótico de Humboldt

ABSTRACT

Hydrarctos lomasiensis represents the first known migration of otariids to the ancient Humboldt system. However, the lack of consensus on its phylogenetic position, unknown stratigraphic origin and the scarce paleontological record of otariids in the Plio-Pleistocene, make it difficult to understand this important biogeographic event.

Craniodentary and mandibular remains of seven new specimens are described comparatively, coming from the Caracoles (2.7-1.9 Ma) and Pongo (~ 2-1 Ma) formations, from the fossiliferous area of Sacaco, Arequipa. Phylogenetic analysis using maximum parsimony recovers them as sister group of *Hydrarctos lomasiensis*, and this one within the *Arctocephalus* clade, but with little statistical support. It is argued in favor of a position within the crown-clade otariids for *Hydrarctos*. The evidence supports the hypothesis of otariids migration to the southern hemisphere from the northeastern Pacific basin, after the warm period of the middle Pliocene (~ 3 Ma). The western coasts of South America possibly received multiple waves of colonizing species, beginning with the sympatric *Otaria*, *Hydrarctos* spp. and possibly the ancestral *Arctocephalus*.

The vertebrate community of this locality preliminarily indicates that it is different from that of the early Pliocene and represents a stage prior to the consolidation of the Humboldt's modern biota. This restructuring would have started in the late Pliocene, a period in which the resident seals become extinct.

KEYWORDS: Pinnipedia, Otariidae, Paleontology, Biogeography, Evolution, Humboldt's biotic system

I. INTRODUCCIÓN

La Corriente Peruano-Chilena (o de Humboldt) alberga uno de los ecosistemas marinos de afloramiento con mayor productividad primaria del planeta, y fluye en dirección norte, paralelamente al margen occidental de América del Sur. Aún no se conoce cuándo se establecieron sus características biológicas u oceanográficas modernas, pues los estudios no son concluyentes. Algunos autores brindan argumentos para considerar la existencia de condiciones idóneas para el desarrollo de un ecosistema similar durante el Mioceno tardío, tomando como base las aguas frías de la costa sur peruana, inferidas a partir de datos de $\delta^{18}\text{O}$ (Amiot et al., 2008), la presencia de fósiles de peces clupeiformes epipelágicos asociados a dichas temperaturas (ver DeVries y Frassinetti, 2003; Lambert et al., 2015; Collareta et al., 2017), potentes capas sedimentarias de diatomitas en los depósitos superiores de la Fm. Pisco (Bosio et al., 2020a) y la alta diversidad de las comunidades marinas de vertebrados fósiles descrita en numerosos trabajos (*e.g.* Muizon & DeVries, 1985, Di Celma et al., 2017). Pese a ello, la inexistencia de glaciares en el hemisferio norte y una menor amplitud en los ciclos de Milankovitch en el Mioceno tardío, sugiere una dinámica océano-atmosférica distinta a lo visto en la actualidad. Por su parte, Ochoa et al. (2021) estima temperaturas más cálidas en base al registro de fauna termofílica (cocodrilos) y argumenta, sobre la base de otras líneas de evidencia, que el afloramiento estuvo probablemente activo, pero más débil y con aguas menos frías que las actuales. Posterior al Mioceno, se han registrado temperaturas globales cálidas durante gran parte del Plioceno, con la presencia de un ENSO perenne en el Pacífico tropical, (Fedorov et al., 2013; Haywood et al., 2016), hasta el inicio del periodo glacial en el hemisferio norte, hace 3 Ma. Todos estos cambios físicos han incidido en las fluctuaciones de productividad primaria y

niveles eustáticos del océano Pacífico sureste, factores que influyen directamente en los patrones de distribución y abundancia de la fauna marina, particularmente de los depredadores superiores, como las aves marinas, los cetáceos y los pinnípedos.

En la actualidad, los únicos pinnípedos con colonias reproductivas en las costas peruanas, que explotan los recursos costeros y epipelágicos son los lobos marinos (Otariidae: *Arctocephalus australis* y *Otaria flavescens*) (Majluf, 1991). Poblaciones importantes de estas especies se encuentran asociadas con áreas de afloramiento costero, como la punta San Juan de Marcona o la punta Coles. Como depredadores superiores, los pinnípedos tienen un papel ecológico relevante en el control de la malla trófica en distintos niveles, desde el zooplancton y los organismos bentónicos hasta los vertebrados epipelágicos (Trites, 1997). Al depender en parte su dinámica poblacional y biogeografía, en parte, de factores ambientales, los cambios en su diversidad y ecomorfología podrían estar correlacionados con los cambios ambientales en tiempos geológicos.

Los fósiles peruanos encontrados han documentado parte importante de la historia evolutiva de los pinnípedos en América del Sur. Debido a ello, es sabido que las focas (Phocidae) fueron los primeros pinnípedos en establecerse en las costas occidentales sudamericanas, desde el Mioceno tardío (Tortoniano) hasta el Plioceno temprano (Zancleano), es decir entre 10 y 4.5 millones de años (Ma) atrás aproximadamente. Niveles fosilíferos más recientes indican la llegada posterior de los lobos marinos, con la presencia de *Hydrarctos lomasiensis* (Muizon, 1978; Berta & Deméré, 1986) en capas superiores al nivel SAO (ver problemática). Esta especie es indicadora del establecimiento de las comunidades de lobos marinos en el Pacífico sudeste (Muizon, 1978). De hecho, se conoce que el Plioceno-Pleistoceno es un intervalo geológico clave para los lobos marinos pues: (1) ocurren

las primeras migraciones desde el océano Pacífico norte (cuenca donde se registra su evolución temprana; Boessenecker & Churchill, 2015) hacia el hemisferio sur, y (2) evolucionan los géneros actuales de lobos marinos (e.g. *Arctocephalus* y *Otaria*).

Para entender la evolución de los lobos marinos, se han realizado estudios filogenéticos basados en la morfología, que incluyen especies actuales y fósiles, pues estas últimas brindan información crucial para calibrar tiempos de divergencia de taxones, así como información sobre la adquisición de innovaciones morfológicas, entre otros (ver Donoghue et al., 1989, Wiens, 2004, Parham et al., 2012). La filogenia evalúa las relaciones de parentesco de los taxones en estudio usando aquellas características derivadas (apomorfías) compartidas entre las distintas Unidades Taxonómicas Operacionales (UTOs), tomando como referencia las características ancestrales (plesiomorfías) del grupo externo (*outgroup*) y dando como resultado un árbol filogenético (cladograma) que representa una hipótesis de la historia evolutiva del grupo de estudio. A dicho cladograma se le puede añadir la información temporal a través de una escala cronoestratigráfica, eventos geológicos, climáticos, oceanográficos que ocurrieron durante la evolución de la Tierra y así se pueden sugerir agentes causales de la diversificación o extinción de las especies en un periodo de tiempo dado.

En este contexto, la presente tesis aporta al entendimiento de la evolución de la fauna de pinnípedos actual, al estudiar los nuevos especímenes paleontológicos de otáridos que provienen de niveles fosilíferos del Plio-Pleistoceno. Se describirá su anatomía, se evaluarán las relaciones filogenéticas y se evaluará el contexto biogeográfico de estos nuevos especímenes. Se presenta, además, de forma

preliminar, la fauna de vertebrados marinos de esta nueva localidad y su aporte en el entendimiento de la configuración biótica moderna del ecosistema de Humboldt.

1. Marco teórico

1.1. Anatomía ósea de Otariidae. Diferencias con Phocidae y Odobenidae

Los pinnípedos presentan conspicuas modificaciones en su anatomía ósea debido a su adaptación a una vida semiacuática. Los pinnípedos filogenéticamente basales conocidos (*e.g. Enaliarctos mealsi*) ya presentan los apéndices modificados en aletas (ver Berta et al., 1989), aunque a nivel craneodental varios de sus caracteres son compartidos con los úrsidos Amphycinodontidae (*e.g. Kolponomos*) y los musteloideos como *Puijila* o *Potamotherium* (Berta et al., 2018). El clado corona (grupo monofilético que incluye todas las especies actuales y su ancestro común más cercano) de los pinnípedos poseen varias sinapomorfías craneanas y postcraneanas que los caracterizan. A nivel craneano, un foramen infraorbitario grande, los bordes anterior y lateral de la pared orbitaria formados por el maxilar, la ausencia o fusión temprana del lacrimal, una ventana coclear grande, una pequeña fosa en la fenestra rotunda. A nivel postcraneano, un húmero corto, robusto y con una cresta deltopectoral muy desarrollada (Fig. 1, A1, B1, C1), el alargamiento del dígito I y el progresivo acortamiento en los siguientes dígitos en la aleta delantera (Fig. 1, A4, B3, C4), dígitos I y V de la aleta trasera de dimensiones mayores respecto a los otros (Fig. 1, A1, B1, C1), entre otros (King, 1983; Wyss, 1988; Berta et al., 2015).

Otariidae, Odobenidae y Phocidae se diferencian mediante varios caracteres morfológicos, los cuales se sintetizan en la tabla 1. La Figura 1 muestra los esqueletos respectivos, con detalles de algunas diferencias relevantes.

Carácter	Otariidae	Odobenidae	Phocidae
1 Pabellón auditivo	Presente	Ausente	Ausente
2 Cola	Distintiva y libre	Enclaustrada entre la piel	Distintiva y libre
3 Testes	Externas, en un escroto	Internas	Internas
4 Incisivos	Primer y segundo incisivos superiores con un surco transversal	Ausencia de surcos en los incisivos superiores	Ausencia de surcos en los incisivos superiores
5 M2	Presente en fósiles	Presente en fósiles	Ausente
6 Caninos superiores (A, B, C)	Normales	Alargados, formando colmillos	Normales
7 Nasaes (A1, B1, C1)	Se extienden posteriormente, bifurcándose en forma de V entre los frontales	Se extienden posteriormente, sin afectar a los frontales	Se extienden posteriormente, juntándose entre los frontales
8 Proceso supraorbitario (A1, B1, C1)	Presente	Ausente	Ausente
9 Canal del alisfenoides (A2, C2)	Presente	Ausente	Ausente
10 Mastoides (A2, C2)	No desarrollado	No desarrollado	Paquiostizado
11 Bula (A2, C2)	Poco inflada	Poco a moderadamente inflada	Inflada
12 Fenestra rotunda	Se abre en la cavidad del 5row medio	Se abre en la cavidad del 5row medio	Abierta externamente
13 Meato auditivo interno	Presente	Presente, amplio	Ausente
14 Entotimpánico (A2, C2)	No desarrollado	Poco desarrollado	Desarrollado y muy osificado
15 Escápula (A, B, C)	Expansión posterodorsal para musculatura del Teres	No presenta expansión	Expansión posterodorsal para musculatura del Teres
16 Escápula, fosa supraespinosa (A, B, C)	Dividida por un surco secundario	No dividida	No dividida
17 Aletas anteriores (A4, B3, C4)	Presencia de cartílago	Presencia de cartílago	Presencia de garras
18 Ilium	No evertido	Evertido lateralmente	Evertido lateralmente. Inserción del psoas mayor
19 Fémur, trocánter menor	Presente	Presente	Ausente

20	Astrágalo (A3, B2, C3)	Proceso posterior no desarrollado	Proceso posterior no desarrollado	Proceso posterior más desarrollado
21	Calcáneo (A3, B2, C3)	Tubérculo desarrollado	Tubérculo desarrollado	Tubérculo reducido
22	Vértebras cervicales (A, B, C)	Procesos transversos y espinas neurales muy desarrollados	Procesos transversos y espinas neurales muy desarrollados	Procesos transversos y espinas neurales poco desarrollados
23	Vértebras lumbares (A, B, C)	Procesos transversos no desarrollados	Procesos transversos no desarrollados	Procesos transversos largos

Tabla 1. Principales diferencias externas y osteológicas entre Otariidae, Odobenidae y Phocidae. (Según Howell, 1929; King, 1983; Wyss, 1988; Berta et al., 2015). Varios caracteres hacen referencia a la figura 2 (A, B, C).

Los otariidae retuvieron de los pinnípedos ancestrales, tipo *Enaliarctos*, una escápula con la fosa supraespinal grande, un pequeño diámetro de la cresta timpánica y la forma del proceso paroccipital (Flynn et al. 1988b). De acuerdo con la tabla mostrada, se les puede diagnosticar por los nasales que se extienden posteriormente entre los frontales (Fig. 1, A1), un proceso supraorbitario prominente (Fig. 1, A1), una escápula con una fosa supraespinosa dividida por un surco secundario (Fig. 1, A), además de otros caracteres no osteológicos como la distribución uniforme de las de unidades de pelaje y una bifurcación de los bronquios en la tráquea (Berta et al., 2015).

No se han reconocido autapomorfías en los Odobenidae, pues habrían tenido una evolución en mosaico. Las especies basales comparten varios caracteres plesiomórficos con los *Enaliarctos* (e.g. dientes biradiculados, con cúspides, caninos no desarrollados en colmillos). Las especies más relacionadas a la morsa actual presentan dientes uniradiculados, sin cúspides, y colmillos desarrollados (Magallanes et al., 2018). Berta et al. (2015) distinguió algunas características que son compartidas con algunos otáridos, como la presencia del arbotante pterigoideo, la expansión de los huesos laterales a las narinas internas y del proceso hamular,

calcáneo amplio y grueso con una tuberosidad prominente (ver fig. 1, B2). Debido a su inhabilidad para retraer sus aletas traseras, las focas tienen algunas autapomorfías, como aquellas observadas en el ilium, el fémur, el astrágalo y el calcáneo (ver tabla 1, figura C). Además, otras características diagnósticas incluyen la ausencia del canal del alisfenoides, región auditiva paquiostizada (C2), ectotimpánico desarrollado (C2), entre otras. Las focas comparten con las morsas el modo de propulsarse en el medio acuático por los apéndices posteriores, ausencia de pabellones auditivos, ausencia del proceso supraorbitario y la forma del contacto escamoso/yugal.

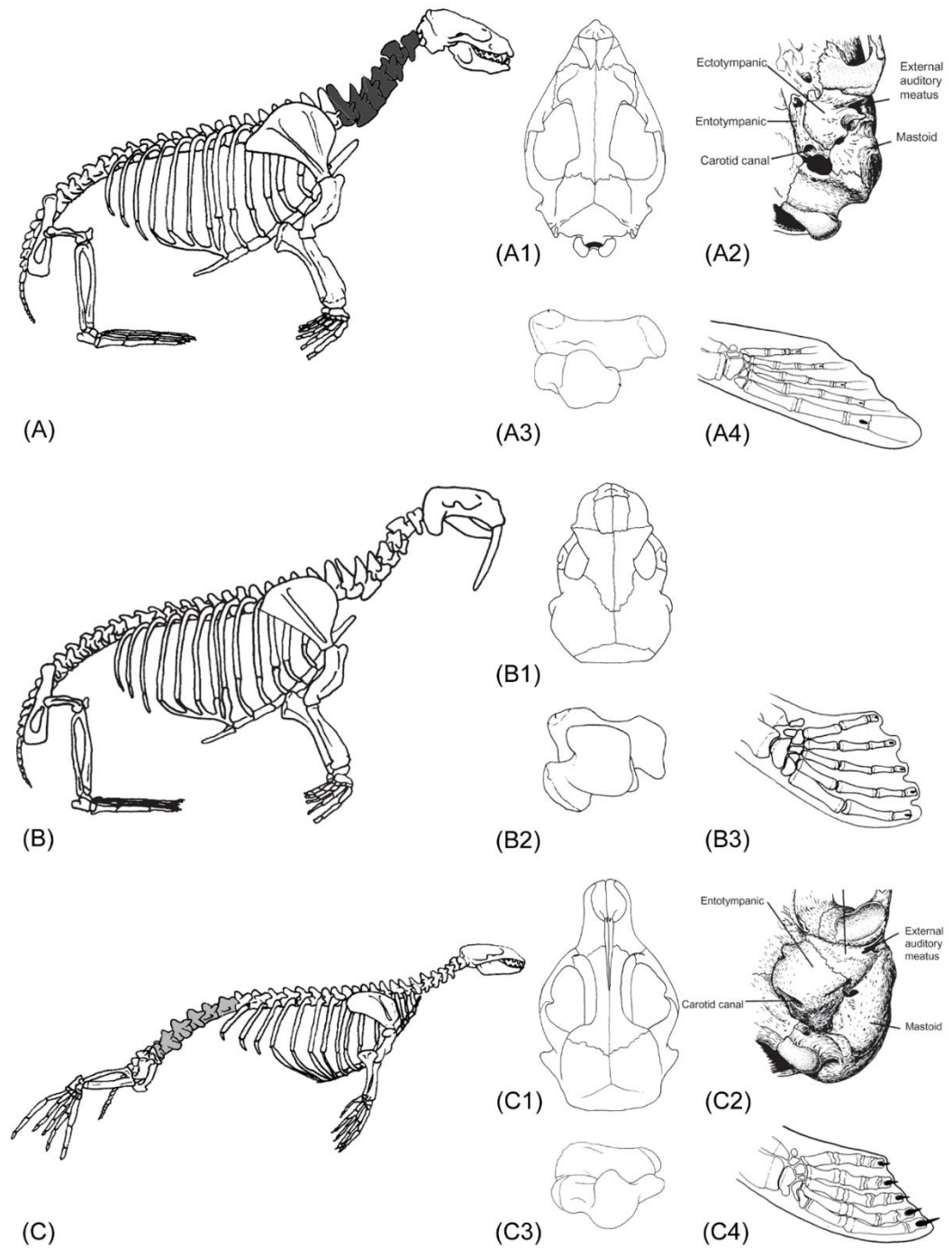


Figura 1. Principales diferencias osteológicas entre Otariidae (A), Odobenidae (B) y Phocidae (C). Vista dorsal del cráneo (A1, B1, C1), detalle de la región auditiva en vista ventral (A2, C2), detalle del astrágalo y calcáneo (A3, B2, C3) y detalle de la aleta anterior (A4, B3, C4). Modificado de Berta et al. (2015), King (1983) y Koretsky et al. (2016).

1.2. Consideraciones sistemáticas, filogenéticas y biogeográficas de los Otariidae en el hemisferio Sur

Históricamente, los humanos hemos interactuado con los pinnípedos desde hace mucho tiempo (*e.g.* los celtas, los esquimales inuits). Naturalistas como Aristóteles o Plinio mencionaron a estos animales en sus trabajos y los denominaron coloquialmente como “focas”. Los recuentos de los cronistas del Perú colonial mencionan que los antiguos pobladores de la costa norte peruana los llamaban “azuca” (Cobo, (1653/1964) o “tumi” (ver Brignardello, 2000; Millones & Millones, 2013).

Su naturaleza y relaciones de parentesco han sido siempre confusas. Es importante destacar las dificultades inherentes a su estudio por los primeros naturalistas, principalmente por la limitada logística para hacer frente a los hábitats extremos de algunos pinnípedos, las confusiones al identificarlos debido a los cambios morfológicos de estos durante su ontogenia, el parecido externo de sus pieles (Gray, 1850), así como también el alto grado de dimorfismo sexual, los limitados especímenes con que contaban o el desconocimiento de su distribución geográfica (Berta & Churchill, 2011).

Debido a su asociación con ambientes marino-costeros, no es extraño que algunos los hayan clasificado como peces (*e.g.* Belon, 1551) o cetáceos (*e.g.* Jonston, 1657; Charleton, 1668). Sin embargo, era también común que los pescadores, en varios lugares de Europa, los denominaran de acuerdo con sus similitudes con los carnívoros terrestres. El naturalista italiano Antonio Pigafetta da cuenta del avistamiento de *lupi marini* (o lobos marinos) en las costas argentinas en el año 1520 durante uno de los viajes de Magallanes (Pigafetta, 1524/1800; Hamilton,

1934). Este nombre de “lobos” posiblemente se deba a que, curiosamente, la pose para descansar de los otáridos, con la cabeza levantada y el cuello firme, se asemeja a aquella de los lobos cuando aúllan. Steller (1751), en su obra *De bestiis marinis*, hizo la primera descripción científica de *Eumetopias jubatus* y de *Callorhinus ursinus* llamándolos “león marino” de Steller y “oso marino” del norte, respectivamente. Fue recién Linnaeus, en 1758, quien agrupó a los carnívoros acuáticos conocidos por él hasta ese entonces con el resto de los carnívoros terrestres dentro del orden Ferae (Flynn et al., 1988^a). Esta disposición inicial agrupó dos focas (la foca común, el elefante marino del sur), la morsa y el lobo marino del norte bajo un mismo género: *Phoca*. El primer reconocimiento de los distintos grupos de pinnípedos la hizo el conde de Buffon en 1765, quien mencionó que la ausencia o presencia del pabellón auditivo podía ser distintiva entre las “focas”. Luego, Johann K. W. Illiger (1811) propuso el nombre de Pinnipedia para este orden, e hizo la distinción entre las especies dentro de *Phoca* (*P. jubata*, *P. ursina*, *P. pusilla* y *P. vitulina*) y la morsa, llamando a esta *Trichechus rosmarus*. Por su parte, Péron (1816) formalizó sistemáticamente la propuesta de Buffon y erigió el género *Otaria* para aquellas “focas” con pabellón auditivo. Este sería el primer reconocimiento de los tres grupos existentes de pinnípedos, aunque las numerosas diferencias anatómicas serían descritas después por otros naturalistas (e.g. Hamilton, 1839; Turner, 1848; Gill, 1865). Fue Joshua Brookes, en su *Catalogue of anatomical and zoological museum* (1828), quien les da el rango de familias, proponiendo “Otariadae” (con pabellón auditivo), Phocidae (sin pabellón auditivo) y “Trichehidae” (con colmillos). Luego, Gill (1865) cambiaría Otariadae por Otariidae, que es como se les conoce actualmente. La sistemática actual considera a las especies paleontológicas *Enaliarctos*, *Pteronarctos* y *Pacificotaria*

como el grupo troncal (*stem group*). El clado que incluye a *Enaliarctos* y sus descendientes se denomina Pinnipedimorpha. *Pteronarctos* y *Pacificotaria* están más relacionados con el grupo corona (*Ilrown group*) que con *Enaliarctos*. Este grupo corona está conformado por Phocidae, Odobenidae y Otariidae.

Las hipótesis de las relaciones de parentesco entre los clados vivientes Phocidae, Otariidae y Odobenidae han sido contenciosas. En 1880, el estadounidense Joel Asaph Allen decidió agrupar a los pinnípedos en “reptantes” (focas) y “caminantes” (lobos marinos y morsas), de acuerdo con sus diferencias en la locomoción terrestre, lo cual fue posteriormente formalizado sistemáticamente como Phocoidea y Otarioidea, respectivamente (ver Smirnov, 1908) y reconocido por subsecuentes autores (*e.g.* Repenning & Tedford, 1977; King, 1983). Interpretaciones anatómicas posteriores, tomando en cuenta nuevos fósiles y reanálisis de características postcraneanas apoyaron una relación estrecha entre focas y morsas (Wyss, 1987; Flynn et al., 1988; Berta & Ray, 1990; Berta & Wyss, 1994). Sin embargo, todas las hipótesis con datos moleculares (*e.g.* Flynn et al., 2005; Yonezawa et al., 2009) y recientes trabajos morfológicos (*e.g.* Boessenecker & Churchill, 2015; Vélez-Juarbe 2017) respaldan el origen común entre otáridos y odobénidos.

Las diferencias en el pelaje, melena y tamaño corporal de los otáridos sirvieron para que algunos naturalistas decimonónicos plantearan una clasificación basada en estos aspectos (*e.g.* Hamilton, 1839; Gray, 1844 y subsecuentes trabajos). Entre ellas, una hipótesis de clasificación ampliamente aceptada aún se encuentra en los trabajos de Allen (1870, 1880), en la cual son divididos en *hair seals* o *sea lions* (“leones marinos”: *Otaria*, *Eumetopias*, *Zalophus*, *Phocarctos*) y *fur seals* o *sea bears* (“osos marinos”: *Callorhinus* y *Arctocephalus*). Posteriormente, ambos grupos se reconocieron como las subfamilias Otariinae y Arctocephalinae

respectivamente. Esta división fue entendible dadas las diferencias: un hocico ancho, escaso pelaje denso, gran tamaño corporal, el tercer incisivo superior más grande y de sección circular y usualmente cinco dientes postcaninos superiores para los Otariinae, en contraste a un hocico puntiagudo, abundante pelaje denso, tamaño corporal moderado, incisivos superiores similares y de sección oval y usualmente seis postcaninos superiores para los Arctocephalinae (King, 1983). Esta clasificación perduró hasta tiempos relativamente recientes, pero fue cuestionada cuando se usaron los métodos filogenéticos morfológicos y moleculares.

Diversas filogenias morfológicas (ver figura 2) concuerdan en identificar Otariinae como monofilético, pero difieren en la posición de *Callorhinus*, en algunos casos identificado como taxón hermano de *Arctocephalus* (formando el monofilético Arctocephalinae) (Berta & Deméré, 1986; Barnes et al., 2006) o como del resto de otáridos corona (Berta & Wyss, 1994; Boessenecker & Churchill, 2015; Vélez-Juarbe, 2017). Por otro lado, los árboles obtenidos a partir de análisis moleculares (ver figura 4) tienen topologías disímiles a los morfológicos, y consideran parafiléticos a *Arctocephalus*, Arctocephalinae y Otariinae (ver Churchill et al., 2014a). Esta última hipótesis sugiere que el pelaje de los otáridos fue perdido múltiples veces, posiblemente al alcanzar tamaños corporales grandes y desarrollar un panículo adiposo (Berta et al., 2018).

La taxonomía del grupo está lejos de mantenerse estable. Recientemente, se propuso resucitar el género *Arctophoca*, erigido en 1866, para asignarlo a todas las especies de *Arctocephalus*, excepto *A. pusillus* (ver Berta y Churchill, 2011), o también asignarlo a *A. philippii* y *A. townsendi* y separarlos del resto de *Arctocephalus* (ver Brunner 2003). Estas propuestas no han sido adoptadas por otros autores (e.g. Jefferson et al. 2015; Comité de Taxonomía de la Sociedad de

Mamíferos Marinos, 2020). Por otro lado, el uso de herramientas moleculares para caracterizar poblaciones con escasa información está dando nuevas luces acerca de la identidad de estas. Por ejemplo, se han identificado dos poblaciones distintas (Unidades Significativas Evolutivas) del lobo fino *Arctocephalus australis*, una en el Pacífico y otra en el Atlántico (Oliveira et al., 2008) y lo mismo para *Otaria* (Oliveira et al., 2017), lo cual puede conllevar al reconocimiento de nuevas subespecies o especies de otáridos.

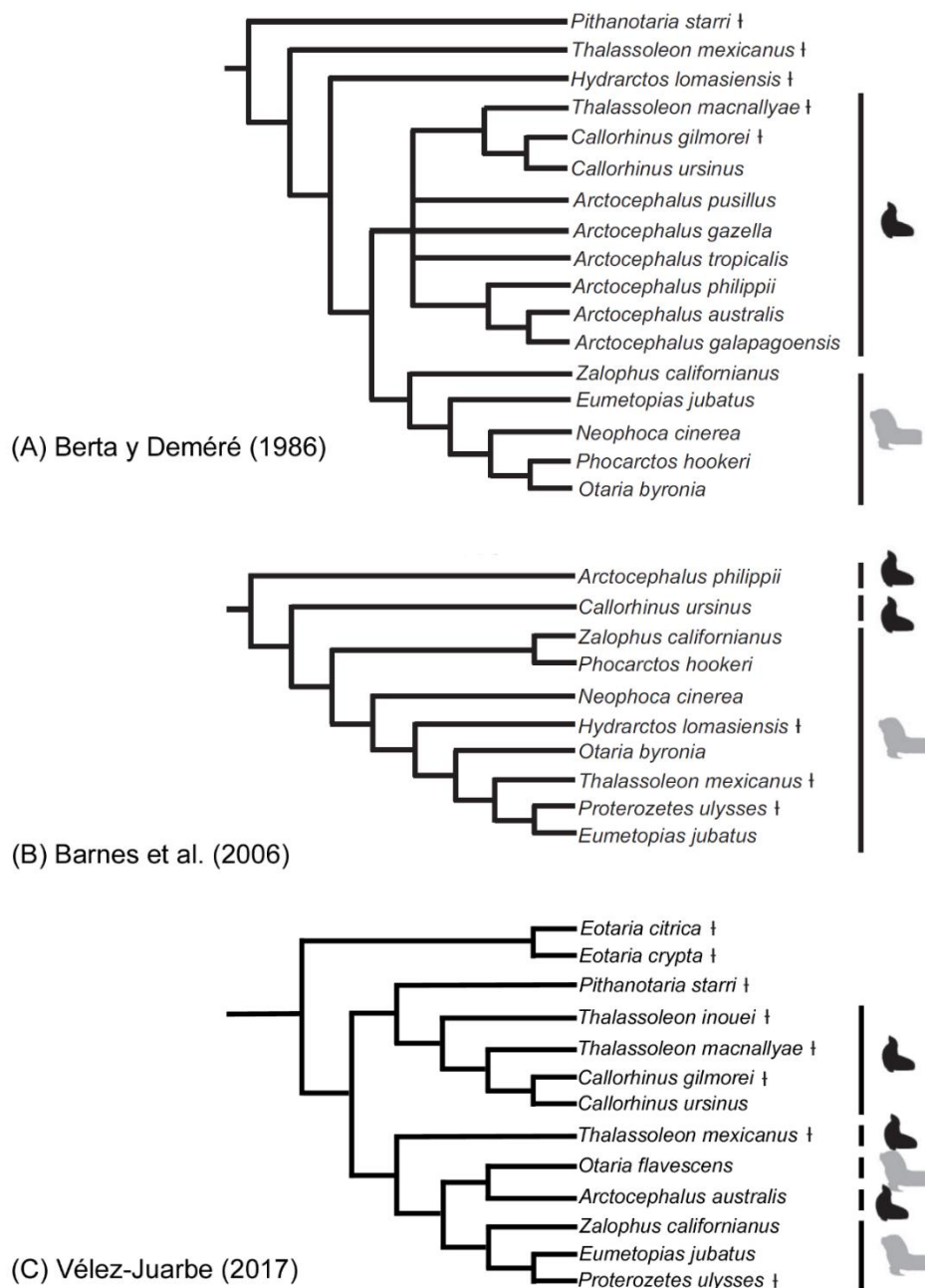


Figura 2. Hipótesis filogenéticas de Otariidae basadas en datos morfológicos. Los “Arctocephalinae” se representan en negro y los “Otariinae” en gris. Modificado de Churchill et al. (2014^a) y Vélez-Juarbe (2017).

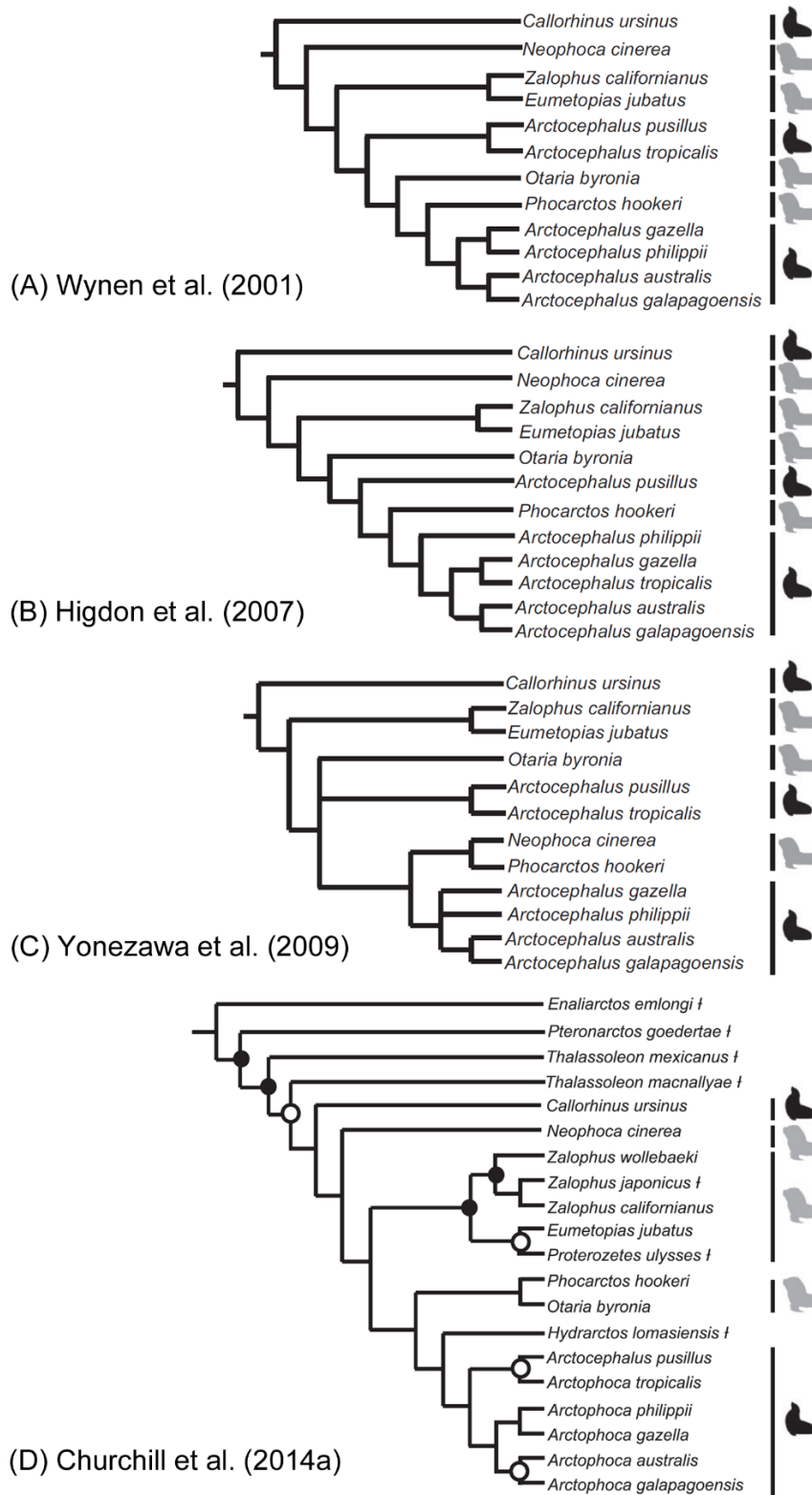


Figura 3. Hipótesis filogenéticas de Otariidae basadas en datos moleculares (A, B, C) y evidencia combinada (D). Los “Arctocephalinae” se representan en negro y los “Otariinae” en gris. Modificado de Churchill et al. (2014a).

El registro paleontológico muestra que el océano Pacífico norte fue el principal centro de evolución temprana de los Otariidae. Los análisis moleculares indican que estos se separaron de Odobenidae hace aproximadamente 19 Ma (Yonezawa et al., 2009). Los más antiguos otáridos conocidos son del género *Eotaria* (Boessenecker & Churchill, 2015; Vélez-Juarbe et al., 2017), del Mioceno de California (17.1-15 Ma). Estos otáridos basales, *E. cripta* y *E. citrica*, eran de pequeño tamaño, sin un marcado dimorfismo sexual, con limitada heterodontía, dientes postcaninos con doble raíz y presencia del m2. Estas últimas condiciones son consideradas primitivas, puesto que se muestra una tendencia en la fusión de las raíces dentarias postcaninas (Repenning & Tedford, 1977; Muizon, 1978; King, 1983; Boessenecker, 2011; Berta et al., 2018) y pérdida del m2 (Boessenecker & Churchill, 2015; Vélez-Juarbe, 2017) en la evolución de los otáridos.

Pithanotaria starri es otro otárido basal pequeño (10-7 Ma), de dimorfismo sexual inapreciable, con dientes de doble raíz, presencia variable del m2 en algunos especímenes y características ancestrales en las aletas (Berta et al., 2018, Vélez-Juarbe, 2017) Algunos autores sostienen que se trata de un espécimen hembra (Repenning & Tedford, 1977; Barnes et al., 2006). El género *Thalassoleon* está representado por tres especies, con un biocrón entre 8-4 Ma (Deméré & Berta, 2005). Las tres especies presentan tamaños medianos, comparables con *Zalophus* o *A. pusillus*, y se observa un marcado dimorfismo sexual. *Thalassoleon inouei* (Japón) y *T. macnallyae* (California) están relacionados con el linaje de *Callorhinus* (King, 1983; Boessenecker, 2011), aunque algunos cuestionan la existencia de *T. inouei* (ver Deméré y Berta, 2005). La posición filogenética de *T. mexicanus* es variable, pues en algunas se posiciona lejos de los otros *Thalassoleon*, por lo que es

posible que represente una especie distinta (ver Boessenecker & Churchill, 2015; Vélez-Juarbe, 2017).

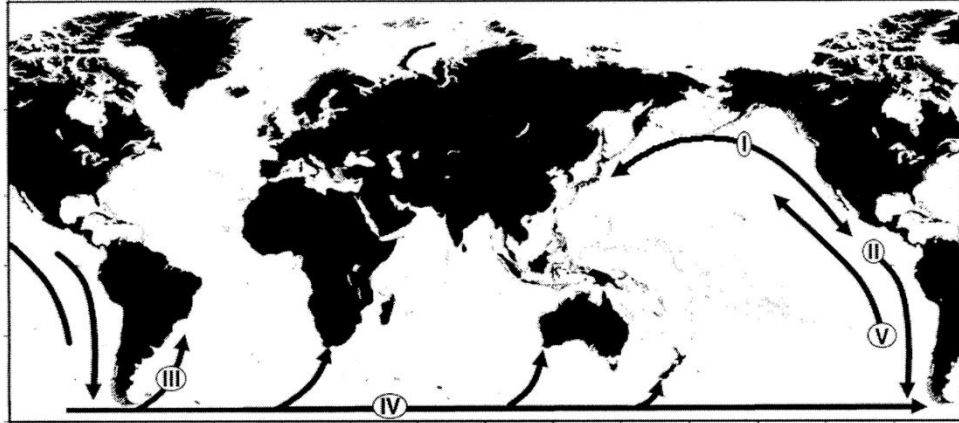
Estos fósiles miocénicos muestran que los otáridos presentaron una disparidad morfológica limitada desde sus primeras radiaciones, en comparación con otros grupos de pinnípedos. Randau et al. (2019) explican que una mayor variabilidad craneana en las focas actuales es el resultado de un mayor grado de diversificación ecológica, pues tienen una dieta más variada, una madurez ontogenética más temprana e incluso una mayor independencia del ambiente terrestre.

De estratos más recientes, se ha descrito *Proterozetes ulysses* de las costas pacíficas de Oregon (EE.UU.) (0.5-0.7 Ma). Barnes et al. (2006) lo identificaron como un “otarino” y taxón hermano de *Eumetopias*. Pocas son las características en las que difiere de este último, siendo la más resaltante la presencia del M2 y la proporción del largo mesiodistal de p1/p2 más pequeña (Poust & Boessenecker, 2017). Finalmente, *Hydrarctos lomasiensis* (ver planteamiento del problema) es un otárido de tamaño mediano, cuyas relaciones filogenéticas están en debate (ver figs. 2 y 3D), aunque inicialmente se le consideró una especie extinta dentro del género *Arctocephalus* (Muizon, 1978).

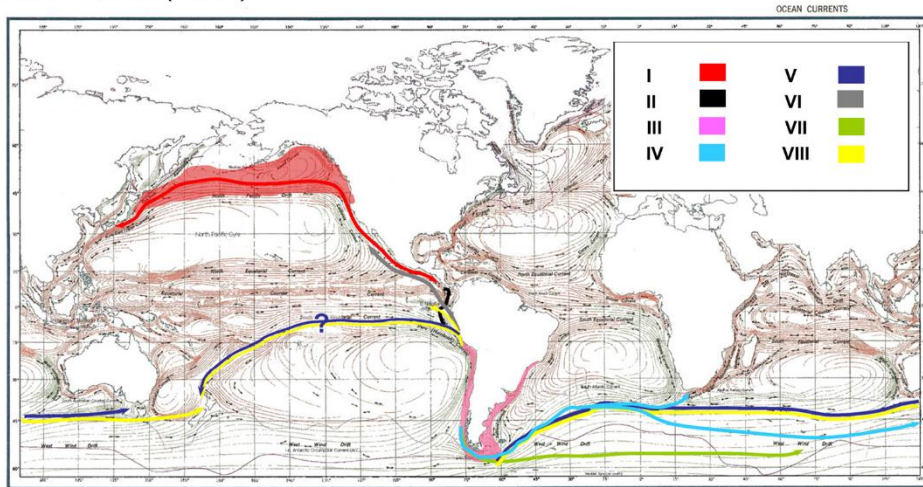
Como lo mencionan Churchill et al. (2014a), es difícil establecer hipótesis biogeográficas sólidas basadas en filogenias incongruentes. Dos escenarios han sido sugeridos para explicar la migración Pacífico norte-hemisferio sur (ver figura 4): múltiples migraciones a partir de 4-3 Ma (Deméré et al., 2003) o una sola migración a los 7-6 Ma (Yonezawa et al., 2009; Churchill et al., 2014a). Además, algunas corrientes marinas (e.g. Corriente Circumpolar Antártica, la corriente de Falkland) y eventos climáticos (e.g. glaciaciones del Pleistoceno) habrían

contribuido en la distribución de algunos otáridos. Por ejemplo, se sugiere que durante el Pleistoceno temprano ocurrió la migración sur-norte del lobo marino fino de la isla Guadalupe (México): *Arctocephalus townslandi* (Deméré et al., 2003; Yonezawa et al., 2009). Asimismo, también se piensa en una especiación alopátrica por vicarianza para los lobos marinos finos de la isla ecuatoriana de Galápagos (*A. galapagoensis*) y de la isla chilena Juan Fernández (*A. philippi*).

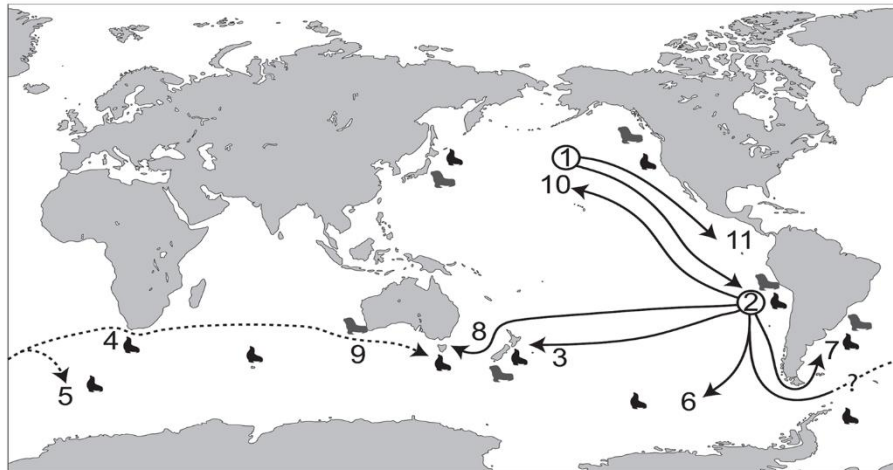
De confirmarse con otros estudios biogeográficos, la propuesta de Churchill et al. (2014a) de asociar los niveles altos de productividad primaria y condiciones oceánicas más frías a la migración de los otáridos al hemisferio sur parece razonable, pues estos les permiten el establecimiento de colonias residentes en lugar de migraciones ocasionales. Estas posibles causas son cruciales para explicar los eventos de dispersión y la abundante diversidad actual de otáridos en este hemisferio (alrededor del 70% de las especies actuales).



(A) Deméré et al. (2003)



(B) Yonezawa et al. (2009)



(C) Churchill et al. (2014)

Figura 4. Hipótesis biogeográficas de Otariidae basadas en distribución, patrones de circulación oceanográfica y datos morfológicos (A), datos moleculares (B) y análisis combinado bayesiano (C). Los números romanos y flechas indican diferentes eventos de dispersión/vicarianza. Los “Arctocephalinae” se representan en negro y los “Otariinae” en gris.

1.3. Marco geológico y paleontología de vertebrados marinos del área de Sacaco durante el Neógeno

La cuenca Pisco Este es una cuenca sedimentaria marina de antearco, de la margen continental peruana, que se ubica aproximadamente entre los 13.5° a 16° de latitud sur (de Pisco a Yauca). Sus sedimentos descansan sobreyacentes a basamentos de rocas proterozoicas y paleozoicas, como el Complejo Basal de la Costa y el batolito de San Nicolás (Alván et al., 2017). El alto estructural que separa dicha cuenca en una unidad al oeste (sumergida) y otra al este es la Cordillera de la Costa, que al norte de los 14°S forma el borde externo de la plataforma continental u *Outer Shelf High* (figura 5) (Macharé et al., 1986). La evolución de esta cuenca está íntimamente ligada a procesos tectónicos (*i.e.* subducción oblicua de la placa oceánica y subducción horizontal de la dorsal asísmica de Nazca por debajo de la placa Sudamericana desde el Cretácico, los que generaron fallas normales y de desgarre (de desplazamiento de rumbo) en la placa superior (León et al., 2008; Di Celma et al., 2017), y que a su vez generaron periodos de extensión (Eoceno medio, Oligoceno tardío), levantamiento (Mioceno tardío) e inversión y levantamiento de la cuenca (Plioceno tardío al Pleistoceno) (León et al., 2008; Di Celma et al., 2018). Una interpretación más reciente señala que la cuenca estuvo en periodo de extensión en el Eoceno y que inició un régimen de compresión a partir del Oligoceno (Ochoa et al., 2021).

Se ha propuesto que el cambio en los niveles eustáticos del océano Pacífico han contribuido al depósito sedimentario en dichas cuencas (aunque también una explicación sobre la base de la tectónica activa es dada en Alván et al., 2017), por lo cual se les asocia al menos cuatro grandes transgresiones marinas (ver DeVries, 1998; Di Celma et al., 2018) ocurridas durante el Cenozoico. Estas unidades

litoestratigráficas reciben el nombre de Fm. Caballas, Paracas, Otuma, Chilcatay (Oligoceno superior-Mioceno inferior) y Pisco (Mioceno superior-Plioceno), identificadas y descritas en los trabajos de Macharé 1987, Dunbar et al. (1990), DeVries (1998) y resumidas también en el trabajo de León et al. (2008).

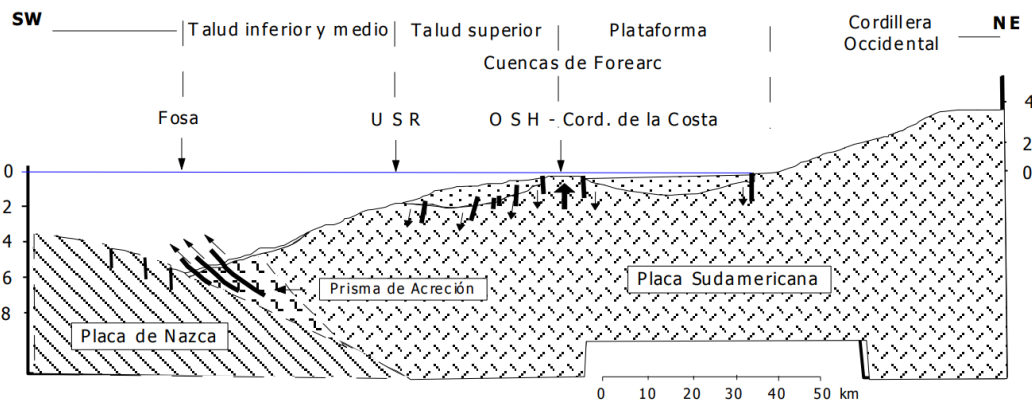
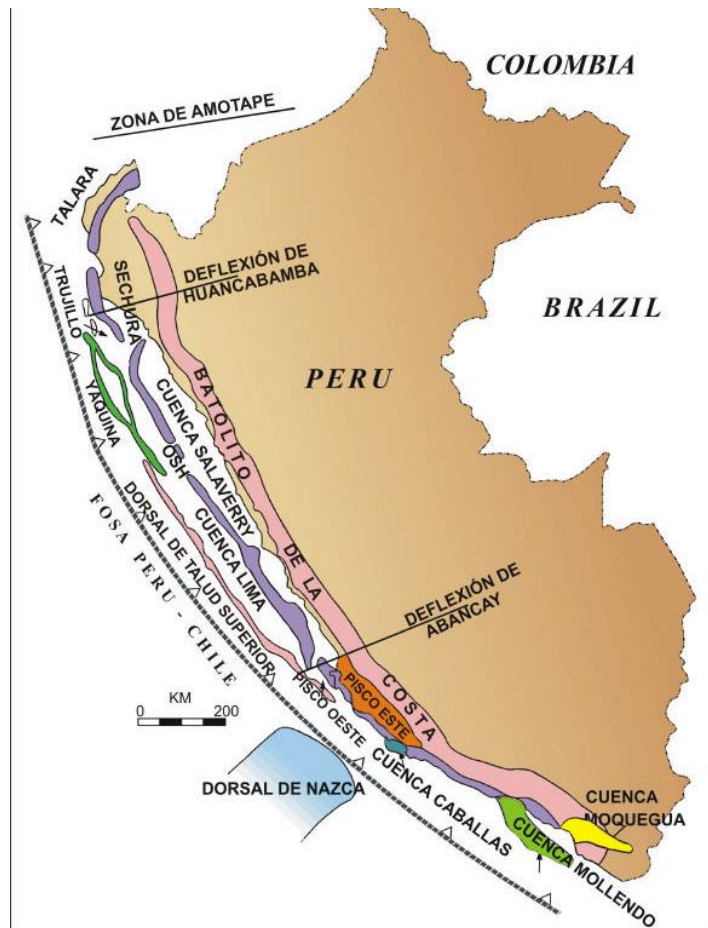


Figura 5. (A) Mapa de las cuencas del antearco del Perú, según León et al. (2008). La banda discontinua morada corresponde a la Cordillera de la Costa – borde externo de la plataforma continental (*Outer Shelf High*, OSH) y al oeste, en paralelo, el Umbral del Talud Superior (*Upper Slope Ridge*, USR, en rosado). (B) Corte transversal de la corteza continental peruana mostrando sus elementos morfoestructurales. Según Macharé et al. (1986).

La formación Pisco, que corresponde a la última de estas transgresiones marinas, aflora en dos grandes áreas, la de Ocucaje (sur de Ica) y la de Sacaco (norte de Arequipa). Se ha visto que, en general, los niveles superiores afloran en Sacaco y los inferiores en Ocucaje. Sin embargo, algunos afloramientos como los del cerro Caucato (al norte de Ocucaje), también corresponden a niveles superiores (ver Solis-Mundaca, 2018). Las rocas de esta formación consisten en depósitos tobáceos, areniscas y limolitas en sus capas inferiores, y lutitas con diatomeas en sus niveles superiores (Carvajal *et al.*, 2000).

Muizon y DeVries (1985) describieron la geología y paleontología de la formación Pisco en el área de Sacaco. Debido a que la secuencia estratigráfica de Sacaco se expone discontinuamente, solo en pequeñas secciones y en determinadas áreas, ellos hicieron una columna estratigráfica compuesta tomando las localidades fosilíferas de El Jahuay, Aguada de Lomas, Montemar, Sacaco Sur, y Sacaco. De esta forma, sustentándose en las faunas de vertebrados e invertebrados encontrados, sugirieron que se podían caracterizar y distinguir comunidades faunísticas (*i.e.* orictocenosis) típicas en cada localidad y, gracias a algunos niveles de tobas útiles para dataciones radiométricas ($^{40}\text{Ar}/^{40}\text{Ar}$), propusieron cinco niveles fosilíferos con acrónimos alusivos a la localidad correspondiente: ELJ (9 Ma), AGL (8-7 Ma), MTM (6 Ma), SAS (5 Ma), y SAO (3.9 Ma) (ver Muizon y Bellon, 1980; 1986).

Sin embargo, se ha observado que algunas localidades contienen más de un nivel de vertebrados, como es el caso de la localidad Montemar, donde se encuentran los niveles MTM y SAS, o la localidad Aguada de Lomas, donde se encuentran los niveles SAS, AGL, MTM y ELJ (Lambert et al., 2017). Otros trabajos dieron a conocer, además, tres localidades fosilíferas en esta área con edades aproximadas: Lomas (11 Ma), Montemar Norte (10 Ma) y Yauca (3-1.5 Ma) (Muizon, 2004a; Stucchi, 2007; Brand et al., 2011). Más recientemente, Ehret et al. (2012) publicaron nuevas dataciones para los niveles de Muizon y DeVries (1985) usando quimioestratigrafía de moluscos con $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (ver tabla 2). Estas nuevas dataciones indican que dichos niveles son ligeramente más antiguos que lo originalmente propuesto.

Fossil Horizon	Mean $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$	Age estimate (Ma)	95% CI (Ma)
El Jahuay	0.7089424	7.46	9.03–6.51
Montemar	0.7089468	7.30	8.70–6.45
Sud Sacaco (West)	0.7089659	6.59	10.77–2.50
Sud Sacaco (West)	0.7089978	5.93	6.35–5.47
Sacaco	0.7090005	5.89	6.76–4.86

Tabla 2. Dataciones Sr/Sr para algunas localidades del área de Sacaco, de acuerdo con Ehret et al. (2012).

Localidades poco exploradas en el área de Sacaco han documentado niveles más recientes que los correspondientes al nivel SAO. Por ejemplo, Laime et al. (2012) reportaron un Delphininae indeterminado, con afinidades al delfín nariz de botella actual *Tursiops*, en capas con lobos marinos (cf. *Arctocephalus*) de una nueva localidad denominada Pozos de Chaviña, al sureste del museo de Sacaco. Esta

localidad aún no posee un marco geológico sólido, pero el registro bioestratigráfico de lobos marinos indica que corresponden a capas superiores a SAO.

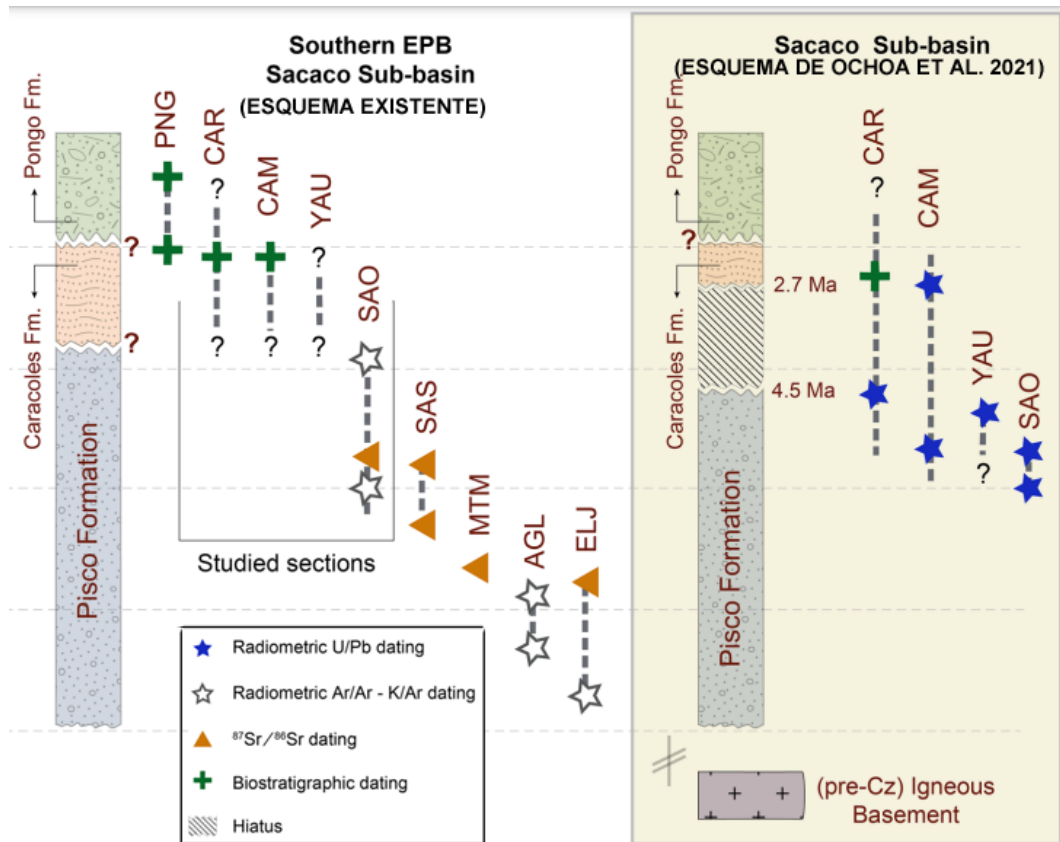


Figura 6. Diagrama cronoestratigráfico de la subcuenca de Sacaco para las formaciones Pisco, Caracoles y Pongo (modificado de Ochoa et al., 2021). Localidades: PNG (Pongo), CAR (Quebrada Caracoles), CAM (Cerro Amarillo), YAU (Yauca), SAO (Sacaco clásico), SAS (Sacaco Sur), MTM (Montemar), AGL (Aguada de Lomas), ELJ (El Jahuay).

Recientemente, dos trabajos (*i.e.* DeVries, 2020; Ochoa et al., 2021) describen la geología y paleontología de nuevas localidades cercanas a la quebrada Sacaco y revisan lo anteriormente propuesto por Muizon y DeVries (1985). El trabajo en las localidades de Quebrada Caracoles, Quebrada Pongo, Cerro Amarillo, Aguada de Lomas (colinas) (ver mapa en la sección VI.1.3.) ha permitido caracterizar cuatro unidades litoestratigráficas que se depositaron secuencialmente superpuestas, separadas por discordancias angulares. Dichas unidades han sido denominadas

como la Fm. Caracoles, la Fm. Pongo unidad 1, la Fm. Pongo unidad 2 y el Totoral Tablazo, siendo la primera la más antigua y que se encuentra estratigráficamente encima del nivel SAO (ver figura 6). Asimismo, las formaciones Caracoles y Pongo contienen restos de vertebrados e invertebrados fósiles. DeVries (2020) ha estimado, sustentándose en biozonas de extensión de moluscos gastrópodos y correlación con eventos eustáticos, edades relativas para las formaciones Caracoles (~3-2 Ma, Plioceno tardío-Pleistoceno temprano) y Pongo (~2-1 Ma, Pleistoceno temprano-medio). Las nuevas dataciones radiométricas de Ochoa et al. (2021) han permitido establecer que las últimas capas de la formación Pisco (incluyendo la expuesta en Yauca) corresponden a una edad no menor a 4.5 Ma, que la edad del nivel SAO corresponde a 5.85-5.74 Ma (corroborando lo de Ehret et al., 2012) y la base de la formación Caracoles en 2.7 Ma. Por consiguiente, existe un hiato geológico entre dichas formaciones, el cual está asociado a cambios en la orogenia andina a nivel regional. No existe, por el momento, una datación radiométrica para la base de la Fm. Pongo, así que se tomará lo propuesto por DeVries (2020).

Los depósitos de la Fm. Pisco que afloran en Ica han sido estudiados geológicamente por otros equipos multidisciplinarios (*e.g.* Brand et al., 2011; Di Celma et al., 2017; 2018; Gariboldi et al., 2017; Bosio et al., 2020a; b) y han obtenido mejores resultados pues el material sedimentario está expuesto en numerosos cerros de tamaño considerable que permiten un mejor mapeo litoestratigráfico y su correlación. Di Celma et al. (2017) consideraron a la formación Pisco como una aloformación, es decir, una unidad que se define sobre la base de las discontinuidades en sus límites superior e inferior, y que tiene usualmente una extensión regional. De esta forma, realizaron una estratigrafía secuencial, dividiendo la secuencia encontrada sobre la base de discordancias, con

ayuda de capas guía (*marker beds*), bioestratigrafía de diatomeas (Gariboldi et al., 2017), y capas de tefras que sirvieron para dataciones radiométricas ($^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$) y también quimioestratigrafía de moluscos con $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (Bosio et al., 2020). Se identificaron tres secuencias deposicionales (ver figura 7), de la más antigua a la más reciente: P0 (14.8-12.4 Ma), P1 (9.5-8.6 Ma), y P2 (8.4-6.7 Ma) (Di Celma et al., 2017; Bosio et al., 2020).

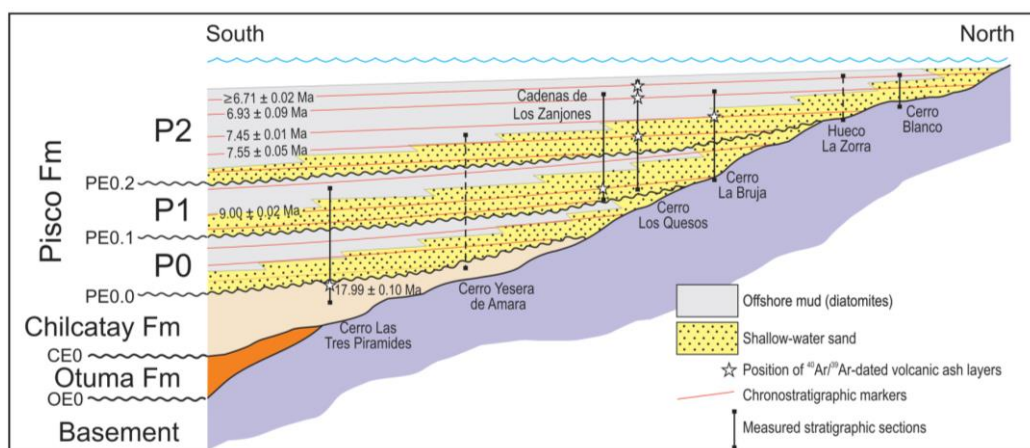
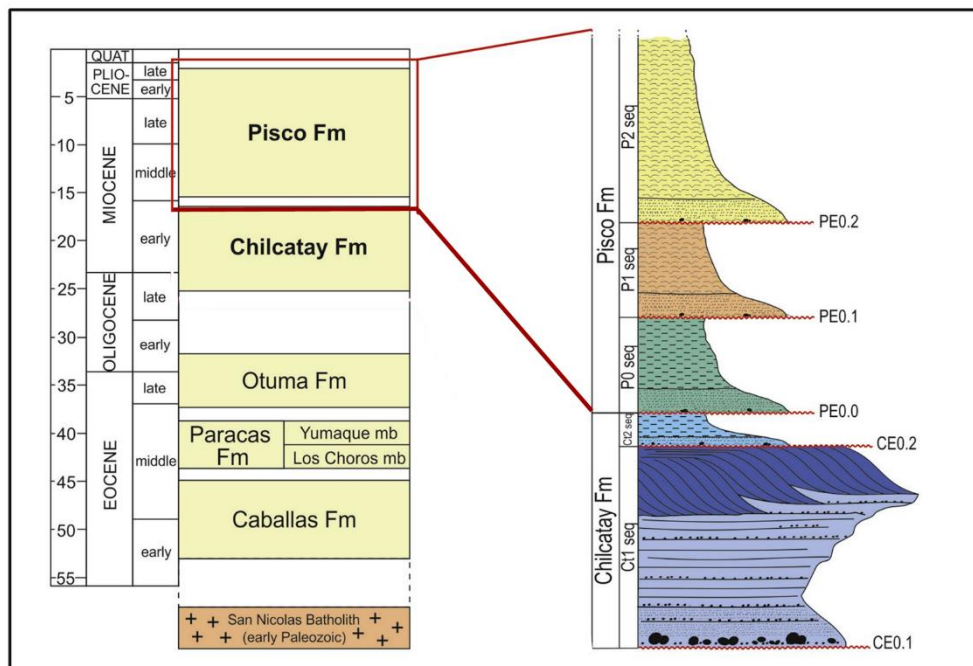


Figura 7. (A) Diagrama estratigráfico general para la cuenca Pisco, resaltando los niveles propuestos para la formación Pisco en el área de Ica. Modificado de Bosio et al. (2020b). (B) Diagrama estratigráfico de los niveles identificados para la formación Pisco en el área de Ica, de acuerdo con Di Celma et al. (2017).

La Paleontología de vertebrados del área de Sacaco ha sido extensamente estudiada desde hace más de cuarenta años. El trabajo de Muizon y DeVries (1985) enlista los vertebrados e invertebrados fósiles descubiertos, ordenados por localidades hasta ese entonces en las áreas de Ica (cerro La Bruja) y de Sacaco.

SUB CUENCA DE SACACO				
	QCA	YAU	SAO	SAS
Procyonidae				<i>Cyonasua</i>
Phocidae		Monachinae indet. cf. <i>Hadrokirus</i> <i>martini</i>	<i>Australophoca</i> <i>changorum</i> <i>Acrophoca</i> <i>longirostris</i> Monachinae sp. 2 <i>Piscophoca</i> <i>pacifica</i>	<i>Australophoca</i> <i>changorum</i> <i>Acrophoca</i> <i>longirostris</i> <i>Hadrokirus</i> <i>martini</i> <i>Piscophoca</i> <i>pacifica</i>
Otariidae	Este estudio			
Cetotheriidae				<i>Piscobalaena</i> <i>nana</i>
Mysticeti			<i>Piscocetus sacaco</i>	
Balaenopteridae	x			
Delphinidae	x		<i>Hemisyntrachelus</i> <i>oligodon</i>	<i>Hemisyntrachelus</i> <i>oligodon</i>
Ziphiidae				<i>Ninoziphius</i> <i>platyrostris</i>
Physeteroidea			x	<i>Acrophyseter</i> <i>deinodon</i>
Pontoporiidae				<i>Pliopontos</i> <i>littoralis</i>
Phocoenidae				<i>Piscolithax</i> <i>longirostris</i>
Monodontidae			Delphinapterinae	
Odobenocetopsidae		<i>Odobenocetops</i> cf. <i>leptodon</i>	<i>Odobenocetops</i> <i>leptodon</i>	<i>Odobenocetops</i> <i>peruvianus</i>
Kogiidae			x	<i>Scaphokogia</i> <i>cochlearis</i>
Nothrotheriidae		<i>Thalassocnus</i> <i>yaucensis</i>	<i>Thalassocnus</i> <i>carolomartini</i>	<i>Thalassocnus</i> <i>natans</i> <i>Thalassocnus</i> <i>littoralis</i>
Spheniscidae	<i>Spheniscus</i> sp.	<i>Spheniscus</i> <i>humboldti</i> <i>Spheniscus</i> sp. 4	<i>Spheniscus urbinai</i>	<i>Spheniscus</i> <i>urbinai</i>
Pelagornithidae			<i>Pelagornis</i> sp.	<i>Pelagornis</i> sp.
Sulidae	<i>Sula</i> sp.			
Cathartidae				<i>Perugyps diazi</i>

SUB CUENCA DE SACACO

	QCA	YAU	SAO	SAS
Procellariidae	x			x <i>Fulmarus</i> sp.
Phalacrocoracidae			<i>Phalacrocorax</i> sp.	<i>Phalacrocorax</i> sp.
Gavialidae		<i>Piscogavialis</i> <i>jugaliperforatus</i>		
Carcharhinidae	<i>Carcharhinus</i> sp.	<i>Carcharhinus</i> sp.	<i>Carcharhinus</i> cf. <i>C. egertoni</i> <i>Carcharhinus</i> cf. <i>C. priscus</i>	<i>Carcharhinus</i> cf. <i>C. egertoni</i>
Triakidae	<i>Galeorhinus</i> sp.			
Alopiidae				<i>Alopias</i> sp.
Otodontidae		<i>Carcharocles</i> <i>megalodon</i>	<i>Carcharocles</i> <i>megalodon</i>	<i>Carcharocles</i> <i>megalodon</i>
Lamnidae	<i>Carcharodon</i> <i>carcharias</i> <i>Isurus</i> sp.	<i>Carcharodon</i> <i>carcharias</i> <i>Isurus</i> sp.	<i>Carcharodon</i> <i>carcharias</i>	<i>Carcharodon</i> <i>carcharias</i> <i>Carcharodon</i> <i>hubelli</i>
Hexanchidae	<i>Aluterus</i> sp.			
Myliobatidae	x	<i>Myliobatis</i> sp.		

Tabla 3. Vertebrados fósiles de la cuenca de Sacaco, de acuerdo con las localidades propuestas por Muizon y DeVries (1985). Taxones en rojo indican que son identificadas en más de una localidad (continuidad). Taxones en verde indican que son identificadas también en el área de Ica (tabla 3).

La tabla 3 actualiza la información respecto a los vertebrados de Sacaco, tomando la información de los trabajos hechos hasta la fecha. En el caso de los pinnípedos puede observarse una radiación adaptativa de las focas en el nivel SAS y su posterior extinción en el Plioceno tardío y reemplazo por poblaciones de lobos marinos. Por otro lado, se registran las especies más derivadas de la evolución anagenética del perezoso semiacuático *Thalassocnus* (Muizon, 1995; Muizon et al., 2004): *T. littoralis* y *T. carolomartini*.

Los últimos mysticetos arcaicos, los Cetotheriidae, son documentados con *Piscobalaena nana* en SAS, así como otro mysticeto de afinidades no definidas: *Piscocetus sacaco*. En este periodo, los delfines basales Kentriodontidae son

reemplazados por zifio pliocénico *Ninoziphius platyrostris* y el delfínido basal *Hemisyntachelus oligodon*. Los cachalotes son representados por *Acrophyseter deinodon*, los kógidos con *Scaphokogia* y los focénidos por *Piscolithax longirostris*. El último representante del linaje marino de los pontopóridos es *Pliopontos littoralis*. Se documenta también el delfín-morsa *Odobenocetops* (Muizon, 1993) con dos especies: *O. peruvianus* en SAS y *O. leptodon* en SAO.

Las aves marinas están representadas principalmente por Spheniscidae, particularmente del género *Spheniscus*, que evolucionaron durante el Neógeno tardío (ver Stucchi, 2007) y en este periodo se documenta a *S. urbinai*. Las aves carroñeras también han formado parte desde épocas más antiguas. *Perugyps diazi* es registrado en SAS (Stucchi & Emslie, 2005). De igual forma, los ancestros de las aves guaneras están presentes a nivel familiar (Sulidae), pero se conocen algunas especies descritas (e.g. *Sula figueroae* o *Sula magna*, Stucchi et al., 2016) en niveles más antiguos. Las aves gigantes *Pelagornis* también han sido registradas. Se han descrito una especie de cocodrilo gavialoideo (*Piscogavialis*) que está presente en capas más antiguas también. Se ha podido registrar también especies con biocrones extensos, como los tiburones *C. megalodon* y *C. hastalis*. De esta forma, la gran mayoría de especies descritas corresponden a depredadores superiores epipelágicos (cetáceos, pinnípedos, condriictios).

Una problemática surge al analizar los registros de los diversos vertebrados en localidades sincrónicas de Sacaco e Ica y compararlos para saber si dichos niveles pueden ser correlacionados, pues se ha encontrado que por el momento son pocas las especies que se registran en ambas áreas. Algunas familias están presentes en un nivel y ausentes en su contraparte, por lo que es posible que el esfuerzo de colecta aún sea un factor determinante. Por ejemplo, MTM, AGL y P2 se solapan en edades,

así como también ELJ y P1, pero solo dos especies han sido encontradas en común entre P2 y AGL: el odontoceto *Lomacetus ginsburgi* y el cetotherido *Piscobalaena nana*. Los tiburones *C. megalodon* y *C. hastalis* también son registrados pero su presencia no se restringe únicamente a dichos niveles. Por otra parte, la comparación a nivel genérico tampoco es significativa, pues muy pocos géneros son compartidos.



Figura 8. Reconstrucciones paleofaunísticas de la costa sur del Perú. Tomado de Muizon (1981) (arriba) y del Museo de sitio de Sacaco (abajo).

2. Planteamiento del problema

La actual composición de las comunidades de la megafauna marina –término que se refiere generalmente a los mamíferos marinos, aves marinas, tiburones y tortugas (Pimiento et al., 2017)–del ecosistema del norte del Humboldt (ver Miloslavich et al., 2011) es muy diferente de lo observado en el registro fósil del Neógeno tardío (Mesiniano-Zancleano) de las áreas fosilíferas de Sacaco, en Arequipa (ver Muizon & DeVries, 1985), y de Caldera, en el norte de Chile (*e.g.* Gutstein et al., 2015; Chávez-Hoffmeister et al., 2014). Diversas especies paleontológicas existieron en estas regiones, tales como pingüinos ancestrales *Spheniscus urbinai*, el cóndor *Perugyps diazi*, las aves pseudodontadas Pelagornithidae (*Pelagornis*), los perezosos acuáticos Nothrotheriidae (*Thalassocnus*) o los delfines-morsa Odobenocetopsidae (*Odobenocetops*) (Stucchi, 2002; Stucchi & Emslie, 2005; Chávez et al., 2007; Kraus, 1998; Muizon, 1999; Muizon et al., 2004), los cocodrilos longirrostrós Gavialoidea y Tomistominae (Salas-Gismondi, com. pers., 2018). Estos cambios en las comunidades a lo largo del tiempo también se han registrado en otras latitudes (*e.g.* Boessenecker, 2013, para California, EE.UU.; Olson, 1983, para Sudáfrica), y se asocian a eventos de extinción y reconfiguración biogeográfica del intervalo Plioceno tardío – Pleistoceno temprano (Boessenecker, 2011; Pimiento et al., 2017) y que han sido relacionados a cambios ambientales y climáticos. En realidad, son pocas las localidades que registran vertebrados fósiles en ese lapso en la costa este del Pacífico (ver figura 9) por lo que son faunas poco conocidas en comparación con las del Pleistoceno tardío. Debido al escaso registro fósil del Plioceno, aún no se conoce: (1) si las focas llegaron a convivir con los otáridos, lo cual podría haber generado una competencia por recursos y lugares de descanso y que influyó en la extinción de las focas en estas costas; (2) si hubo varias

radiaciones de otáridos ancestrales desde el Pacífico norte, o (3) si fue un otárido ancestral el que dio origen a las especies actuales en el hemisferio sur (Churchill et al., 2014a). Con la información disponible no se puede trazar la historia evolutiva de las especies actuales de otáridos sudamericanos más atrás que el Pleistoceno tardío. Por ende, es difícil establecer el tiempo y modo de la evolución del sistema biótico de Humboldt.

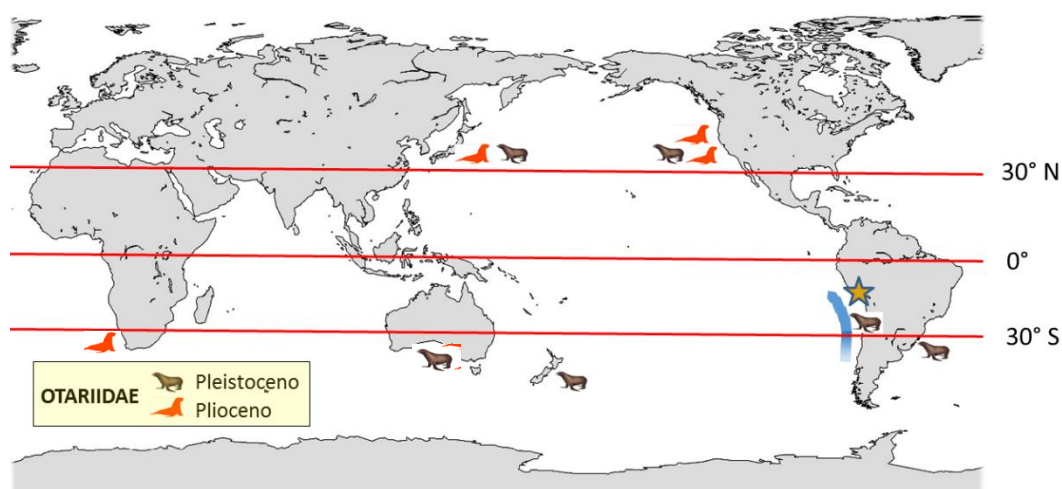


Figura 9. Registros de Otariidae durante el intervalo temporal Plioceno-Pleistoceno. Nótese el registro de Perú (resaltado en amarillo). Corriente de Humboldt ancestral resaltada en azul. Registros según la Paleobiology Database, acceso en Enero del 2021.

Hydrarctos lomasiensis es el único otárido descrito para el hemisferio sur que representa una especie distinta a los géneros actuales, registrados en yacimientos del Pleistoceno tardío de Chile y Brasil (Valenzuela-Toro et al., 2013). Además, podría representar la primera radiación de otáridos proveniente de la cuenca norte del Pacífico (Berta & Deméré, 1986; Muizon, 1978; Muizon & DeVries, 1985). La problemática de este taxón se centra en su posición en el árbol evolutivo. *Hydrarctos* fue descrito como un representante extinto del género *Arctocephalus* por Muizon (1978). Posteriormente, fue incluido en un análisis filogenético por Berta y Deméré (1986) en donde es posicionado como uno de los taxones basales

de los otáridos. Dicha posición no ha sido corroborada por subsecuentes análisis (*e.g.* Churchill et al., 2014a; Boessenecker & Churchill, 2015), los cuales señalan que está más relacionado a las especies actuales (*Arctocephalus* u *Otaria*). Estas hipótesis discrepantes reflejan la falta de resolución en el conocimiento de las relaciones de parentesco entre los otáridos. Los resultados de los análisis moleculares (*e.g.* Wynen et al., 2001; Yonezawa et al., 2009), morfológicos (*e.g.* Berta & Deméré, 1986; Barnes et al., 2006; Vélez-Juarbe, 2017) y combinados (Churchill et al., 2014a) difieren entre ellos, dando lugar a distintas hipótesis biogeográficas, que incluyen una o dos dispersiones transoceánicas durante el Plioceno o antes, desde el Pacífico norte (Churchill et al., 2014a).

Por otro lado, también es importante destacar su procedencia incierta en términos estratigráficos. Muizon (1978) no asignó una localidad o nivel estratigráfico específico en el área de Sacaco para esta especie y sugirió, sobre la base de su estadio evolutivo, una edad de Mioceno tardío-Plioceno. Posteriormente, material adicional de *H. lomasiensis* es mencionado sin detalles descriptivos o ilustraciones por Muizon y DeVries (1985). Estos fósiles fueron encontrados en estratos superiores a aquellos de la localidad de Sacaco (nivel SAO, 5.89-3.9 Ma) y, por consiguiente, fueron referidos al Plioceno tardío o Pleistoceno temprano. El amplio intervalo temporal atribuido a SAO está basado en resultados obtenidos a partir de dataciones radiométricas de quimioestratigrafía isotópica de moluscos ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr} = 5.89 \text{ Ma}$: Ehret et al., 2012) y tobas volcánicas ($\text{Ar}/\text{Ar} = 5.75 \text{ Ma}$; Ehret et al., 2012; $\text{Ar}/\text{Ar} = 3.9 \text{ Ma}$: Muizon & Bellon, 1980). A esto se le suma el trabajo reciente de Ochoa et al. (2021), en donde se obtienen nuevas dataciones para los niveles más recientes de la formación Pisco y para nuevas formaciones que incluyen lobos marinos (ver marco geológico 1.3). Esta imprecisión en las edades absolutas es una

dificultad para entender la evolución de la megafauna marina y su relación con eventos abióticos regionales y globales. Con relación a los pinnípedos, la incertidumbre en el establecimiento del tiempo de origen y declive de diversas comunidades puede dar lugar a hipótesis variadas sobre su dispersión y posterior evolución en el hemisferio Sur (ver Deméré et al., 2003; Churchill et al., 2014a).

3. Justificación del estudio

El estudio del registro fósil es crucial para entender la evolución de los ecosistemas a través del tiempo geológico. En el caso de la evolución del norte del ecosistema de Humboldt, solo dos áreas fosilíferas, Sacaco (Perú) y Caldera (Chile), han sido registradas y estudiadas, y representan principalmente comunidades marinas del Neógeno tardío. Las similitudes faunísticas en ambas áreas sugieren que sus especies han tenido una continuidad biogeográfica e historia evolutiva común (Canto et al., 2008). De esta forma, los yacimientos fosilíferos encontrados en la costa centro-sur del Perú son ideales para explorar la evolución de las comunidades marinas del ecosistema de Humboldt.

En los últimos diez años, prospecciones en el área de Sacaco han registrado dos nuevos yacimientos importantes, la quebrada Caracoles y las colinas de Aguada de Lomas, los cuales documentan el vacío de información paleontológica que se tiene durante el Pleistoceno. El estudio preliminar de estas localidades evidencia un estadio desconocido en la evolución de la biota del sistema de Humboldt, y que es posterior a la fauna documentada en el Mesiniano/Tortoniano (10-4 Ma aprox.). Preliminarmente, se tiene evidencia de la presencia de lobos marinos, taxonómicamente distintos a las especies actuales (este estudio) y algunas especies documentadas en el ecosistema de Humboldt actual (tiburones, el pingüino de

Humboldt, engráulidos). Asimismo, estos nuevos yacimientos se han podido caracterizar a nivel geológico para reconstruir sus paleoambientes y a través de dataciones absolutas (ver sección VI.3, área de estudio). Los estudios, paleontológico y geológico, brindarán nueva información para entender cómo y cuándo se configuró el ecosistema actual.

Por otro lado, se conoce que la dinámica trófica en ecosistemas de afloramiento, como el Humboldt, es dominada por un sistema tipo “cintura de avispa” o *wasp-waist* (Griffiths et al., 2013), en donde los peces pelágicos son los controladores de los otros niveles tróficos. Si bien el registro fósil de estos peces sería importante para rastrear el origen del Humboldt, este es muy escaso en los yacimientos neógenos del Perú (*e.g.* Collareta et al., 2017; Lambert et al., 2015). En su ausencia, el registro de los depredadores superiores, como los pinnípedos, el cual es abundante y diverso, puede proveer evidencia valiosa y contrastable con aquel documentado previamente en estas latitudes (*e.g.* Muizon, 1981; Muizon & DeVries, 1985; Valenzuela-Toro et al., 2013; 2016; Amson & Muizon, 2014). Los pinnípedos ilustran un cambio importante en su composición taxonómica en el tiempo: de una comunidad compuesta por cuatro focas simpátricas, con distintas adaptaciones ecomorfológicas (Varas & Benites, 2014), a una comunidad de lobos marinos presumiblemente más generalista, pero aún poco estudiada. El estudio de nuevos especímenes de lobos marinos fósiles permitirá conocer si estos están relacionados filogenéticamente con los lobos marinos actuales y establecer cuándo y cómo estos evolucionaron.

Conocer los conductores evolutivos de origen físico y biológico es importante pues permite entender los procesos que llevaron a estos pinnípedos a su migración, dispersión y evolución en el hemisferio sur. Se ha propuesto que las costas

occidentales sudamericanas jugaron un factor clave en la evolución de los otáridos que migraron hacia el hemisferio sur (Yonezawa et al., 2009), y que el establecimiento de colonias residentes a lo largo de las costas sudamericanas fue facilitada por fortalecimiento de la productividad primaria y el enfriamiento de las aguas costeras (Churchill et al., 2014a). Registros en tiempos históricos indican que los recursos alimenticios (anchoveta, entre otras especies) y las fluctuaciones de temperatura son factores determinantes en la distribución y abundancia de las poblaciones de otáridos actuales (Arntz & Fahrbach, 1996). Por ejemplo, se han documentado fluctuaciones en la densidad y distribución geográfica de las poblaciones, principalmente de depredadores (Bakun et al., 2015), en respuesta al cambio de las condiciones ambientales durante eventos ENSO. Esto se ha estudiado ampliamente en pinnípedos en varias localidades de la cuenca este del Pacífico (ver Trillmich y Ono, 1991) y se ha identificado serias consecuencias para algunas poblaciones de otáridos (ver el estudio de Cárdenas-Alayza y Oliveira, 2016 sobre el efecto de cuello de botella a nivel genético en las poblaciones peruanas generado por el ENSO 97-98). Fluctuaciones en la temperatura y otras características océano-atmosféricas se han dado en tiempos geológicos también, asociados tanto a forzantes externos (e.g. orbitales, albedo) o internos del propio sistema climático (e.g. gases invernaderos, feedbacks climáticos) que desencadenan cambios importantes en las características océano-atmosféricas en distintas escalas espaciales y temporales. Esto tuvo un impacto en las comunidades biológicas, su diversidad y distribución a lo largo del tiempo (e.g. Deméré et al., 2003; Churchill et al., 2014a, para pinnípedos, Warheit, 1992, para aves). En este caso, el análisis biogeográfico bayesiano en base al análisis filogenético con evidencia combinada

de Churchill et al. (2014a) requiere una actualización con la nueva información de este trabajo.

Con el análisis de esta fauna se podrán responder preguntas esenciales tales como (1) ¿cuándo aparecieron los primeros lobos marinos asociados al Humboldt? (2) ¿qué mecanismos físicos asociados a dinámicas océano-atmosféricas o a la tectónica andina, pueden explicar la evolución de los lobos marinos en el Pacífico sur?

II. HIPÓTESIS

La fauna de otáridos del Plio-Pleistoceno de la costa sur peruana está compuesta por especies distintas a las formas actuales asociadas al ecosistema de Humboldt, emparentadas con los taxones del hemisferio sur y que se han dispersado a dicho hemisferio a través de un evento migratorio principal.

III. OBJETIVOS

1. Objetivo general

Determinar la composición faunística, evaluar las relaciones filogenéticas y el modo de dispersión de los otáridos del Plio-Pleistoceno de la costa sur peruana, en relación con el establecimiento de los otáridos en el ecosistema de Humboldt.

2. Objetivos específicos

2.1. Realizar el estudio anatómico comparativo y establecer la identidad taxonómica de los nuevos especímenes de otáridos fósiles provenientes de las formaciones Caracoles y Pongo.

H1: Los nuevos especímenes de otáridos fósiles tienen una identidad taxonómica distinta a la de las especies modernas asociadas al ecosistema de Humboldt.

H2: Los nuevos especímenes corresponden a un mismo taxón.

2.2. Realizar la redescipción del holotipo de *Hydrarctos lomasiensis* del Plio-Pleistoceno de la cuenca Pisco.

H3: Los nuevos especímenes de otáridos fósiles corresponden a la especie *Hydrarctos lomasiensis*.

2.3. Analizar las relaciones de parentesco de los nuevos especímenes en el árbol evolutivo de los Otariidae.

H4: Los nuevos especímenes de otáridos fósiles están más relacionados a los taxones del hemisferio sur que a los taxones basales del hemisferio norte.

2.4. Discutir los escenarios biogeográficos sugeridos por la hipótesis filogenética resultante.

H5: Los otáridos han tenido un evento de dispersión principal hacia el hemisferio sur.

IV. METODOLOGÍA

1. Diseño de estudio

1.1. Tipo de estudio

El presente estudio tiene un enfoque confirmativo porque busca confrontar una hipótesis de trabajo. Es descriptiva porque tiene por finalidad describir la composición faunística de otáridos. Es un estudio longitudinal retrospectivo pues analiza los cambios de dicha comunidad a través del tiempo geológico (Plioceno, Pleistoceno).

1.2. Escalas temporal y espacial del estudio

La investigación se circunscribe temporalmente al lapso Plioceno-Pleistoceno (5.33 – 0.01 Ma). Las unidades geocronológicas mencionadas en este trabajo siguen lo establecido en el International Chronostratigraphic Chart v. 2021/05 (Cohen et al., 2013). Se plantea un lapso amplio pues aún están en curso las investigaciones cronoestratigráficas que delimitarán el lapso temporal.

La escala espacial del estudio se circunscribe a la cuenca sedimentaria de Pisco Este que aflora en el área de Sacaco, Arequipa. Está, a su vez, representa un contexto regional (norte de la provincia biogeográfica de Humboldt).

1.3. Área de estudio

El área de estudio se ubica en la zona desértica y despoblada del distrito de Bella Unión, provincia de Caravelí, en la región Arequipa, a la altura del Km 540 de la Panamericana sur, entre las coordenadas 15°32' S y 74°44' O aproximadamente (figura 10). Esta es históricamente conocida como el área fosilífera de Sacaco. Geológicamente, es un yacimiento extenso con niveles atribuidos al Neógeno tardío

y Pleistoceno dentro de la cuenca sedimentaria marina de Pisco Este, tomando como base algunas dataciones radiométricas (Muizon y Bellon, 1980, Ehret et al., 2012, Ochoa et al., 2021) y las comunidades de vertebrados e invertebrados (*e.g.* Muizon y DeVries 1985, Stucchi, 2007, Laime et al. 2012, DeVries, 2020). Los restos fósiles de este estudio provienen de dos yacimientos, llamados quebrada Caracoles y colinas de Aguada de Lomas (ver figura 10).

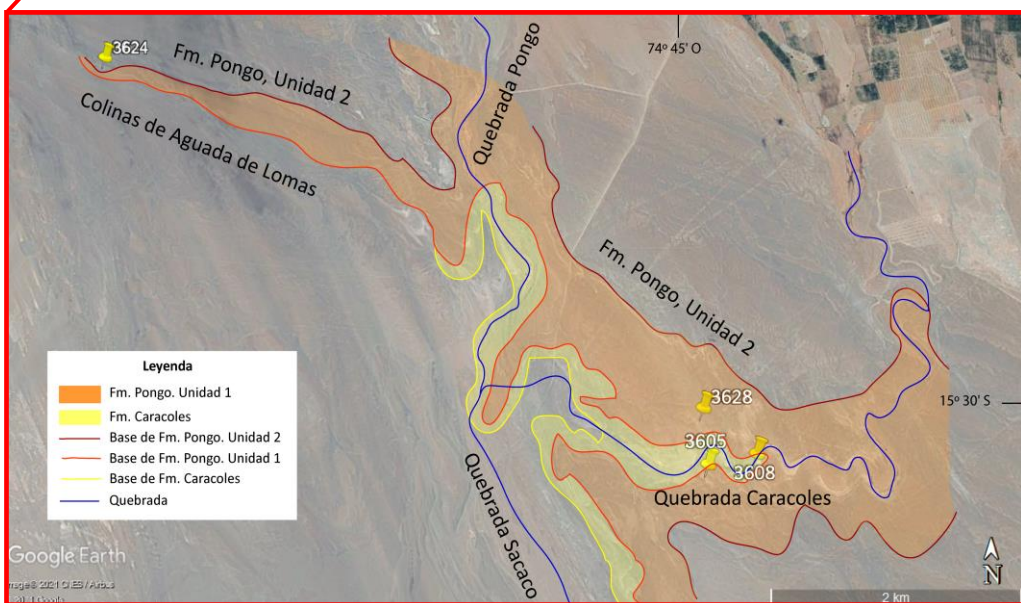
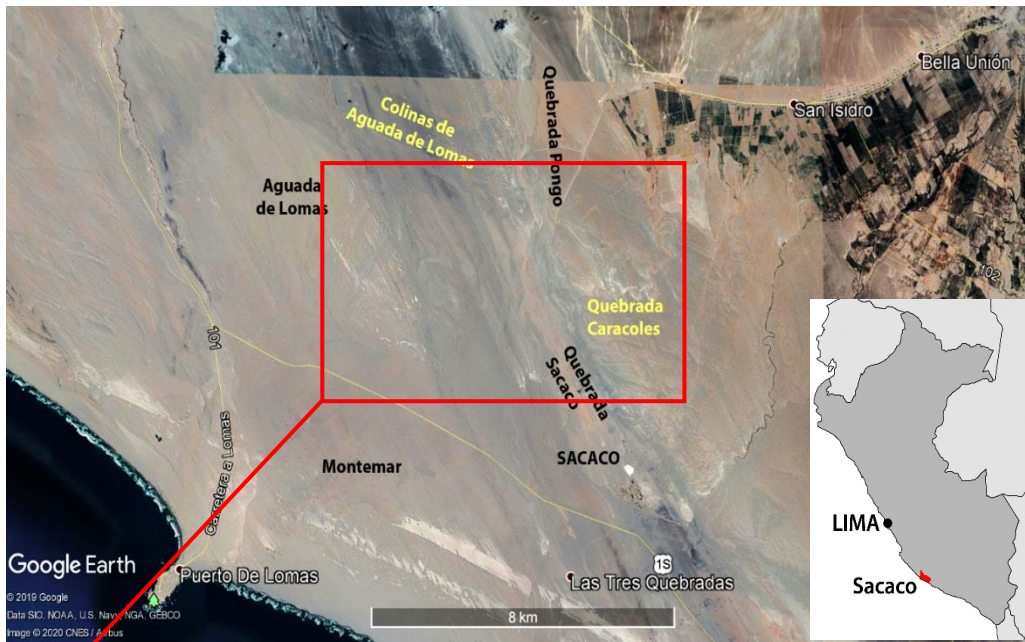


Figura 10. (A) Mapa geográfico de la ubicación de las áreas de estudio (resaltadas en amarillo) y (B) área de A (recuadro rojo) mostrando las formaciones geológicas de interés y algunos fósiles mapeados (MUSM 3624, 3628, 3605 y 3608). Tomado de Google Earth, basado en DeVries (2020).

La quebrada Caracoles corresponde a una quebrada poco profunda y seca que se conecta perpendicularmente con las quebradas Sacaco y Pongo en su lado oeste. En las laderas norte y sur de esta quebrada afloran sedimentos de las formaciones Caracoles y Pongo, con restos paleontológicos de fauna marina. Tres especímenes fósiles de lobos marinos provienen de esta quebrada (ver figura 11).



Figura 11. Vista panorámica del yacimiento en las laderas de la quebrada Caracoles. Marzo 2015.

Asimismo, la localidad de Aguada de Lomas, también ubicada en el área de Sacaco, es conocida por los niveles fosilíferos marinos del Tortoniano (~8-7 Ma, Ehret et al., 2012), que yacen en la hondonada principal. Recientes prospecciones del equipo Magnet-UPCH-MUSM en las colinas del noroeste, a 6 km al norte de la carretera Panamericana sur, han revelado también afloramientos de la unidad 2 de la

formación Pongo, en base a su litología y fauna fósil (ver DeVries, 2020). Un espécimen estudiado proviene de estas colinas (ver figura 10).

2. Operacionalización de las variables

Variables dependientes: composición de la fauna de otáridos

Variables independientes: tiempo geológico

3. Procedimientos y técnicas

3.1. Muestras

Los especímenes por trabajar se enumeran en la tabla 4 y se encuentran albergados en la colección científica del Departamento de Paleontología de Vertebrados del Museo de Historia Natural de la UNMSM y catalogados con código institucional MUSM. Estos corresponden a siete especímenes de la familia Otariidae (materiales craneano y postcraneano) que provienen de las localidades de Quebrada Caracoles y Aguada de Lomas (ver área de estudio).

Número MUSM	Materiales	Localidad	Nivel estratigráfico
3624	Aleta posterior derecha completa, tibia, fíbula, fémur izquierdo, pes izquierdo parcial	Aguada de Lomas	Fm. Pongo, Unidad 2
3628	Cráneo, vértebras, radio, ulna, escafolunares, falanges parciales	Quebrada Caracoles	Fm. Pongo, Unidad 1
3605	Hemimandíbula derecha parcial, tarsos (2) parciales	Quebrada Caracoles	Fm. Pongo, Unidad 1
2014	Hemimandíbula izquierda	Quebrada Caracoles	Fm. Caracoles
3598	Hemimandíbula parcial, temporal fragmentario, escafolunar, carpos (7), falanges (3)	Quebrada Caracoles	Fm. Caracoles
3707	Hemimandíbula izquierda parcial	Quebrada Caracoles	Fm. Caracoles
3608	Cráneo parcial, hemimandíbula izquierda parcial, vértebras caudales (2)	Quebrada Caracoles	Fm. Caracoles

Tabla 4. Materiales de Otariidae del DPV MUSM empleados en el estudio

Debido a los procesos tafonómicos que ocurren en un organismo al fosilizarse, los especímenes usualmente están representados por elementos óseos aislados o asociados, pero incompletos. Para el análisis morfológico comparativo se revisaron las siguientes colecciones científicas (especímenes listados en el anexo 2):

La colección de referencia de pinnípedos actuales del DPV MUSM: las especies *Otaria flavescens* y *Arctocephalus australis*.

La colección del Museo Mineralógico y Paleontológico de la Universidad Nacional de Ingeniería, en Lima. Se revisó el holotipo de *Hydrarctos lomasiensis* (MP UNI 04).

Las colecciones de pinnípedos fósiles y actuales del American Museum of Natural History (Nueva York), el National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Washington DC) y el Natural History Museum of Los Angeles County (Los Angeles). Se revisaron los holotipos de *Enaliarctos mealsi*, *E. emlongi*, *E. barnesi*, *E. mitchelli*, *Pteronarctos goedertae*, *P. piersoni*, *Eotaria citrica*, *Proterozetes ulysses*. Además, especímenes de *Eo. crypta*, *Proneotherium*, *Neotherium mirum*, *Imagotaria*, *Desmatophoca oregonensis*, *Allodesmus kernensis*, *Thalassoleon* spp. y *Pithanotaria*. También se colectó información de ocho especies de otáridos actuales: *Eumetopias jubatus*, *Arctocephalus galapagoensis*, *A. australis*, *A. pusillus*, *A. townsendi*, *Otaria flavescens*, *Callorhinus ursinus* y *Zalophus californianus*.

3.2. Estudio anatómico comparativo

Los especímenes se limpiaron y curaron en el área de preparación del DPV MUSM, siguiendo las normas estándares de curación de los museos de historia natural. El

registro fotográfico se hizo con una cámara dSLR Nikon D7000 y una lente Nikkor DX 18-140mm. Se tomaron mediciones con un calibrador digital 0.1 mm de precisión, siguiendo los parámetros indicados por Brunner (2003) y Churchill et al. (2014b) para propósitos comparativos. La terminología anatómica sigue la propuesta por Berta y Wyss (1994), Wible y Spaulding (2000) y, en algunos casos, la de Turnbull (1970) para la miología. Se realizó un escaneo con rayos X para observar las raíces de dientes mandibulares del espécimen MUSM 2014 para propósitos taxonómicos.

En este manuscrito *Arctocephalus* spp. únicamente se refiere a las especies incluidas en el análisis filogenético. Respecto al tamaño corporal en las comparaciones, se tomaron en cuenta los tamaños de los machos recopilados de Jefferson et al. (2015) y se consideraron especies de pequeño tamaño (igual o menor a 2 m.) a todas especies de *Arctocephalus* salvo *A. pusillus*, de tamaño mediano (2-3 m.) a *Otaria*, *Zalophus* spp. *Neophoca*, *Callorhinus* y *A. pusillus* y de tamaño grande (mayor a 3 m.) a *Eumetopias* y *Phocarcos*. Se usarán “Otariinae” y “Arctocephalinae” sin que esto tenga un significado sistemático, siguiendo los análisis recientes que indican su naturaleza artificial.

3.3. Tamaño corporal

Para estimar el tamaño corporal de los especímenes en estudio se usó la ecuación alométrica específica para otáridos propuesta por Churchill et al. (2014b), hecha sobre la base de regresiones con datos morfométricos craneanos de las especies actuales. De esta forma, se usaron los parámetros craneanos de Longitud Basal (LB)

y Longitud del Paladar (LP) en la ecuación *All Subsets*, como sigue: $1.9 * \text{Log (BL)} - 0.66 * \text{Log (PL)} + 0.4$.

Se escogió esta ecuación ya que la ecuación alternativa *Stepwise* requiere parámetros adicionales que no se pueden medir en los especímenes estudiados por su grado de preservación.

4. Consideraciones éticas

La resolución directoral N° 125-2018/DGPA/VMPCIC/MC, dada el 06 de abril del 2018 por el Ministerio de Cultura, autorizó la ejecución del proyecto de investigación paleontológica con colecta en superficie denominado: “Evolución de los ambientes acuáticos y su diversidad en el lapso Mioceno-Plioceno del territorio peruano”. Los especímenes paleontológicos colectados en el marco de ese proyecto han sido depositados en las instalaciones del DPV MUSM y pertenecen a la colección científica de la misma entidad.

5. Plan de análisis

5.1. Análisis filogenético

Se tomaron como matrices primarias las hechas por Vélez-Juarbe (2017) y Churchill et al. (2014a), que incluye pinnipedimorfos (*Enaliarctos emlongi*, *Pteronarctos goedertae*), desmatofócidos (*Desmatophoca oregonensis*, *Allodesmus kernensis*), odobénidos basales (*Proneotherium reppeningi*, *Neotherium mirum*, *Imagotaria downsi*, *Pelagiartcos spp.*), fócidos (*Erignathus barbatus*, *Monachus monachus*) y otáridos (todas las especies extintas descritas a excepción de *Neophoca palatina*, *Zalophus japonicus*, y las actuales, excepto *Z. wollebaeki*, A.

philippii y *A. forsteri*). A partir de estas matrices, se revisó la codificación de los caracteres mediante la revisión directa de los holotipos y especímenes adicionales alojados en las colecciones del AMNH, LACM, USNM, MUSM y MP UNI, complementado con fotografías compartidas de otros especímenes y/o de la literatura científica (ver anexo 2). Se tomaron en cuenta individuos machos, siguiendo el criterio de autores anteriores para minimizar la variación por el dimorfismo sexual, marcadamente presente en los otáridos. Se incluyó al odobénido basal *Titanotaria orangensis* (en base a Magallanes et al., 2018) por conservar numerosos caracteres cráneo-dentarios, así como *Arctocephalus townsendi*, *Hydrarctos lomasiensis* (codificado en base a observación directa del holotipo). Se incluyeron a MUSM 3608 y MUSM 3628 por representar a los especímenes más completos.

Las Unidades Taxonómicas Operacionales (UTOs) actuales siguen la sistemática de Jefferson et al. (2015) con excepción de dos puntos: se consideran como especies distintas *A. philippii* y *A. townsendi* (ver Repenning, 1971; Higdon et al., 2007; Lopes et al., 2020), pues aún no se ha llegado a un consenso, y se prefiere la denominación de *Otaria flavescens* en lugar de *O. byronia* (ver Rodríguez y Bastida, 1993; Lucero et al., 2019).

La matriz inicial fue editada en el programa Mesquite v. 3.6 (Maddison y Maddison, 2018). En el caso de caracteres polimórficos, se prefirió el tratamiento usado en TnT v. 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016) en lugar de lo propuesto por Churchill et al. (2014a) pues genera pasos adicionales innecesarios. De esta forma, los estados de caracteres polimórficos se codifican con “&”, los no conocidos con “?”, y los inaplicables con “-”.

Los caracteres 5, 13, 24, 26, 36, 44, y 92 de Churchill et al. (2014a) y 56, 67, 68 y 94 de Vélez-Juarbe (2017) son considerados caracteres compuestos (*sensu* Brazeau, 2011), es decir que la forma en la cual están formulados (con dos o más estados presentados en conjunto) puede excluir información para alguno de los estados en un taxón dado. Por tanto, fueron redefinidos (separados en uno o más caracteres) siguiendo la sugerencia de Brazeau. Con este mismo criterio, los caracteres 90 (coronas de P3-P4) y 97-99 (enraizamiento de los postcaninos inferiores) fueron redefinidos en sus estados siguiendo a Churchill et al. (2014a), es decir, fueron separados para cada diente (p2, p3-4 y m1).

En base al material revisado, se cambió la codificación de los siguientes caracteres (c.): el c. 83 (heterodontía de la dentición superior, de 1 a 0) y c. 85 (sección transversal del I3 superior, de 1 a 0) en *A. australis*; el c. 73 (forma del proceso angular de la mandíbula, de 0 a 1) en *A. tropicalis* y el c. 34 (órbita: ancho del cráneo entre los procesos anteorbitarios, de 0 a 1) en *A. galapagoensis*, *C. ursinus* y *Neophoca*; se codificaron también: c. 17 (diastema entre M1 y M2) en *Proneotherium*; c. 18 (tamaño del diastema entre M1 y M2) en *T. macnallyae* y *Proterozetes*; c. 104 (tamaño de la corona de p1 mesiodistalmente) y c. 98 (m1-2: trigónido y talónido) en *Proterozetes* y c. 103 (forma del protocónido) en *Enaliarctos emlongi*, *Pteronarctos goedertae*, *Neotherium*, *Pelagiarctos*, *Desmatophoca*, *Erignathus* y *Monachus*. Se añadió el c. 61 (forma del foramen lacerado posterior) en base a Barnes (1989). Algunos caracteres fueron codificados en base a otros trabajos: c. 42 (presencia de vacuidades orbitarias) en *Allodesmus kernensis* e *Imagotaria downsi* (Tonomori et al., 2018) y *Neotherium* (Magallanes et al., 2018); c. 11 (presencia de la *fossa muscularis*) en *Proneotherium* (Magallanes et al., 2018); c. 58 (meato auditivo interno) en *Neotherium* (Magallanes et al., 2018),

A. tropicalis, *A. australis*, *A. gazella* (Loza, 2016); c. 90 (coronas de P3-P4) (Repenning et al., 1971) y c. 95 (longitud de la hilera dentaria inferior) (Brunner, 2003) en *A. tropicalis*.

El carácter 32 define la forma del proceso antorbitario, el cual varía entre un proceso poco definido en formas basales como en *Enaliarctos* hasta uno prominente como en *Otaria*. Aunque se ha sugerido definir los estados apomórficos como “pequeña cresta” y “proceso bien desarrollado” (Churchill et al., 2014a), algunos taxones presentan formas mejor definidas, como una protuberancia (e.g. *Arctocephalus*, *Eumetopias*, *Zalophus*) o como una placa (e.g. *Otaria*, *Proterozetes*). Entonces, se ha codificado siguiendo esta última propuesta.

Con todos estos cambios, la matriz resultante incluyó 34 UTOs, con 125 caracteres morfológicos (108 cráneo-dentarios, 13 postcraneanos y 4 externos) (ver anexos 3 y 5). Esta fue analizada usando el programa TnT v. 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016). Se tomó como outgroup a *Enaliarctos emlongi*. Se realizaron cuatro análisis de máxima parsimonia con el algoritmo Tree Bisection-Reconexión (TBR), con 10,000 réplicas, salvando 10 árboles por réplica. En el primer análisis se trató a todos los caracteres con igual peso y no ordenados (no aditivos o no escalados) y se usaron todos los UTOs. En el segundo análisis, se consideraron los mismos parámetros, pero se excluyeron algunos odobénidos basales (i.e. *Imagotaria*, *Titanotaria*, *Pelagiarctos* spp.), el desmatofócido *Allodesmus* y la foca *Monachus* para priorizar el análisis a nivel del ingroup Otariidae. El tercer análisis incluyó a los mismos UTOs que del segundo, y se usaron pesos implicados (K=3, valor sugerido por Churchill et al., 2014a) para propósitos comparativos de resolución de topologías. El cuarto análisis incluyó a los mismos UTOs que del segundo, pero trató a los caracteres 4, 6-8, 14, 18, 19, 25-27, 38, 39, 47, 50, 63, 64, 65, 69, 76-78,

88, 93, 95, 97-99, 107, 108 y 116 como ordenados, siguiendo lo hecho por Vélez-Juarbe (2017) y con pesos iguales. Por último, se realizaron tres permutaciones del segundo análisis, con las mismas condiciones, pero incluyendo solamente a una especie de *Arctocephalus* (*A. australis*, *A. pusillus* o *A. tropicalis*).

Los índices de consistencia y retención y la longitud del árbol filogenético son calculados por el programa mediante la función *stats.run*. El soporte filogenético se obtuvo realizando un análisis de bootstrap de remuestreo simétrico (33% probabilidad de cambios, por defecto) de 10,000 réplicas usando una búsqueda heurística. Se calculó también el índice de Bremer (configuración por defecto) para evaluar el soporte de cada clado.

Los resultados del análisis principal fueron editados en Adobe Illustrator CS6 para incorporar variables bióticas y abióticas (biocrones de cada UTO, curvas asociadas a las temperaturas regional y global, nivel del mar global, paleoproductividad primaria regional, eventos de extinción) y ser calibradas en base a una tabla cronoestratigráfica. A partir de ello, se plantean posibles relaciones causales entre los cambios taxonómicos de los pinnípedos y las variables físicas que afectaron la región durante el lapso estudiado.

V. RESULTADOS

1. Redescripción y comparaciones anatómicas del género *Hydrarctos*

Sistemática paleontológica

CARNIVORA Bowdich, 1821

PINNIPEDIA Illiger, 1811

OTARIIDAE Gill, 1866 (*sensu* Vélez-Juarbe, 2017)

HYDRARCTOS (Muizon, 1978) Berta y Deméré, 1986

Especie tipo – *Hydrarctos lomasiensis* (Muizon, 1978) Berta y Deméré, 1986

Diagnosis – Igual a la de la especie tipo.

Diagnosis emmendada – Otárido con un tamaño corporal pequeño (ver metodología, sección 5.3). Se distingue de otros otáridos por la siguiente combinación de caracteres: Proceso prearrial reducido a una cresta incipiente en vista dorsal y realza un perfil obtuso del hocico (c. 7[1]) (carácter 7 [estado 1]), compartido los “otariinae” del norte *Eumetopias* y *Proterozetes* (observable en MUSM 3608); proceso antorbitario no distinguible pero presente (c.32[0]) compartido con el “otariinae” austral *Neophoca* (observable en MUSM 3628); forma del margen ventral sinuoso de la mandíbula (c. 69[1]), compartido con los “otariinae” australes *Phocarctos*, *Neophoca* y *Otaria* (observable en MUSM 3628); mandíbula con una pequeña plataforma medial del proceso angular (c. 75[1]), como en los otáridos basales *T. inouei*, *T. macnallyae* y también en los taxones del norte *Callorhinus* spp., *Zalophus*, y los “otariinae” australes *Otaria*, *Neophoca*. Además, la mandíbula presenta un proceso marginal, compartido con *Otaria*, *Eumetopias*; proceso coronoides que no sobresale posteriormente; el hámulo pterigoideo

direccionado medialmente, como en *Otaria*; proyección posterior de la bula timpánica (observable en MUSM 3608), como en los “otariinos del sur” *Otaria*, *Neophoca* y *Phocarctos*. Mandíbula dorsoventralmente alta comparada con la de los otáridos de tamaño similar (pequeños). Proceso postorbitario del yugal pequeño y triangular, formando un borde posterior de ángulo casi recto, como en *Phocarctos*, *Eumetopias* y *Proterozetes*.

**1.1. HYDRARCTOS LOMASIENSIS (Muizon, 1978) Berta y Deméré,
1986**

Holotipo – MP UNI 04, cráneo parcialmente erosionado y hemimandíbulas fragmentarias separadas. El fragmento aislado de la sínfisis de la mandíbula figurado en Muizon (1978) no estaba disponible al momento del estudio, así como tampoco los materiales postcraneanos referidos (escafolunares, calcáneos, astrágalos, cuboides y metacarpos). Figuras 12-16, anexos 4.1-4.5.

Espécimen referido – MUSM 2014 (este estudio, sección VI.1.2)

Localidad y edad del holotipo – Área de Sacaco (no definida), provincia de Caravelí, región Arequipa, suroeste del Perú. Formación Caracoles, 2.7-1.9 Ma, Piazenciano - Gelasiano (inferido a partir de MUSM 2014, ver sección VI.1.2).

Descripción morfológica

Cráneo

Otárido con un tamaño estimado de 1.67 m. (fórmula *all subsets* de Churchill et al., 2014b). El índice de sinostosis craneana (ver Silvertsen, 1954) corresponde a 30

(solo la sutura VIII no fue observada por la erosión en dicha área), lo cual indica que es un individuo adulto. Las medidas craneanas y mandibulares se encuentran en el apéndice 4. El cráneo macizo, caninos gruesos, cresta sagital pronunciada, la amplitud prominente del hocico y de los procesos preorbitarios y supraorbitarios, así como una mandíbula alta y maciza concuerdan con un individuo macho.

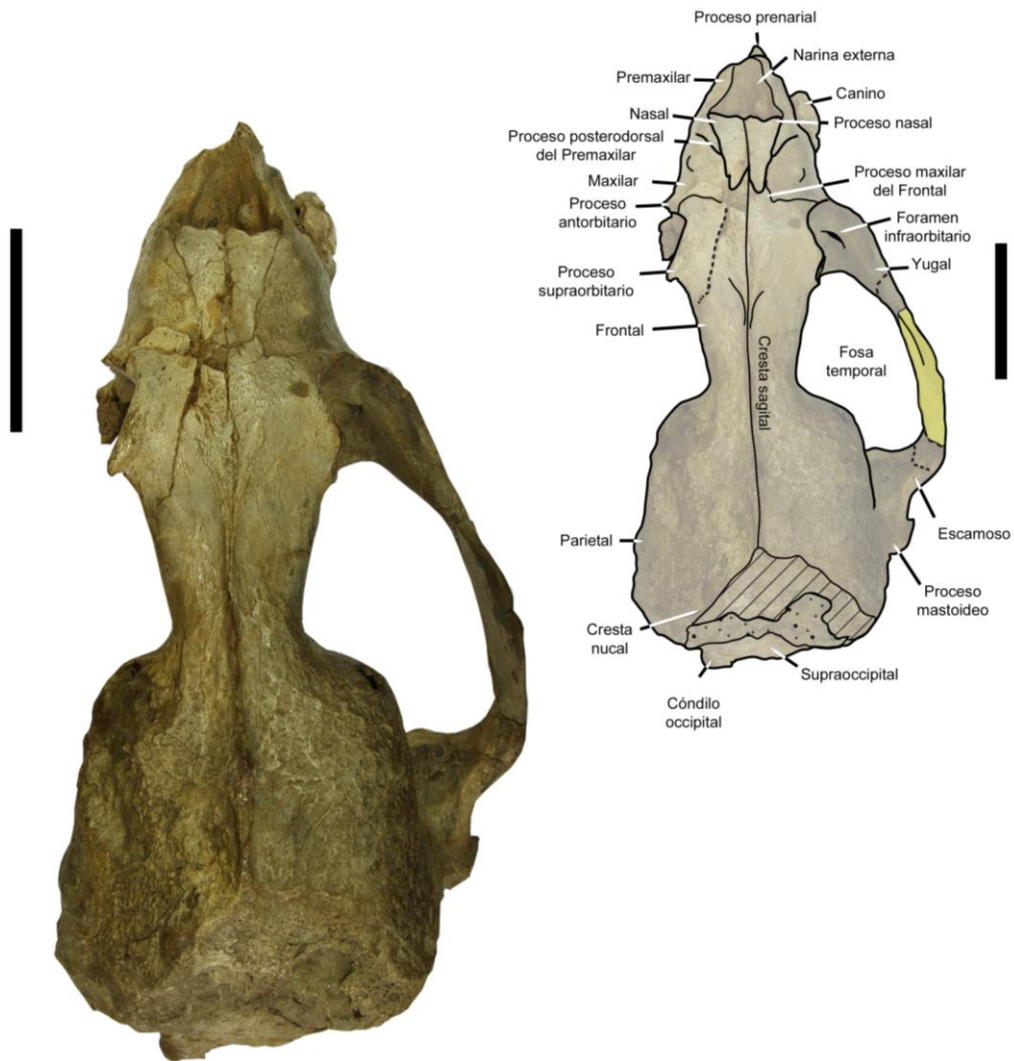


Figura 12. Cráneo en vista dorsal (A) y esquema anatómico interpretativo (B) del holotipo de *Hydrarctos lomasiensis* (MP UNI 04). Partes restauradas del espécimen en amarillo. Escala = 5 cm.

El cráneo es ligeramente asimétrico y posee dimensiones similares a MUSM 3628.

La altura dorsoventral supera el 32% de la longitud cóndilobasal (LCB), como en

MUSM 3628, aunque esta altura es variable respecto a la LCB en las especies de *Arctocephalus* spp., así como entre los “Otarinae” del norte. En vista anterior (figura 15), el margen dorsal del cráneo es ligeramente convexo. Lateralmente, el rostro tiene una inclinación gradual y forma un ángulo facial (ver Repenning et al., 1971) menor a los 65°, condición que solo supera *Callorhinus* entre los otáridos.

Rostro y paladar

El rostro es similar a lo observado en MUSM 3628. El proceso prearrial del premaxilar está erosionado anteriormente, pero es distinguible (ver figs. 13 y 15). De igual forma, las paredes laterales del premaxilar y maxilar que contactan con los caninos e incisivos están erosionadas, lo cual hace parecer un hocico más puntiagudo. Haciendo una extrapolación de su lado más conservado, la porción más ancha del rostro se encuentra a la altura de los caninos (ver figura 19, anexo 4), como en la mayoría de otáridos salvo *Callorhinus ursinus* o *Proterozetes*. Ventralmente (figura 13), los forámenes incisivos del premaxilar se encuentran a la altura de los caninos y los I3, como en MUSM 3608. Dorsalmente (figura 12), el proceso posterodorsal del premaxilar se extiende hasta la mitad del margen lateral del nasal, como en la mayoría de otáridos y *Enaliarctos* y a diferencia de *A. gazella*, *Callorhinus* y *Phocarctos*. La narina externa tiene proporciones similares a lo visto en *Arctocephalus*, anteroposteriormente más larga que ancha.

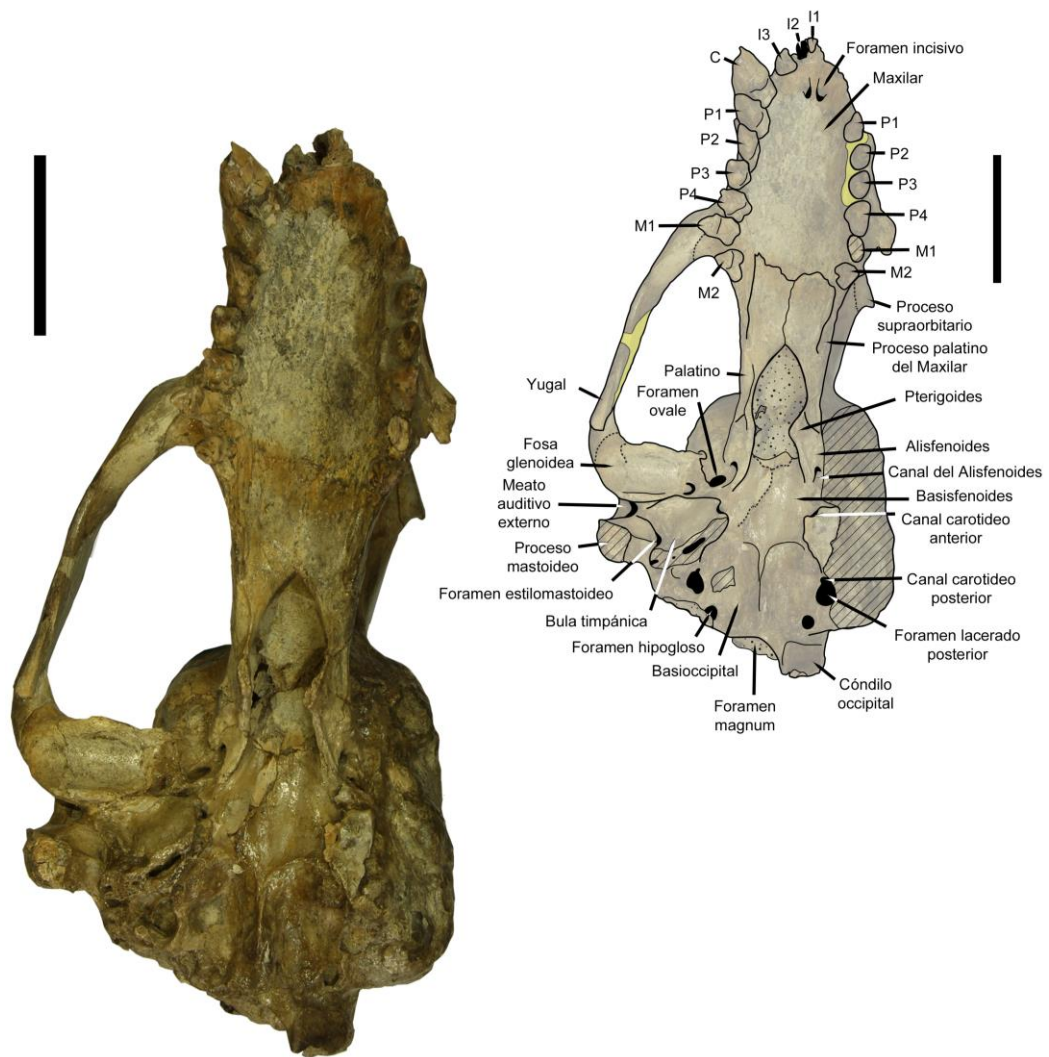


Figura 13. Cráneo en vista ventral (A) y esquema anatómico interpretativo (B) del holotipo de *Hydrarctos lomasiensis* (MP UNI 04). Partes restauradas del espécimen en amarillo. Escala = 5 cm.

En vista dorsal (figura 12), los nasales tienen una longitud anteroposterior similar a la de la narina externa, como en *Pithanotaria*, *T. macnallyae*, *N. cinerea*, *Arctocephalus* spp., a diferencia de *T. mexicanus* u *Otaria*, en donde se ha observado que estos huesos son ligeramente más alargados que los de *Callorhinus*, *Zalophus*, *Phocarctos*, en donde los nasales son considerablemente más alargados y la narina más corta. Además, los procesos nasales de los nasales no se proyectan anterolateralmente, aunque esto es variable intraespecíficamente en otras especies.

Los márgenes laterales son ligeramente cóncavos y se ensanchan anteriormente de forma gradual, se extienden hasta el margen anterior del maxilar. Lateralmente (figura 14), se observan como una delgada franja dorsal, a diferencia de *Zalophus* o *Callorhinus*, en los cuales ocupan una mayor área.

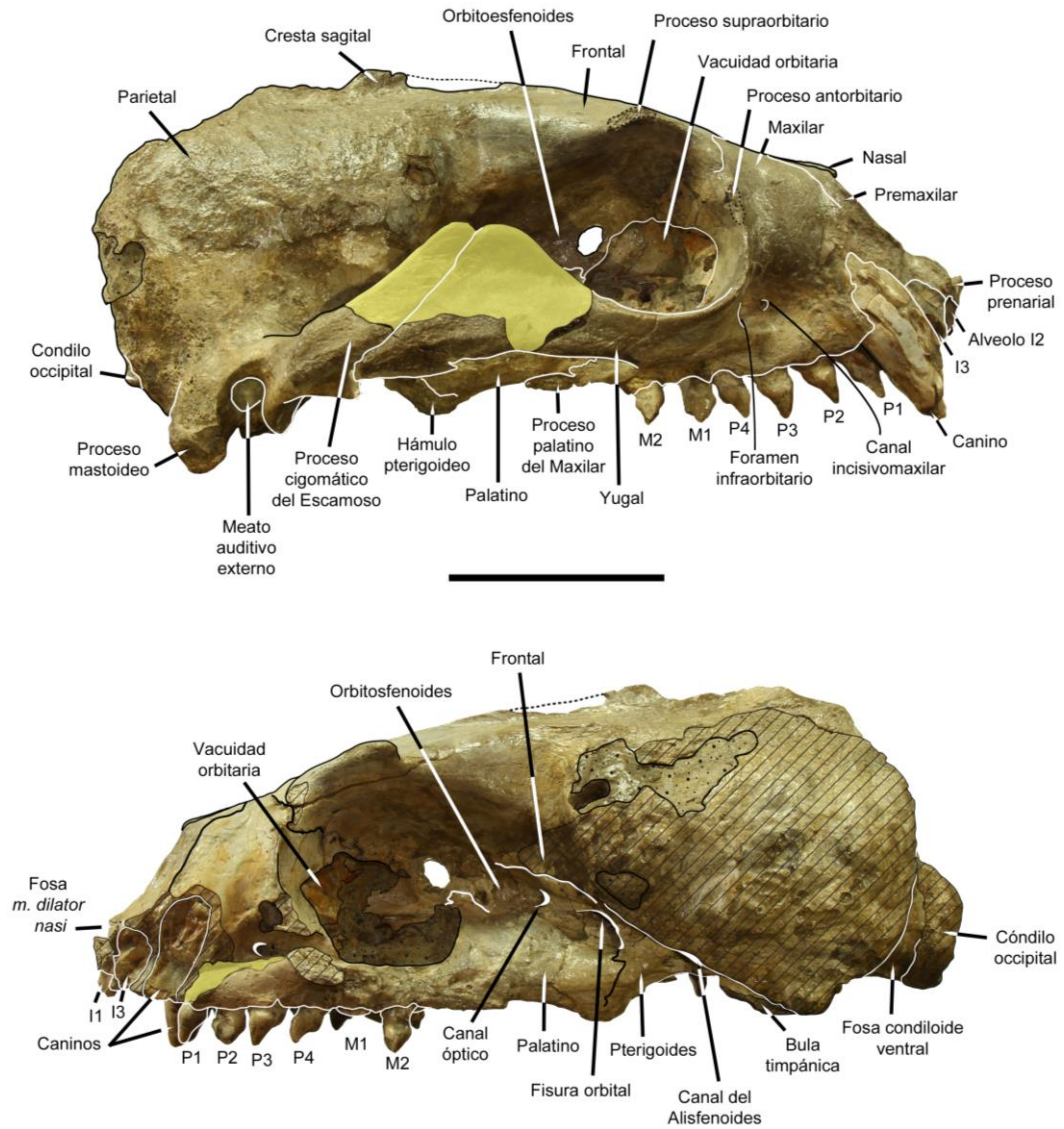


Figura 14. Cráneo en vistas lateral derecha (A) e izquierda (B) del holotipo de *Hydrarctos lomasiensis* (MP UNI 04). Partes restauradas del espécimen en amarillo. Escala = 5 cm.

En vista dorsal, los maxilares son planos en su porción posterior. Lateralmente, se observa el canal incisivomaxilar anterior al foramen infraorbitario y a la altura de

P3. El foramen infraorbitario es de dimensiones moderadas y es visible en vista lateral, como en MUSM 3608 y MUSM 3628. Ventralmente (figura 13), el paladar es corto, no supera el 52% de la LCB (ver anexo 6). Su superficie es ligeramente cóncava, en concordancia con MUSM 3628 y 3608. No presenta forámenes palatinos, ni tampoco la fosa para la inserción medial del molar inferior. Los procesos palatinos del maxilar se extienden hasta la altura del proceso postorbitario del arco cigomático. La sutura maxilo-palatina tiene una forma de M, a diferencia de MUSM 3628, *A. gazella* o *T. mexicanus*, cuya sutura es redondeada. La extensión anterior de esta sutura difiere entre los otáridos: no alcanza el M2 en *Otaria*, llega al M2 en *H. lomasiensis* (Muizon, 1978), *Pithanotaria*, *T. macnallyae* y MUSM 3628 y se extiende hasta M1 en los otros otáridos, incluido *T. mexicanus*, a excepción de *Zalophus* spp., que presenta variación en su extensión (ver anexo 4.3).

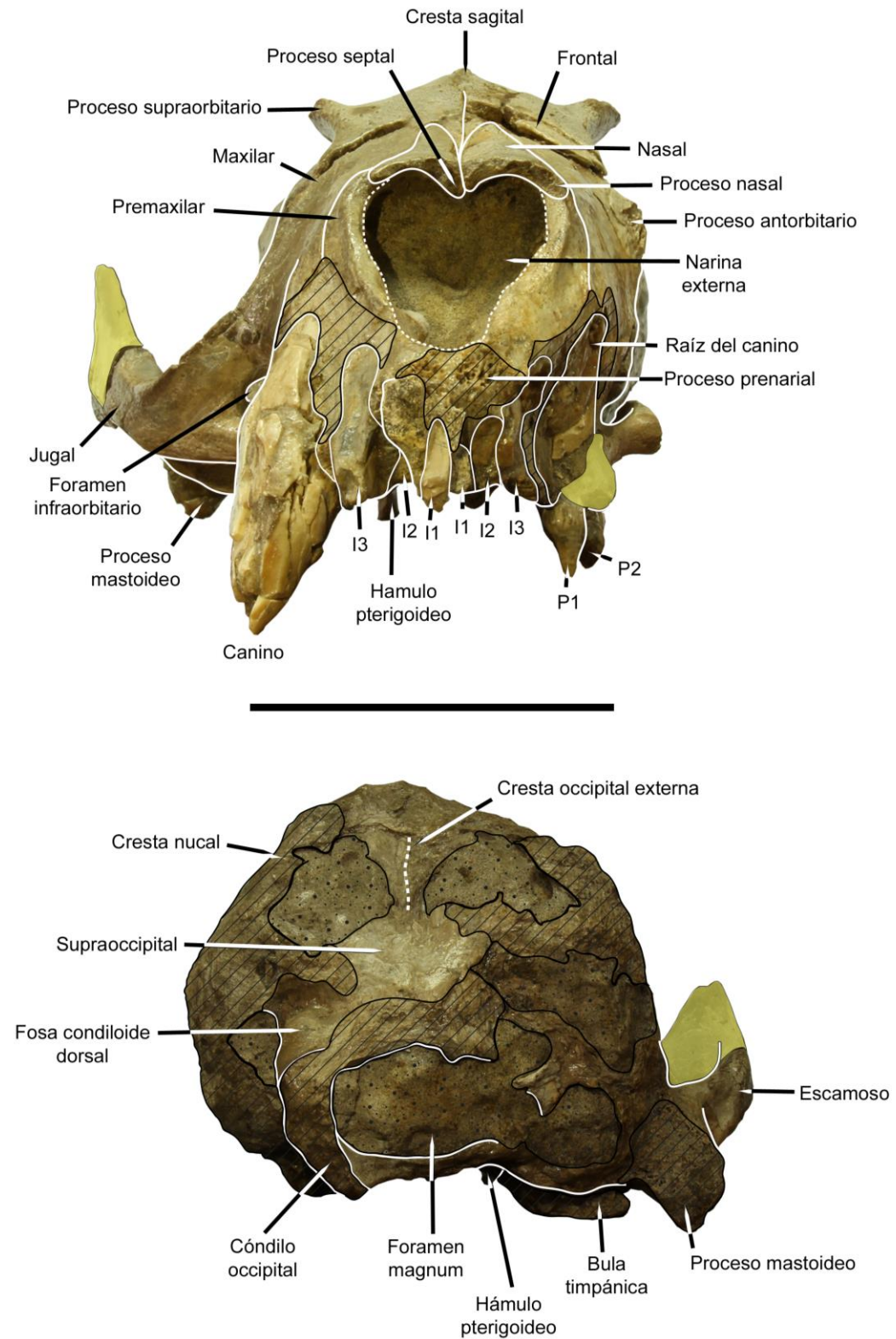


Figura 15. Cráneo en vistas anterior(A) y posterior (B) del holotipo de *Hydrarctos lomasiensis* (MP UNI 04). Partes restauradas del espécimen en amarillo. Las líneas diagonales son partes erosionadas. Escala = 5 cm.

En vista ventral (figura 13), el palatino es similar a la de *Arctocephalus* spp. En lo que corresponde al paladar duro se puede observar la sutura interpalatina, la forma arqueada de su borde posterior y la ausencia de la espina nasal posterior, como es usual en los pinnípedos. Las paredes palatinas que forman la coana son más cortas que en *Arctocephalus* spp. El sedimento impide ver la porción dorsal de la coana.

El pterigoides tiene un escaso desarrollo dorsoventral de su proceso alar, a diferencia de *Otaria*, y posee una forma similar a lo visto en *Arctocephalus*. El puente pterigoideo es transversalmente delgado.

Solo el lado derecho del arco cigomático está parcialmente preservado. En su lado izquierdo, no se ha conservado el proceso postorbital del yugal ni el proceso cigomático del escamoso que contacta con este. La sutura maxilo-jugal está obliterada. Los procesos maxilares del frontal se extienden anteriormente de manera ligera y dan forma de W a la sutura maxilo-frontal.

Caja craneana

La cresta sagital esta erosionada parcialmente, es prominente y su extremo anterior se forma a partir de la convergencia de dos crestas incipientes, a la altura de los procesos supraorbitarios. En dicha región, los frontales no se proyectan posterodorsalmente para formar la cresta, como en *Zalophus*, sino que permanecen a una misma altura horizontalmente, como en *Arctocephalus* spp. Por el contrario, la cresta nugal derecha es poco pronunciada, y se extiende hasta el proceso mastoideo, posterior al meato auditivo externo. Lo correspondiente al presfenoides está cubierto de sedimento.

Como adulto, las fosas para las inserciones anteriores de los m. *rectus capitis major* y *minor* están bien marcadas. Estas se extienden anteriormente hasta la altura del

foramen estilomastoideo, como en *Thalassoleon*, *Callorhinus*, *Zalophus*, *A. pusillus* y *A. townsendi*. Una menor extensión anterior, hasta la altura del foramen carotideo posterior, se observa en otras especies de *Arctocephalus*, *Phocarctos* y en MUSM 3608 y MUSM 3628 (ver anexo 4.3).

Dentición y alveolos superiores

Los alveolos para los incisivos están mejor conservados en el lado derecho. Como señala Muizon (1978) son ovalados, mesiodistalmente más estrechos que altos y el I3 no supera el 150% del I2. La hilera dentaria, del canino superior al M1, no presentan diastemas, condición que difiere de *Eumetopias* y *Proterozetes*, en los que se observa un diastema entre P4-M1 (ver anexo 4.3). Esta hilera es recta y diverge posteriormente. P1-M1 presentan medidas mesiodistales similares. El diastema entre M1 y M2 puede ser polimórfico, pero está presente en *A. gazella*, *Otaria*, *Proterozetes*, así como en *H. lomasiensis*. P1-P3 son dientes uniradiculados, en tanto que P4, M1-2 son biradiculados, condición que comparte con MUSM 3628, *A. townsendi* y *C. gilmorei*. P3-P4 no presentan cúspides accesorias.

Hemimandíbula y dentición inferior

La hemimandíbula derecha está parcialmente completa, salvo la parte anterior que corresponde a la sínfisis mandibular y parte del canino. Esta es robusta, con una altura dorsoventral que supera comparativamente a las especies de similar tamaño, como *A. australis*. Posee una tuberosidad genial poco pronunciada, la cual se extiende posteriormente hasta la altura del alveolo de p2. El borde ventral es sinuoso y no recto como en *Arctocephalus*. La inserción para el m. *digastricus*

posteroventralmente expandido, a diferencia de *Callorhinus* o *Thalassoleon*. Posee un proceso marginal que está parcialmente conservado, como lo visto en *Otaria* y no presente en *Arctocephalus*. La plataforma medial del proceso angular es corta pero se extiende medialmente, como en *Otaria* y distinto de *Arctocephalus*. El cóndilo mandibular supera en altura a la rama horizontal. La fosa masetérica es amplia y profunda. Los dientes postcaninos son cónicos, con una corona mediodistalmente más ancha que alta, siendo p2, p3-4 y m1 uniradiculares y m1 mesiodistalmente más largo que los postcaninos (compartido con *Phocarctos*). En p1 y p2 el paracónido está desarrollado y en m1 es observable un hipocónido débilmente desarrollado. En los otros dientes no se observan dichas cúspides accesorias. El canino está parcialmente conservado en la parte posterior de la raíz, pero no se observa su diámetro completamente.

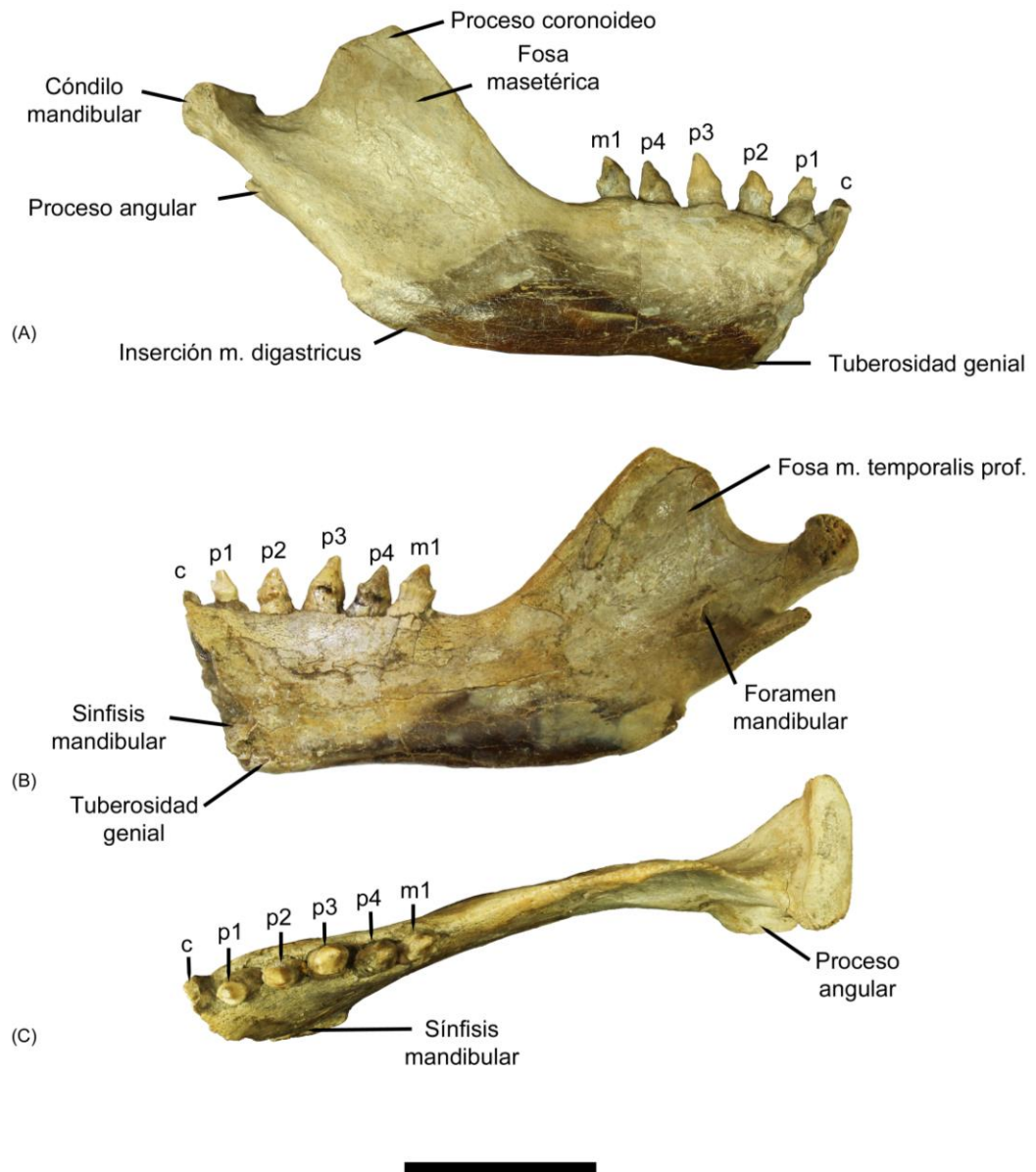


Figura 16. Hemimandíbula derecha parcial en vistas lateral (A) medial (B) y oclusal (C) del holotipo de *Hydrarctos lomasiensis* (MP UNI 04). Escala = 5 cm.

1.2. MUSM 2014

***HYDRARCTOS* CF. *H. LOMASIENSIS* (Muizon, 1978) Berta y Deméré, 1986**

Nuevo material referido – MUSM 2014, hemimandíbula izquierda parcial, con el p4 parcial y el m1. Figuras 17 y 18, anexo 4.5.

Se le incluye en *H. lomasiensis* en base a la siguiente combinación de caracteres: la hilera dentaria que supera el 40% de la longitud total mandibular, la plataforma medial del proceso angular se proyecta medialmente, y posee una tuberosidad genial no conspicua y p2-m1 uniradiculares.

Localidad y edad – MUSM 2014 proviene de la quebrada Caracoles, del distrito de Bella Unión, provincia de Caravelí, en la región Arequipa. Estratigráficamente proviene de la formación Caracoles, 2.7 Ma (Ochoa et al., 2021), al igual que MUSM 3608.

Descripción – El espécimen es un adulto de acuerdo con el tamaño del canino y m1 erupcionados, la morfología de la rama horizontal y la profundidad marcada de la fosa masetéica, como lo señalan Brunner et al. (2004) para los otáridos. La forma grácil, baja altura dorsovertral de la rama horizontal y el largo mesiodistal del canino que no duplica al de los postcaninos son argumentos para considerar al espécimen como hembra. La forma general y el tamaño de la mandíbula es similar a especímenes hembras de *Callorhinus gilmorei* o *A. australis*, pero con caracteres distintos. La rama horizontal tiene márgenes casi paralelos, lo cual es denotado por la escasa notoriedad de la tuberosidad genial. El límite posterior de esta tuberosidad se extiende hasta el nivel del p2, en donde la rama horizontal es sutilmente más alta respecto a otro punto. En vista ventral, la sínfisis mandibular es de superficie rugosa

y de forma ovalada, no fusionada, y cuyo eje más largo se orienta anterodorsal a posteroventral. El margen ventral posterior presenta un reborde posteroventralmente expandido para la inserción del *m. digastricus*, a diferencia de *Callorhinus* o *Thalassoleon*, y continúa formando un ángulo de 45°, a diferencia del borde más convexo y menos anguloso de *C. gilmorei* o *Eotaria*. El foramen mandibular es relativamente pequeño, orientado posteroventralmente, como en MUSM 3628 y otros otáridos, a diferencia de *Callorhinus*. El proceso angular está parcialmente preservado y localizado cerca a la base de la rama ascendente. Se proyecta medialmente formando una pequeña plataforma, a diferencia de *Arctocephalus* o de otáridos basales como *Eotaria* o *Pithanotaria*. El cóndilo mandibular se orienta posterodorsalmente, y se encuentra ligeramente superior al margen dorsal de la rama horizontal, mucho menor a la altura alcanzada en *Otaria* o el holotipo de *H. lomasiensis* y similar a *C. gilmorei*. El proceso coronoides está incompleto en su parte dorsal. Su base es corta respecto a la longitud mandibular (30.6 %) y presenta medialmente una fosa profunda para la inserción del *m. temporalis pars profunda*. El margen anterior del proceso coronoideo forma un ángulo de alrededor de 120° con la rama horizontal, como en otras especies, pero a diferencia de *Eumetopias*, cuyo ángulo es mayor. Su borde posterior es vertical, como en *Eotaria* o *C. gilmorei*, pero distante del cóndilo mandibular (condición derivada). Lateralmente, este proceso coronoideo también presenta una fosa profunda para la inserción del *m. masseter*, que representa alrededor del 32% de la longitud mandibular. En esta vista lateral, también se observan forámenes mentonianos a la altura de p2-3, de dimensiones moderadas.

Dentición y alveolos inferiores

MUSM 2014 ha conservado la forma de los alveolos, así como la raíz fragmentada del canino, parcialmente el p4 y el m1. El m2 está ausente, como en los otáridos corona. La hilera dentaria ocupa más del 40% de la longitud total de la mandíbula. El alveolo canino es elipsoidal, relativamente más grande que los postcaninos mesiodistalmente, pero de igual ancho lateromedialmente. Los alveolos de p1-3 son uniradiculares (ver figura 17), y el alveolo de p1 es mesiodistalmente más angosto que los de p2-4. El diente p4 conserva solo la forma de la base de la corona, con un ensanchamiento en la base de lo que correspondería al hipocónido y una proyección dorsal fragmentada del protocónido. El m1 presenta un esmalte liso, con una morfología similar a los postcaninos, sin diferenciación del trigónido y talónido y con una longitud mesiodistal similar a los alveolos de p1-p2.

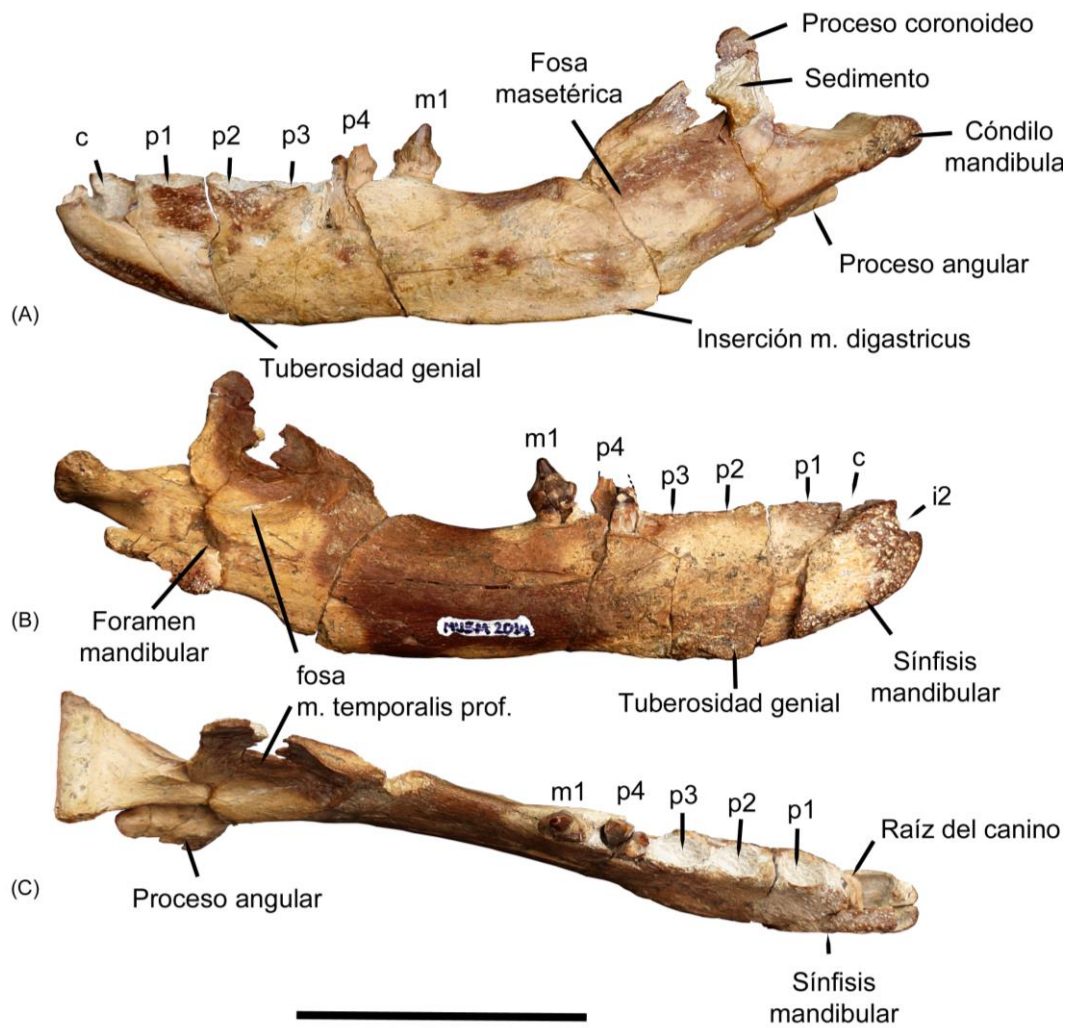


Figura 17. Hemimandíbula izquierda (MUSM 2014, referida a *H. lomasiensis*) en vistas lateral (A), medial (b) y oclusal (D). Escala = 5 cm.

La corona es mediodistalmente más ancha que alta, con el protocónido bien desarrollado y puntiagudo. Se observa el paracónido que sobresale del incipiente cíngulo labial, pero está parcialmente roto en su ápice. El hipocónido está débilmente desarrollado. Los dientes p4 y m1 tienen una raíz, como se observa en la imagen de rayos X tomada al espécimen (figura 18).

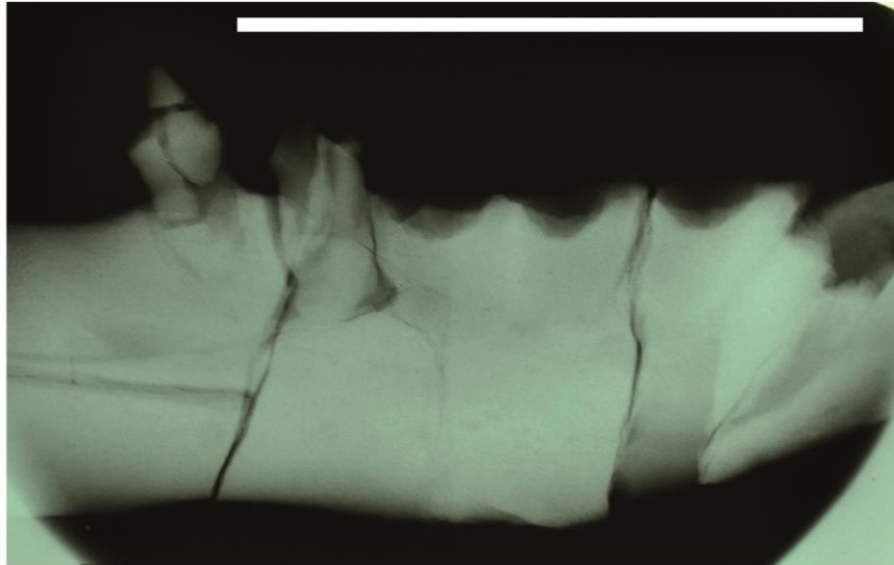


Figura 18. Detalle mediante rayos X de las raíces la hemimandíbula izquierda (MUSM 2014) en vista medial notándose la condición uniradicular de los postcaninos. Escala: 5cm.

Comparativamente, MUSM 2014 presenta varios caracteres que comparte con MUSM 3628 y el holotipo de *H. lomasiensis*. El estado significativamente fragmentario de la hemimandíbula de MUSM 3608 impidió su comparación anatómica. La principal diferencia entre MUSM 3628 y MUSM 2014 radica en el enraizamiento de p2, p3-4 y m1, pues MUSM 2014 presenta la condición derivada en estos dientes (uniradulares) y que presenta también el holotipo de *H. lomasiensis*. Por su parte, MUSM 2014 difiere también en algunos caracteres con dicho holotipo, siendo lo más notable las dimensiones de m1 respecto a p1-2 (c. 96). Un m1 mesiodistalmente más largo distingue a *Hydrarctos* de las otras especies (salvo por *Phocarctos*, que también lo presenta). Otra característica en que difiere de MUSM 2014 es el doble enraizamiento que presenta p2 (solo en uno de los dientes). Es posible que algunos de estos caracteres tengan variación intraespecífica ligada al sexo, pues los caracteres fueron formulados en base a individuos machos. Por este motivo, y en vista de las diferencias, se propone una asignación *Hydrarctos* cf. *lomasiensis* a MUSM 2014 hasta caracterizar mejor a los especímenes hembras.

2. Descripción morfológica de *Hydrarctos* sp. nov.

HYDRARCTOS, sp. nov.

Holotipo – MUSM 3628, cráneo parcial, hemimandíbula derecha con el canino y el p2 parcial, radios parciales, escafolunares parciales, magnum, unciforme, metacarpo, vértebras cervical, torácica y caudal, astrágalos parciales, falanges, costillas parciales. Individuo adulto. Figuras 19-23, 25, anexos 4.1, 4.3, 4.5, 4.6.

Paratipo – MUSM 3608, cráneo parcial, hemimandíbula izquierda fragmentaria, y dos vértebras caudales (no figuradas). Figuras 26-30, anexos 4.3-4.5.

Especímenes referidos – MUSM 3605, Hemimandíbula derecha parcial, y dos tarsos parciales (no descritos). Figura 31, anexo 4.5.

MUSM 3624, Vértebras cervical (1) y torácicas (4) parciales, estérnebras (2) parciales (no figuradas), báculo parcial, fémur izquierdo, tibia y fíbula izquierdas, pes izquierdo completo y pes derecho parcial (no figurado), pertenecientes a un individuo adulto joven, macho. Figura 32.

MUSM 3598, Región temporal derecha fragmentaria, hemimandíbula izquierda parcial. No figurados: escafolunar, carpos (7), falanges (3). Figura 33.

MUSM 3707, hemimandíbula izquierda parcial, sin dentición. Figura 34.

Localidad y edad del holotipo – MUSM 3628 proviene de la quebrada Caracoles, del distrito de Bella Unión, provincia de Caravelí, en la región Arequipa. Estratigráficamente corresponde a la unidad estratigráfica 1 de la formación Pongo, 2-1 Ma (*sensu* DeVries, 2020).

Diagnosis – Otárido de tamaño corporal pequeño, como *H. lomasiensis*. Se distingue de *H. lomasiensis* por las siguiente combinación de caracteres: foramen lacerado posterior expandido transversalmente o de igual extensión que la anteroposterior (c. 61[1]), extensión de la hilera dentaria superior hasta la base del maxilar del arco cigomático (c. 81[0]), p3-p4 (c. 98[1]) y m1 (c. 99[1]) uniradiculados, m1 mesiodistalmente más grande que p1-p2 (c. 96[0]), hilera dentaria superior postcanina recta y paralela (c. 87[1]), carácter compartido por todos los otáridos a excepción de *Arctocephalus* spp. e *H. lomasiensis*; tuberosidad genial mandibular prominente (c. 70[1]), carácter compartido con el taxón basal *T. inouei*, y con los “otariinae” australes *Phocarcos*, *Neophoca* y *Otaria*.

Comentarios: Como parte de la variación intraespecífica, MUSM 3608 se distingue de MUSM 3628 únicamente por presentar el M2 uniradiculado (c. 94[0]), que ocurre también en el 67 taxón basal *Pithanotaria*, el “otariinae” del norte *Proterozetes*, y con los “otariinae” australes *Neophoca*, y *Otaria*.

El espécimen referido MUSM 3624 consiste en elementos postcraneos que no están conservados en los especímenes de la especie nueva propuesta. Sin embargo, el carácter 119 difiere en su estado respecto a *H. lomasiensis* (*i.e.* el calcáneo posee una plataforma secundaria del sustentáculo amplia, como en los Otariidae corona, excepto *C. gilmorei*). Debido a ello, se le asigna tentativamente como material referido a esta nueva especie.

2.1. MUSM 3628

Descripción general del cráneo de MUSM 3628

El cráneo de MUSM 3628 es mesaticefálico, con dimensiones y proporciones similares a *Hydrarctos lomasiensis*, *Arctocephalus australis* y MUSM 3608. Según la fórmula *all subsets* de Churchill et al. (2014b), se estima una longitud corporal de 1.92 m. Se considera que el individuo es un adulto macho en base al tamaño grande de los caninos, el rostro robusto, el ancho bizigomático, los mastoides bien desarrollados y la mandíbula maciza y alta (Ralls & Mesnick, 2009; Vélez-Juarbe, 2017), y además por desarrollo pronunciado de las crestas sagital y nugal, notándose una pequeña apófisis en la cresta nugal izquierda. Lateralmente, se observa un contorno rectangular, con bordes paralelos en la caja craneana hasta llegar al rostro, en donde se inclina progresivamente anteroventralmente a la altura de los nasales (ver fig. 21).

No ha conservado la porción anterior del rostro, que incluye los incisivos I1, I2 y el proceso prenarial. Asimismo, solo el I3 derecho está parcialmente conservado, y la pared lateral (maxilar) del canino y P1 están erosionadas. La erosión también afectó el basicráneo, en lo que corresponde a las bulas timpánicas, el mastoides, el proceso postglenoideo derecho, parte del basioccipital y la superficie ventral de los cóndilos occipitales. También se observa que la caja craneana ha sufrido una ligera compresión dorsoventral durante el proceso de fosilización. Esta alcanza una altura dorsoventral menor al 32% de la longitud condilobasal. La porción posterior del arco cigomático derecho que se conecta con la fosa glenoidea no se ha conservado. La hilera dentaria derecha presenta una reabsorción dentaria en P3 y P4. La superficie rugosa y vascularizada en dichos alveolos evidencia una pérdida de

dientes no congénita (ver Wiener et al., 2016), posiblemente relacionado a una periodontitis, similar a lo reportado por Kierdorf et al. (2019) para la foca gris *Halichoerus*. Esto ha afectado las formas y posiciones del canino, P1 y M1 (ver fig. 20).

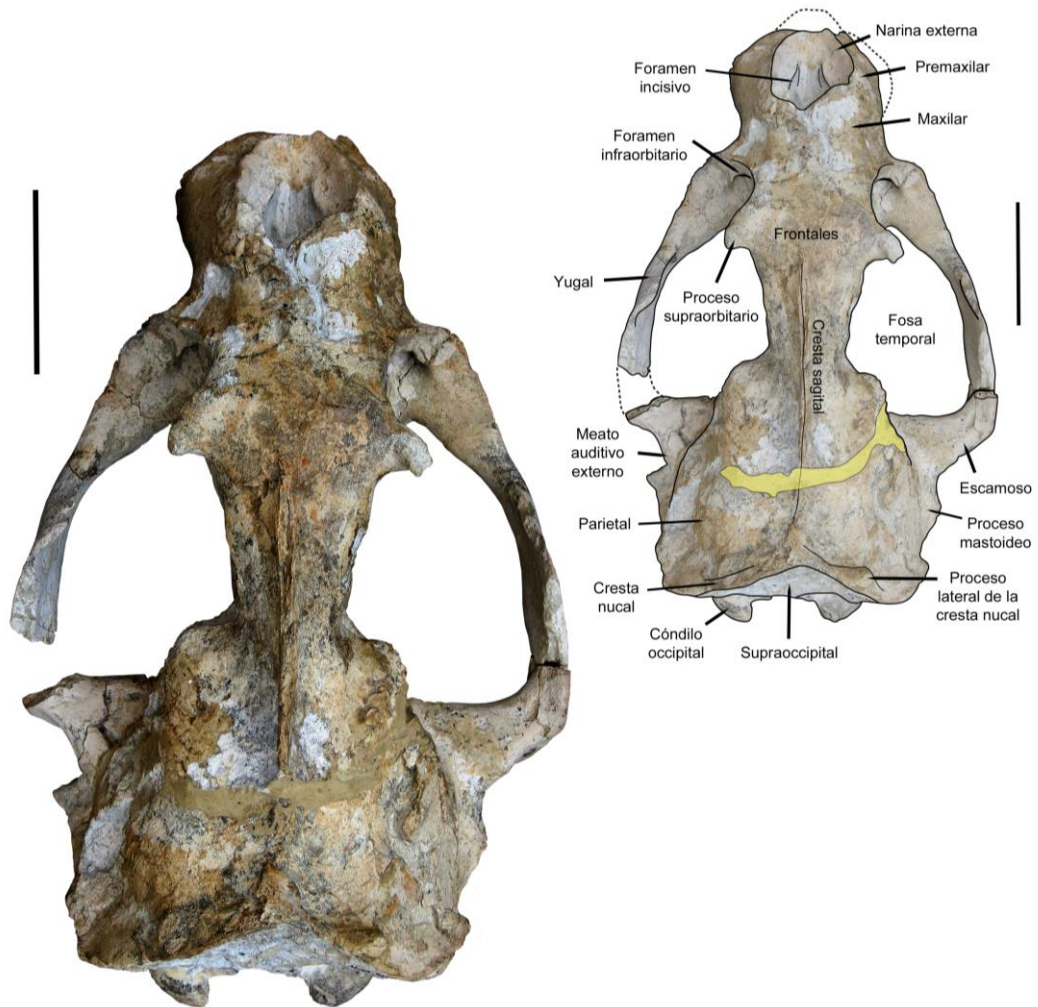


Figura 19. Cráneo de *Hydrarctos* sp. nov., holotipo, (MUSM 3628) en vista dorsal y diagrama interpretativo. Parte reconstruida del espécimen en amarillo. Escala: 5 cm

Por otro lado, el cráneo de MUSM 3628 es ligeramente asimétrico en su lado derecho, lo que afectó la porción anterior del rostro, la forma del proceso antorbitario, la barra postorbitaria y una ligera inclinación hacia la derecha en el plano sagital (ver figs. 19, 22). La asimetría craneana en algunos casos es generada

por eventos en etapas tempranas del desarrollo, como traumatismo por fracturas (ver Magallanes et al., 2016; Cave et al., 1987) o edemas (ver *Eumetopias jubatus* U.S. Biological survey collection N° 131895 en Howell, 1925), pero no se ha observado una condición similar en los elementos conservados del cráneo. Se ha propuesto también que la asimetría está relacionada con osteoporosis (Bleich et al., 1990) pero esto no se ha descrito en pinnípedos. Algunos especímenes del cánido extinto europeo *Canis falconeri* presentan también reabsorciones dentarias y asimetría, las cuales son atribuidas a causas genéticas (homocigosis) producto del aislamiento genético de sus poblaciones (Palmqvist et al., 2007).

Rostro

El hocico es robusto, ligeramente corto y alcanza su porción más ancha a la altura de los caninos, como en la mayoría de otáridos, pero a diferencia de *Callorhinus* y *Proterozetes*. La narina externa es amplia, contrario a los bordes convergentes anteriormente que presenta *H. lomasiensis* (ver anexo 4.2). Se aprecia una suave pendiente en vista lateral del premaxilar, a diferencia de *A. australis*. Los forámenes incisivos se ubican entre el borde posterior del I3 y la porción anterior media de los caninos en MUSM 3608 y el borde posterior de los mismos en MUSM 3628.

Dorsalmente, la superficie posterodorsal del maxilar es plana. La sutura premaxilar-maxilar está obliterada. Los nasales están preservados, pero sus límites con el maxilar y el frontal no son distinguibles. Lateralmente, el borde ventral del maxilar es recto al nivel de la hilera dentaria y posterior a ello se proyecta ligeramente de forma ventral. Además, el foramen infraorbitario es visible, a diferencia de los otáridos basales *Pithanotaria* o *Thalassoleon*. La *fossa muscularis*, típica de formas basales como *Enaliarctos*, está ausente. Ventralmente, el paladar es ligeramente

cóncavo y corto, no supera el 52% de la longitud condilobasal, similar a lo visto en *A. australis*, *H. lomasiensis*, pero distinto del paladar alargado de *Otaria*. El proceso palatino del maxilar se extiende posteriormente, pasando el margen anterior de la fosa temporal, pero su extensión no es posible localizarla debido a la obliteración de la sutura maxilo-palatina. Sin embargo, se observa que la porción anterior de esta sutura es redondeada, a diferencia de *H. lomasiensis* que es recta. El palatino tiene unos bordes posteriores no preservados, pero son similares a MUSM 3608. La hilera dentaria postcanina es paralela hasta P4, a partir del cual se torna ligeramente sinuosa. No se distinguen los forámenes palatinos. P4, M1 y M2 no presentan diastemas, a diferencia de *H. lomasiensis* u *Otaria*, que sí presentan un diastema entre M1 y M2. Como es usual en los otáridos, no presenta una fosa para la inserción medial de los molares superiores.

El arco cigomático

En vista lateral, el arco cigomático es de dimensiones moderadas dorsoventralmente. El foramen infraorbitario es de dimensiones moderadas, como en otros otáridos. La sutura maxilo-jugal está obliterada anteriormente. El yugal posee un proceso postorbitario pequeño, de forma triangular y el borde posterior es casi recto. Esta condición se encuentra en *Proterozetes*, *Eumetopias* y *Phocarctos* entre los otáridos y también en odobénidos basales. En *Arctocephalus* y *Callorhinus*, el proceso postorbitario se proyecta dorsalmente, y su borde posterior contacta casi perpendicularmente al proceso cigomático del escamoso (ver anexo 4.1). Una condición intermedia, con un proceso postorbitario pequeño, pero con borde posterior casi perpendicular se encuentra en *Thalassoleon* spp., *Otaria* y *Zalophus* spp. Además, a diferencia de *Arctocephalus*, este proceso postorbitario no está engrosado lateromedialmente. *H. lomasiensis* no conserva esta porción.

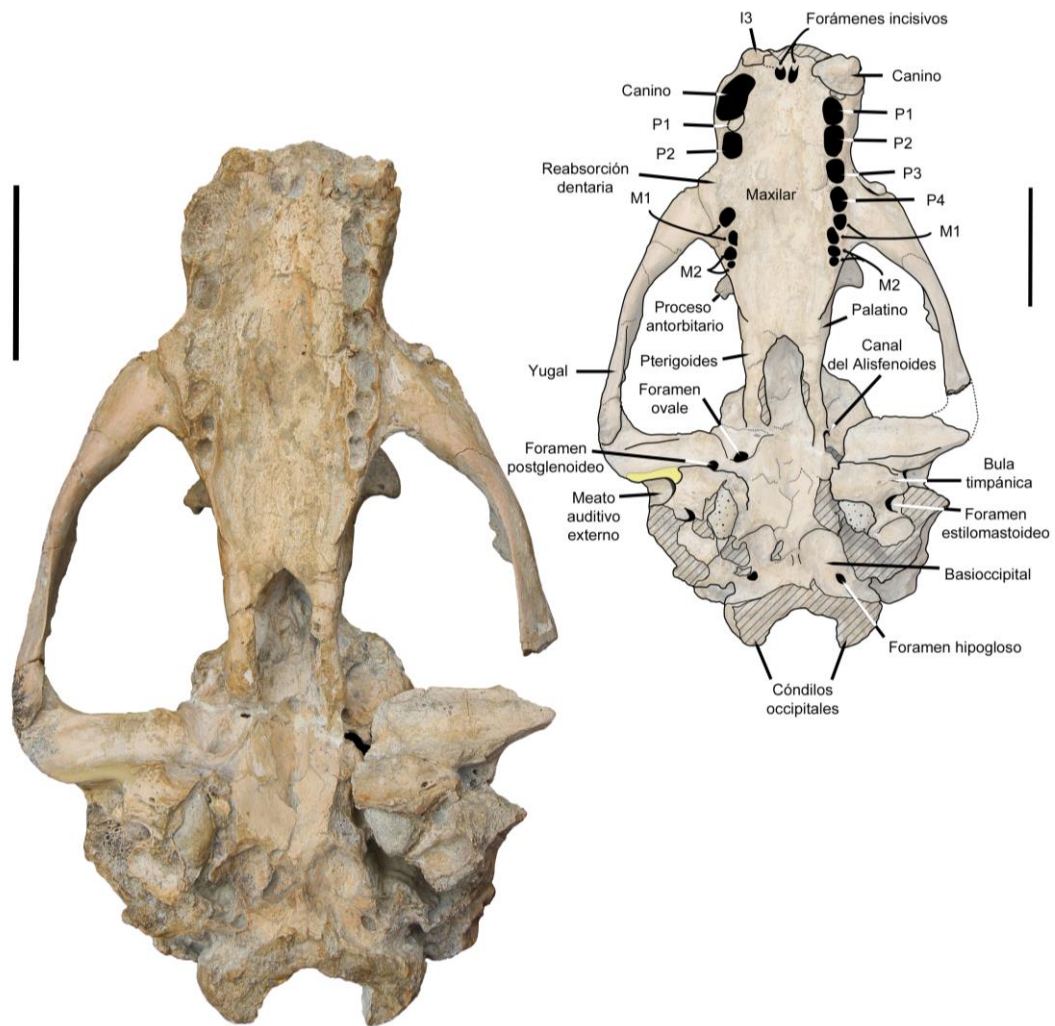


Figura 20. Cráneo de *Hydrarctos* sp. nov., holotipo, (MUSM 3628) en vista ventral y su diagrama interpretativo. Las líneas diagonales representan partes erosionadas. Parte reconstruida en amarillo. Escala: 5 cm.

El escamoso recae en el yugal uniformemente y no a manera de cerradura, como es lo usual en los otáridos. Se observa que en esta área el proceso cigomático del escamoso disminuye anteriormente de forma progresiva, siendo de proporciones similares al yugal posteriormente. Ventralmente, está ligeramente inclinado medialmente en su parte posterior. Además, el yugal se extiende posteriormente hasta casi llegar al proceso preglenoideo. La fosa glenoidea es rectangular, lateromedialmente amplia y sin inclinaciones anteriores o posteriores. El foramen

postglenoideo está presente. En vista lateral, no existe contacto entre el proceso postglenoideo y el mastoideo, como la mayoría de otáridos, pero a diferencia de *Otaria*.

Órbitas

Las órbitas tienen un contorno ligeramente más elipsoidal que circular. Esto difiere de otros otáridos como *H. lomasiensis*, *Otaria* o *Arctocephalus* (ver anexo 4.1). El borde anterior de la órbita derecha (maxilar) conserva un proceso preorbital en forma de una lámina, como en *Arctocephalus*. Este borde tiene una cresta suave que conecta el proceso antorbitario con el arco cigomático. En *H. lomasiensis*, esta cresta parece estar fragmentada o ausente. Los procesos anteorbitarios están desarrollados, como la mayoría de otáridos salvo *H. lomasiensis* o *Callorhinus*, y su ancho sobrepasa al del hocico. Los procesos supraorbitarios son polimórficos, siendo el izquierdo triangular y el derecho rectangular. *Hydrarctos* posee procesos supraorbitarios triangulares, pero menos desarrollados que en los especímenes estudiados o *Arctocephalus*. El ángulo formado entre este proceso y el margen orbital anterior no supera los 60°, a diferencia del resto de otáridos. En esta región emerge la cresta sagital desde un solo punto medial, ligeramente posterior a los procesos, como en la mayoría de otáridos, salvo *Otaria*, *Eumetopias*, *Proterozetes* o *Zalophus* (ver anexo 4.2). Lateralmente, el lacrimal no se distingue, como en los otros otáridos. La vacuidad orbitaria es relativamente pequeña y tiene una posición anterior en el palatino. Esto también se cumple en otros otáridos. No se ha preservado el complejo esfenoide medialmente. Las alas del pterigoideo no se han preservado. El puente o arbotante pterigoideo es transversalmente delgado, excepto

en *Otaria*. Ventralmente se observa que su margen lateral es convexo, por lo que divergen posteriormente. El vómer y el presfenoides están cubiertos por sedimento.

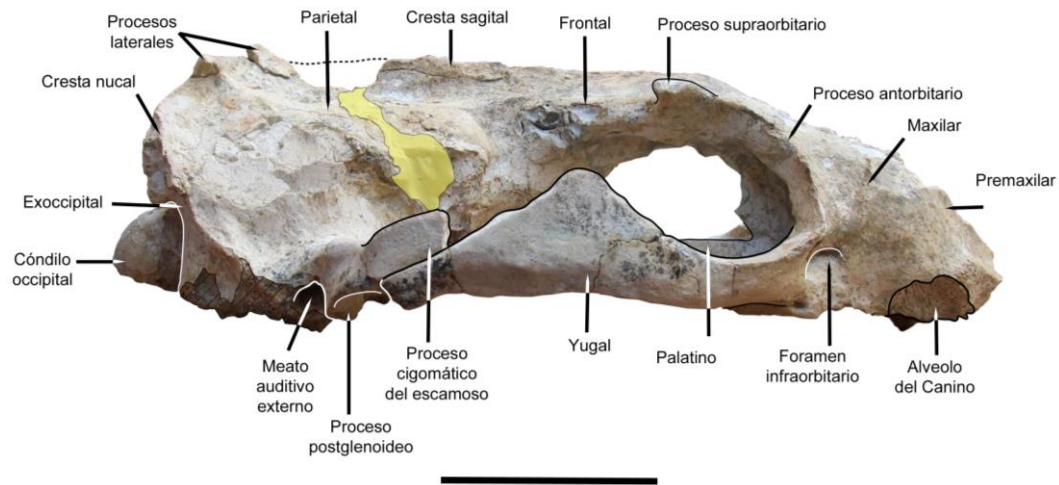


Figura 21. Cráneo de *Hydrarctos* sp. nov., holotipo, (MUSM 3628) en vista lateral y su diagrama interpretativo. Parte reconstruida del espécimen en amarillo. Escala: 5 cm

Caja craneana

Dorsalmente, la barra postorbitaria del frontal tiene márgenes rectos, ligeramente convergentes y alcanza su punto máximo de estrechamiento en el margen anterior de la caja craneana, a diferencia de *Zalophus*, *Eumetopias*, *Proterozetes*, cuyo estrechamiento mayor está entre la caja craneana y el proceso supraoccipital. La cresta sagital que se observa en esta vista es bastante notoria, no llegando a ser tan prominente como en *Zalophus*, pero se incrementa en altura posteriormente. A partir de la cresta sagital divergen las crestas nucales, que, en vista lateral, se extienden anteroventralmente por encima del mastoides y llegan hasta el meato auditivo externo. Esto está mejor preservado en MUSM 3608. Ventralmente, se observa parte del alisfenoides con el canal del alisfenoides y el foramen oval ubicados medialmente de la fosa glenoidea (en fócidos tienen una posición anterior). El basisfenoides y el basioccipital están fusionados. La forma del

basioccipital es trapezoidal, como en otros otáridos, como en *Otaria*, *Arctocephalus* spp., *Neophoca*, *Phocarcos* y colinda con la bula timpánica. El foramen jugular no se ha preservado bien. El foramen hipogloso es redondo y se ubica posterolateralmente al foramen lacerado posterior (= yugular). El proceso mastoideo del escamoso no se ha preservado. La región del basioccipital es amplia, similar a MUSM 3608. La fosa condiloide ventral se distingue parcialmente por la erosión. Los cóndilos occipitales están erosionados también ventralmente.

Las bulas timpánicas están poco conservadas. Se distingue parte del ectotimpánico que colinda con el foramen estilomastoideo. Es de una superficie rugosa, de ornamentación compleja. No se distingue si existen proyecciones laterales o posteriores, como en MUSM 3608.

En vista dorsal, el supraoccipital es visible como un pequeño triángulo obtusángulo, similar a *Otaria* y a diferencia de *H. lomasiensis* (ver anexo 4.2). En vista posterior, su superficie es irregular, se observan algunas rajaduras producto de la compresión tafonómica, y solo se distinguen las fosas condiloides dorsales (ver fig. 22). El exoccipital también tiene una superficie irregular, ligeramente menos amplio que en MUSM 3608. Los procesos paroccipitales están escasamente preservados, pero se observa que se extienden lateroventralmente, no como en MUSM 3608. Los cóndilos occipitales están comprimidos dorsoventralmente y dan la apariencia de tener una mayor separación que en MUSM 3608.

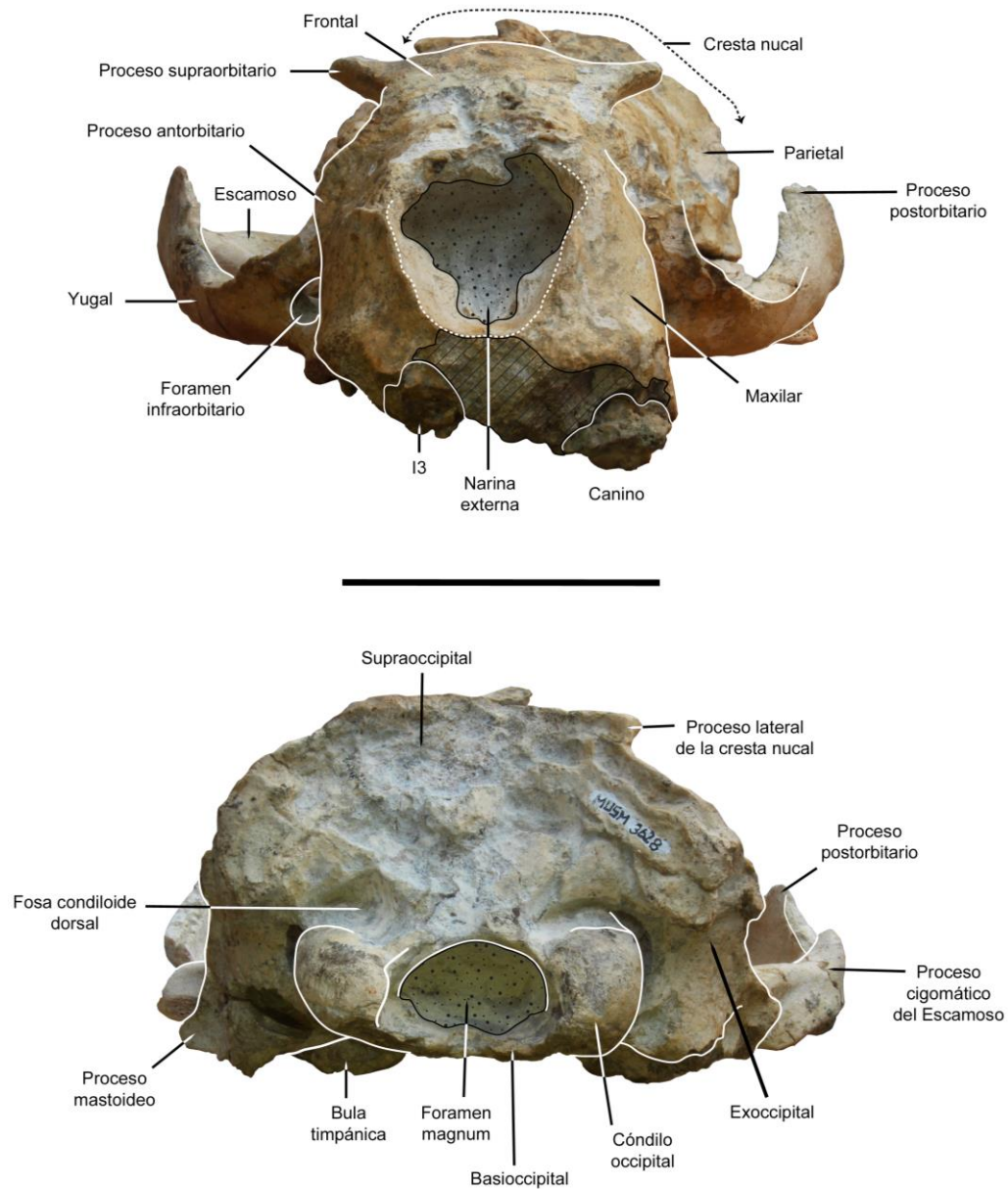


Figura 22. Cráneo de *Hydrarctos* sp. nov., holotipo, (MUSM 3628) en vista anterior (A) y posterior (B). Las líneas diagonales representan partes erosionadas. Área con puntos representa el relleno de sedimento. Escala: 5 cm

Mandíbula

MUSM 3628 conservó la hemimandíbula derecha, con el canino completo y parcialmente el p2. Presenta algunas fracturas laterales y mediales por los procesos tafonómicos que sufrió el espécimen. En forma general, es bastante similar a lo

visto en *Otaria*. La mandíbula es proporcionalmente robusta y alta dorsoventralmente. Al compararla con especies de tamaño similar (pequeño), como *A. australis*, esta se encuentra en el rango de las especies grandes, como *Eumetopias* (ver figura 24). Ancestralmente, especies como *Eotaria*, *Pithanotaria* o *T. mexicanus* comparten con odobénidos basales una mandíbula dorsoventralmente baja. *H. lomasiensis* posee una altura mandibular similar a la de MUSM 3638 (ver anexo 6), y teniendo en cuenta que su LCB es similar, se infiere que tiene la misma proporción. Esta característica mandibular distingue al género *Hydrarctos* de otras especies de similar tamaño.

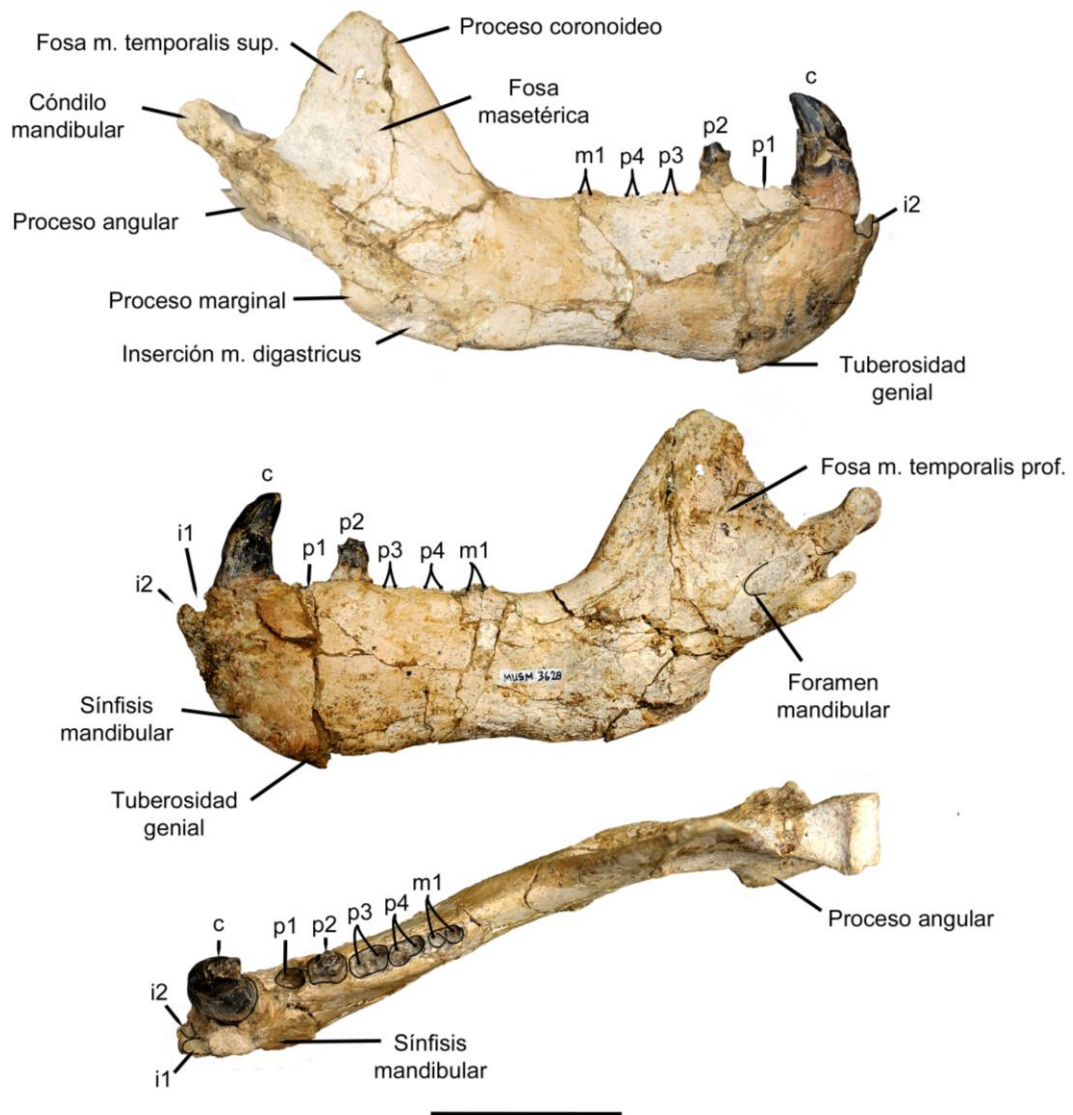


Figura 23. Hemimandíbula derecha de *Hydrarctos* sp. nov., holotipo, (MUSM 3628) en vistas lateral (A), medial (B) y oclusal (C). Escala: 5 cm

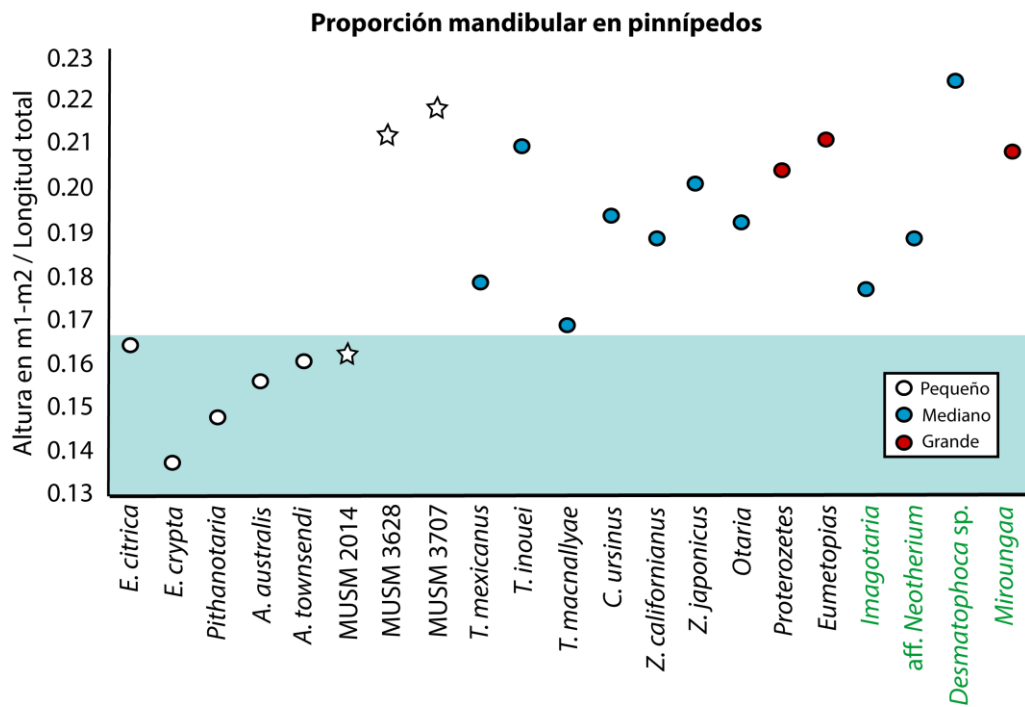


Figura 24. Comparación de la proporción entre la altura al nivel del borde distal del alveolo de m1-m2 y la longitud total en la mandíbula de pinnípedos machos selectos de tamaños corporales pequeño (1-2 m.), mediano (2-3 m.) y grande (> 3 m.). Taxa en verde representan odobénidos basales, un desmatofócido y un fócido. Nótese que la proporción de MUSM 3628 y 3707 es comparable con la de las especies de gran tamaño. MUSM 2014 es un espécimen hembra. Especímenes usados: *E. citrica* (LACM 122666), *E. crypta* (LACM 159981), *Pithanotaria* (LACM 115153), *A. australis* (DPV PI 1, 2), *A. townsendi* (Franco Moreno, 2015), *T. mexicanus* (LACM 149498, Deméré & Berta, 2005: SDNHM 65172), *Otaria* (DPV PI 20, 21, nn), *T. inouei* (Kohno, 1992: CBMPV 087), *T. macnallyae* (UCMP 192646), *C. ursinus* (Tsuzuku & Kohno, 2020: NSMT-M 2454, 17140, 46874), *Eumetopias* (Tsuzuku & Kohno, 2020: NMNS-KK 14, 15, 23, 51, 63, 69, 73, 167, 169, 192, NSMT-M 5627, 28387), *Z. californianus* (Franco Moreno, 2015), *Z. japonicus* (Tsuzuku & Kohno, 2020: HM-55953-18-1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, DCIFC-ER11H, DCIFC-HM2), *Proterozetes* (Poust & Boessenecker, 2017: USNM 187109, UCMP 219377), *Imagotaria downsi* (USNM 23858), aff. *Neotherium mirum* (LACM 128412), *Desmatophoca* sp. (LACM 123815), *Miroungaa angustirostris* (Franco Moreno, 2015).

La tuberosidad genial, en el margen posteroventral de la sínfisis y al nivel de p1, representa el punto de máxima altura de la mandíbula. Esta está desarrollada, como es lo usual en los otáridos, haciendo que la rama horizontal tenga un margen ventral ligeramente sinuoso, no paralelo, pero no tan marcadamente como en *Otaria* o *Phocarctos*. La sínfisis mandibular no está fusionada, y es de forma ovalada, aunque sus límites no están bien definidos en el espécimen. Siguiendo el margen ventral se encuentra posteriormente una ligera cresta, anteroposteriormente corta, para la inserción del *m. digastricus*, como en *Arctocephalus* y los “otarinos”. Posterior a dicha inserción se observa la presencia de un proceso angular secundario (= proceso marginal), como en *Otaria* y a diferencia de *Arctocephalus* spp. (ver anexo 4.1). La forma del proceso coronoideo es triangular y su base es anteroposteriormente pequeña, pues no supera el 42% de la longitud total de la mandíbula, como en otros otáridos salvo *Otaria* y *Eumetopias*. El margen anterior de este proceso asciende posterodorsalmente unos 55° respecto a la rama horizontal, y forma casi un ángulo recto con el margen posterior. Lateralmente, se observa un foramen mentoniano relativamente grande al nivel de p2. La fractura en este nivel impide observar forámenes adicionales. La fosa masetérica es relativamente profunda y larga, como en *A. australis*, superando el 28% de la longitud de la mandíbula. Se pueden distinguir dos fosas, dorsal y ventral, en esta área, que corresponden para los *m. temporalis pars superficialis* y el *m. masseter* respectivamente. El cóndilo mandibular está parcialmente conservado, pero se puede observar que está orientado posterodorsalmente. Este se encuentra por encima del margen dorsal de la rama horizontal y cercano al margen posterior del proceso coronoideo, como en *Otaria*, *H. lomasiensis* y *A. australis*. Ventralmente, se observa una fosa relativamente profunda para la inserción del *m. temporalis pars*

profunda. El foramen mandibular está orientado posteroventralmente y es relativamente pequeño. El proceso angular forma proyección medial conspicua, como en los otáridos actuales, y orientada dorsoventralmente en el mismo plano que el borde ventral de la rama ascendente. Dorsalmente, la rama horizontal tiene ambos márgenes, lateral y medial, paralelos.

Dentición y alveolos superiores

La hilera dentaria se extiende hasta el nivel de la porción anterior de la fosa temporal, como *H. lomasiensis* o *Arctocephalus*, pero distinto de *Otaria* (ver fig. 20). MUSM 3628 conservó la raíz rota del canino (C) izquierdo, y la raíz rota del incisivo 3 (I3) derecho. Los alveolos de los caninos están deformes, pero son grandes, de dimensiones similares al canino inferior. Todos los postcaninos y los molares son mesiodistalmente más grandes que lateromedialmente, como en MUSM 3608. El P1 es uniradicular y de dimensiones similares a M1. El P2 derecho de MUSM 3608 solo se ha conservado en la raíz y una ínfima parte de la corona previniendo alguna descripción. Los siguientes alveolos postcaninos tienen sedimento de relleno y no permite ver su enraizamiento. Sin embargo, se nota claramente que M1 y M2 son bilobulados. El M2 está presente, así como en MUSM 3608 y en *Arctocephalus*, *Callorhinus* y *Thalassoleon*, pero ausente en *Eumetopias* y *Zalophus*.

Dentición y alveolos inferiores

MUSM 3628 ha conservado los alveolos en buen estado e indican una fórmula dentaria i1-3, c1, p1-4 y m1. La hilera dentaria ocupa cerca de la mitad de la

longitud de la mandíbula, como en *H. lomasiensis* y a diferencia de *Otaria* y *Arctocephalus* (ver anexo 4.5). Los alveolos incisivos tienen una sola raíz. El canino es grande, marcadamente respecto a los postcaninos, a diferencia de MUSM 2014, muestra un suave esmalte y está parcialmente fragmentado. Es de forma ovalada en sección transversal, lateroventralmente comprimido, orientado verticalmente y curvado posteriormente. Su superficie apical medial muestra signos de desgaste. Entre el canino y el p1 existe un pequeño diastema. El p1 es el más pequeño de la hilera dentaria y es uniradicular, en tanto que el resto de poscaninos y el m1 son bilobulados. El p2 se ha conservado, pero la parte apical de la corona (protocónido) se ha perdido. La corona está elevada respecto al margen dorsal de la rama horizontal. Esta es bulbosa, con esmalte suave. Es notorio el desarrollo del paracónido, en tanto que lo que corresponde al hipocónido no se ha preservado. Tampoco es distinguible por la preservación el cingulum lingual. El m1 es mesiodistalmente más grande que p1 pero de tamaño similar a p2, como en otros otáridos, a diferencia de *H. lomasiensis*, que tiene el m1 más grande.

Postcráneo

Los radios (figura 25, A, B) están bien preservados salvo el derecho en su margen lateral distal. En su extremo distal, la diáfisis no está completamente fusionada. Morfológicamente tienen el mismo patrón que los otáridos actuales. El cuello del radio es transversalmente ovalado y se observa la tuberosidad bicipital en vista medial. El extremo distal de la cresta radial es más proyectado lateralmente, como en *Thalassoleon mexicanus*, pero esto varía en *Arctocephalus* spp. El proceso estiloideo es separado de la cresta radial por una muesca, presente en *T. mexicanus*,

A. galapagoensis (AMNH M-100341), *A. pusillus* (AMNH M-81702), pero no en *Zalophus*, *Callorhinus* (AMNH M-71170), *Eumetopias* (AMNH M-38400) o *Neophoca* (BMNH 1968.9.26.25). El área de inserción para el *m. pronator teres* está ubicada proximalmente, a diferencia de los taxones basales *Pithanotaria*, *Thalassoleon* spp. o *Callorhinus gilmorei*. El surco para el *m. extensor digitorum longus* se aprecia mejor en el radio izquierdo.

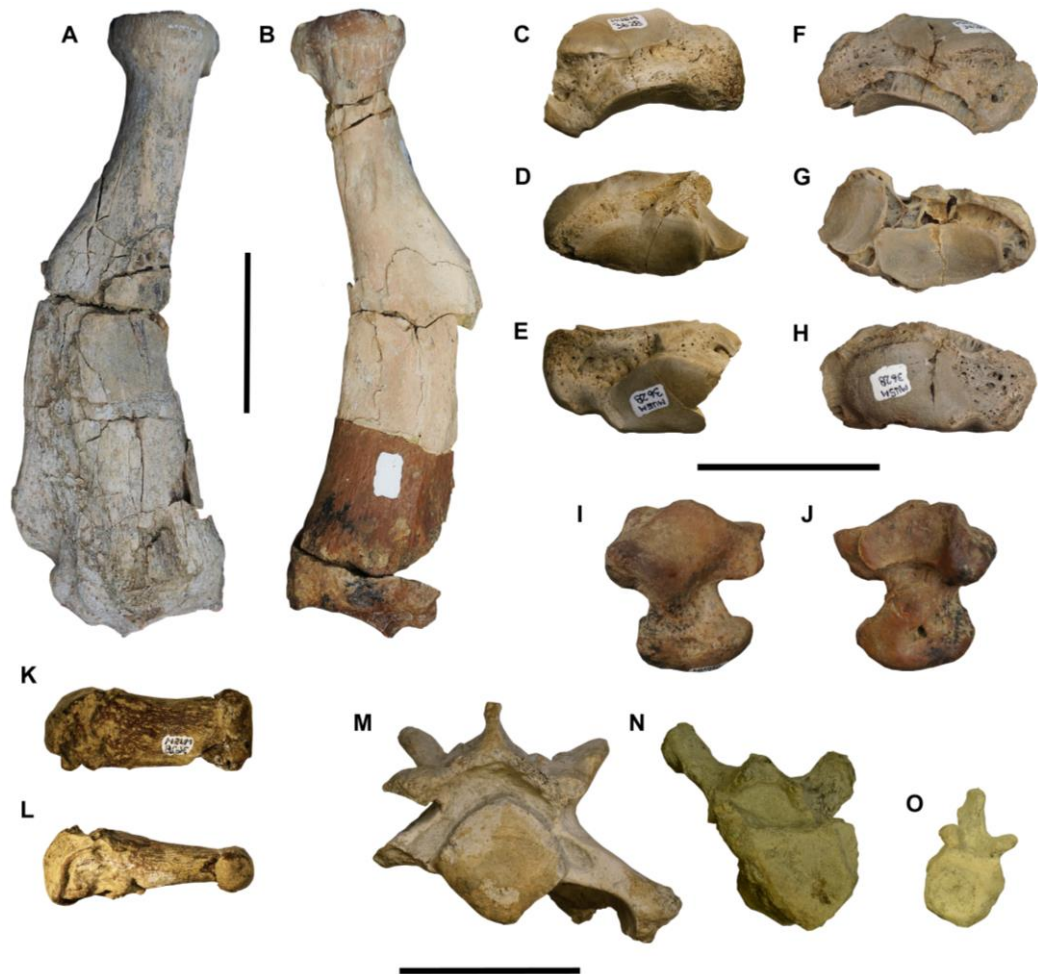


Figura 25. Elementos postcraneanos preservados de *Hydrarctos* sp. nov., holotipo, (MUSM 3628). Radios izquierdo (A) y derecho (B) en vista lateral. Escafolunares derecho e izquierdo en vistas dorsal (C, F), distal (D, G) y proximal (E, H) respectivamente. Astrágalo derecho en vistas dorsal (I) y plantar (J). Metacarpo V en vista dorsal (K) y lateral (L). Vértebras 3ra. cervical (M), torácica (N) y caudal (O) en vista craneana. Escala: 5 cm.

El escafolunar izquierdo (figura 25, F-H) presenta una condición patológica, posiblemente fue afectado por osteomielitis (Burga-Castillo, com. pers., 2020).

El metacarpo V (figura 25, K, L) también presenta rugosidades y deformaciones superficiales propias de una patología extendida a este hueso.

Ambos astrágalos (figura 25, I, J) fueron preservados y son morfológicamente similares a los de los otáridos actuales.

2.2. MUSM 3608. *Hydrarctos* sp. nov. (paratipo)

Materiales – Cráneo parcial, hemimandíbula izquierda fragmentaria, y dos vértebras caudales (no figuradas). Figuras 26-30, anexos 4.3-4.5.

Localidad y edad – MUSM 3608 proviene de la quebrada Caracoles, del distrito de Bella Unión, provincia de Caravelí, en la región Arequipa. Estratigráficamente proviene de la formación Caracoles, 2.7 Ma (Ochoa et al., 2021).

Descripción del cráneo de MUSM 3608

Cráneo de dimensiones similares a MUSM 3628 (ver anexo 6). Según la fórmula *all subsets* de Churchill et al. (2014b), se estima una longitud corporal de 1.84 m.

El cráneo posee una condición mesaticéfálica pero de rostro corto. No presenta deformaciones por procesos tafonómicos salvo un ligero desplazamiento anterior del fragmento dorsal del cóndilo occipital izquierdo. Sin embargo, toda la superficie dorsal que corresponde a la bóveda craneana, espacios interorbitales y hocico (*i.e.* supraoccipital, parietal, frontal, nasales, parte dorsal del maxilar) ha sido afectada por la erosión y no se ha conservado. Esta condición no permite calcular una edad sutural concreta mediante el índice de sinostosis craneana de Silvertsen (1954), pero

se estima que esta es superior a 30, en base a la fusión de las suturas distinguibles en la parte ventral y su comparación con MUSM 3628.

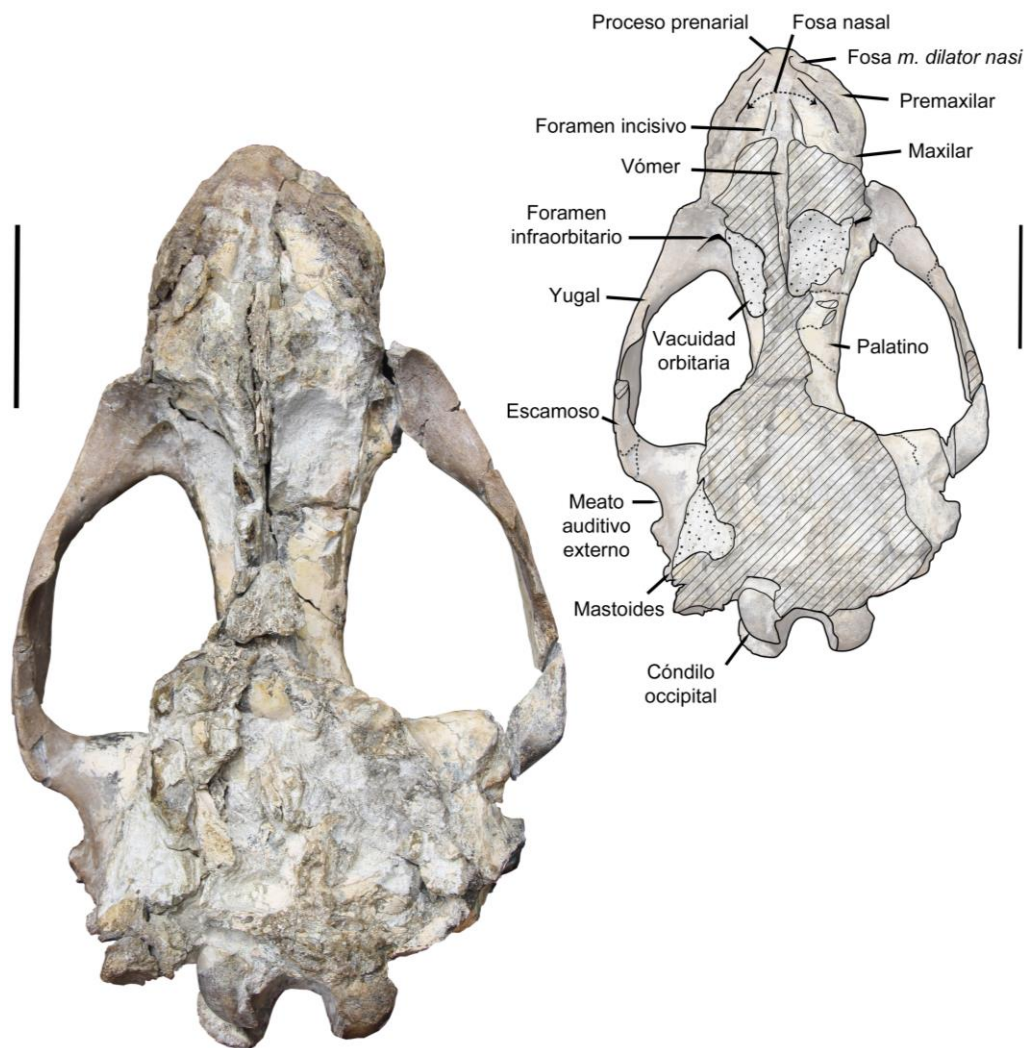


Figura 26. Cráneo de MUSM 3608 en vista dorsal y su diagrama interpretativo. Las líneas diagonales son partes erosionadas. Área con puntos representa el relleno de sedimento. Escala: 5 cm

Debido a que MUSM 3608 y 3628 comparten morfología y dimensiones similares, la siguiente descripción se basa en los elementos que están preservados en MUSM 3608 o que difieren entre dichos especímenes.

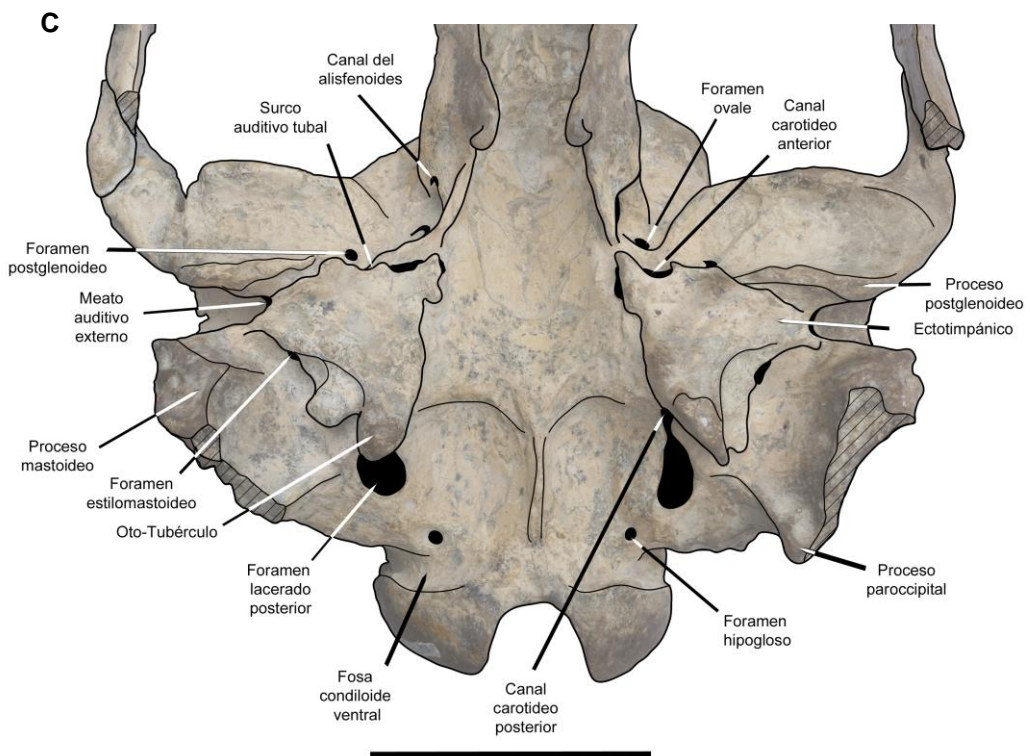
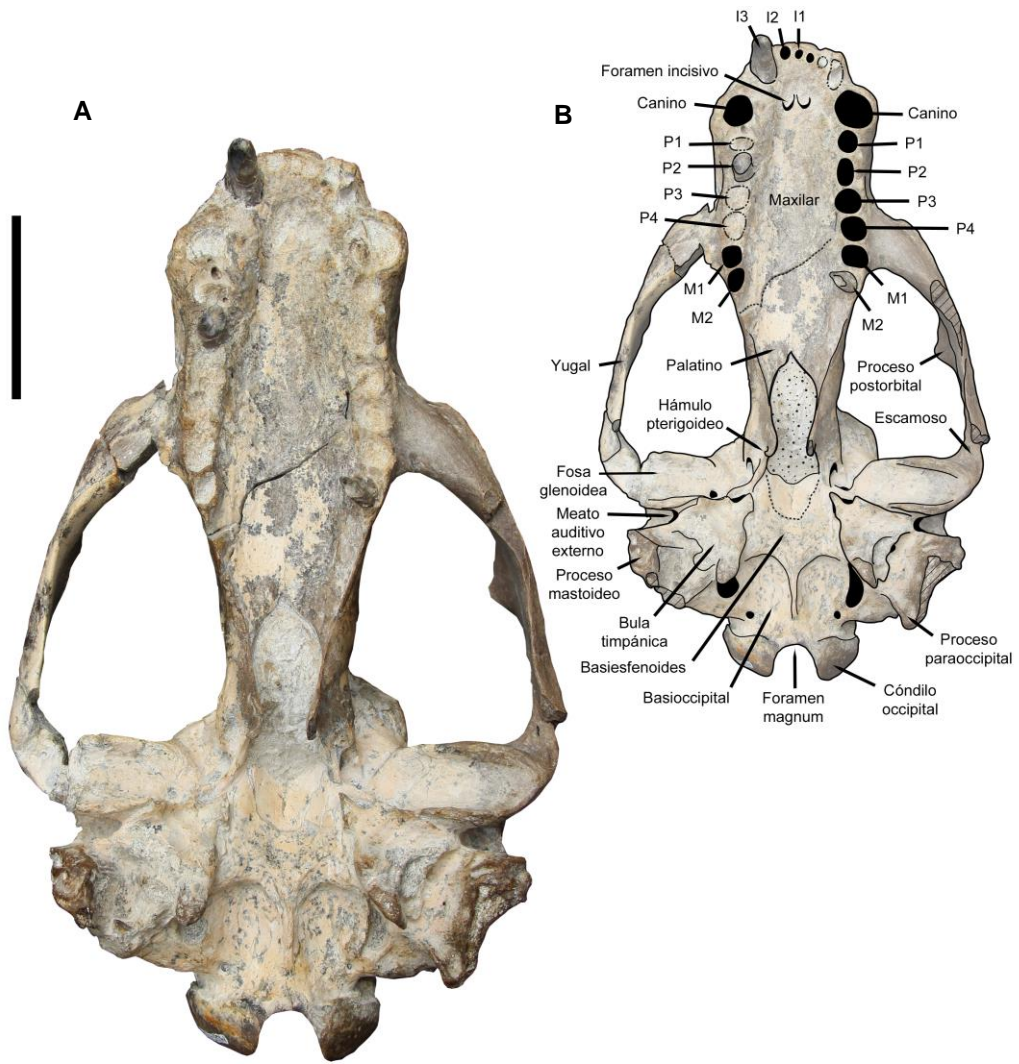


Figura 27. Cráneo de MUSM 3608 en vista ventral (A) y su diagrama interpretativo (C). Detalle del basicráneo (C). Área con puntos representa el relleno de sedimento. Escala = 5 cm

El rostro es similar a MUSM 3628. El proceso prenarial (= tuberosidad premaxilar o proceso rostral), conservado en MUSM 3608 en el extremo anterodorsal del premaxilar, es romo y prominente (ver anexo 4.4). Presenta una fosa ubicada dorsalmente entre el canino y el I3 (ver figs. 26, 27 y 29). Esta fosa es identificada en este trabajo como la correspondiente a la inserción del *m. dilator nasi*, sustentado en el trabajo de disección de *Erignathus* de Marshall et al. (2016) (= fosa para el *m. lateralis nasi* en Magallanes et al., 2018). Esta analogía se basa en la similitud morfológica entre estas especies, en contraste con la morfología derivada del hocico de *Odobenus*. La fosa se extiende dorsalmente, adyacente al proceso prenarial hasta la altura del incisivo 3 en otáridos y fócidos y más posteriormente, a la altura del canino superior y del incisivo 3, en odobénidos. En MUSM 3608, esta es ligeramente cóncava. Ventralmente, el premaxilar y maxilar están fusionados. El palatino tiene una forma arqueada en su borde posterior, como en *H. lomasiensis*, obliterado medialmente, y sus bordes laterales, conservados en MUSM 3608, son convergentes anteroposteriormente. En vista lateral, las alas del pterigoides se proyectan posteroventralmente, tienen una forma redondeada, parecida a un anzuelo, y son dorsoventralmente cortos, como en otros otáridos. En vista ventral, dichas alas se proyectan medialmente, como en *H. lomasiensis* y *Otaria*, a diferencia de las otras especies, en donde están en paralelo (ver anexo 4.3).

El arco cigomático concuerda con MUSM 3628, pero el yugal está ligeramente más elevado que este, por lo que en vista lateral se puede observar el palatino. El proceso postorbitario del yugal es similar a MUSM 3628, al no proyectarse dorsalmente muy por encima del proceso cigomático del escamoso, a diferencia de

Arctocephalus (ver anexo 4.1). El proceso mastoideo del escamoso está conectado al proceso paroccipital por un borde altamente discontinuo, como en otros otáridos, pero distinto de *Callorhinus*.

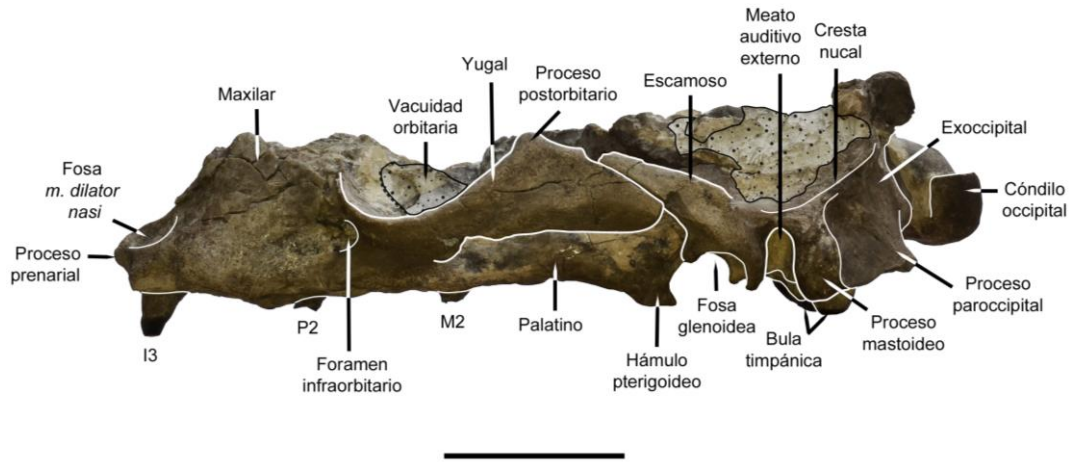


Figura 28. Cráneo de MUSM 3608 en vista lateral. Área con puntos representa el relleno de sedimento Escala: 5 cm

Solo el borde ventral de las órbitas se ha preservado y es similar a MUSM 3628.

Dorsalmente, el borde derecho del parietal que corresponde a la bóveda craneana forma un ángulo recto, similar a lo visto en *Arctocephalus* spp. *H. lomasiensis*, *Callorhinus* y MUSM 3638, en contraste con los “Otariinae” (ver anexo 4.2).

El basisfenoides y basioccipital están mejor preservados que en MUSM 3628. Estos están fusionados, y el basioccipital tiene una forma trapezoidal, ancestral, como en *Thalassoleon* y la mayoría de *Arctocephalus* y *Otaria* (ver anexo 4.3).

La región del basioccipital para la inserción anterior del *m. rectus capitis* es prominente. La fosa condiloide ventral es incipiente. Los cóndilos occipitales son bien definidos, simétricos, pero se observa que tienen una apertura del foramen magnum menor que en MUSM 3608.

El foramen yugular es prominente y está unido en su porción anterior al canal carotideo, el cual es de dimensión considerablemente menor. Este canal se encuentra solapado por la apófisis jugular de la bula timpánica, lo cual no permite su visualización en vista ventral (ver fig. 27, C). Dicha apófisis se extiende dorsoventralmente en paralelo una con otra, similar a lo visto en *Otaria*, *Eumetopias*, *Zalophus* y *Callorhinus*, pero distinto de *Arctocephalus* u otros otáridos más basales, en donde no hay solapamiento (ver anexo 4.3).

La bula timpánica posee una proyección posterior bien desarrollada y forma un ángulo entre sus márgenes lateral y posterior de aproximadamente 90 grados, como en otros otáridos, salvo *Eumetopias* o *Proterozetes*. Ventralmente, la superficie de la bula es bulbosa y se distingue una ornamentación compleja, no llegando al nivel de *Otaria*, pero no son distinguibles sus porciones ecto y endotimpánicas. Su lado medial es transversalmente redondeado.

Lateralmente, su ápice ventral es visible por debajo del proceso mastoideo y se puede observar también en vista posterior (figura 29).

Dentición y alveolos superiores

La hilera dentaria se extiende hasta el nivel de la porción anterior de la fosa temporal, como en MUSM 3628. Se ha conservado en posición el I3 y las raíces del postcanino 2 (P2) izquierdo y el molar 2 (M2) derecho. Ambos especímenes poseen una fórmula dentaria de I1-3, C1, P1-4 y M1-2, como en otros otáridos. MUSM 3608 ha conservado los alveolos incisivos. El I3 es de forma ovalada labiolingualmente y estrecha mesiodistalmente. Su diámetro alveolar es cercano, aunque menor al 150% del I2, por lo cual es considerado incisivo caniniforme,

como en *Otaria*, pero distinto de *H. lomasiensis*. Se ubica posterolateralmente de I2, el cual está en línea recta con I1. Se observa un pequeño diastema entre I3 y el canino. Todos los postcaninos tienen una sola raíz, a diferencia de MUSM 3628 en sus molares (ver anexo 4.3).

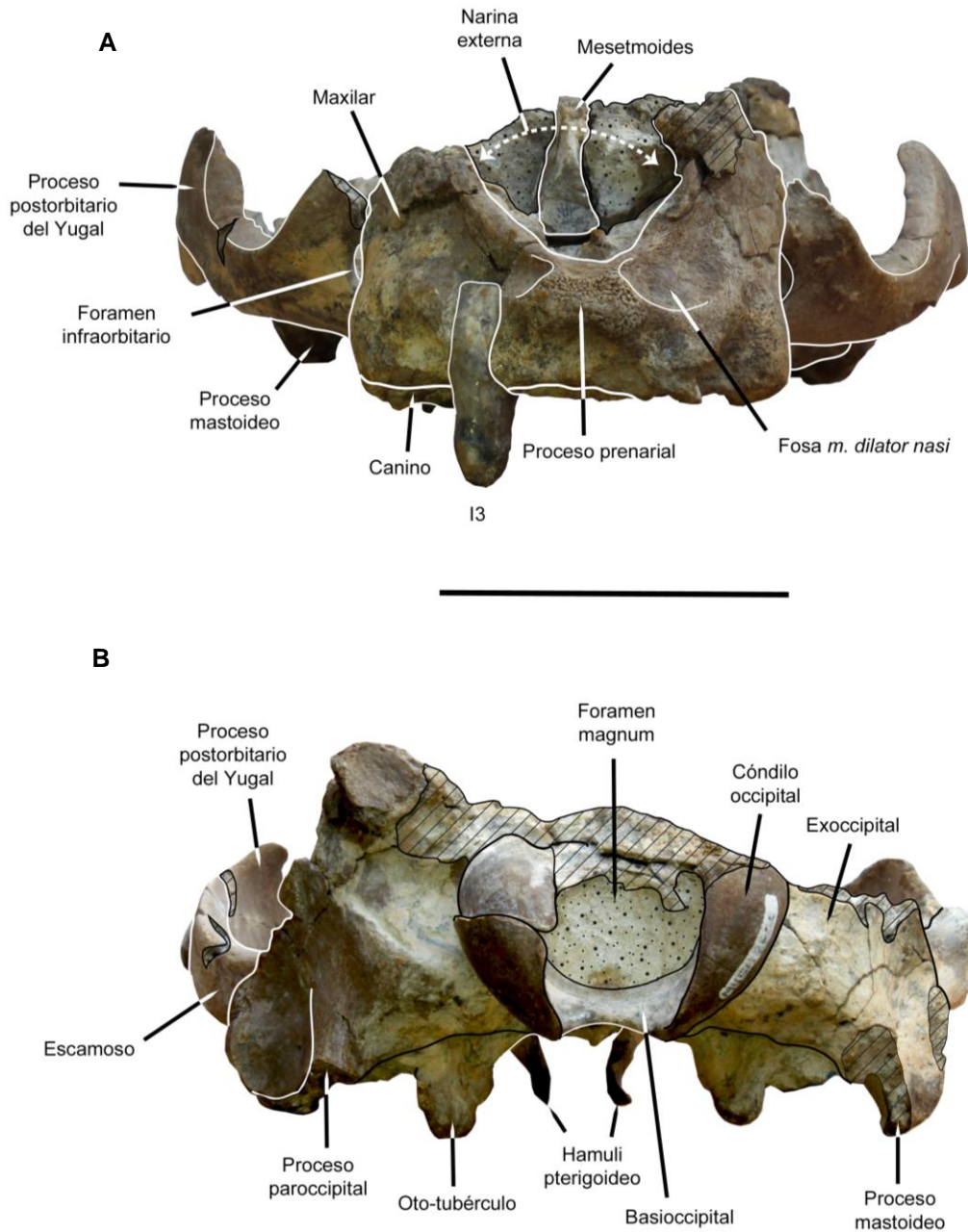


Figura 29. Cráneo de MUSM 3608 en vistas anterior (A) y posterior (B). Las líneas diagonales representan partes erosionadas. Área con puntos representa el relleno de sedimento. Escala = 5 cm.

Mandíbula

La hemimandíbula izquierda de MUSM 3608 conserva la rama mandibular que corresponde a la sección anterior de la rama ascendente, pero no ha conservado la parte dorsal que corresponde a los alveolos postcaninos. Sin embargo, dorsoventralmente se aprecia que esta es alta y robusta, similar a la de MUSM 3628 (ver figura 30 y anexo 4.5). Se observa la raíz del canino, que es robusta. La tuberosidad genial es notable y, como en MUSM 3628, corresponde a la parte más alta de la rama horizontal.

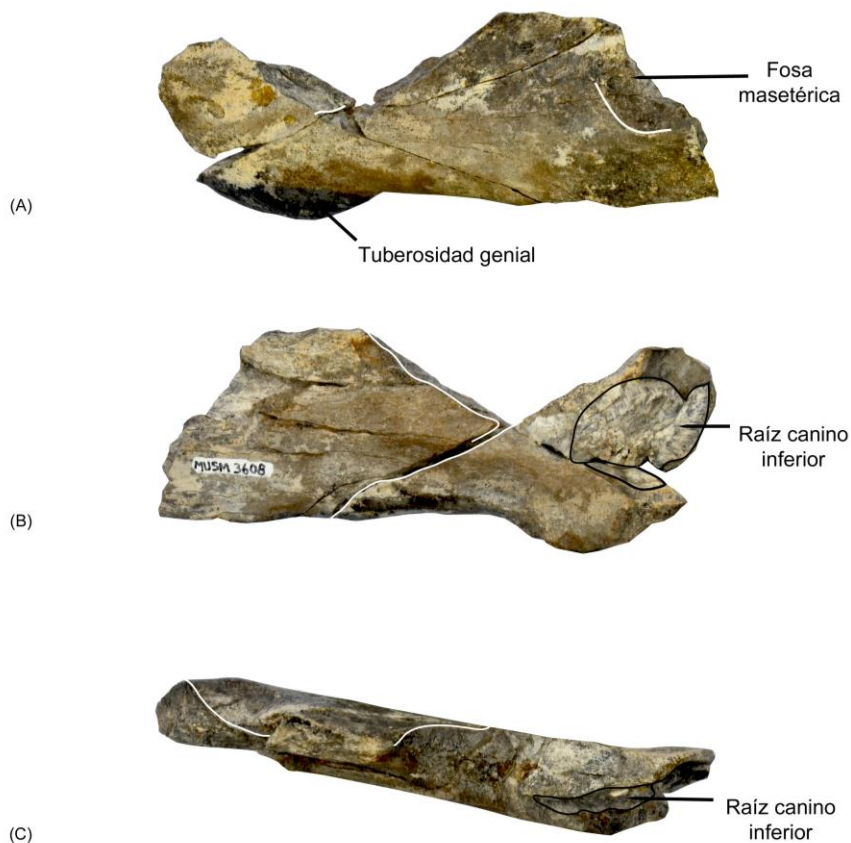


Figura 30. Hemimandíbula de MUSM 3608 en vistas vistas lateral (A), medial (B) y oclusal (C). Escala: 5 cm.

2.3. MUSM 3605

Material referido – Hemimandíbula derecha parcial, y dos tarsos parciales (no descritos). Figura 31, anexo 4.5.

Localidad y edad – Quebrada Caracoles, del distrito de Bella Unión, provincia de Caravelí, en la región Arequipa. Estratigráficamente proviene de la unidad 1 de la formación Pongo, 2-1 Ma (*sensu* DeVries, 2020).

Mandíbula

La morfología general de la mandíbula de MUSM 3605 concuerda con lo visto en MUSM 3628, salvo por la extensión de la sínfisis mandibular, que recae más posteriormente que este último. Se le incluye en este taxón en base a la tuberosidad genial prominente y los dientes p2-p3 bilobulados.

Hemimandíbula de tamaño y morfología similar a la de MUSM 3628 (ver anexo 4.5). Esta conserva solo parte de la rama horizontal, dorsalmente la parte que corresponde a la hilera dentaria hasta p3 y ventralmente hasta casi llegar al área para la inserción del *m. digastricus*. Solo conserva el canino en posición y un postcanino (p2 o p3) aislado. El canino erupcionado, su tamaño con relación a los postcaninos, así como la robustez de la rama horizontal indican que es un espécimen macho adulto. La hemimandíbula es dorsoventralmente alta. Medialmente, la sínfisis mandibular es de forma elipsoidal, no fusionada y rugosa. La tuberosidad genial está fuertemente marcada, como en MUSM 3628, pero en MUSM 3605 se extiende hasta p3. Esto da un aspecto sinuoso al margen ventral de la rama horizontal. En este punto alcanza su máxima expansión dorsoventral. Lateralmente, se encuentran algunos forámenes mentonianos de pequeño diámetro, entre p3-p1.

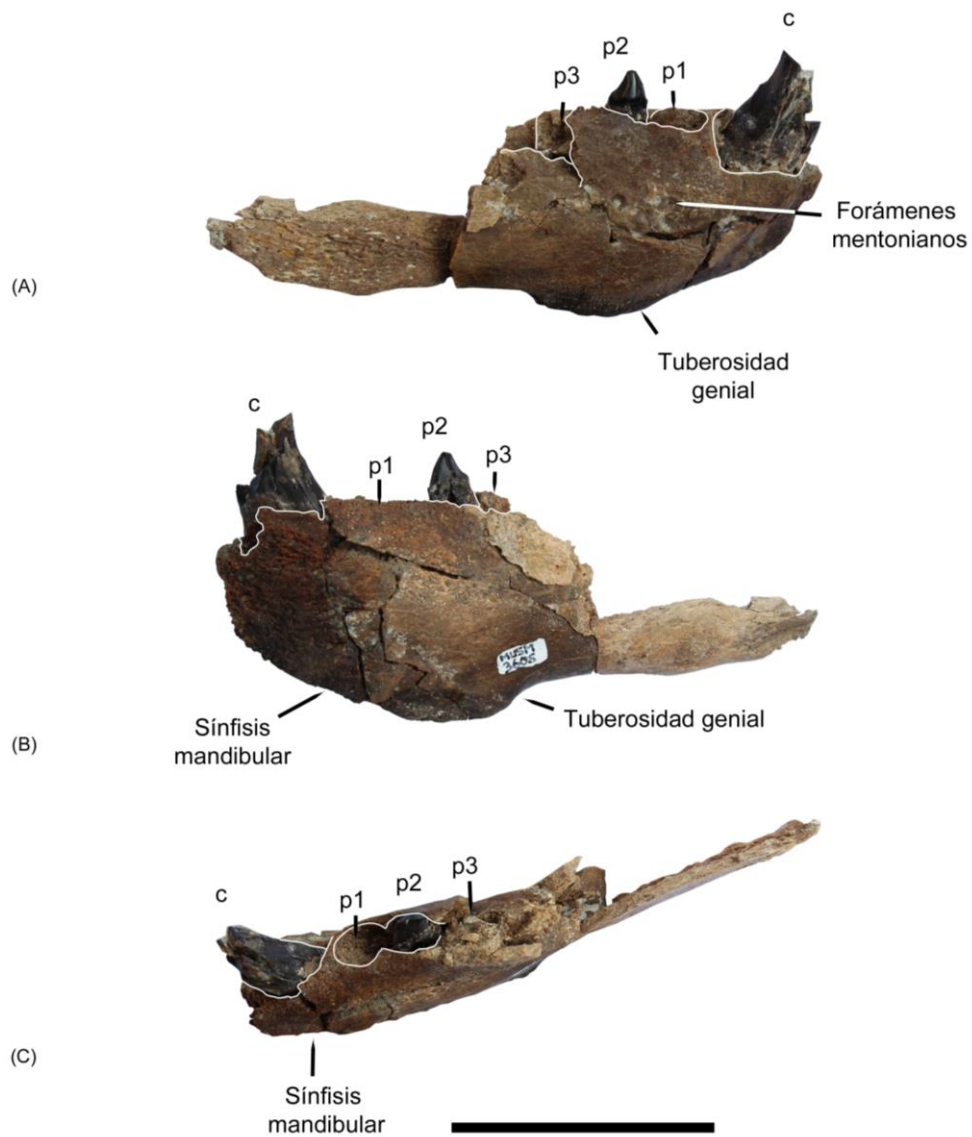


Figura 31. Hemimandíbula derecha de *Hydrarctos* sp. nov. (MUSM 3605) en vistas lateral (A), medial (B) y oclusal (C). Escala = 5 cm.

Dentición y alveolos inferiores

Se pueden distinguir los alveolos incisivos. El fragmento del canino que está preservado ha sufrido algunas rajaduras, dejando expuesta parte de la dentina. Sin embargo, la forma cónica y vertical del diente es distinguible, pues resalta en tamaño respecto a los alveolos postcaninos conservados. Es claro el diastema entre el canino y el p1. El p1 es de igual dimensión que el p2, aunque este es uniradicular.

El alveolo de p2 es bilobulado. El alveolo de p3 está parcialmente preservado, con residuos de la raíz de dicho diente. El postcanino preservado tiene una raíz bilobulada y encaja tanto en p2 como en p3.

2.4. MUSM 3624

Materiales – Vértebras cervical (1) y torácicas (4) parciales, estérnebras (2) parciales (no figuradas), báculo parcial, fémur izquierdo, tibia y fíbula izquierdas, pes izquierdo completo y pes derecho parcial (no figurado), pertenecientes a un individuo adulto joven, macho. Figura 32.

Localidad y edad – Aguada de Lomas, distrito de Bella Unión, provincia de Caravelí, en la región Arequipa. Formación Pongo, unidad 2, 2-1 Ma (*sensu* DeVries, 2020).

Vértebras y estérnebras

Solo se preservó parte del proceso transversal de una vértebra cervical (figura 32, F), de posición incierta. Las vértebras torácicas poseen facetas articulares no fusionadas, indicador de la madurez incompleta del individuo. Estas están preservadas sin distorsión, pero con partes del proceso espinoso o de la superficie articular de la postcigapófisis faltantes. El canal o foramen neural es de pequeño diámetro, en comparación con el centro. Las tres torácicas figuradas (figura 32, G) tienen igual diámetro y se observan también tamaños similares de las facetas costales.

Las dos estérnebras conservadas son rectangulares lateralmente, de similar tamaño y subcirculares en sección transversal. Tienen erosionadas las superficies articulares.

Báculo

Se ha preservado la porción proximal y el cuerpo del báculo anterior al ápex (figura 32, A-C). El cuerpo disminuye progresivamente su diámetro distalmente y es dorsoventralmente más alargado. La porción proximal presenta un bulbo rugoso, de menor diámetro que el cuerpo. Lateralmente, el margen dorsal del cuerpo es ligeramente convexo distalmente y el margen ventral casi recto. Ventralmente se observa el surco uretral, que es poco profundo y es más notable a medida que se distancia de la porción proximal. Paralelamente a este y a partir de la mitad del cuerpo hacia la porción distal se observan a ambos lados proyecciones ventrales cortas, con pequeños nódulos cónicos desarrollados y escasamente separados. Dorsalmente tiene una superficie curvada, lisa. Estas características del cuerpo son variables en algunas especies (Durán y Oliva, 1981). Por ejemplo, *Otaria* puede presentar una proyección ventral a manera de quilla, ninguna proyección o proyecciones laterales similar a lo visto en MUSM 3624. *Zalophus* también presenta una condición similar, pero las proyecciones ventrales con nódulos se presentan más proximalmente. Morejohn (1975) demostró la utilidad filogenética del ápex del báculo, pero esta porción no está preservada en este espécimen.

Aleta posterior

La morfología del fémur es en general conservadora (ver figura 32, D, E). El fémur tiene fusionadas las epífisis. La cabeza del fémur no posee la *fovea capitis* para el ligamento *teres femoris*, como es usual en los otáridos y está a la misma altura que el trocánter mayor. El cuello femoral es corto. Posteriormente, la fosa trocantérica esta ausente y la fosa intertrocantérica es muy superficial. El trocánter menor es

pequeño, pero está erosionado. La diáfisis es corta y plana anteroposteriormente. Los cóndilos lateral y medial están inclinados lateralmente de manera ligera y separados por una fosa intertrocantérica no muy profunda. Anteriormente, la superficie patelar es amplia y rectangular. No se encontraron restos de la patela.

La tibia y fíbula (figura 32, H, I) están bien preservadas salvo por la región articular proximal. Estas están fusionadas proximalmente, como en los otáridos corona. El calcáneo (figura 32, J, K) presenta una plataforma secundaria del sustentáculo amplia, a diferencia del material referido a *H. lomasiensis* de Muizon (1978). Esta es la condición derivada, pues dicha plataforma está ausente en *Thalassoleon* y en los odobénidos basales. El proceso mediano en el tubérculo calcáneo está ausente, como es usual en los otáridos. El *pes* es morfológicamente conservador, y sigue el patrón usual de los otáridos (figura 32, L).



Figura 32. Elementos postcraneanos de *Hydrarctos* sp. nov., MUSM 3624. Báculo en vistas dorsal (A), lateral (B) y ventral (C). Fémur izquierdo en vistas anterior (D) y posterior (E). Vértebra cervical (F) y torácicas en vista lateral (G). Tibia y fíbula izquierdas en vistas anterior (H) y posterior (I). Calcáneo derecho en vistas astragalar (J) y plantar (K). *Pes* izquierdo en vista dorsal (L). Escala: 5 cm

2.5. MUSM 3598

Material referido – Región temporal derecha fragmentaria, hemimandíbula izquierda parcial. No figurados: escafolunar, carpos (7), falanges (3). Figura 33.

Localidad y edad – Quebrada Caracoles, del distrito de Bella Unión, provincia de Caravelí, en la región Arequipa. Formación Caracoles, 2.7 Ma (Ochoa et al., 2021).

Temporal

Se ha preservado parcialmente lo que corresponde al proceso mastoideo, parte de la bula timpánica (ectotimpánico) y el proceso postglenoideo del temporal derecho. El tamaño es similar al de un individuo adulto. La erosión del proceso mastoideo no permite ver si tiene una conexión con la cresta nugal y tampoco su dimensión real, pero este proceso no contacta con el postglenoideo (ver fig. 33, C), como en *Otaria*. De igual forma, no se ha preservado el borde lateral del ectotimpánico ni su conexión con el canal carotideo. El fragmento preservado es plano y la poca ornamentación visible se ubica hacia el lado lateral. Ventralmente, posee proyecciones ventral y posterior u oto-tubérculo (*sensu* Loza et al., 2016) notables. En la figura 33 E se nota su proyección ventral, que es comparable a lo visto en MUSM 3608, por lo que tentativamente se sugiere que pertenecen a la misma especie. No obstante, esta región no se ha preservado en *H. lomasiensis* o MUSM 3628.

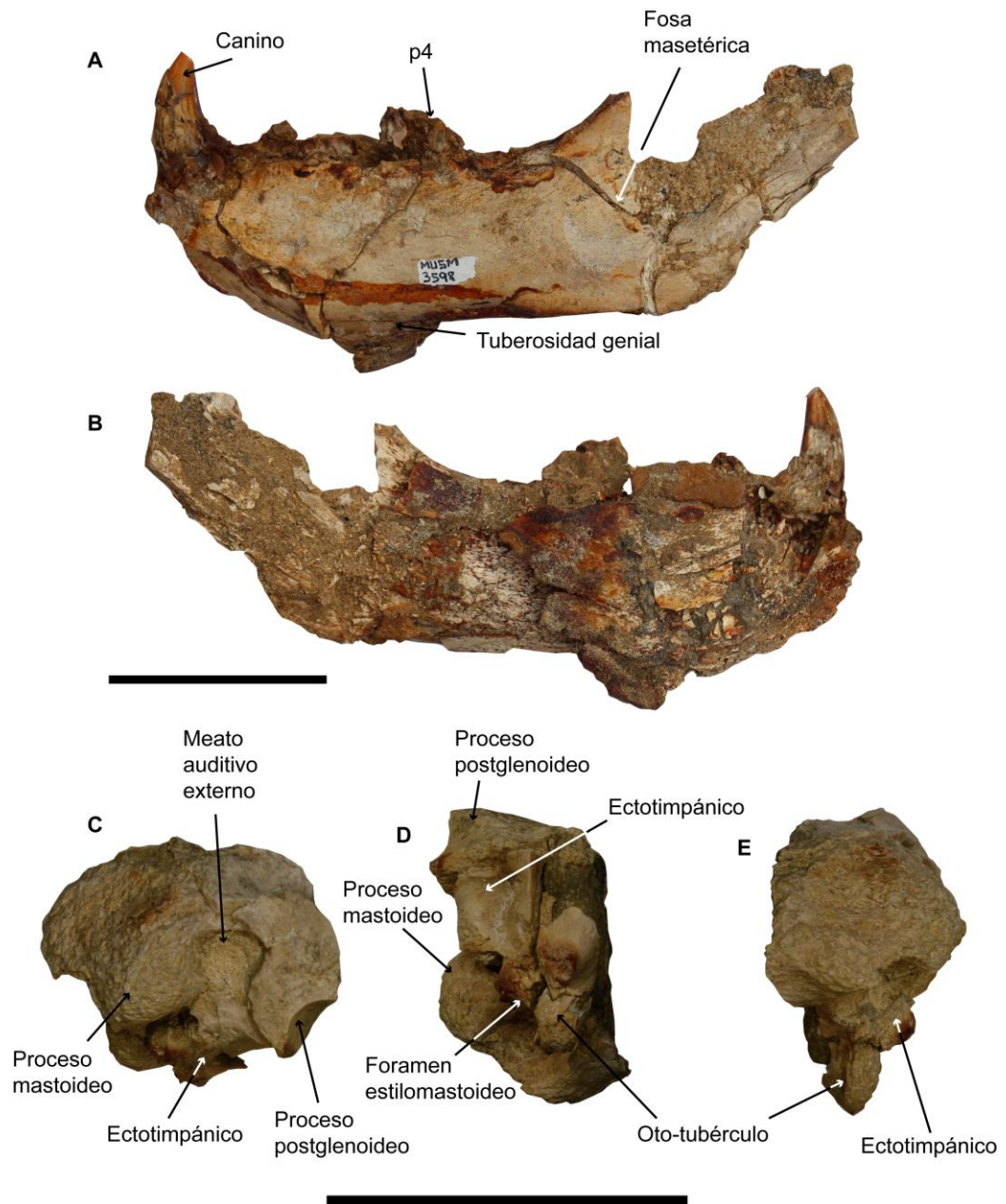


Figura 33. Hemimandíbula izquierda de MUSM 3598 en vistas lateral (A) y medial (B). Región temporal en vistas lateral (C), ventral (D) y anterior (E). Escala: 5 cm

Hemimandíbula

Hemimandíbula de dimensiones similares a la de MUSM 3628 y 3608, por lo que se infiere que corresponde a un macho adulto. Solo el lado lateral de la rama horizontal se ha conservado, aunque con algunas fracturas propias de la preservación (figura 33). Esta alcanza su máxima altura en la tuberosidad genial, la

cual es prominente, a diferencia de *H. lomasiensis*. Se observan algunos forámenes mentonianos al nivel de p1-p3. La fosa masetérica solo se ha conservado en el área de la rama horizontal, pero es notable su profundidad. Es distinguible la base amplia del proceso coronoides, que se alza desde la altura del inicio de la fosa masetérica. El borde posterior conservado continúa por encima de la hilera dentaria, lo cual indica que el cóndilo mandibular se alza por encima de esta. No es posible distinguir el proceso marginal de MUSM 3628. El canino está preservado en su lado labial. Su diámetro sugiere que pertenece a un individuo macho. Los alveolos postcaninos son indistinguibles por la mala preservación. El único diente postcanino preservado (presumiblemente p4) está fracturado transversalmente, separado en dos y gran parte de la corona no se ha preservado.

2.6. MUSM 3707

Material – Hemimandíbula izquierda parcial, sin dentición. Figura 34.

Localidad y edad – Quebrada Caracoles, distrito de Bella Unión, provincia de Caravelí, en la región Arequipa. Estratigráficamente proviene de la formación Caracoles, 2.7-1.9 Ma (Ochoa et al., 2021).

Descripción – El espécimen corresponde al de un macho adulto basándose en el diámetro del canino respecto a los postcaninos y la fosa masetérica profunda. La forma general, las medidas morfométricas (*e.g.* la longitud mandibular, longitud de la hilera dentaria postcanina, que ocupa cerca de la mitad de la longitud mandibular, y la altura dorsoventral de la rama horizontal en relación a la longitud mandibular), el cóndilo mandibular por encima del margen dorsal de la rama horizontal y la forma sinuosa del margen ventral son similares a lo visto en el género *Hydrarctos*.

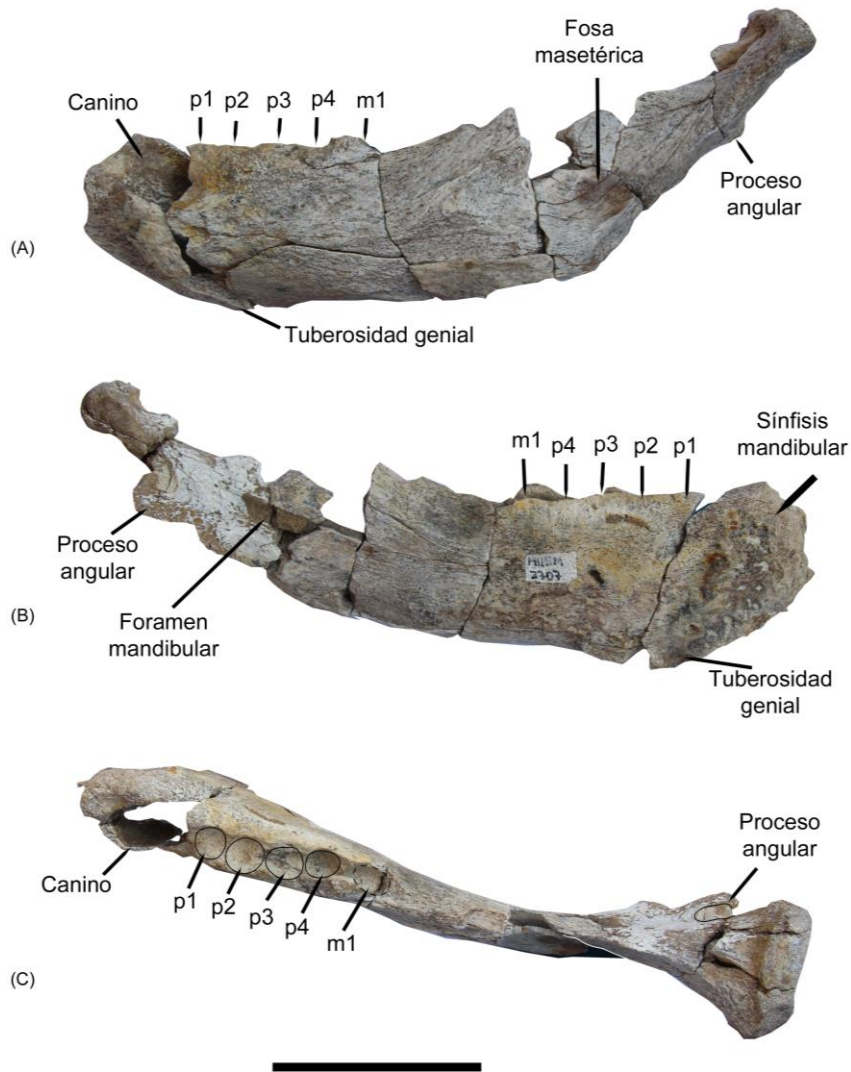


Figura 34. Hemimandíbula izquierda de MUSM 3707 en vistas lateral (A), medial (B) y oclusal (C). Escala: 5 cm

Algunas estructuras no han sido preservadas o están erosionadas, como gran parte del proceso coronoides, la superficie dorsal de la rama horizontal y la parte medial posterior. Debido a ello, el proceso marginal no es distinguible y solo se observa el canal del foramen mandibular, que está orientado posteroventralmente. La parte conservada de la plataforma medial del proceso angular tiene una ligera proyección medialmente (también como en *Hydrarctos*). No se han conservado los dientes y

los alveolos erosionados tampoco indican claramente si son uniradiculados o biradiculados. En vista ventral, se puede observar una sínfisis mandibular de superficie rugosa y ovalada, cuya tuberosidad genial se proyecta posteriormente hasta el nivel del alveolo de p2.

Este espécimen es referido a *Hydrarctos* sp. nov. sobre la base de la tuberosidad genial prominente, tamaño mesiodistal de p1 similar que p2-p4 y m1 mesiodistalmente similar a p1-p2.

A modo de sintetizar la información sistemática de todos los especímenes descritos se presenta el siguiente cuadro:

Código	Taxón	Unidad geológica	Edad
MUSM 3624	<i>Hydrarctos</i> sp. nov.	Fm. Pongo, nivel 2	2-1 Ma
MUSM 3605	<i>Hydrarctos</i> sp. nov.	Fm. Pongo, nivel 1	2-1 Ma
MUSM 3608	<i>Hydrarctos</i> sp. nov.	Fm. Caracoles	2.7-1.9 Ma
MUSM 3598	<i>Hydrarctos</i> sp. nov.	Fm. Caracoles	2.7-1.9 Ma
MUSM 3628	<i>Hydrarctos</i> sp. nov.	Fm. Caracoles	2.7-1.9 Ma
MUSM 3707	<i>Hydrarctos</i> sp. nov.	Fm. Caracoles	2.7-1.9 Ma
MUSM 2014	<i>Hydrarctos</i> cf. <i>H. lomasiensis</i>	Fm. Caracoles	2.7-1.9 Ma
MP UNI 04	<i>Hydrarctos lomasiensis</i>	Fm. Caracoles *	2.7-1.9 Ma *

3. Análisis filogenético de Pinnipedimorpha, con énfasis en Otariidae

Las topologías para los análisis de búsqueda de árboles más parsimoniosos se presentan a continuación. En el primer análisis, con pesos iguales y caracteres no ordenados y con todos los UTOs, se obtuvieron doce árboles más parsimoniosos cuyo árbol de consenso (Figura 35) obtuvo la siguiente estadística: (CI = 0.365, RI = 0.583, longitud = 458 pasos).

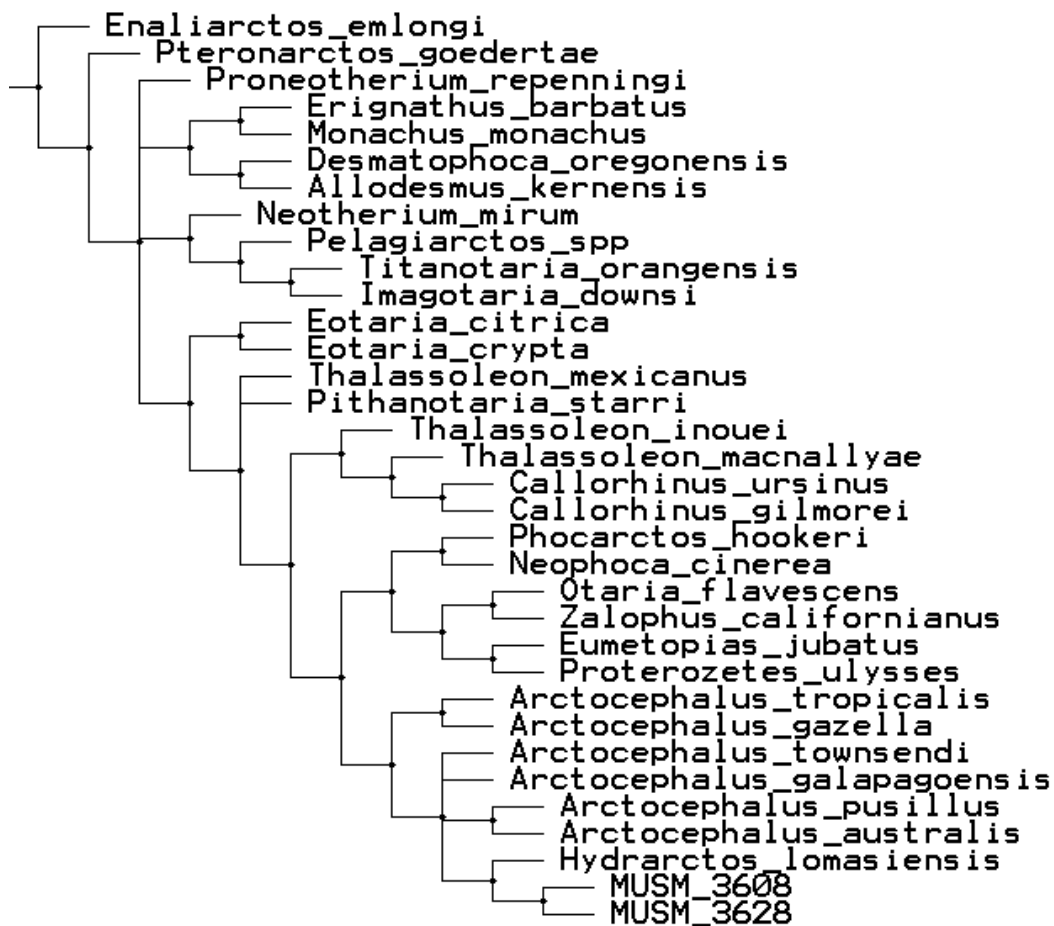


Figura 35. Árbol de consenso del primer análisis filogenético de Pinnipedimorpha

En el segundo análisis (figura 36), con pesos iguales, pero con la exclusión de algunos UTOs (*Allodemus*, *Imagotaria*, *Monachus*, *Titanotaria*, *Pelagiarctos*), se recupera la misma topología que el primer análisis, pero con estadísticas ligeramente más robustas. El árbol de consenso (CI = 0.439, RI = 0.695, longitud = 380 pasos) se obtuvo a partir de dos árboles más parsimoniosos. Estos últimos difieren solamente en la posición de *A. townsendi*, como taxón hermano de *A. galapagoensis* + *A. pusillus* + *A. australis* o formando un clado con *A. galapagoensis*, que es clado hermano, a su vez, de *A. pusillus* + *A. australis*. De esta forma, el árbol de consenso forma una politomía en la posición de *A. townsendi*.

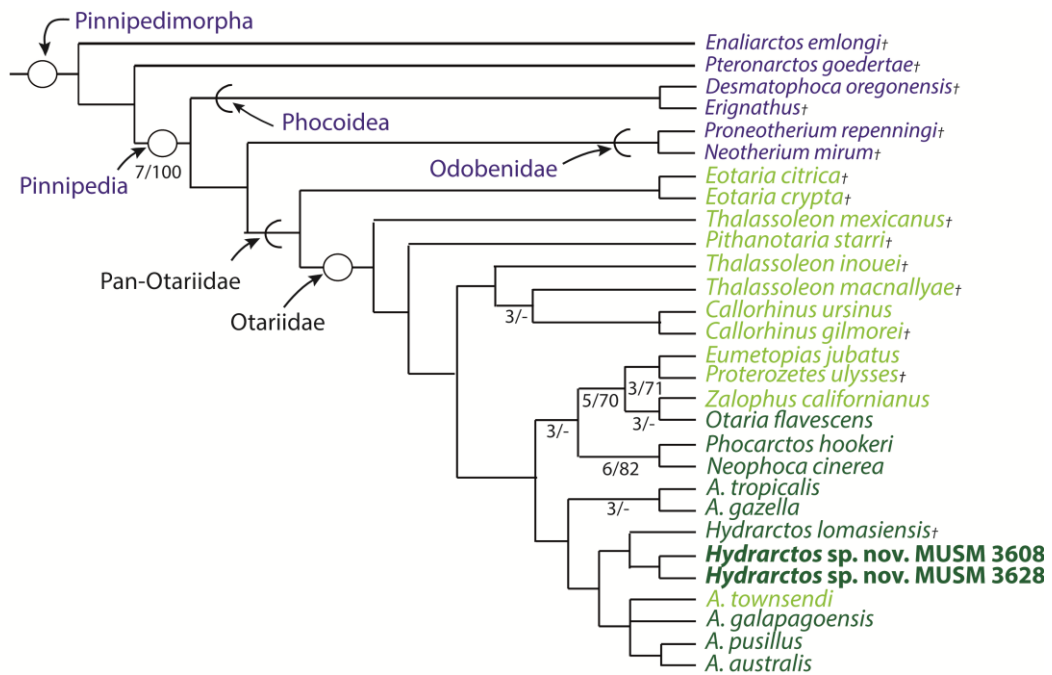


Figura 36. Árbol de consenso del segundo análisis filogenético de Pinnipedimorpha enfatizando las relaciones filogenéticas entre los otáridos. Los valores de soporte Bremer/Bootstrap se muestran en algunas ramas (Bootstrap <50% no figurado). Los clados principales definidos filogenéticamente se representan como nodos (círculos) o ramas (semicírculos). Se distinguen las especies distribuidas en el hemisferio norte (verde claro) y en el sur (verde oscuro). La divergencia de los nodos (cuadrado) se basa en los datos moleculares de Yonezawa et al. (2009) y Lopes et al. (2021).

El tercer análisis (figura 37) pero usando pesos implicados de Goloboff (K=3.00), obtuvo dos árboles más parsimoniosos. Las estadísticas del árbol de consenso (CI = 0.430, RI = 0.583, fit = 35.37), así como los soportes Bremer y Bootstrap en los clados, son menos robustos respecto al segundo análisis.

El cuarto análisis obtuvo también dos árboles más parsimoniosos, cuyas estadísticas del árbol de consenso son las siguientes: CI = 0.436, RI = 0.698, longitud = 383

pasos). La topología es la misma que la del segundo análisis (figura 36), y solo tiene tres pasos adicionales.

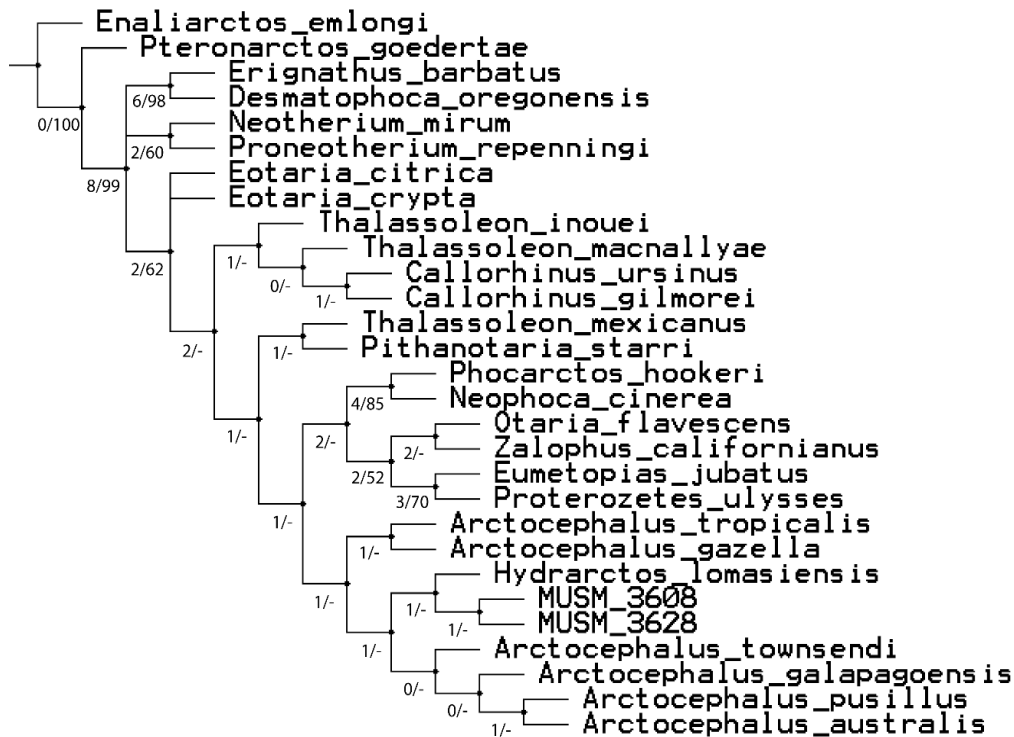


Figura 37. Tercer análisis filogenético de Pinnipedimorpha. Árbol de consenso con pesos implicados (K=3) con los valores de soporte en cada rama (Bremer/Bootstrap)

Las permutaciones a partir del segundo análisis, con solo un miembro de *Arctocephalus*, como en algunos trabajos previos (e.g. Vélez-Juarbe, 2017; Barnes et al., 2006), generan una posición basal para *Arctocephalus* respecto a *Phocarctos* + *Neophoca* (ver figura 38). En los análisis que incluyen *A. australis* y *A. pusillus*, este género forma un clado con *Hydrarctos*, más no cuando se incluye a *A. tropicalis*. Por otro lado, no se recupera como clados hermanos a MUSM 3608 y 3628, salvo en el análisis que incluye a *A. pusillus*. *Otaria* también ocupa una posición distinta, basal respecto al clado *Z. californianus* y *Eumetopias* +

Proterozetes en el análisis con *A. tropicalis*. Sin embargo, como en los otros análisis, los clados no tienen buen soporte en ninguna de las topologías propuestas.

Los resultados del segundo (figura 36) y tercer análisis (figura 37) difieren topológicamente en (1) la resolución a nivel supragenérico, entre Phocoidea (Phocidae + Desmatophocidae), Odobenidae y Pan-Otariidae, (2) la resolución de *Eotaria* spp. respecto a Otariidae y (3) la posición de *T. mexicanus* y *Pithanotaria starri* o la del clado *T. inouei* + *T. macnallyae* + *Callorhinus* spp. respecto al resto de Otariidae. A nivel supragenérico, análisis moleculares y morfológicos soportan una relación más cercana entre odobénidos y otáridos, la cual es recuperada en el segundo análisis, con buen soporte (SBB = 7/100) para Phocoidea (*Desmatophoca* + *Erignathus*) como clado hermano de Otarioidea (Odobenidae + Otariidae). En segundo análisis también se resuelve la topología para las especies de *Eotaria*, la cual concuerda con los resultados de Vélez-Juarbe (2017). *Eotaria* spp. forman un clado que es hermano respecto a Otariidae, pero con bajo soporte (SBB = 2/51) debido posiblemente a la condición bastante fragmentaria de los mismos. Por último, la posición de *Pithanotaria* o *T. mexicanus* como taxones hermanos o formando clados hermanos sucesivos respecto al resto de otáridos extintos y actuales es mayoritariamente recuperado en otros análisis (e.g. Deméré y Berta, 2005; Churchil et al., 2014a; Vélez-Juarbe, 2017) y concuerda con el segundo análisis.

Por consiguiente, se describen y discuten, en adelante, los resultados en base al segundo análisis filogenético (figura 37).

Enaliarctos y *Pteronarctos*, como en otros análisis, son sucesivamente clados hermanos del grupo corona Pinnipedia. Los clados *Pteronarctos* + Pinnipedia y Pinnipedia muestran buen soporte de Bremer/Bootstrap (SBB) en ambas cladogramas. La condición monofilética de Odobenidae y Pan-Otariidae fue recuperada, así como la del clado Phocoidea, este último bien soportado (SBB = 2/97).

Pan-Otariidae, conformado por *Eotaria* spp. y el clado Otariidae, es recuperado en el segundo análisis en base a: un metacónido reducido y la forma lanceolada del protocónido.

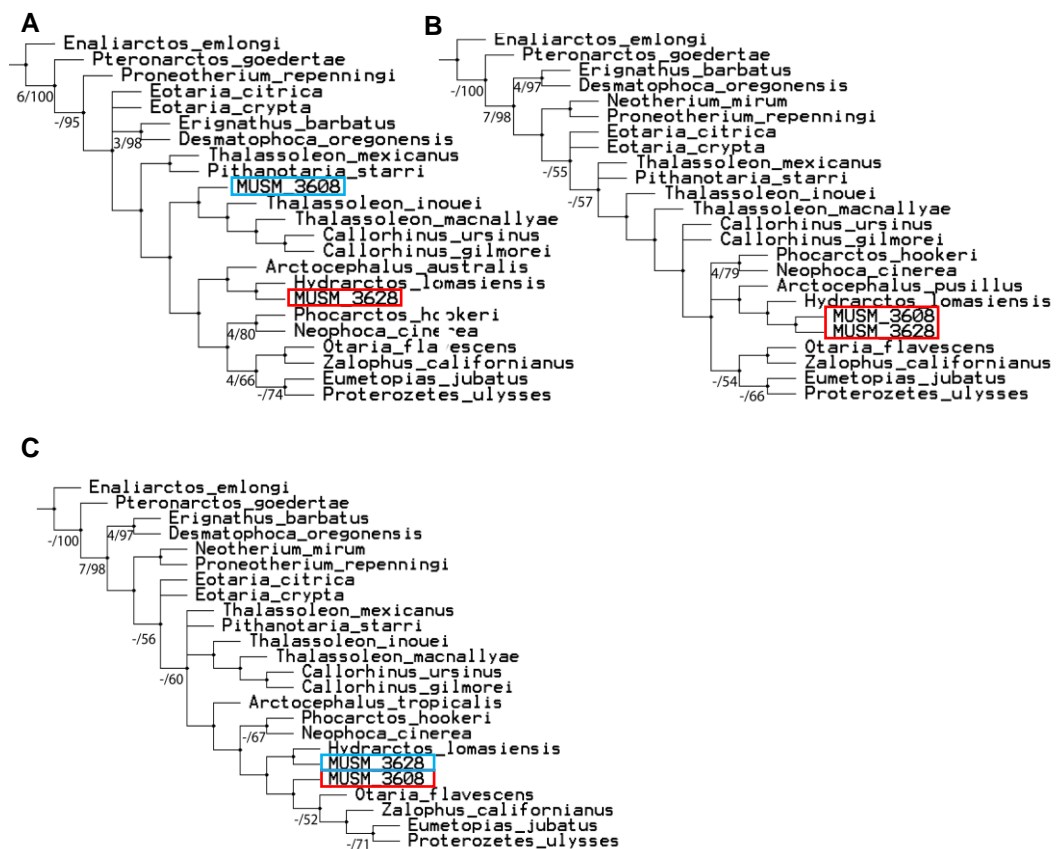


Figura 38. Permutaciones de árboles de consenso de Pinnipedimorpha, incluyendo solamente a *Arctocephalus australis* (A), *A. pusillus* (B) y *A. tropicalis* (C). Los valores de soporte en cada rama (Bremer/Bootstrap) se muestran a partir de SBB \geq 3/50.

Otariidae es recuperado con poco soporte (SBB = 2/-), con tres sinapomorfías: corona de los postcaninos estrecha transversalmente y de dimensión similar o más corta que alta mesiodistalmente, paracónido e hipocónido reducidos o ausentes y m2 ausente. Dentro de Otariidae la mayoría de los taxones fueron recuperados con poco soporte. *T. mexicanus* y *Pithanotaria* son los taxones más basales respecto al resto de otáridos. *T. inouei* y *T. macnallyae*, a su vez, se recuperaron como clados hermanos sucesivos del linaje del lobo marino del norte *Callorhinus* spp. La relación entre *C. ursinus* y *C. gilmorei* solo tiene moderado soporte de Bremer (SBB = 3/-) posiblemente por la poca codificación de la especie paleontológica.

El clado *T. inouei* + *T. macnallyae* + *Callorhinus* spp. fue recuperado también en las hipótesis de Boessenecker y Churchill (2015) y Vélez-Juarbe (2017), aunque con escaso soporte (SBB = 2/-). Se recuperó el clado “Otariinae” (*i.e.* *Otaria*, *Phocarctos*, *Neophoca*, *Zalophus*, *Eumetopias* y *Proterozetes*), con bajo soporte estadístico (SBB = 3/-), y comparten siete sinapomorfías: forma rectangular del basioccipital, foramen lacerado posterior expandido transversalmente, caja craneana que se une suavemente con la región orbitaria, occipital visible como una cuña triangular muy pequeña en vista dorsal, presencia del cingulo labial de los postcaninos superiores, p2 uniradicular y gran tamaño corporal (> 300 kg.). Dentro de “Otariinae”, el clado formado por *Phocarctos* y *Neophoca cinerea* tiene soporte moderado (SBB = 6/82), es también recuperado por Yonezawa et al. (2009), y es el grupo hermano de *Otaria* + *Z. californianus* y *Eumetopias* + *Proterozetes*. A su vez, *Otaria* y *Z. californianus* comparten siete sinapomorfías, aunque sin mucho soporte (SBB = 3/-): margen dorsal plana del cráneo en la región interorbitaria en vista anterior, márgenes lateral y posterior de la bula timpánica forman un ángulo de aproximadamente 90°, mandíbula con un proceso angular amplio y que forma una

plataforma medial pequeña, la hilera dentaria superior se extiende al nivel de la base maxilar del arco cigomático, coronas de P3-P4 con dos cúspides y el paracono enfatizado y longitud de la hilera dentaria inferior corta.

Se recuperó a *A. tropicalis* y *A. gazella* como taxones basales respecto al clado conformado por *Hydrarctos* + MUSM 3608 + MUSM 3628 y *A. townsendi* + *A. galapagoensis* + *A. pusillus* + *A. australis*. Un análisis adicional (no mostrado) sin incluir *Hydrarctos* + MUSM 3608 + MUSM 3628 recupera a *Arctocephalus* como monofilético. Sin embargo, ambas topologías tienen poco soporte estadístico (SBB = 2/-). Por otro lado, se ubica a *Hydrarctos* como taxón hermano de MUSM 3608 + MUSM 3628.

VI. DISCUSIÓN

1. Topología general

Las relaciones de parentesco entre los clados principales de Pinnipedia (*i.e.* “Enaliarctinae”, Phocidae, Odobenidae, Otariidae, Desmatophocidae) aún distan de tener un consenso en los análisis que usan datos morfológicos. Hasta el momento, solo se han hecho dos análisis filogenéticos (*i.e.* Berta y Wyss, 1994; Patterson et al., 2020) enfocados en resolver las relaciones dentro de Pinnipedimorpha. Otros trabajos se enfocan mayormente en clados específicos (*e.g.* Desmatophocidae, ver Tate-Jones et al., 2020) y usando pocos outgroups, debido posiblemente a que varios caracteres no son informativos para todos los grupos. Sin embargo, es usual encontrar mayoritariamente topologías formando el clado Phocidae + Odobenidae en lugar de Otarioidea (Odobenidae + Otariidae), aunque en cualquiera de los casos, se tiene un bajo soporte estadístico (Tate-Jones et al., 2020). El resultado del presente análisis, usando caracteres no ordenados y con pesos iguales (figura 34), es uno de los pocos (ver también Boessenecker y Churchill, 2018) que concuerdan con las filogenias moleculares (*e.g.* Flynn & Netbal, 1998; Flynn et al., 2005; Arnason et al., 2006; Agnarsson et al., 2010; Higdon et al., 2007; Wolsan & Sato, 2019) en señalar una relación próxima entre otáridos y odobénidos. Los trabajos recientes usan andamiajes moleculares o análisis combinando datos morfológicos y moleculares (*e.g.* Churchill et al., 2014a; Berta et al., 2015; Vélez-Juarbe, 2017; Patterson et al., 2020) para dar mayor resolución y un mejor soporte estadístico en los clados. Los análisis netamente morfológicos por el momento tienen valores de soporte bajos para varios clados, en parte porque algunos taxones tienen varios caracteres no codificados debido al estado de preservación de los fósiles y también

porque varios estados de carácter se presentan independientemente en varios taxones (homoplásicos).

La presente hipótesis filogenética de Otariidae difiere topológicamente también de las propuestas anteriores (Berta y Deméré, 1986; Deméré y Berta, 2005; Churchill et al., 2014a), aunque coincide con las filogenias morfológicas en identificar un “Arctocephalinae” parafilético y un “Otariinae” monofilético, como lo visto en Deméré y Berta, 2005, Barnes et al., 2006 y Churchill et al., 2014a. La problemática de resolver sus relaciones de parentesco guarda relación con su historia natural y evolutiva, bien debido a eventos de hibridización entre especies, usualmente simpátricas (*e.g.* *Arctocephalus australis* x *Otaria*, Franco-Trecu et al. 2016; *Eumetopias* x *Zalophus*, Miller et al. 1996; *Zalophus californianus* x *Otaria*, Brunner 2002), siendo más común entre las distintas especies de *Arctocephalus* (King, 1983), o bien por una clasificación incompleta de linaje (cuando el polimorfismo ancestral persiste en eventos de especiación sucesivos) debido a una cladogénesis muy rápida (ver Lopes et al. 2020), lo cual es concomitante con la radiación relativamente reciente de las especies actuales (ver Yonezawa et al. 2009; Oliveira et al., 2017; Lopes et al., 2020). Como consecuencia, la forma craneomandibular de los otáridos tiene un patrón conservador, en comparación con algunas especializaciones ecomorfológicas presentes en las focas actuales o las morsas extintas, como lo discuten Churchill et al. (2014a) o Randau et al. (2019). Este conservadurismo morfológico también se observa en las especies extintas, como *Thalassoleon*, *Pithanotaria*, o los cráneos descritos en este trabajo, que poseen formas muy similares a los actuales lobos marinos (ver anexos).

De acuerdo con los resultados del análisis filogenético, *T. mexicanus* ocupa la posición más basal respecto a otros otáridos y no forma un clado con las otras

especies dentro de ese género, lo cual implica la condición parafilética del género *Thalassoleon*. Esto se evidencia en anteriores análisis (e.g. Berta & Deméré, 1986; Deméré & Berta, 2005; Vélez-Juarbe, 2017), aunque debe tenerse en cuenta el estado fragmentario de *T. inouei* o *T. macnallyae* en comparación a *T. mexicanus* y que la descripción de material más completo de estas especies es necesario para esclarecer su monofilia. A su vez, *T. inouei* y *T. macnallyae* son taxones hermanos sucesivos del linaje anagenético de *Callorhinus* (ver Boessenecker, 2011). De esta forma, la monofilia de “Arctocephalinae” no fue recuperada en este trabajo, lo cual es congruente con análisis más recientes.

Recientemente, el primer análisis filogenético usando genomas completos de otáridos ha sido hecho por Lopes et al., (2020), mejorando la resolución respecto a anteriores filogenias en base a pocos genes mitocondriales y DNA nuclear y que no tenían un consenso en sus topologías. La filogenia de Lopes et al. (2020) presenta puntos importantes, confirmados por algunas de las hipótesis previas: (1) la monofilia de “Arctocephalinae” y “Otariinae” no es sustentada, (2) *C. ursinus* es clado hermano del resto de otáridos actuales, (3) se recupera al género *Arctocephalus* como monofilético, (4) *Otaria* y *Phocarcos* conforman grupos hermanos sucesivos de *Arctocephalus* spp, conformando un “clado austral” propuesto por Churchill et al. (2014a). Esta topología es, por el momento, únicamente consistente con lo propuesto en el análisis morfológico con armazón molecular de Vélez-Juarbe (2017) y coincide también en las relaciones de *Arctocephalus* de Churchill et al. (2014a). El resultado del presente análisis coincide en recuperar a *C. ursinus* a la base del grupo corona (ver figura 36), pero falla en identificar la parafilia de “Otariinae”, aunque este clado fue recuperado con bajo soporte (SBB = 3/-). Asimismo, también se coincide en recuperar al género

Arctocephalus como monofilético y a *A. tropicalis* como uno de los clados más basales dentro del género *Arctocephalus*. Las relaciones de los *Arctocephalus* restantes, sin embargo, tienen escaso soporte en el presente análisis, por lo que deben ser tomadas como preliminares. En otras topologías, con datos moleculares, *A. tropicalis* + *A. pusillus* divergen primero del resto de *Arctocephalus* (e.g. Yonezawa et al., 2009; Churchill et al., 2014a; Oliveira et al., 2017; Lopes et al., 2020), lo cual pone en cuestión la posición cercana de *A. pusillus* respecto a *A. australis*, así como la de *A. gazella* como taxón hermano de *A. tropicalis*, rescatadas en este trabajo.

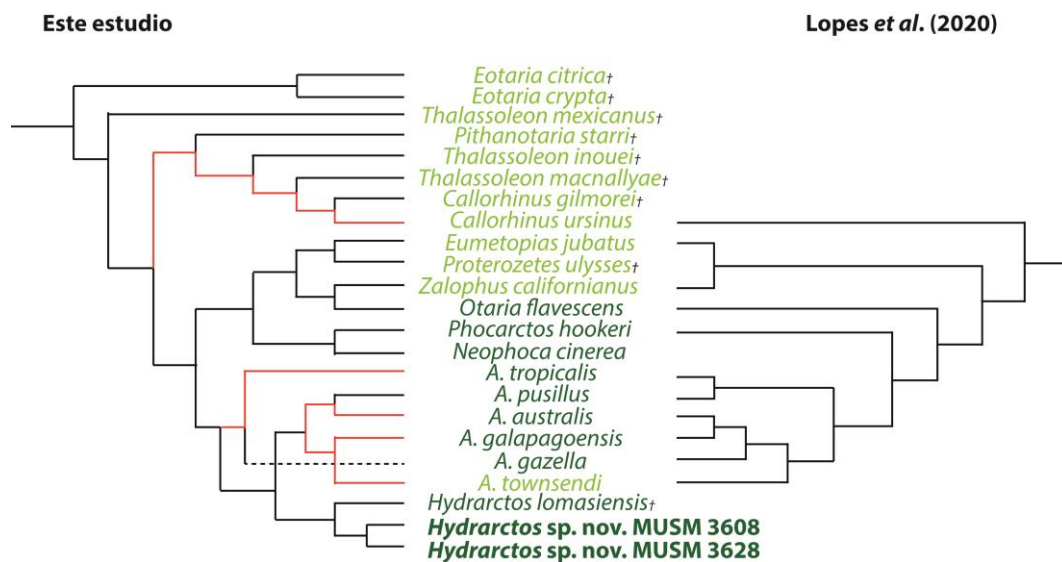


Figura 39. Comparación entre la hipótesis filogenética generada en este estudio y la hecha en base a genomas, de Lopes et al. (2020). Las ramas en rojo son las que coinciden entre ambas. Taxa del hemisferio norte se representan en verde claro y las del hemisferio sur en verde oscuro.

Por otro lado, se rescata a *A. australis* con mayor afinidad a *A. galapagoensis* y *A. townsendi* que con *A. tropicalis* (ver figura 39). Esto, en parte, es congruente con las hipótesis con criterios morfométricos (Brunner, 2004) y moleculares (Wynen et al., 2001; Higdon et al., 2007; Yonezawa et al., 2009; Lopes et al., 2020), que

señalan una relación más próxima entre *A. australis* y *A. galapagoensis*. Posiblemente, la inclusión de *A. philippii* y *A. forsteri* habría dado una topología alternativa.

2. Posición filogenética del clado *Hydrarctos*

Hydrarctos lomasiensis ha sido recuperado en distintas posiciones filogenéticas en los estudios donde se le ha incluido, como un taxón basal respecto a los otáridos corona + *T. macnallyae* (Berta & Deméré, 1986), como un “otariino” formando un clado con *Otaria* + *T. mexicanus* + *Eumetopias* + *Proterozetes* (Barnes et al., 2006), como el taxón hermano de *Arctocephalus* spp. (Churchill et al., 2014a) o como taxón hermano de *Otaria* (Varas-Malca et al., 2019, ver figura 40 y anexo 7). Cabe resaltar que ninguna alternativa ha tenido un buen soporte estadístico para su posición. Las permutaciones hechas a partir del segundo análisis (ver figura 36) evidencian, por un lado, la falta de robustez de la topología asignada y, por otro, la variabilidad de caracteres en las especies *Arctocephalus*, la cual debe ser tratada exhaustivamente, incluyendo la mayoría de las especies posibles. Es por esto último que la hipótesis con la que se discute es aquella que incluye todas las especies de *Arctocephalus* (figura 36).

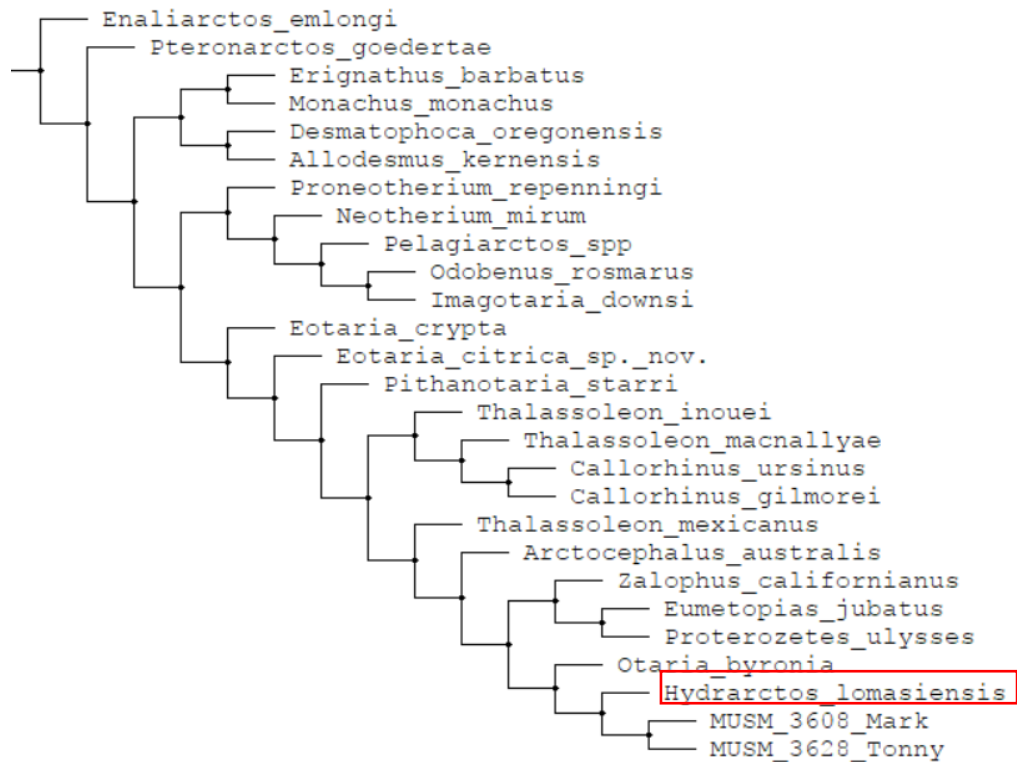


Figura 40. Análisis filogenético de Pinnipedimorpha preliminar, no figurado en Varas-Malca et al. (2019). Árbol más parsimonioso, con pesos iguales.

En el presente estudio, *H. lomasiensis* se posiciona dentro del clado de *Arctocephalus* spp., y además formando un clado interno con los taxones descritos (MUSM 3608 y 3628, ver figura 36). *Arctocephalus* es soportado por seis sinapomorfías: presencia del meato auditivo interno (c. 58[0]), canales para los nervios vestibulococlear y facial separados incipientemente (c. 59[1]), mandíbula con una inserción corta anteroposteriormente para el m. *digastricus* y con una cresta afilada (c. 72[0]), un I3 pequeño e incisiviforme (c. 84[0]), ejes largos divergentes de P4 y M1 en vista lateral que forman un ángulo (c. 82[0]) y la hilera dentaria superior postcanina desviada a la altura del P3 (c. 87[2]). Estas sinapomorfías unen este clado independientemente si se incluye o excluye a *Hydrarctos* + MUSM 3608 + MUSM 3628 del análisis. Los primeros dos caracteres no se han podido codificar para *Hydrarctos*. El segundo es una sinapomorfía inequívoca para *Arctocephalus*.

Según la filogenia, el c. 84 es compartido independientemente en *Arctocephalus* spp., *Hydrarctos*, MUSM 3608 y *Neophoca* (ver anexo 4.3). El tamaño de I3 respecto a otros incisivos es ligeramente variable en las especies de *Arctocephalus*, siendo más grande la diferencia en la especie de mayor tamaño: *A. pusillus*. *H. lomasiensis* y MUSM 3608 estarían en este rango.

El c. 82 es también homoplásico, pues está presente en *Otaria*, *Neophoca*, *Arctocephalus* spp. e *Hydrarctos*. Por último, el c. 87 es una sinapomorfía inequívoca para *Arctocephalus* y es compartida con *Hydrarctos*, pero no con MUSM 3608 o 3628, pues estos presentan el estado plesiomórfico compartido con los “Otariinae” (ver anexo 4.3). Aunque se reconoce al menos una sinapomorfía compartida, el clado no posee un buen soporte (BSS = 2/-), lo cual no permite tener un buen sustento frente a las otras topologías propuestas.

En algunos estudios, usando datos morfométricos craneanos, se ha logrado encontrar diferencias que permiten discernir entre algunas especies (*e.g.* Brunner, 2003; Churchill & Boessenecker, 2016). Oliveira et al. (2008) encontraron útil tres variables craneanas para distinguir poblaciones de *Arctocephalus australis* de Perú y Uruguay, por lo que estas fueron ploteadas en un morfoespacio ternario preliminar usando datos lineales de algunas especies (ver figura 41). Sin embargo, no se pudo discernir a *Hydrarctos* de los *Arctocephalus* spp. e incluso se observa que el morfoespacio de los “otariinae” se solapa.

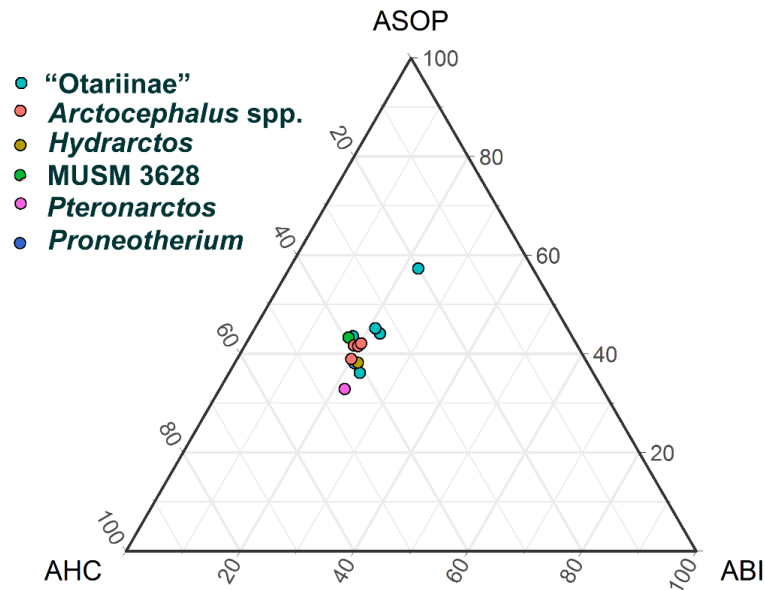


Figura 41. Morfoespacio ternario de las variables craneanas ancho del hocico a la altura de los caninos (AHC), ancho en los procesos supraorbitarios (ASOP) y ancho de la barra infraorbitaria (ABI) en algunas especies de pinnípedos.

En su análisis morfológico inicial, Muizon (1978) incluyó a MP UNI 04 dentro del género *Arctocephalus* en base a: P1-4 uniradiculados, paladar poco profundo, P4 y M1 implantados oblicuamente y M2 biradiculado. Estos caracteres son de importancia filogenética, pero encuentran presentes más ampliamente en la familia. También mencionó varias diferencias respecto a *Arctocephalus*, así como varios caracteres compartidos con *Otaria*, como: apófisis palatal del palatino no sobrepasa el nivel del M2, sínfisis mandibular corta (al nivel de P1) y alineada, rama horizontal mandibular alta, proceso coronoides y cóndilo mandibular de altura similar, borde ventral mandibular ligeramente cóncavo, bula timpánica poco bulbosa, con ornamentación y con proyección posterior, basioccipital de forma trapezoidal y dientes yugales (postcaninos) superiores con cúspides accesorias poco desarrolladas. De estos, los primeros cuatro caracteres son principalmente descriptivos. El borde sinuoso de la mandíbula (c. 69[1]) es compartido con algunos

“otariinos” como *Neophoca*, *Phocarctos* y MUSM 3628 (no preservado en MUSM 3608) (ver anexo 4.6). La bula timpánica poco bulbosa (plana o cóncava) (c. 55[2]) tiene una distribución amplia, se presenta en algunos *Thalassoleon*, los “otariinos” incluido *Proterozetes* y también se presenta independientemente en *Callorhinus*. En la presente matriz este carácter no fue codificado debido a que la bula no está lo suficientemente completa (posible deterioro luego de su descripción original de los 70s) y la formulación de este carácter requiere dicha condición. De igual forma, la ornamentación no se codificó, pero esta está presente también en *Callorhinus* y *Eumetopias*. MUSM 3608, *Phocarctos* y *Otaria* comparten la proyección posterior de la bula. La forma trapezoidal del basioccipital (c. 49[0]) se presenta solo en algunos *Arctocephalus* y *Otaria* (ver anexo 4.3). Por último, Muizon menciona la presencia de cúspides accesorias en los dientes yugales (dientes premolares y molares) y es posible que se haya referido a las de M1, donde la cúspide posterior es notoria. El carácter 90 se restringe a P3-P4 en su formulación y, en *Hydrarctos*, estos dientes poseen una minúscula elevación anterior en el cóngulo que es comparativamente desestimable como tal (ver anexo 4.5). Al respecto, Repenning et al. (1971) da a notar la variación, a nivel genérico e incluso intraespecífico, de estas cúspides accesorias en varias especies de *Arctocephalus*, lo cual pone en cuestión la validez filogenética del carácter. De igual forma que en *Arctocephalus*, estos caracteres tienen una distribución más amplia.

El argumento filogenético de Berta y Deméré (1986) para considerar a *Hydrarctos* como un taxón basal, incluso más basal que *T. macnallyae*, se centra en dos caracteres que separan a esta especie con el resto de otáridos corona: el cóndilo mandibular elevado muy por encima de la base de la rama ascendente mandibular y una incipiente plataforma secundaria del sustentáculo del calcáneo. El primer

carácter es compartido, como lo expresan Reppening et al. (1971) o Muizon (1981), con *Otaria* y *A. australis*, especies que evolucionaron en el Piazenciano-Gelasiano en el hemisferio sur, en conjunto con *Hydrarctos*, y que no está presente en taxones propios de las radiaciones miocénicas del hemisferio norte, como en *Thalassoleon* o *Pithanotaria*. El segundo carácter es una condición plesiomórfica, presente en los taxones más basales, como *Enaliarctos*, algunos odobénidos basales, *Pithanotaria* y *Thalassoleon* spp. Este carácter posiblemente representa un atavismo, propio del conservadurismo morfológico del postcráneo de los otáridos, pero que en comparación a los numerosos caracteres craneodontarios que documentan una evolución más reciente, carece de tener un significado más trascendente.

Por su parte, Barnes et al. (2006) recuperó a *Hydrarctos* posicionado dentro del clado de los “Otariinae”, y aunque varios caracteres son compartidos con las especies de este grupo artificial (ver diagnóstico diferencial), los caracteres que soportan dicha posición (hámulo pterigoideo dorsoventralmente desarrollado, la parte posterior del proceso cigomático del yugal lobular, curvado ventralmente, y el arco cigomático expandido dorsoventralmente) necesitan ser evaluados en un contexto más amplio pues no han sido tomados por otros investigadores.

Muizon tuvo la certeza de identificar algunos caracteres compartidos con *Arctocephalus* y *Otaria*, lo cual brinda un argumento adicional sobre la naturaleza artificial de “otariinos” y “arctocephalinos”. Sin embargo, la combinación de los caracteres diagnósticos, así el poco soporte de la posición filogenética, no permiten sostener la proposición hecha por Muizon (1978) de considerar a *Hydrarctos* dentro del género *Arctocephalus*. En realidad, *Hydrarctos* comparte caracteres tanto con el clado austral (*Otaria*, *Neophoca*, *Phocarctos*, *Arctocephalus*) como con los taxones del Pacífico norte: *Eumetopias*, *Proterozetes*, *Callorhinus* y muy pocos con

Thalassoleon, lo cual sugiere una posición dentro del clado corona. Los taxones basales, como *Thalassoleon*, comparten características tanto con “enaliarctinos” y odobénidos basales, como la escotadura posterior a la base del proceso coronoides muy estrecho, basioccipital ancho y con forma trapezoidal, foramen infraorbitario grande, dientes postcaninos (p2-p4) biradiculados, las cuales no están presentes en *Hydrarctos*. *Thalassoleon* y *Pithanotaria* comparten adicionalmente la presencia de un cóngulo en el I3 (plesiomorfía) y una pequeña cúspide posterior, además de algunos caracteres plesiomórficos postcraneanos, como la posición distal del proceso teres del radio y la fusión de la tibia y fíbula (Deméré & Berta, 2005) que no son observados en el clado corona y tampoco en *Hydrarctos*.

De particular interés es la redefinición del biocrón de *Hydrarctos lomasiensis*. La ausencia de otáridos en los niveles superiores de la formación Pisco que afloran en Sacaco (4.5 Ma, ver Ochoa et al. 2021), la existencia de un hiato sedimentario entre las fms. Pisco y Caracoles (que implica ausencia de restos fósiles en el área) y la presencia en la Fm. Caracoles de un material referido a esta especie (MUSM 2014), sugieren una aparición más tardía de *H. lomasiensis* en el registro fósil (contra Churchill et al. 2014a), el cual puede restringirse entre 2.7 – 1.9 Ma. De esta forma, los tiempos de divergencia estimados para *Otaria* (3.03 Ma) y *Arctocephalus* (2.80 Ma) ligeramente se solapan con el biocrón de *H. lomasiensis*, y esto sugiere que (1) es posible que el ancestro de estas especies haya ocupado la misma área geográfica que *Hydrarctos*, (2) que hayan podido ocurrir eventos de hibridización con este último o (3) que *Hydrarctos* sea ancestro de estos géneros y que exista un linaje fantasma que se extiende hasta el evento fundador. Respecto a este último punto, el presente estudio no da soporte a dicho escenario debido a que esto implica que *Hydrarctos* se posicione fuera de Otariidae corona debido a las posiciones de *Otaria*

y *Arctocephalus* en el árbol. Sin embargo, cualquiera de estos escenarios alternativos tiene repercusiones en el pool génico de los otáridos del sur y explica, en parte, la posición inestable de *Hydrarctos* en el árbol filogenético.

El análisis morfológico comparativo y filogenético también mostró un clado hermano de *H. lomasiensis*, con caracteres que no guardan afinidad con *Arctocephalus* spp. Esto indica que hubo un evento de especiación para esta especie entre 3-2 Ma, concomitante con la radiación de los otros lobos marinos australes.

Por otro lado, existen diferencias entre los especímenes estudiados. La única diferencia descrita entre MUSM 3608 y 3628 es el enraizamiento del M2, sin embargo, esto podría corresponder a la variación intraespecífica, propia de estas especies. Algunas variaciones dentarias en los pinnípedos se describen en el trabajo de Drehmer et al. (2004; 2015), Loch et al. (2010). En adición, la escasa preservación de ciertas partes en ambos especímenes imposibilita una comparación más detallada. Dada la diferencia en edad de por lo menos 1 Ma, es posible formen parte de una misma entidad taxonómica, por lo que se prefiere un criterio conservador y asignarlos de esta forma por el momento.

3. Sobre el otárido más antiguo del hemisferio sur

El registro más antiguo de un otárido en el hemisferio austral corresponde a un fémur aislado proveniente del sitio fosilífero Duynefontyn (o Duinefontein), en la estación nuclear de Koeberg, ubicado en las costas de Sudáfrica. Avery y Klein (2011) asignan a este espécimen como una nueva especie de *Arctocephalus* en base a comparaciones con este género y con focas. Aunque esta asignación es tentativamente significativa y su registro es utilizado como punto de calibración en

algunos estudios biogeográficos recientes (*e.g.* Churchill et al. 2014a; Lopes et al., 2020), Avery y Klein no dan mayores detalles sobre la inclusión en ese género, más allá de distinciones evidentes (*e.g.* presencia del trocáncer menor) que permiten una asignación más familiar que específica. Odobénidos extintos también presentan este trocáncer, incluso lo conservan especies tan derivadas como el odobenini *Ontocetus* del Plioceno de EE.UU.; sin embargo, no se han reportado odobénidos en el hemisferio sur por el momento y la diferencia de tamaños excluye una asignación a esta especie. La comparación con fémures de otros otáridos (este estudio, figura 40), si bien es importante para corroborar lo propuesto por dichos autores, evidencia el patrón conservativo del postcráneo en el clado (ver comparativamente el fémur de *Thalassoleon*, figura 40, F, Reppening & Tedford, 1977), lo cual se condice con su escasa presencia en las matrices filogenéticas de otáridos. Pocos estudios dan detalles sobre las diferencias entre fémures y de estos, el número de individuos analizados es estadísticamente poco significativo (*e.g.* Pérez-García, 2003) seguramente por la escasez de elementos postcraneanos en las colecciones científicas. Por ejemplo, Borella et al. (2018) mencionan diferencias entre *A. australis* y *Otaria*, tales como la proyección caudal del trocáncer mayor, el borde distal de la *trochlea ossis femoris*, la depresión en la norma medial del *condylus medialis* y el ancho de la fosa intercondilar distal. Por su parte, Cadegan-Sepúlveda (2013) también encuentra distinciones en la elongación del cuello de la cabeza femoral y la forma sigmoidea y contorneada de la diáfisis en estas dos especies. Considerando estos caracteres en los fémures de algunas especies mostradas en la figura 34, no resultan evidentes tales distinciones pues son características que varias especies comparten y que tampoco permiten distinciones a nivel de “Otarinae” y “Arctocephalinae”.



Figura 42. Comparación de fémures de otáridos adultos seleccionados en vista posterior. Escala = 5cm, salvo en A y H (estimados). (A) espécimen de Sudáfrica (Avery y Klein, 2011), (B) y (C) *A. pusillus* (AMNH M-81702 y LACM 52358 respectivamente), (D) *A. galapagoensis* (AMNH M-100341), (E) *Z.californianus* (AMNH M-90106), (F) *T. macnallyae* (UCMP 112809), (G) *Eumetopias* (AMNH M-38400), (H) *N. cinerea* (BMNH 1968-9-96-25).

El fémur de Duinefontein es considerablemente similar a *A. pusillus* en forma y rango de tamaño (figura 42, A y B). Sin embargo, algunas características como la fosa trocantérica profunda o el trocánter menor prominente son variables en esta especie (figura 42, B y C), lo cual también puede permitir una asignación tentativa a *Zalophus*, por ejemplo (figura 42, E). Posiblemente el mayor tamaño de los

“Otariinae”, como *Eumetopias* y *Neophoca* (figura 42, G y H), excluye una asignación a dichos géneros. Análisis morfométricos posteriores podrían dar argumentos más sólidos para una identificación más apropiada. Dicho esto, se propone mantener la identidad del fémur sudafricano como un Otariidae indeterminado por el momento.

Respecto a la edad geocronológica, los sedimentos aflorados en Duinefontein pueden ser correlacionados con las capas fosfáticas superiores (5.15 Ma, Zancleano) de la formación Varswater, que aflora en otra localidad (Langebaanweg). Algunos autores (*e.g.* Thomas & Ksepka, 2012; Govender, 2015; 2019) basan sus trabajos en esta correlación para poner en contexto a fósiles de pingüinos, cetáceos y tiburones. Sin embargo, Avery y Klein (2011) ponen en cuestión una edad precisa para el otárido fósil en base a las características litológicas del nivel fosilífero, pues pueden también corresponder a niveles superiores (3.6 – 2.7 Ma) a los aflorados en Langebaanweg. Teniendo en cuenta las similitudes faunísticas a nivel supragenérico entre Sudáfrica y las costas sudamericanas (Fm. Pisco, Perú; Fm. Bahía Inglesa, Chile), es notable la ausencia de lobos marinos durante el Zancleano. El registro fósil indica que las focas son los pinnípedos residentes tanto en América del Sur (Muizon & DeVries, 1985; Valenzuela-Toro et al., 2013; Varas-Malca et al., 2019), como en Australia (Rule et al., 2020) durante este periodo. La reestructuración de las comunidades marinas es reconocida para el final del Plioceno (Pimiento et al., 2017, ver figura 34) y la extinción de las focas en ciertas regiones y las migraciones de lobos marinos hacia el hemisferio sur forman parte de este cambio. Por tanto, se sugiere tomar un criterio conservador y restringir el biocrón del otárido sudafricano a 3.6 - 2.7 Ma. Los lobos marinos de la formación Caracoles corresponden a 2.7 Ma (ver figura 34), por lo

que el registro paleontológico más antiguo de esta familia en el hemisferio sur se circunscribe al Piazenciano.

4. Implicaciones biogeográficas del estudio y relevancia en la consolidación del sistema biótico de Humboldt

Los otáridos reportados en este trabajo tienen implicancias para entender la historia biogeográfica de los pinnípedos en el hemisferio sur. Por el momento, las hipótesis biogeográficas apoyan la dispersión de los lobos marinos desde el Pacífico nororiental y no desde la cuenca noroccidental (Churchill et al. 2014a). Esto tiene sentido si se considera la barrera térmica de dispersión que representó la piscina cálida del Pacífico occidental, cuya temperatura no varió significativamente durante el Plioceno (Fedorov et al., 2015). Durante esta época geológica, se han inferido temperaturas cálidas, con mayor influencia en el hemisferio norte que en el sur, con implicancias significativas en el Pacífico subtropical y tropical. Los modelos climáticos sugieren gradientes térmicos meridional y zonal más reducidos que los actuales y una termoclina más profunda en el Pacífico este, que se traduce en una alteración de los patrones de circulación de Walker (debilitamiento) y Hadley (ampliación) y una débil lengua fría ecuatorial, lo cual propició un evento tipo ENSO prolongado, denominado El Padre (Fedorov et al., 2013; Haywood et al., 2016; aunque ver Zhang et al., 2014). Las condiciones cálidas afectan la distribución de los peces pelágicos, principalmente la anchoveta, haciendo que estos migren meridionalmente o hacia zonas más profundas en busca de condiciones frías, lo cual implica periodos de búsqueda de alimento más

prolongados por parte de los lobos marinos, en detrimento de su densidad poblacional (crías, jóvenes y machos viejos perecen), como sucede en eventos ENSO (ver Trillmich y Ono, 1991; Arntz y Farhbach, 1996). Otro factor podría corresponder a una mayor extensión de áreas de alta presión de depredación por tiburones en esta época, la cual actualmente se restringe a la franja tropical y guarda relación con los patrones biogeográficos de los pinnípedos (ver Grady et al., 2019; Ferguson et al., 2008). Las temperaturas mayores en el ambiente tienen influencia en aumento en la tasa metabólica de estos depredadores meso y ectotérmicos, lo cual se traduce en una mayor eficiencia locomotora (velocidad de nado) y por ende mayor efectividad en la caza (Grady et al., 2019). En un escenario cálido como el Plioceno temprano-medio, esta barrera térmica tuvo implicancias biológicas para su dispersión.

Algunos autores (Kohno & Ray, 2008; Yonezawa et al., 2009) justifican una dispersión tardía por la presencia de colonias de odobénidos en las costas tropicales pliocénicas, al tener estas últimas conductas poligínicas, gregarias, similares a las de los otáridos y ocasionando competencia por el espacio de las playas, como aparentemente sugiere la ausencia de registro de otáridos en las costas atlánticas de América del Norte en comparación a las morsas (*e.g. Ontocetus*). Esto es debatible pues las colonias de reproducción de especies simpátricas pueden distribuirse en diferentes playas o islas de un área de afloramiento determinado para evitar confrontaciones (*e.g. A. australis* y *Otaria* en Punta San Juan, Perú, obs. pers., 2018). Además de ello, *Ontocetus* posee adaptaciones craneanas similares a las actuales morsas (ver Kohno y Ray, 2008), consumidoras de invertebrados bentónicos principalmente, por lo que una competencia por recursos tampoco parece un argumento sostenible.

De esta forma, condiciones más propicias para la dispersión podrían haber ocurrido cuando las aguas tropicales tuvieron una TSM menor, bien a los ~ 6 Ma (Yonezawa et al., 2009; Churchill et al., 2014a) o más recientemente (Deméré et al., 2003; Lopes et al., 2020) (ver figura 34), posiblemente al término del periodo cálido del Plioceno medio y el inicio de la glaciación del hemisferio norte (2.97-2.75 Ma). Considerando la reasignación de los registros peruanos y del sudafricano a una edad más reciente (Piazenciano), así como la falta de registro paleontológico anterior al Plioceno, y que el punto de divergencia de los otariidos corona (excluyendo a *Callorhinus*) ocurre a los 5.36 Ma (Lopes et al., 2020), es más plausible que dicha migración haya ocurrido después de las extinciones regionales de las focas del antiguo sistema de Humboldt y del de Benguela (aprox. 4-3 Ma). No obstante, la presencia de focas en las costas de sur australiano, de latitudes similares a las de Sudáfrica, entre 4.31-2.67 Ma (Rule et al., 2020), abre la posibilidad que el solapamiento en su distribución haya sido posible o que al menos haya ocurrido en algunas regiones. En el área de Sacaco se registra un hiato sedimentario entre las últimas capas de la formación Pisco (4.5 Ma) y las capas de la formación Caracoles (2.7 Ma, Ochoa et al., 2021; DeVries, 2020), lo cual dificulta conocer si hubo simpatría entre focas y lobos marinos en estas latitudes. No obstante, dicha simpatría se observa en varias comunidades de pinnípedos en el presente (e.g. Franco-Moreno, 2015), en la cual las distintas estrategias de forrajeo y diversidad de presas hace posible su coexistencia.

Además, las condiciones ambientales en las costas occidentales sudamericanas eran ecológicamente idóneas para el asentamiento de colonias residentes de otáridos. La curva de productividad primaria para las costas del centro-sur del Perú (Pisco) (ver figura 43) muestra correlación con eventos globales (e.g. el bloom biogénico, PaCE

1) de mayor productividad primaria en las zonas de afloramiento costero, al menos durante el Mioceno tardío (6.2-5.6) (Solís-Mundaca, 2018), que está asociado a periodos de TSM más bajas. Esto se condice con la alta diversidad taxonómica y ecomorfológica de las comunidades de vertebrados e invertebrados sustentada a lo largo del Neógeno, en la formación Pisco (ver Marco Teórico), así como las potentes capas de diatomita que se ha acumulado en la Fm. Pisco que indican también una alta productividad primaria y condiciones de afloramiento en ese lapso (Bosio et al., 2020a; Ochoa et al., 2021).

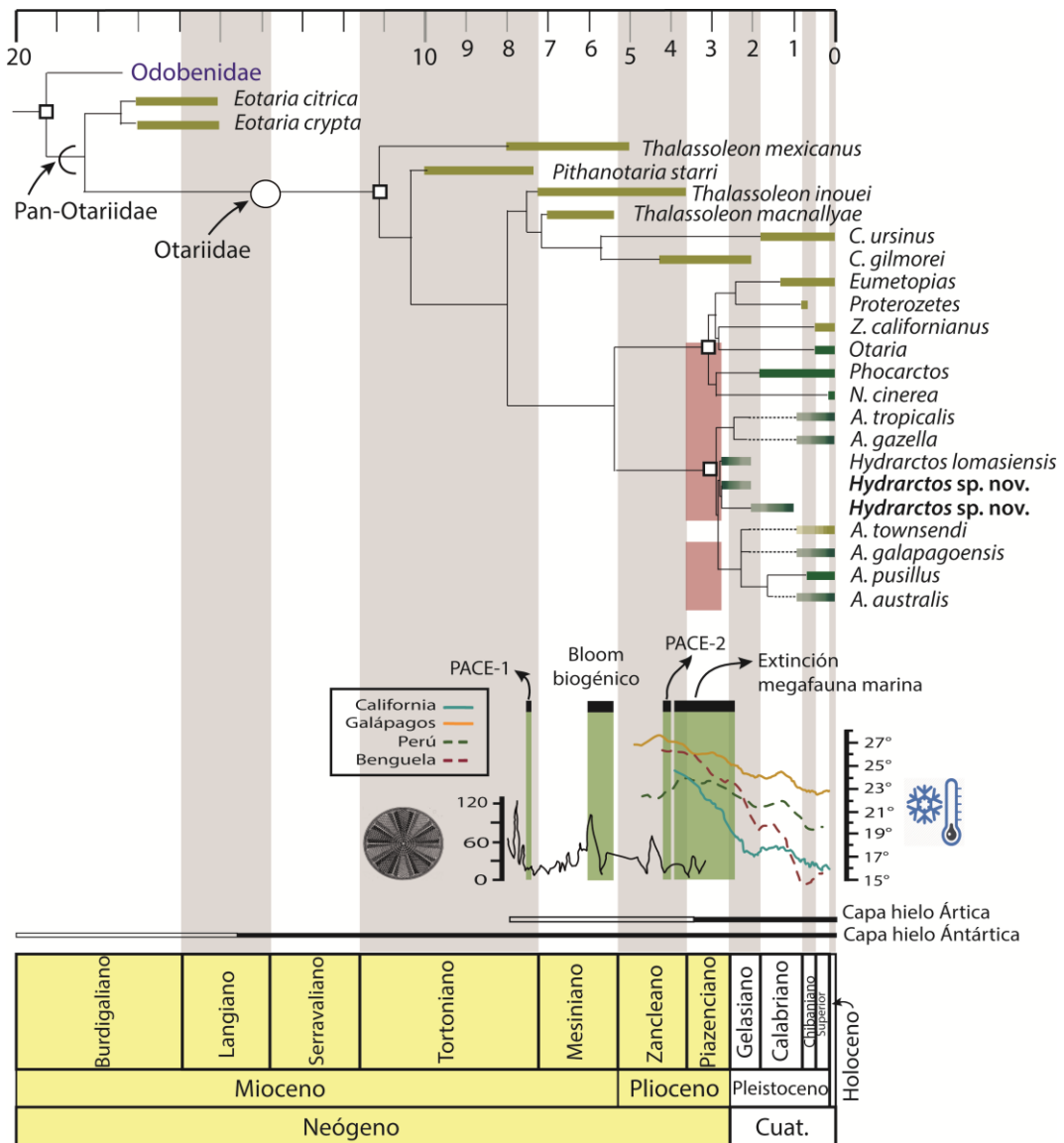


Figura 43. Árbol de consenso del segundo análisis filogenético de Pinnipedimorpha en relación a algunas variables físicas. Los clados principales definidos filogenéticamente se representan como nodos (círculos) o ramas (semicírculos). Los biocrones son tomados de Boessenecker y Churchill (2015), Vélez-Juarbe (2017), Poust y Boessenecker (2017), Tsusuku y Kohno (2020) y Avery y Klein (2011), distinguiéndose aquellos del hemisferio norte (verde claro) y sur (verde oscuro). Los biocrones hipotéticos se representan con barras con el color degradado y líneas discontinuas. La franja roja es el lapso redefinido del registro del otárido sudafricano (Avery y Klein, 2011). La divergencia de los nodos (cuadrados blancos) se basa en Patterson et al. (2020), Yonezawa et al. (2009), y Lopes et al. (2021). La curva de paleoproduktividad primaria (10^6 g C/m²/Ma) para el área de Pisco, Perú, es en base a Solís Mundaca (2018). Los datos de TSM (°C) regionales figuran de acuerdo con Fedorov et al. (2013), e incluyen los sitios ODP 1012 (suroeste de San Diego, California), 846 (sur de las islas Galápagos, Ecuador), 1237 (suroeste de Chala, Arequipa, Perú) y 1034 (oeste de la región Karas, Namibia). Las franjas negra y blanca corresponden al volumen de hielo perenne o parcial respectivamente, para cada hemisferio. La tabla cronoestratigráfica es base a Cohen et al. (2013; actualizada a la versión 2021/05). Cuat. = Cuaternario.

Como en otros estudios (*e.g.* Deméré et al., 2003; Yonezawa et al., 2009), la topología del análisis filogenético sirve de base para proponer una nueva hipótesis biogeográfica, complementado con los puntos de divergencia estimados en la propuesta de Lopes et al. (2020), así como el rango de distribución de las especies actuales. En este caso, se prefiere una posición no definida para *Hydrarctos* y solo será ubicado sobre la base de su biocrón (figura 43). Se pueden identificar tres centros importantes de diversificación de otáridos: las costas occidentales sudamericanas, las costas de Namibia y Sudáfrica y las costas sureñas de Australia y Nueva Zelanda. Se infiere una migración trans ecuatorial hacia el sur de al menos tres poblaciones de linajes distintos, teniendo en cuenta la posición filogenética de *Otaria* y *Arctocephalus*, además de *Hydrarctos*. Estas se asentaron a formar colonias de reproducción en las zonas de afloramiento de las costas sudamericanas occidentales y sudafricanas (el otárido de Duinefontein) durante el Piazenciano, entre 3.6 - 2.7 Ma. En este evento, *Hydrarctos* evoluciona y radia rápidamente en

dos especies, en conjunto con el ancestro de *Otaria* (y posiblemente el *Arctocephalus* ancestral). Por tanto, estos géneros podrían haber sido simpátricos, al menos en las costas occidentales, hasta la extinción de *Hydrarctos*. A los 2.8 Ma, los ancestros de *Phocarctos* + *Neophoca* divergen y se asientan en Nueva Zelanda – Australia, posiblemente a partir del otárido sudafricano. Por su parte, *Otaria* radió rápidamente al Atlántico (~ 2.1 Ma) y formó dos poblaciones con limitado flujo génico interoceánico a partir de entonces (Oliveira et al., 2017).

La distribución actual del género *Arctocephalus* sugiere una especiación alopátrica (Repenning et al., 1971) de rápida diversificación (Lopes et al., 2020), por medio de la Corriente Circumpolar Antártica hacia otras zonas de afloramiento costero. A los 1.19-1.17, *A. tropicalis* (*A. forsteri* y *A. pusillus* también, según Lopes et al., 2020) diverge primero y se asienta en las islas oceánicas al norte de la Convergencia Antártica de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico, en tanto que las otras especies se establecieron en el sur de Australia – Nueva Zelanda y las costas de Namibia - Sudáfrica respectivamente. La radiación más reciente, a los 0.62-0.48 Ma, incluye la migración de *A. townsendi* hacia la zona sur de la corriente de California y el asentamiento de los otáridos sudamericanos *A. australis* y *A. galapagoensis* (y *A. philippi* según Lopes et al., 2020). La expansión del hielo continental hasta los 40° S durante el Pleistoceno (Crespo et al., 2015) podría haber influenciado la migración hacia zonas más tropicales en especies menos termotolerantes, como *A. townsendi* y *A. galapagoensis*, emulando lo hipotetizado para los pingüinos en las Galápagos (ver Vianna et al., 2020). En consecuencia, surgen dos escenarios posibles dependiendo de dónde haya ocurrido la evolución del *Arctocephalus* ancestral (ver figuras 44, 45).

Dados estos escenarios, se tiene preferencia por un escenario en el cual el *Arctocephalus* ancestral tuvo un origen en las costas sudafricanas debido a: (1) el otárido más antiguo es sudafricano, y posiblemente relacionado a *Arctocephalus*, y (2) las especies que habitan en latitudes bajas, como el sudafricano *A. pusillus* o los circumpolares *A. tropicalis* y *A. gazella* (este estudio) divergen mucho antes que los sudamericanos *A. philippi* o *A. australis*. No obstante, el escenario en favor de un origen sudamericano es razonable, pues estas costas representan esta la primera zona de afloramiento importante en su ruta de dispersión, aunque esto es solo especulativo.

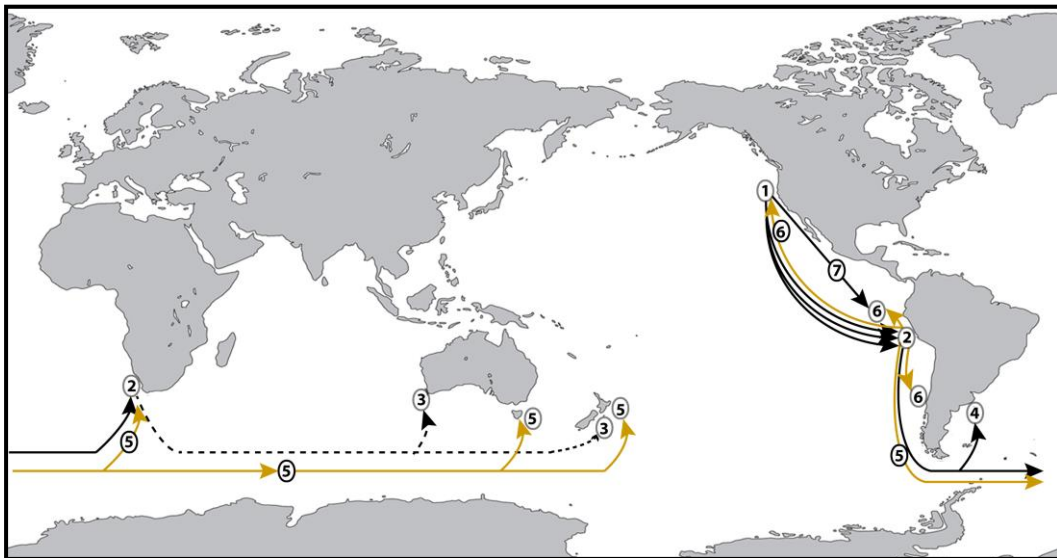


Figura 44. Hipótesis biogeográfica inferida en base al presente análisis. 1. Evolución de los otáridos en el hemisferio norte. 2. Migración y colonización de poblaciones ancestrales de *Otaria*, *Hydrarctos* y *Arctocephalus* a las costas sudamericanas y a las sudafricanas, entre $\sim 3.6 - 2.7$ Ma. 3. Dispersión de los ancestros de *Phocarctos* y *Neophoca*, a los 2.8 Ma. 4. Dispersión de la población atlántica de *Otaria*, a los ~ 2.1 Ma. 5. Dispersión de la primera radiación de *Arctocephalus*, *A. tropicalis*, a los 1.19 – 1.17 Ma. 6. Dispersión de *A. philippi*, *A. australis* y *A. townsendi* a los 0.62 – 0.48 Ma. 7. Dispersión de *Zalophus wolebaeki* a las islas Galápagos, luego de su divergencia a los 0.25 Ma. Línea clara representa la dispersión de *Arctocephalus* spp. La línea discontinua indica una probabilidad menor.

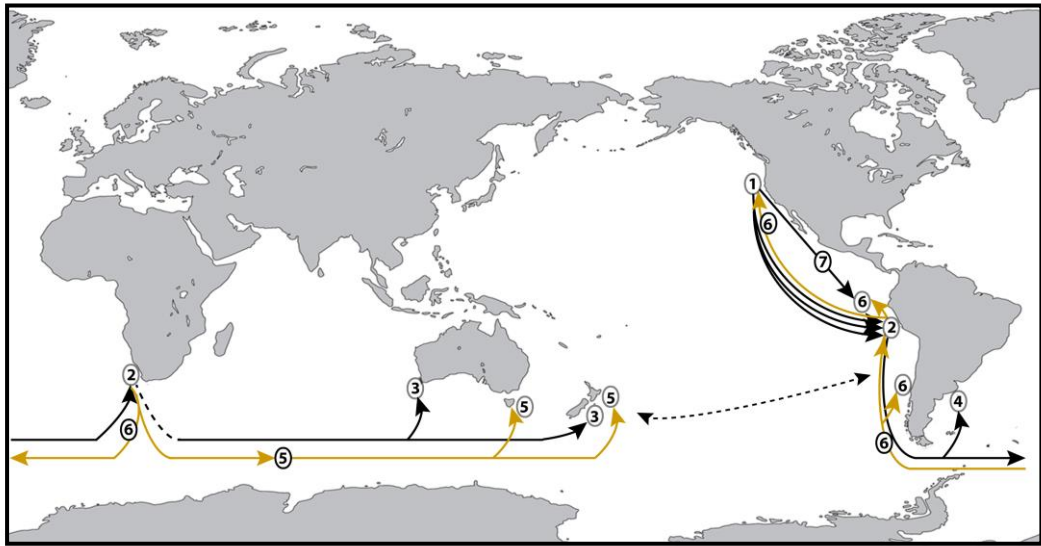


Figura 45. Hipótesis biogeográfica alternativa, considerando un origen sudafricano del *Arcetophalus* ancestral. Los tiempos de divergencia para cada evento son los mismos que en la hipótesis anterior. Línea clara representa la dispersión de *Arctocephalus* spp. La línea discontinua indica una probabilidad menor.

Por el momento, la lista preliminar de vertebrados encontrados en la formación Caracoles (ver anexo 4.7) incluye los lobos marinos descritos, un pinnípedo no descrito de grandes dimensiones, el delfín *Stenella* sp., ballenas Balaenopteridae, aves marinas como Procellariidae, el piquero *Sula* sp., el pingüino *Spheniscus*, tiburones Hexanchidae, Triakidae (*Galeorhinus* sp.), Lamnidae (*Carcharodon carcharias*, *Isurus* sp.), Carcharinidae (*Carcharhinus* sp.), el pez tetraodontiforme *Aluterus* sp., y rayas Myliobatidae. Tiburones con un significativo tamaño corporal (e.g. *Isurus* sp., *C. carcharias* y *Carcharhinus*) seguramente ejercían presión de depredación sobre los lobos marinos y otros componentes de la comunidad biótica. Con excepción de los pinnípedos, la fauna de las costas peruanas a los 2.7 Ma, a nivel genérico, es preliminarmente similar a lo que se observa en el sistema biótico

moderno de Humboldt. Se infiere, por tanto, un evento de extinción en el Plioceno tardío (no registrado por un hiato sedimentario en la cuenca Pisco) que alcanzó a las focas, perezosos acuáticos, cocodrilos longirostros, delfines-morsa, aves gigantes *Pelargornis*, entre otros taxones mio-pliocénicos, lo cual debe estar relacionado con la extinción pliocénica de la megafauna marina asociada al deterioro de los ambientes neríticos a escala global (Pimiento et al., 2017). Comparativamente, en el Pacífico norte también se reporta una reestructuración de su fauna para el Plio-Pleistoceno, con la extinción de las morsas *Dusignathinae* y algunas *Odobenini*, mysticetos *Herpetocetinae*, algunos *Balaenidae* y *Balaenopteridae* arcaicos, marsopas arcaicas, y odontocetos *Delphinapterinae*, y la posterior invasión de los lobos marinos *Zalophus*, *Eumetopias*, *Proterozetes*, la nutria marina *Enhydra*, los elefantes marinos *Mirounga* y las focas *Phoca vitulina* (Boessenecker, 2011).

La fluctuación de las condiciones ambientales por los periodos glaciares-interglaciares del Pleistoceno deben haber tenido influencia directa en las comunidades marinas del hemisferio sur asociadas a la franja costera (*i.e.* aves marinas, pinnípedos), pues estas repercutieron no solamente en la TSM y la productividad primaria asociada, sino también en la configuración de las costas por los cambios glacioeustáticos, como la extensión del hielo continental al sur de la Patagonia (restringiendo la migración intraoceánica de *Otaria*, Oliveira et al., 2017) y la expansión del área disponible de la plataforma continental en el Atlántico suroccidental (Crespo et al., 2015) (y posiblemente en la plataforma del norte peruano). De igual forma, también influyó en la distribución de frentes oceánicos asociados a la Corriente Circumpolar Antártica, que actúan como barrera de dispersión y promueve la divergencia de nichos entre las especies, como es

ejemplificado en el caso de los pingüinos (Vianna et al., 2020) y otros depredadores superiores asociados a estos frentes (Prost et al., 2009), como *Arctocephalus gazella* y *A. tropicalis*.

Durante el Pleistoceno temprano se observa la aparición progresiva de las especies actuales de lobos marinos en distintas provincias biogeográficas, y seguramente de los otros componentes bióticos también. En este sentido, el registro fósil de las formaciones Caracoles y Pongo brinda las primeras aproximaciones sobre el origen de la configuración moderna del sistema biótico de Humboldt. Futuras investigaciones, tanto de descripción del material encontrado, como de nuevas expediciones, permitirán dar luces sobre otros grupos taxonómicos aún no registrados (*e.g.* las nutrias, los cetáceos, las tortugas marinas, las aves marinas, los peces pelágicos) y tener un panorama más completo de este importante ecosistema.

VII. CONCLUSIONES

1. El análisis anatómico comparativo indica que MUSM 3608, 3628, 3605, 3624, 3598 y 3707 pertenecen al género *Hydrarctos*. Todos los especímenes son machos y corresponden a un estadio ontogenético adulto. Dada la combinación única de caracteres osteológicos, estos especímenes representan una nueva especie dentro de este género. Por consiguiente, se ha enmendado la diagnosis de este.
2. MUSM 2014 corresponde a un espécimen hembra adulta y es tentativamente identificada como *Hydrarctos* cf. *Hydrarctos lomasiensis*, con lo cual brinda un argumento para restringir el biocrón de *H. lomasiensis* entre 2.7 - 1.9 Ma.
3. Las características anatómicas de esta nueva especie permiten inferir un nicho ecológico similar al de las especies modernas asociadas al ecosistema de Humboldt, es decir, el de un depredador generalista.
4. La topología resultante muestra a *Hydrarctos* dentro del clado de los *Arctocephalus* spp., pero con un bajo soporte estadístico, por lo que su posición filogenética aún es debatible. Sin embargo, los caracteres compartidos con el clado austral y las especies actuales del Pacífico norte brindan argumentos con relación a una mayor cercanía filogenética a las especies actuales (e.g. *Otaria*, *Arctocephalus*) y, por consiguiente, se rechaza una posición basal del mismo, como fue sugerida por Berta y Deméré (1986).

5. Los cambios climáticos y oceanográficos durante el trascurso del Plioceno influenciaron en la dispersión y posterior radiación de los otáridos en el hemisferio sur. La costa centro-sur del Perú es un importante centro evolutivo y de dispersión hacia otras zonas de afloramiento, en donde se asentaron los primeros lobos marinos (*Hydrarctos*), *Otaria* y posiblemente el *Arctocephalus* ancestral hace unos 3-2 Ma. Esto es sostenido también por un evento de especiación en el género *Hydrarctos*. Por consiguiente, se apoya la hipótesis de un evento de dispersión principal hacia el sur, de múltiples linajes. Sin embargo, la evidencia apunta a un origen sudafricano del *Arctocephalus* ancestral.

VIII. RECOMENDACIONES

El análisis filogenético a nivel morfológico debería complementarse con la información molecular disponible en las bases de datos de secuencias genéticas (*e.g.* GenBank) de los otáridos para generar una nueva filogenia con ramas estadísticamente más robustas, como los hechos por Vélez-Juarbe (2017) o Patterson et al. (2020).

El uso de técnicas no invasivas de imagenología (escaneo CT) ha sido importante para complementar la descripción de la anatomía interna de algunos otáridos (*e.g.* Loza, 2016), en regiones que aportan información filogenética relevante (región temporal, oído interno). Dado que el grado de preservación de los especímenes es bueno, se recomienda el uso de esta tecnología para indagar más sobre la morfología de estos otáridos extintos.

La hipótesis biogeográfica propuesta, en base al análisis filogenético, debe confrontarse con análisis más específicos usando otros criterios (*e.g.* panbiogeografía, enfoque bayesiano) a partir de las filogenias con datos combinados.

La escasa preservación de algunas estructuras anatómicas de los nuevos especímenes estudiados no ha permitido una comparación exhaustiva de algunos caracteres craneanos, dentarios y/o mandibulares, los cuales tienen un impacto directo en la resolución de las relaciones de parentesco. Se recomienda, entonces,

continuar las prospecciones para rescatar especímenes adicionales de otáridos de los yacimientos fosilíferos estudiados para complementar las caracterizaciones hechas en la presente tesis.

La descripción de otros grupos taxonómicos encontrados en el área (*e.g.* tiburones, delfines, moluscos, etc.) serán fundamentales para entender la paleoecología del lugar durante el Plio-Pleistoceno y contrastar la información regional, enmarcada en un contexto de cambios faunísticos a escala global asociados a factores físicos.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agnarsson, I., Kuntner, M., & May-Collado, L. J. (2010). Dogs, cats, and its kin: A molecular species level phylogeny of Carnivora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *54*, 726-745.
- Allen, J. A. (1870). On the eared seals (Otariidae) with detailed descriptions of the North Pacific species. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, *2*, 1-89.
- Allen, J. A. (1880). *History of North American pinnipeds, a monograph of the walruses, sea-lions, sea-bears and seals of North America*. Washington D.C.: Miscellaneous publications (Geological and Geographical Survey of the Territories (U.S.)), 12.
- Árnason, Ú., Gullberg, A., Janke, A., Kullberg, M., Lehman, N., Petrov, E. A., & Väinölä, R. (2006). Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *41*, 345–354.
- Alván, A., Jacay, J., von Eynatten, H., Dunkl, I., & Bustamante, Y. (2017). Arquitectura estratigráfica onshore-offshore de la cuenca cenozoica Camaná-Mollendo (antearco externo del sur de Perú): Implicancias en la exploración de hidrocarburos. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, *112*, 78-102.
- Amiot, R., Goehlich, U., Lécuyer, C. Muizon, C. de, Capetta, H. (2008). Oxygen isotope compositions of phosphate from Middle Miocene–Early Pliocene marine vertebrates of Peru. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *264*(1-2), 85-92.

- Amson, E., & Muizon, C. de (2014). A new durophagous phocid (Mammalia: Carnivora) from the late Neogene of Peru and considerations on monachine seals phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12(5), 523-548.
- Arntz, W., & Fahrbach, E. (1996). *El Niño: experimento climático de la naturaleza*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Avery, G., & Klein, R. G. (2011). Review of fossil phocid and otariid seals from the southern and western coasts of South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 66(1), 14-24.
- Bakun, A. Black, B., Bograd, S., García-Reyes, M., Miller, A., Rykaczewski, R., & Sydeman, W. (2015). Anticipated effects of climate change on coastal upwelling ecosystems. *Current Climate Change Reports*, 1(2), 85-93.
- Barnes, L., Ray, C., & Koretsky, I. (2006). A new Pliocene sea lion, *Proterozetes ulysseus* (Mammalia: Otariidae) from Oregon, U.S.A. En Z. Csiki (Ed.), *Mesozoic and Cenozoic Vertebrates and Paleoenvironments. Tributes to the Career of Prof. Dan Grigorescu*. Bucharest: Ars Docendi, pp. 57–77.
- Belon, P. (1551). *La nature et diversité des poissons, avec leurs pourtraicts représentez au plus près du naturel*. Paris: Charles Estienne.
- Berta, A., & Demeré, T. (1986). *Callorhinus gilmorei* n. sp. (Carnivora: Otariidae) from the San Diego Formation (Blancan) and its implications for otariid phylogeny. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 21, 111–126.
- Berta, A., Ray, C. E., & Wyss, A. R. (1989). Skeleton of the oldest known pinniped, *Enaliarctos mealsi*. *Science*, 244(4900), 60-62.

- Berta, A. (1994). New Specimens of the pinnipediform *Pteronarctos* from the Miocene of Oregon. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 1–30. <https://doi.org/10.5479/si.00810266.78.1>
- Berta, A., & Wyss, A. R. (1994). Pinniped phylogeny. En A. Berta, & T. Deméré (Eds.), *Contributions in marine mammal Paleontology honoring Frank C. Whitmore, Jr.* Proceedings of the San Diego Society of Natural History, 29, pp.33-56.
- Berta, A., & Churchill, M. (2011). Pinniped taxonomy: Review of currently recognized species and subspecies, and evidence used for their description. *Mammal Review*, 42(3), 207-234.
- Berta, A., Sumich, J. L., & Kovacs, K. M. (2015). *Marine Mammals: Evolutionary Biology* (3ra ed.). San Diego, CA: Academic Press.
- Berta, A., Churchill, M. & Boessenecker, R. W. (2018). The origin and evolutionary biology of pinnipeds: Seals, sea lions, and walruses. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 46(1), 203-228.
- Boessenecker, R. W. (2011). New records of the fur seal *Callorhinus* (Carnivora: Otariidae) from the Plio-Pleistocene Rio Dell Formation of Northern California and comments on otariid dental evolution. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(2), 454-467.
- Boessenecker, R. W. (2013). A new marine vertebrate assemblage from the Late Neogene Purisima Formation in Central California, part II: Pinnipeds and Cetaceans. *Geodiversitas*, 35(4), 815-940.

- Boessenecker, R. W., & Churchill, M. (2015). The oldest known fur seal. *Biology Letters*, *11*(2), 20140835.
- Borella, F., Vales, D., Grandi, F., & García N. (2018). Rasgos diagnósticos en elementos postcraneales de dos especies de otáridos para su identificación en el registro zooarqueológico. *Magallania*, *46*(2), 187-203.
- Bosio, G., Malinverno, E., Collareta, A., Di Celma, C., Gioncada, A., Parente, M., Berra, F., Marx, F. G., Vertino, A., Urbina, M., & Bianucci, G. (2020a). Strontium Isotope Stratigraphy and the thermophilic fossil fauna from the middle Miocene of the East Pisco Basin (Peru). *Journal of South American Earth Sciences*, *97*. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102399>
- Bosio, G., Malinverno, E., Villa, I. M., Di Celma, C., Gariboldi, K., Gioncada, A., Barberini, V., Urbina, M., & Bianucci, G. (2020b). Tephrochronology and chronostratigraphy of the Miocene Chilcatay and Pisco formations (East Pisco Basin, Peru). *Newsletters on Stratigraphy*, *53*(2), 213-247.
- Bost, C., Cotté, C., Bailleul, F., Cherel, Y., Charrassin, J. B., Guinet, C., Ainley, D. G., & Weimerskirch, H. (2009). The importance of oceanographic fronts to marine birds and mammals of the southern oceans. *Journal of Marine Systems*, *78*, 363-376.
- Brignardello, C. (2000). *Simbología Prehispánica del Paisaje*. Lima: Didi de Arteta S.A.
- Brookes, J. (1828). *A catalog of the anatomical and zoological museum of Joshua Brookes*. Parte. I. London: Richard Taylor.

- Brunner, S. (2002). A probable hybrid sea lion – *Zalophus californianus* X *Otaria byronia*. *Journal of Mammalogy*, 83(1), 135-144.
- Brunner, S. (2004). Fur seals and sea lions (Otariidae): Identification of species and taxonomic review. *Systematics and Biodiversity*, 1(3), 339-439.
- Brunner, S., Bryden, M. M., & Shaughnessy, P. D. (2004). Cranial ontogeny of otariid seals. *Systematics and Biodiversity*, 2(1), 83-100.
- Buffon, G. -L. L. (1765). *Histoire naturelle, générale et particulière avec la description du cabinet du roi*. Tomo 13. Paris: Imprimerie Royale.
- Cadegán Sepúlveda, K. (2013). *Anatomía comparada del esqueleto apendicular de dos especies de otáridos, Otaria flavescens (Shaw, 1800) Arctophoca australis gracilis (Zimmerman, 1783)*. [Tesis de grado, Universidad Austral de Chile].
- Canto, J., Salas-Gismondi, R., Cozzuol, M., & Yáñez, J. (2008). The aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the late Miocene of North-Central Chile: biogeographic and ecological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(3), 918–922.
- Cárdenas-Alayza, S., & Oliveira, L. 2016. *Arctocephalus australis* (Peruvian/Northern Chilean subpopulation). *The IUCN Red List of Threatened Species*: e.T72050476A72050985.
- Charleton, W. (1668). *Onomasticon zoicon, plerorumque animalium differentias et nomina propria pluribus linguis exponens: Cui accedunt Mantissa anatomica et quaedam De variis fossilium generibus*. London: Jacobum Allestry.

- Chávez, M., Stucchi, M., & Urbina, M. (2007). El registro de Pelagornithidae (Aves: Pelecaniformes) y la avifauna neógena del Pacífico sudeste. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, 36(2), 175-197.
- Chávez-Hoffmeister, M., Carrillo-Briceño, J., & Nielsen, S. (2014). The evolution of seabirds in the Humboldt current: New clues from the Pliocene of Central Chile. *PLoS ONE*, 9(3), Artículo e90043.
- Churchill, M., Boessenecker, R., & Clementz, M. T. (2014a). Colonization of the Southern Hemisphere by fur seals and sea lions (Carnivora: Otariidae), revealed by combined evidence phylogenetic and Bayesian biogeographic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 172, 200–225.
- Churchill M., Clementz, M. T., & Kohno, N. (2014b). Predictive equations for the estimation of body size in seals and sea lions (Carnivora: Pinnipedia). *Journal of Anatomy*, 25(2), 232-245.
- Cobo, B. (1964). *Historia del Nuevo Mundo* (Obras del P. Bernabé Cobo, tomos I y II). Madrid: Biblioteca de Autores Españoles. (Trabajo original publicado en 1653).
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., & Fan, J.-X. (2013). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36, 199-204.
- Collareta, A., Landini, W., Chacaltana, C., Valdivia, W., Altamirano-Sierra, A., Urbina-Schmitt, M., & Bianucci, G. (2017). A well-preserved juvenile specimen of *Cosmopolitodus hastalis* from the late Miocene of Peru, featuring fish remains as fossilized stomach contents, *Rivista Italiana di Paleontología e Stratigrafia* 123(1), 11-22.

- Crespo, E., Schiavini A., García, N., Franco-Trecu, V., Goodall, R., Rodríguez D, Stenghel Morgante, J., & Oliveira, L. (2015). Status, population trend and genetic structure of South American fur seals, *Arctocephalus australis*, in southwestern Atlantic waters. *Marine Mammal Science*, 31, 866–890.
- Deméré, T.A., Berta, A., & Adam, P. J. (2003). Pinnipedimorph evolutionary biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 279, 32–76.
- DeVries, T. J. (2020). Lithostratigraphy and biostratigraphy of Pliocene and Pleistocene marine deposits and age of the highest marine terrace from the Sacaco basin and its environs (southern Peru). *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, 114, 020-048.
- Di Celma, Malinverno, E., Bosio, G., Collareta, A., Gariboldi, K., Gioncada, A., Molli, G., Basso, D., Varas-Malca, R. M., Pierantoni, P. P., Villa, I. M., Lambert, O., Landini, W., Sarti, G., Cantalamessa, G., Urbina, M., & Bianucci, G. (2017). Sequence stratigraphy and Paleontology of the upper Miocene Pisco formation along the western side of the lower Ica valley (Ica desert, Peru). *Rivista Italiana di Paleontología e Stratigrafía*, 123(2), 255-273.
- Di Celma, C., Malinverno, E., Bosio, G., Gariboldi, K., Collareta, A., Gioncada, A., Landini, W., Pierantoni, P. P., & Bianucci, G. (2018). Intraformational unconformities as a record of late Miocene eustatic falls of sea level in the Pisco Formation (southern Peru). *Journal of Maps*, 14(2), 607-619.
- Donoghue, M., Doyle, J., Kluge, A., Gauthier, J., & Rowe, T. (1989). The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), 431-460.

- Durán, L.R., & Oliva, D. (1981). Morfología del baculum de *Otaria flavescens* (Shaw, 1800) (Carnivora: Otariidae). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaiso*, 14, 267-271.
- Ehret, D., MacFadden, B., Jones, D., DeVries, T., Foster, D., & Salas-Gismondi, R. (2012). Origin of the white shark *Carcharodon* (Lamniformes: Lamnidae) based on recalibration of the Upper Neogene Pisco Formation of Peru. *Palaeontology*, 55(6), 1139–1153.
- Fedorov, A. V., Brierley, C., Lawrence, K. T., Liu, Z., Dekens, P. S., & Ravelo, A. C. (2013). Patterns and mechanisms of early Pliocene warmth. *Nature*, 496, 43–49.
- Fedorov, A. V., Burls, N., Lawrence, K. T., & Peterson, L. C. (2015). Tightly linked zonal and meridional sea surface temperature gradients over the past five million years. *Nature Geoscience*, 8, 975–980.
- Ferguson, S. H., Higdon, J. W., Tallman, R. F., Fisk, A. T., & Hussey, N. E. (2014). The ghosts of competition past: body size, trophic ecology, diversity and distribution of global shark and pinniped species. *Journal of Marine Animals and Their Ecology*, 7(1), 23-39.
- Flynn, J. J. (1988a). Ancestry of sea mammals. *Nature*, 334, 383-384.
- Flynn, J. J., Neff, N. A., & Tedford, R. H. (1988b). Phylogeny of the Carnivora. En M. Benton (Ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Vol. 2, "Mammals"* (pp. 73–116). Clarendon: Oxford.

- Flynn, J. J., & Nedbal, M. A. (1998). Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Congruence vs incompatibility among multiple data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9, 414–426.
- Flynn, J. J., Finarelli, J. A., Zehr, S., Hsu, J., & Nedbal, M. A. (2005). Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships. *Systematic Biology*, 54(2), 317–337.
- Franco Moreno, R. A. (2015). *Biomecánica del cráneo en cuatro especies simpátricas de pinnípedos del Pacífico mexicano*. [Disertación doctoral, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas]. Repositorio digital del Instituto Politécnico Nacional. <https://www.repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/21730>
- Garzione, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Ghosh, P., & Mulch, A. (2003). Rise of the Andes. *Science*, 320(5881), 1304–1307.
- Gill, T. (1865). Prodrome of a monograph of the pinnipedes. *Proceedings of the Essex Institute*, 5, 3–13.
- Griffiths, S., Olson, R., & Watters, G. (2013). Complex wasp-waist regulation of pelagic ecosystems in the Pacific Ocean. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 23, 459–475.
- Goloboff, P. A., & Catalano, S. A. (2016). T.N.T, version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3), 221–238.

- Govender, R. (2015). Shark-cetacean trophic interaction, Duinefontein, Koeberg, (5 Ma), South Africa. *South African Journal of Science*, 111(11-12), 1-7.
- Govender, R. (2019). Fossil cetaceans from Duinefontein (Koeberg) an early Pliocene site on the southwestern Cape, South Africa. *Palaeontologia Electronica*, 22(1), 1-21.
- Grady, J. M., Maitner, B. S., Winter, A. S., Kashner, K., Tittensor, D. P., Record, S., Smith, F. A., Wilson, A. M., Dell, A. I., Zarnetske, P., Wearing, H. J., Alfaro, B., & Brown, J. H. (2019). Metabolic asymmetry and the global diversity of marine predators. *Science*, 363(6425), Artículo eaat4220.
- Gray, J. E. (1844). The seals of the Southern Hemisphere. En J. Richardson, & J. E. Gray (Eds.), *The zoology of the voyage of the H.M.S. Erebus & Terror, under the command of Captain Sir James Clark Ross, during the years 1839 to 1843*. (Vol. I, Mammalia, Birds, pp. 1-12). London: E. W. Janson.
- Gray, J. E. (1850). *Catalogue of the specimens of Mammalia in the collection of the British Museum. Part II: Seals*. London: Richard and John E. Taylor.
- Gutstein, C. Horwitz, F., Valenzuela-Toro, A., & Figueroa-Bravo, C. (2015). Cetáceos fósiles de Chile: contexto evolutivo y paleobiogeográfico. En: Rubilar-Rogers, D., Otero, R., Vargas, A., & Sallaberry, M. (Eds.), *Los Vertebrados fósiles de Chile*. Santiago: Museo Nacional de Historia Natural.
- Hamilton, R. (1839). *The natural history of the amphibious Carnivora, including the walrus and seals, also the herbivorous Cetacea, &c*. Edinburgh: W. H. Lizars.

- Hamilton, J. E. (1934). The southern sea lion *Otaria byronia* (De Blainville). *Discovery Reports, VIII*, 269-318.
- Higdon, J., Bininda-Emonds O., Beck R. & Ferguson S. (2007). Phylogeny and divergence of the pinnipeds (Carnivora: Mammalia) assessed using a multigene dataset. *BMC Evolutionary Biology, 7*, 216.
- Howell, A. B. (1925). Asymmetry in the skull of mammals. *Proceedings of the United States National Museum, 67*(2599), 1-18.
- Howell, A. B. (1929). Contribution to the comparative anatomy of the eared and earless seals (genera *Zalophus* and *Phoca*). *Proceedings of the United States National Museum, 73*(2736), 1-142.
- Illiger, J. K. W. (1811). *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione germanica*. Berlín: C. Salfield.
- Jefferson, T. A., Webber. M. A., & Pitman, R. L. (2015). *Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification* (2da. Ed.). Estados Unidos de América: Academic Press.
- Jonston, J. (1657). *Historiae naturalis de piscibus et cetis, libri V, cum aeneis figuris*. Amsterdam: J. J. Schipper.
- Kierdorf, U., Olsen, M. T., Kahle, P., Ludolph, C., & Kierdorf, H. (2019). Dental pulp exposure, periapical inflammation and suppurative osteomyelitis of the jaws in juvenile Baltic grey seals (*Halichoerus grypus grypus*) from the late 19th century. *PLoS One, 14*(4), Artículo e0215401.

- King, J. E. (1983). *Seals of the world* (2da. Ed.). Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Kohno, N. (2006). A new Miocene odobenid (Mammalia: Carnivora) from Hokkaido, Japan, and its implications for odobenid phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26, 411–421.
- Kohno, N. & Ray, C. E. (2008). Pliocene walruses from the Yorktown Formation of Virginia and North Carolina, and a systematic revision of the North Atlantic Pliocene walruses. *Virginia Museum of Natural History Special Publication*, 14, 39–80.
- Koretsky, I. A., Barnes, L. G., & Rahmat, S. J. (2016). Re-evaluation of morphological characters questions current views of pinniped origins. *Vestnik zoologii*, 50(4), 327–354.
- Kraus, R. (1998). The cranium of *Piscogavialis jugalipeforatus* n. gen., n. sp. (Gavialidae, Crocodylia) from the Miocene of Peru. *Palaeontologische Zeitschrift*, 72(3/4), 389-406.
- Laime, M., Varas-Malca, R., Tiemersma, I., Urbina, M., & Alvarado, I. (2012, 29-30 de noviembre). *Un nuevo registro de la familia Delphinidae (Mammalia: Cetacea) del Plio-Pleistoceno de la Cuenca Pisco, Perú* [Resumen]. 1ra. Reunión Argentina de Estudiantes de Paleontología, La Plata, Argentina.
- Lambert, O., Collareta, A., Landini, W., Post, K., Ramassamy, B., Di Celma, C. Urbina, M., & Bianucci, G. (2015). No deep diving: evidence of predation on epipelagic fish for a stem beaked whale from the Late Miocene of Peru. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1815), Artículo 20151530.

- Lambert, O., Bianucci, G., & Muizon, C. de. (2016). Macroraptorial sperm whales (Cetacea, Odontoceti, Physeteroidea) from the Miocene of Peru. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179, 404-474.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* (10ma ed.). Laurentius Salvius: Holmiae.
- Lopes, F., Oliveira, L. R., Kessler, A., Beux, Y., Crespo, E., Cárdenas-Alayza, S., Majluf, P., Sepúlveda, M., Brownell, R. L., Franco-Trecu, V., Páez-Rosas, D., Chaves, J., Loch, C., Robertson, B. C., Acevedo-Whitehouse, K., Elorriaga-Verplancken, F. R., Kirkman, S. P., Peart, C. R., Wolf, J., & Bonatto, S. L. (2020). Phylogenomic Discordance in the Eared Seals is best explained by Incomplete Lineage Sorting following Explosive Radiation in the Southern Hemisphere. *Systematic Biology*, Artículo syaa099. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa099>
- Loza, C. M. (2016). Nomenclatura osteológica y accidentes de la región ótica de pinnípedos, y sinónimos. *Revista del Museo de La Plata*, 1(2), 117-158.
- Lucero, S., Rodríguez, S., Teta, P., Cassini, G., & D'Elía, G. (2019). Solving a long-standing nomenclatorial controversy: Designation of a neotype for the southern sea lion *Otaria flavescens* (Shaw, 1800). *Zootaxa*, 4555(2), 296–300.
- Macharé, J., Sebrier, M., Huaman, D., & Mercier, J. (1986). Tectónica cenozoica de la margen continental peruana, *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, 76, 45-77.

- Maddison, W., & Maddison, D. (2019). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61 <http://www.mesquiteproject.org>
- Magallanes, I., Parham, J. F., Santos, G.-P., & Velez-Juarbe, J. (2018). A new tuskless walrus from the Miocene of Orange County, California, with comments on the diversity and taxonomy of odobenids. *PeerJ*, 6, Artículo e5708.
- Majluf, P. (1991). El Niño effects on pinnipeds in Peru. En F. Trillmich, & K. Ono (Eds.), *Pinnipeds and El Niño. Responses to environmental stress*. Berlin: Springer Verlag.
- Marshall, C. D. (2016). Morphology of the bearded seal (*Erignathus barbatus*) muscular–vibrissal complex: A functional model for phocid subambient pressure generation. *Anatomical Record*, 299(8), 1043-1053.
- Miller, E. H., Ponce de León, A., & DeLong, R. L. (1996). Violent interspecific sexual behavior by male sea lions (Otariidae): Evolutionary and phylogenetic implications. *Marine Mammal Science*, 12, 468–476.
- Miller, K. G., Browning, J. V., Schmelz, W. J., Kopp, R. E., Mountain, G. S., & Wright, J. D. (2020). Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records. *Science Advances*, 6, Artículo eaaz1346.
- Millones, L., & Millones, M. (2013). La humanidad bajo las aguas. *Perspectivas latinoamericanas*, 10, 35-46.
- Miloslavich, P., Klein, E., Díaz, J., Hernández, C., Bigatti, G., Campos, L., Artigas, F., Castillo, J., Penchaszadeh, P. E., Neill, P. E., Carranza, A., Retana, M. V., Díaz de Astarloa, J. M., Lewis, M., Yorio, P., Piriz, M. L., Rodríguez, D.,

- Yoneshigue-Valentin, Y., Gamboa, L., & Martín, A. (2011). Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: Knowledge and gaps. *PLoS ONE*, 6(1), Artículo e14631.
- Morejohn, G. V. (1975). A phylogeny of otariid seals based on morphology of the baculum. *Rapports et procès-verbaux des réunions/Conseil permanent international pour l'exploration de la mer*. 169, 49-56.
- Muizon, C. de. (1978). *Arctocephalus (Hydrarctos) lomasiensis*, subgen. nov. et nov. sp., un nouvel Otariidae du Mio-Pliocène de Sacaco (Pérou). *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, VII (3-4), 169-188.
- Muizon, C. de, & Bellon, H. (1980). L'âge Mio-Pliocène de la formation Pisco, Pérou. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, Paris, D, 290, 1063–1066.
- Muizon, C. de, & Bellon, H. (1986). Nouvelles données sur l'âge de la Formation Pisco (Pérou). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, séries II, 303(15), 1401-1404.
- Muizon, C. de. (1981). *Les vertébrés fossiles de la formation Pisco (Pérou). Première partie : Deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocène de Sud-Sacaco*. Paris : Editions A.D.P.F.
- Muizon, C. de, & Devries, T. J. (1985). Geology and Paleontology of the late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologisches Rundschau*, 74(3), 547-563.
- Muizon, C. de., McDonald, G., Salas, R., & Urbina, M. (2004). The youngest species of the aquatic sloth *Thalassocnus* and a reassessment of the relationships

- of the nothrothere sloths (Mammalia: Xenarthra), *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(2), 387-397.
- Muizon, C. de., Domning, D., & Parrish, M. (1999). Dimorphic tusks and adaptive strategies in a new species of walrus-like dolphin (Odobenocetopsidae) from the Pliocene of Peru. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 329(6), 449-455.
- Ochoa, D., Salas-Gismondi, R., DeVries, T. J., Baby, P., Muizon, C. de, Altamirano, A., Barbosa-Espitia, A., Foster, D. A., Quispe, K., Cardich, J., Gutierrez, D., Pérez, A., Valqui, J., Urbina, M., & Carré, M. (2021). Late Neogene evolution of the Peruvian margin and its ecosystems: A synthesis from the Sacaco record. *International Journal of Earth Sciences*, 110, 995-1025.
- Olson, S. L. (1983). Fossil seabirds and changing marine environments in the Late Tertiary of South Africa. *South African Journal of Science*, 79, 399–402.
- Palmqvist, P., Arribas, A., & Martínez-Navarro, B. (1999). Ecomorphological study of large canids from the lower Pleistocene of southeastern Spain. *Lethaia*, 32, 75-88.
- Parham, J. F., Donoghue, P., Bell, C., Calway, T., Head, J., Holroyd, P., Inoue, J., Irmis, R., Joyce, W., Ksepka, D., Patané, J., Smith, N., Tarver, J., Van Tuinen, M., Yang, Z., Angielczyk, K., Greenwood, J., Hipsley, C., Jacobs, L., Makovicky, P., Müller, J., Smith, K., Theodor, J., Warnock, R., & Benton M. (2012). Best practices for justifying fossil calibrations. *Systematic Biology*, 61, 346–359.
- Paterson, R. S., Rybczynski, N., Kohno, N., & Maddin, H. C. (2020). A total evidence phylogenetic analysis of pinniped phylogeny and the possibility of

- parallel evolution within a monophyletic framework. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, Artículo 457.
- Pérez García, M. (2003). Osteología comparada del esqueleto postcraneano de dos géneros de otariidae del Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 14, 1-16.
- Péron, M. F. (1816). *Voyage de découvertes aux Terres Australes. Historique*. Tome 2. Paris: Imprimerie Impériale.
- Pigafetta, A. (1800). *Primo viaggio intorno al globo terracqueo* (C. Amoretti, Ed.). Milán: Stamperia di Giuseppe Galeazzi. (Trabajo original publicado en 1524).
- Pimiento, C., Griffin, J., Clements, C. F., Silvestro, D., Varela, S., Uhen, M. D., & Jaramillo, C. (2017). The Pliocene marine megafauna extinction and its impact on functional diversity. *Nature Ecology & Evolution*, 1(8), 1100-1106.
- Pilleri, G. (1989). Zweiter Fund von *Arctocephalus lomasiensis* und *Acrophoca longirostris* (Pinnipedia, Otariidae) in der Pisco Formation Perus. En: G. Pilleri (ed.), *Beiträge zur Paläontologie der Cetaceen Perus*, Switzerland: Ostermundigen.
- Poust, A. W., & Boessenecker, R. W. (2017). Mandibles of the sea lion *Proterozetes ulysses* from the Middle Pleistocene Port Orford Formation of Oregon. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Artículo e1317637.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1317637>
- Randau, M., Sanfelice, D., & Goswami, A. (2019). Shifts in cranial integration associated with ecological specialization in pinnipeds (Mammalia, Carnivora). *Royal Society Open Science*, 6, Artículo 190201.

<http://dx.doi.org/10.1098/rsos.190201>

- Ralls, K., & Mesnick, S. (2009). Sexual dimorphism. En W.F. Perrin, B. Wuersig, & J.G.M. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals*, Amsterdam, Boston: Academic Press.
- Repenning, C. A., Peterson, R., & Hubbs, C. (1971). Contributions to the systematics of the southern fur seals, with particular reference to the Juan Fernández and Guadalupe species. *Antarctic Research*, 18, 1-34.
- Repenning, C. A., & Tedford, R. H. (1977). Otarioid seals of the Neogene. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, 992, 1-93.
- Rodriguez, D., & Bastida, R. (1993). The southern sea lion, *Otaria byronia* or *Otaria flavescens*? *Marine Mammal Science* 9, 372–381.
- Rule, J. P., Hocking, D. P., & Fitzgerald, E. M. G. (2020). Pliocene monachine seal (Pinnipedia: Phocidae) from Australia constrains timing of pinniped turnover in the Southern Hemisphere. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Artículo e1734015. <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1734015>
- Smirnov, N. A. (1908). Studies of Russian pinnipeds. *Zapiski Imperatorskoy Akademii Nauk*, 23(4), 1-75.
- Solís Mundaca, F. A. (2018). *Bioestratigrafía e implicancias paleoceanográficas de las diatomeas de la sección Cerro Caucato, formación Pisco, Ica, Perú*. [Tesis de maestría, Universidad Peruana Cayetano Heredia]. Repositorio institucional de la UPCH. <https://hdl.handle.net/20.500.12866/3733>

- Steller, G. W. (1899). *De bestiis marinis*. (W. Miller, & J. E. Miller, eds.). Faculty publications, University of Nebraska – Lincoln Libraries, 17. (Trabajo original publicado en 1751). <https://digitalcommons.unl.edu/libraryscience/17>
- Stucchi, M. (2002). Una nueva especie de *Spheniscus* (Aves, Spheniscidae) de la formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, 94, 17-24.
- Stucchi, M. (2007). Los pingüinos de la Formación Pisco (Neógeno), Perú. En: Díaz-Martínez, E. e Rábano I., (Eds.), *4th European Meeting of the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America*. Cuadernos del Museo Geominero 8: 367-373.
- Stucchi, M., & Emslie, S. (2005). A new condor (Ciconiiformes, Vulturidae) from the late Miocene/early Pliocene Pisco Formation, Peru. *The Condor*, 107, 107-113.
- Stucchi, M., Varas-Malca, R. M., & Urbina-Schmitt, M. (2016). New Miocene sulid birds from Peru and considerations on their Neogene fossil record in the Eastern Pacific Ocean. *Acta Palaeontologica Polonica*. 61(2), 417-427.
- Tate-Jones, K., Peredo, C. M., Marshall, C. D., & Hopkins, S. S. B. (2020). The dawn of Desmatophocidae: A new species of basal desmatophocid seal (Mammalia, Carnivora) from the Miocene of Oregon, U.S.A. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Artículo e1789867.
<https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1789867>
- Thomas, D. B., & Ksepka, D. T. (2012). Multiple cenozoic invasions of Africa by penguins (Aves, Sphenisciformes). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 1027–1032.

- Trillmich, F., & Ono, K. (1991). *Pinnipeds and El Niño: Responses to environmental stress*. Berlin: Springer Verlag.
- Trites, A. (1997). The role of pinnipeds in the ecosystem. En G. Stone, J. Goebel, & S. Webster (Eds.), *Pinniped populations, eastern North Pacific: Status, trends and issues*, pp. 31-39.
- Tsuzuku, N., & Kohno, N. (2020). The oldest record of the Steller sea lion *Eumetopias jubatus* (Schreber, 1776) from the early Pleistocene of the North Pacific. *PeerJ*, 8, Artículo e9709.
- Turnbull, W. (1970). Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana: Geology*, 18(2), 149-356.
- Turner, H. N. (1848). Observations relating to some of the foramina at the base of the skull in Mammalia, and on the classification of the Order Carnivora. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1, 63–88.
- Valenzuela-Toro, A., Gutstein, C. Varas-Malca, R., Suarez, M., & Pyenson, N. D. (2013). Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: New evidence from the Plio-Pleistocene of the Atacama desert, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(1), 216-223.
- Valenzuela-Toro, A., Pyenson, N. D., Gutstein, C. S., & Suarez, M. (2016). A new dwarf seal from the late Neogene of South America and the evolution of pinnipeds in the southern hemisphere. *Papers in Palaeontology*, 2(1), 101-115.
- Varas, R., & Benites, A. (2014). Alcances paleobiológicos al conocimiento de nuestra biodiversidad marina actual: los pinnípedos de la cuenca Pisco. IV Congreso de Ciencias del Mar del Perú, 78.

- Varas-Malca, R., Salas-Gismondi, R., Ochoa, D., DeVries, T., & Urbina, M. (2019). Filling the gap in the history of otariid seals in the southeastern Pacific Ocean: new evidence from Peru. 11th North American Paleontological Conference Program with Abstracts. *PaleoBios*, 36, pp. 357-358. Disponible en <https://escholarship.org/uc/item/6r18f8wn>
- Velez-Juarbe, J. (2017). *Eotaria citrica*, sp. nov., a new stem otariid from the "Topanga" Formation of Southern California. *PeerJ*, 5, Artículo e3022.
- Vianna, J. A., Fernandes, F., Frugone, M. J., Figueiró, H. V., Pertierra, L. R., Noll, D., Bi, K., Wang-Claypool, C. Y., Lowther, A., Parker, P., Le Bohec, C., Bonadonna, F., Wienecke, B., Pistorius, P., Steinfurth, A., Burridge, C. P., Dantas, G., Poulin, E., Simison, W. B., Henderson, J., Eizirik, E., Nery, M. F., & Bowie, R. (2020). Genome-wide analyses reveal drivers of penguin diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(36), 22303–22310.
- Warheit, K. (1992). A review of the fossil seabirds from the Tertiary of the North Pacific: Plate tectonics, paleoceanography, and faunal change. *Paleobiology*, 18(4), 401-424.
- Wible, J., & Spaulding, M. (2000). On the cranial osteology of the African palm civet, *Nandinia binotata* (Gray, 1830) (Mammalia, Carnivora, Feliformia). *Annals of Carnegie Museum*, 82(1), 1-114.
- Wiener, J. N., Arzi, B., Leale, D. M., Kass, P. H., & Verstraete, F. J. M. (2016). Dental and temporomandibular joint pathology of the walrus (*Odobenus rosmarus*). *Journal of Comparative Pathology* 155(2-3), 242–253.

- Wiens, J. J. (2004). The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 53(4), 653–661.
- Wolsan, M., & Sato, J. J. (2019). Parallel loss of sweet and umami taste receptor function from phocids and otarioids suggests multiple colonizations of the marine realm by pinnipeds. *Journal of Biogeography*, 47(1), 235-249.
- Wynen, L., Goldsworthy, S., Insley, S., Adams, M., Bickham, J., Francis, J., Gallo, J., Hoelzel, A., Majluf, P., White, R., & Slade, R. (2001). Phylogenetic relationships within the eared seals (Otariidae: Carnivora): Implications for the historical biogeography of the family. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21, 270–284.
- Wyss, A. R. (1988). Evidence from flipper structure for a single origin of pinnipeds. *Nature*, 334(6181), 427-428.
- Yonezawa, T., Kohno, N., & Hasegawa, M. (2009). The monophyletic origin of sea lions and fur seals (Carnivora: Otariidae) in the Southern Hemisphere, *Gene* 441, 89–99.
- Zhang, Y. G., Pagani, M., & Liu, Z. (2014). A 12-million-year temperature history of the tropical Pacific Ocean. *Science*, 344(6179), 84–87.

X. ANEXOS

1. Lista de acrónimos institucionales

AMNH – American Museum of Natural History. New York City, NY, USA

BMNH – British Museum of Natural History. London, Reino Unido

CAS – California Academy of Sciences. San Francisco, CA, USA

CBMPV – Natural History Museum and Institute. Chiba, Japón

DPV PI – Colección de referencia de pinnípedos actuales. Departamento de Paleontología de Vertebrados, Museo de Historia Natural, UNMSM

FMNH – Field Museum of Natural History. Chicago, IL, USA

GEMARS – Grupo de Estudos de Mamíferos Aquáticos do Rio Grande do Sul. Torres, RS, Brasil

IGM – Museo de Geología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. México DF, México

ILF – Institute for Live Fossils, Japón

IRSNB – Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Bruxelles, Bélgica

KUZ – Kyoto University Museum. Kyoto, Japón

LACM – Natural History Museum of Los Angeles County. Los Angeles, CA, USA

LEP – Laboratorio de Ecología de Pinnípedos Burney J. Le Boeuf, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, México

MUSM – Departamento de Paleontología de Vertebrados, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú

MNHN – Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris, Francia

MNHB – Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität. Berlin, Alemania

MP UNI – Museo de Mineralogía y Paleontología, Universidad Nacional de Ingeniería. Lima, Perú

NMML – Marine Mammal Laboratory, NOAA. Seattle, WA, USA

NSMT o **NSM** – National Museum of Nature and Science. Tokio, Japón

OCPC – Orange County Paleontology Collection, John D. Cooper
Archaeological and Paleontological Center. Santa Ana, CA, USA

OM – Otago Museum. Dunedin, Nueva Zelanda

SBMNH – Santa Barbara Museum of Natural History. Santa Barbara, CA, USA

SDSNH – San Diego Natural History Museum. San Diego, CA, USA

UCMP – University of California Museum of Paleontology. Berkeley, CA, USA

USNM – National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.
Washington DC, USA

UMZC – University Museum of Zoology Cambridge. Cambridge, Reino Unido

UWBM – Burke Museum of Natural History and Culture, University of
Washington. Seattle, WA, USA

2. Lista de especímenes de pinnípedos usados para la codificación filogenética y/o el análisis anatómico comparativo

Los acrónimos de las instituciones correspondientes se enlistan en la tabla siguiente. MorphoBank 529 y 530 se refieren a los proyectos generados en dicha base de datos morfológica por Churchill et al. (2014) y Boessenecker y Churchill (2013) respectivamente.

Taxones	Especímenes
<i>Enaliarctos emlongi</i>	USNM PAL 250345 (holotipo)
<i>Pteronarctos goedertae</i>	LACM 123883 (holotipo), USNM PAL 167648 (Berta, 1994)
<i>Proneotherium repenningi</i>	USNM PAL 205334 (holotipo), LACM 124358, Deméré & Berta (2001)
<i>Neotherium mirum</i>	LACM 123000, 123002, 127697, 131950, UCMP 81665
<i>Imagotaria downsi</i>	AMNH FM 99240 (copia de SBMNH 342, holotipo), USNM PAL 184060, 23858
<i>Titanotaria orangensis</i>	Magallanes et al. (2018)
<i>Pelagiartcos</i> spp.	Boessenecker & Churchill (2013)
<i>Desmatophoca oregonensis</i>	LACM 123285, MorphoBank 530 (USNM PAL 335478)
<i>Allodesmus kernensis</i>	LACM 4320, CAS 2472, 4395
<i>Erignathus barbatus</i>	FMNH 81503
<i>Monachus monachus</i>	MNHN-ZM-AC-1982-142, IRSNB 1153, BMNH 1894.7.27.1
<i>Eotaria crypta</i>	OCPC 1710 (holotipo) (Boessenecker & Churchill, 2015), LACM 159981
<i>Eotaria citrica</i>	LACM 122666 (holotipo)
<i>Thalassoleon mexicanus</i>	LACM 149498 (copia de IGM 5317, holotipo), MorphoBank 529 (SDSNH 61563, 68313)
<i>Thalassoleon macnallyae</i>	UCMP 112809 (holotipo), 192646, AMNH FM 144645
<i>Thalassoleon inouei</i>	MorphoBank 529 (NSM-PV 19656, copia de CBMPV 087, holotipo)
<i>Pithanotaria starri</i>	USNM 11056 (copia de CAS 13665, holotipo), LACM 52773, 115153, UCMP 74813
<i>Proterozetes ulysses</i>	USNM PAL 187108 (holotipo)
<i>Hydrarctos lomasiensis</i>	MP UNI 04 (holotipo)
<i>Callorhinus gilmorei</i>	SDSNH 25176 (holotipo), LACM 115253, NSM PV-20072, UCMP 219122 (Boessenecker, 2013)
<i>Callorhinus ursinus</i>	AMNH M-245299, 71169, 71170, 100336, 245299, FMNH 1546, MNHN-ZM-AC-A.11972, MorphoBank 529 (UWBM 18336, KUZ 15755)

Taxones	Especímenes
<i>Eumetopias jubatus</i>	AMNH M-21536, 38400, 62262, FMNH 29942, 33770, 92242, UMZC 7081, MorphoBank 529 (UWBM 32571, 39483)
<i>Zalophus californianus</i>	AMNH M-90106, 90387, FMNH 60357, 98227, GEMARS MorphoBank 529 (UWBM 27289, 34943)
<i>Otaria flavescens</i>	AMNH M-254570, DPV PI 09, 19, 21, MNHB-70693, MorphoBank 529 (USNM 95063, 484912, 550227), DPV PI 20, 21
<i>Arctocephalus australis</i>	AMNH M-205918, 254565, 254569, LACM 31697, 31698, GEMARS 0706, MorphoBank 529 (NSMT-M24898, USNM 239140, 504895), DPV PI 1, 2
<i>Arctocephalus gazella</i>	GEMARS 0895, UMZC K.7321, MorphoBank 529 (USNM 392266, BMNH 1960.18.10.20, 1962.6.14.7)
<i>Arctocephalus tropicalis</i>	GEMARS 0844, MNHN-ZM-MO-1972-644
<i>Arctocephalus townsendi</i>	USNM 83617 (holotipo), LACM 51259, LEP AT001, LEP AT010, LEP AT050, NMML 408, AMNH M-76844 (Robinette y Stains, 1970; Brunner, 2003), Repenning et al. (1971), Jefferson et al. (2015)
<i>Arctocephalus pusillus</i>	AMNH M-81701, 81702, 81705, 90175, LACM 52231, 52358, 52359, ILF 0012, IRSNB 8012, BMNH 1927.7.2.4, 1968.9.26.1, MorphoBank 529 (AMNH M-76844, USNM 484928)
<i>Arctocephalus galapagoensis</i>	AMNH M-99923, 100319, 100341, 100343, LACM 31309, MNHN-ZM-MO-1962-1152, 1962-1153, 1962-1157, 1962-1159, MorphoBank 529 (CAS 1184)
<i>Neophoca cinerea</i>	BMNH 1968.9.26.30, MorphoBank 529 (USNM 504729, BMNH 1925.10.8.23, 1987.10.10.5)
<i>Phocarcos hookeri</i>	OM VT087, MorphoBank 529 (USNM 344980, 344982, 344985, 484531)

3. Lista de caracteres usados en el estudio filogenético de Otariidae

La presente lista se basa en la matriz filogenética hecha por Vélez-Juarbe (2017), la cual toma como base la hecha por Boessenecker y Churchill (2015). Estos autores, a su vez, se basaron en los trabajos de Berta y Wyss (1994), Kohno (2006), Boessenecker y Churchill (2011) y Churchill et al. (2014a). Las modificaciones se resaltan en negrita.

1. Cráneo: altura dorsoventral. (0) < 32% longitud condilobasal, (1) > 32% longitud condilobasal o polimórfico.
2. Cráneo: margen dorsal del cráneo en la región interorbital **en vista anterior**. (0) plano, (1) moderado a fuertemente convexo.
3. Cráneo: porción más ancha del rostro **en vista dorsal**. (0) posterior a los caninos, (1) en los caninos o rostro de igual anchura.
4. Cráneo: Ángulo facial **en vista lateral**. (0) igual o menor a 65°, (1) mayor a 65°.
5. Cráneo: Surco pseudosilviano en la caja craneana. (0) presente como un surco transversal en el lado lateral de la caja craneana, (1) ausente.
6. Premaxilar: Proceso prenarial. (0) presente, (1) proceso no distinguible o ausente.
7. Premaxilar: Proceso prenarial. (0) grande, formando un semicírculo en vista dorsal y dando una apariencia cónica al hocico, (1) reducido a una cresta incipiente en vista dorsal y realza un perfil obtuso del hocico.
8. Premaxilar: profundidad de la fosa entre el canino y el incisivo en vistas dorsal o ventral. (0) ausente o superficial, (1) profunda.
9. Premaxilar: contacto con los nasales. (0) Contacto limitado a los márgenes laterales de la mitad anterior de los nasales, (1) el contacto entre el premaxilar y el nasal se extiende hasta o supera la altura de la mitad de los márgenes laterales de

los nasales, (2) el contacto se limita a la porción más anterior de los nasales, con limitado o sin contacto con sus márgenes laterales.

10. Premaxilar: vista lateral. (0) inclinación gradual desde la región nasal hacia la premaxilar, (1) fuertemente cóncava, (2) premaxilar escasamente visible en vista lateral.

11. Maxilar: fosa muscularis. (0) presente, (1) ausente.

12. Maxilar: fosa nasolabialis. (0) presente y bien desarrollada, (1) ausente o escasamente desarrollada.

13. Maxilar: superficie de la porción posterodorsal. (0) plana, (1) inflada.

14. Sutura maxilo-palatina: límite anterior. (0) recto o en forma de M, (1) redondeada.

15. Maxilar: diastema entre el P4 y M1. (0) ausente, (1) presente.

16. Maxilar: forma del diastema entre el P4 y M1. (0) corto (1) muy alargado.

17. Maxilar: diastema entre M1 y M2. (0) ausente, (1) presente.

18. Maxilar: tamaño del diastema entre M1 y M2. (0) diastema pequeño, (1) diastema grande.

19. Maxilar: visibilidad del foramen infraorbitario en vista lateral. (0) visible, (1) no visible.

20. Maxilar: fosa para la inserción medial del molar inferior entre P4 y M1. (0) profunda, (1) superficial o ausente.

21. Maxilar: proceso palatino. (0) termina en el último molar, (1) se extiende hasta pasar en margen anterior de la fosa temporal, (2) se extiende hasta

aproximadamente el nivel del proceso postorbitario del cigomático, (3) se extiende hasta pasar el nivel del proceso postorbitario del cigomático.

22. Rostro: sutura naso-frontal. (0) transverso, (1) en forma de V, (2) en forma de W.

23. Nasales: ensanchamiento anterior. (0) Márgenes laterales paralelos y muy rectos, con escaso ensanchamiento anterior, (1) márgenes laterales cóncavos, con un ensanchamiento extremo de la porción anterior de los nasales, (2) Nasales en forma de V, se ensanchan anteriormente.

24. Nasales: extensión de los nasales en el maxilar. (0) los nasales se extienden hasta el margen anterior del maxilar, (1) los nasales penetran posteriormente entre los frontales, (2) los nasales se extienden sobrepasando el margen anterior del maxilar.

25. Paladar: superficie. (0) plana a ligeramente cóncava, (1) profundamente cóncava.

26. Paladar: longitud. (0) amplia (53-60% LCB), (1) polimórfica, (2) corta (42-52% LCB), (3) extremadamente corta (< 45% LCB), extremadamente amplia (> 60% LCB).

27. Palatino: forma del límite posterior. (0) arqueado o triangular, (1) recta.

28. Pterigoides: forma del proceso alar o hámulo. (0) redondeada con un margen lateral convexo, (1) plana con el margen lateral cóncavo.

29. Pterigoides: proceso alar. (0) escaso desarrollo dorsoventral, (1) notable, con un desarrollo dorsoventral prominente.

30. Pterigoides: arbotante o puente pterigoideo. (0) transversalmente delgado, (1) transversalmente engrosado.

31. Órbita: margen anterior. (0) cresta poco definida que conecta el proceso anteorbitario con el arco cigomático, (1) cresta tenue que conecta el proceso anteorbitario con el arco cigomático, (2) cresta desarrollada en una placa anterior prominente.

32. Órbita: proceso anteorbitario. (0) poco definido pero presente, (1) protuberancia, (2) forma de placa.

33. Órbita: construcción del proceso anteorbitario. (0) solo a partir del frontal, (1) a partir del frontal y el maxilar, (2) solo a partir del maxilar.

34. Órbita: ancho del cráneo entre los procesos anteorbitarios. (0) menos o igual que el ancho del rostro, (1) más grande que el ancho del rostro.

35. Rostro: sutura maxilar-frontal **en vista dorsal**. (0) en forma de V, (1) recta, transversa, (2) divergente, a menudo con una expansión del frontal en el maxilar como un lóbulo.

36. Frontal: estrechamiento entre la caja craneana y la región orbitaria en vista dorsal. (0) estrechamiento más pronunciado entre la caja craneana y el proceso supraorbitario, (1) estrechamiento más pronunciado adyacente al margen anterior de la caja craneana, (2) estrechamiento más pronunciado entre las órbitas y la porción anterior al proceso supraorbitario.

37. Frontal: forma del margen intertemporal. (0) cóncavo, (1) recto.

38. Frontal: forma del proceso supraorbitario. (0) cresta supraorbitaria, (1) completamente ausente, (2) grande, con márgenes laterales expandidos, dando una forma más rectangular al proceso supraorbitario, (3) grande y triangular.
39. Frontal: ángulo entre el proceso supraorbitario y el margen orbitario anterior. (0) mayor a 60° , (1) menor o igual a 60° .
40. Frontal: enraizamiento anterior de la cresta sagital. (0) la cresta emerge a partir de la región del proceso supraorbitario, a partir de un punto o ligeramente bifurcado, (1) surgimiento anterior de la cresta bifurcada y precedida por crestas divergentes prominentes que se originan en la porción posterior del proceso supraorbitario.
41. Lacrimal: fusión. (0) lacrimal distintivo, (1) se fusiona tempranamente en la ontogenia al maxilar y frontal.
42. Vacuidades orbitarias. (0) ausentes, (1) presentes.
43. Vacuidades orbitarias: extensión y reducción de huesos. (0) menor, pequeño foramen o fisura, (1) mayor, foramen grande o como una sutura muy ensanchada.
44. Arco cigomático: vista ventral. (0) arqueado lateralmente, (1) no arqueado o ligeramente arqueado medialmente.
45. Arco cigomático: articulación yugal-escamoso. (0) encaje tipo entablillado, (1) encaje tipo cerradura.
46. Escamoso: proceso cigomático. (0) se estrecha en su extremo distal, (1) se ensancha anteriormente dorsoventralmente.
47. Escamoso: mastoides y su contacto con el proceso postglenoideo. (0) separado, (1) estrechamente oprimido.

48. Escamoso y occipital: relación del proceso mastoideo con el proceso paraoccipital. (0) cercano al proceso paraoccipital y conectado por una cresta baja discontinua, (1) cercano al proceso paraoccipital y conectado por una cresta alta discontinua, (2) proceso paraoccipital distante pero conectado por una cresta baja, (3) proceso paraoccipital separado pero cercano al mastoides.

49. Basioccipital: forma. (0) trapezoidal, (1) rectangular.

50. Basicráneo: canal carotideo. (0) amplio, sin solapamiento del timpánico, (1) bula timpánica solapa completa o parcialmente el canal carotideo, haciendo que no se le distinga apropiadamente en vista ventral (2) encerrado por la bula timpánica.

51. Bula timpánica: relación con el basioccipital. (0) colinda con el basioccipital, (1) subyace al basioccipital.

52. Bula timpánica: proyección posterior: (0) ausente o no distinguible, (1) presente.

53. Bula timpánica: proyección posterior: (0) pequeña, (1) grande y bien desarrollada.

54. Bula timpánica: ángulo entre los márgenes lateral y posterior. (0) mayor a 90°, (1) aproximadamente 90°.

55. Bula timpánica: superficie ventral. (0) bulbosa, ápice ventral visible en vista lateral debajo del proceso mastoideo, (1) bulbosa, no visible en vista lateral, (2) plana o cóncava, no visible en vista lateral (3) extremadamente bulbosa y paquiosclerótica.

56. Bula timpánica: borde medial. (0) redondeado transversalmente, (1) aplanado en una cresta en forma de cuchilla.

57. Bula timpánica: ornamentación compleja en la superficie ventral. (0) ausente, (1) presente.

58. Basicráneo: meato auditivo interno. (0) presente, (1) presente.

59. Basicráneo: meato auditivo interno. Canales para los nervios vestibulococlear y facial (0) cercanamente adyacentes, (1) separados incipientemente, (2) completamente separados.

60. Basicráneo: orificio para el tensor timpani en el petroso. (0) presente, (1) ausente.

61. Foramen lacerado posterior. (0) expandido anteroposteriormente, (1) expandido transversalmente o de igual extensión que la anteroposterior.

62. Parietal: ángulo anterolateral de la caja craneana. (0) forma un ángulo recto, (1) se une suavemente con la región orbitaria.

63. Parietal: protuberancias laterales. (0) ausente, (1) polimórfica, (2) presente.

64. Occipital: exposición en vista dorsal. (0) visible como una cuña triangular muy pequeña entre las crestas nucales, (1) polimórfico, (2) no visible o solo presente como una muy pequeña cuña triangular en vista dorsal, (3) visible como una media luna redondeada.

65. Caja craneana: cresta sagital. (0) Presente, (1) ausente, (2) crestas temporales separadas presentes.

66. Caja craneana: forma de la cresta sagital. (0) cresta baja, (1) convexa, (2) baja, se incrementa en altura posteriormente.

67. Caja craneana: posición de la cresta sagital. (0) ampliamente confinada a la caja craneana, que se extiende anteriormente a la región intertemporal, (1) aparece al nivel de los procesos supraorbitales.

68. Caja craneana: forma de la cresta nugal en vista lateral. (0) se proyecta desde la superficie dorsal de la parte posterior de la cresta sagital anteroventralmente sobre la parte superior del mastoide hasta el meato auditivo externo, (1) curvada, traza el margen posterior del cráneo sobre el proceso mastoideo (2) crestas nucales ausentes o no distinguibles.

69. Mandíbula: forma del margen ventral. (0) recto, (1) sinuoso.

70. Mandíbula: tuberosidad genial. (0) ausente o escasamente desarrollada, (1) prominente.

71. Mandíbula: desarrollo de la inserción para el *m. digastricus*. (0) ausente o no distinguible, (1) presente.

72. Mandíbula: desarrollo de la inserción para el *m. digastricus*. (0) corta anteroposteriormente, cresta afilada, (1) posteroventralmente expandida como un reborde alargado.

73. Mandíbula: proceso angular. (0) presente, (1) ausente o no distinguible.

74. Mandíbula: forma del proceso angular. (0) estrecho, (1) amplio.

75. Mandíbula: plataforma medial del proceso angular. (0) no forma una plataforma, (1) forma una plataforma pequeña.

76. Mandíbula: base del proceso coronoideo. (0) estrecha (menos del 42% de la longitud del dentario), (1) amplia (mayor o igual al 42% de la longitud del dentario).

77. Mandíbula: parte más profunda de la mandíbula dorsoventralmente. (0) cerca a los molares inferiores, (1) al final de la parte anterior de la mandíbula, al nivel de la tuberosidad genial, (2) posterior a la hilera dentaria, en la inserción para el *m. digastricus*.

78. Mandíbula: posición de la tuberosidad genial (o sínfisis). (0) al nivel de p2 o anterior, (1) posterior a p2.

79. Mandíbula: longitud de la fosa masetérica. (0) larga (>28% longitud de la mandíbula), (1) corta (<28% longitud de la mandíbula).

80. Dentición: forma de la corona de los postcaninos. (0) estrecha transversalmente y más larga que alta **mesiodistalmente**, (1) estrecha transversalmente y de dimensión similar o más corto que alto **mesiodistalmente**, (2) bulboso y más ancho que alto **mesiodistalmente**, (3) bulboso y de dimensión similar o más estrecho que alto **mesiodistalmente**.

81. Dentición: extensión de la hilera dentaria superior. (0) se extiende al nivel de la base del mailar del arco cigomático, (1) se extiende al nivel de la porción anterior de la fosa temporal, (2) se extiende hasta o pasando el nivel de la mitad de la fosa temporal.

82. Dentición superior: orientación del P4 y M1 en vista lateral. (0) Ejes largos divergentes de P4 y M1, formando un ángulo, (1) ejes largos paralelos de P4 y M1.

83. Dentición superior: heterodontía. (0) P4 más grande, P1-3 y M1-2 de tamaño similar, (1) P1-M1 de tamaño similar, (2) M1-2 más pequeños en relación con P2-4, (3) P2 y P3 más grandes que P1 y P4-M1.

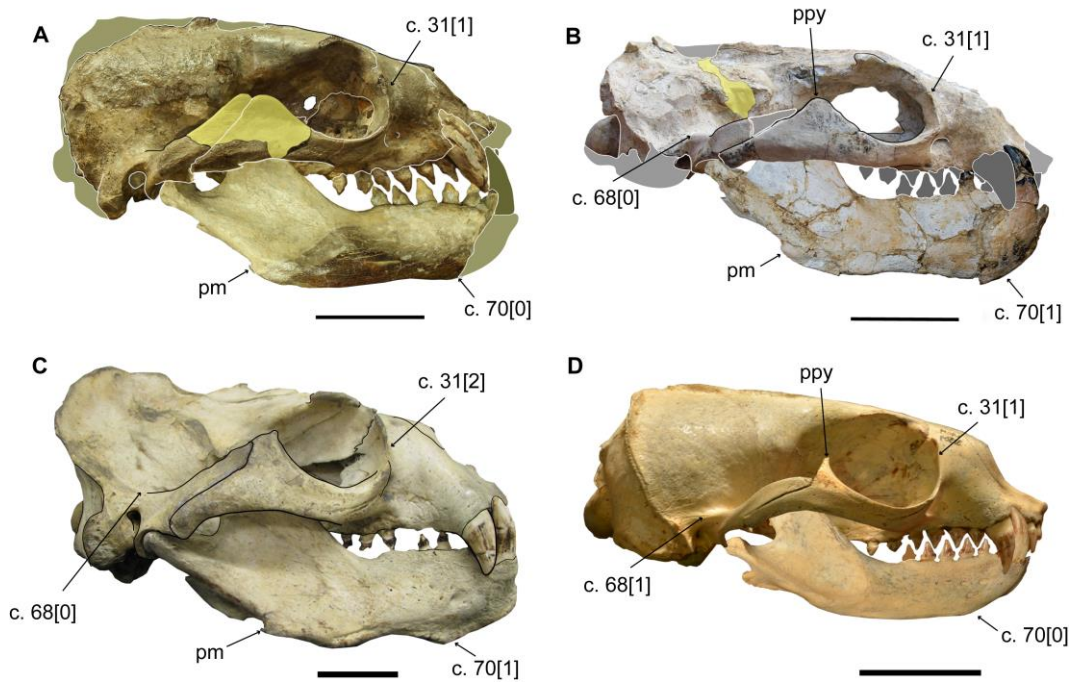
84. I3 superior: morfología. (0) pequeño, incisiforme, menor que el 150% del diámetro de I2, (1) grande, caniniforme, mayor que el 150% del diámetro de I2.
85. I3 superior: sección transversal. (0) circular, (1) oval.
86. I3 superior: cingulo. (0) cingulo reducido o ausente, (1) pequeña cúspide lingual en el cingulo.
87. Dentición superior: hilera dentaria postcanina. (0) cóncava lateralmente, (1) recta y paralela, (2) hilera torcida aproximadamente a la altura de P3, (3) recta y divergente posteriormente.
88. Postcaninos superiores: cingulo labial. (0) ausente, (1) presente.
89. Postcaninos superiores: enraizamiento. (0) P2-3 y M1 con doble raíz, P4 con triple raíz, (1) P2-3 con doble raíz, P4-M1 con triple raíz, (2) P2-M1 con doble raíz, (3) P2-P3 con una raíz, P4-M1 con doble raíz, (4) P2-P4 con una raíz, M1 con una raíz o polimórfica.
90. P3-P4: coronas. (0) tres cúspides, (1) dos cúspides, paracono enfatizado, (2) una cúspide, (3) tres cúspides, paracono enfatizado.
91. P2-P3: Plataforma posterolingual. (0) ausente, (1) presente.
92. P4: Plataforma del protocono. (0) presente, (1) ausente.
93. M2. (0) presente, (1) ausente.
94. M2: enraizamiento. (0) doble, (1) único.
95. Longitud de la hilera dentaria inferior. (0) larga (> 40% de la longitud de la mandíbula), (1) polimórfica, (2) corta (< 40% de la longitud de la mandíbula).

96. Dentición inferior: heterodontía. (0) m1 **mesiodistalmente** más largo que p1-2, (1) m1 similar en longitud **mesiodistal** a p1-2.
97. Postcaninos inferiores (p2): enraizamiento. (0) doble, (1) único.
98. Postcaninos inferiores (p3-4): enraizamiento. (0) doble, (1) único.
99. Postcaninos inferiores (m1): enraizamiento. (0) doble, (1) único.
100. Postcaninos inferiores: paracónido e hipocónido. (0) paracónido e hipocónido bien desarrollado, paracónido afilado, (1) paracónido e hipocónido bien desarrollados y cónicos, (2) paracónido presente y cónico, hipocónido ausente, (3) paracónido grande y posicionado apicalmente, hipocónido reducido o ausente, (4) paracónido ausente, hipocónido presente y cónico, (5) paracónido e hipocónido reducidos o ausentes.
101. Postcaninos inferiores: metacónido. (0) presente, (1) reducido o ausente.
102. Postcaninos inferiores: posición del metacónido. (0) posicionado apicalmente, cercano al protocónido, (1) posicionado uniformemente entre el protocónido y el hipocónido.
103. Postcaninos inferiores: forma del protocónido. (0) margen posterior recto o convexo, (1) lanceolado, con un margen posterior cóncavo.
104. p1: tamaño de la corona mesiodistalmente. (0) más pequeña que las coronas de p2-4, (1) tamaño similar a p2-4.
105. p1: ancho de la raíz. (0) raíz o alveolo de igual diámetro como p2-4, (1) raíz o alveolo más pequeño en diámetro que p2-4.
106. m1-2: trigónido y talónido. (0) presente, (1) ausente o reducido.

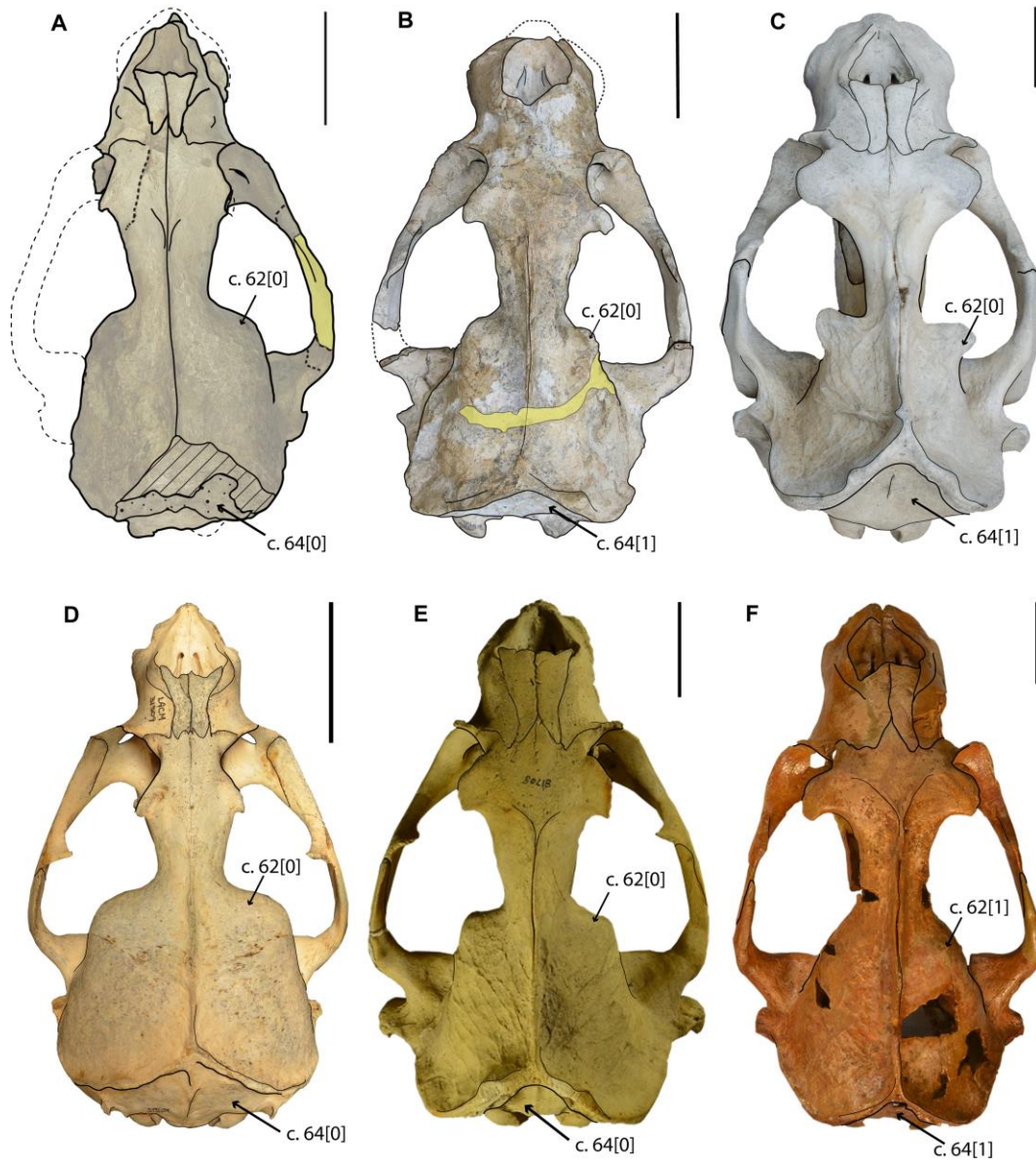
107. m2. (0) presente, (1) ausente.
108. Postcaninos inferiores, cingulo lingual en taxones con diente de doble raíz. (0) arqueados dorsalmente, (1) rectos.
109. Vértebras: foramen neural. (0) proporcionalmente del mismo tamaño que en carnívoros terrestres, (1) de mayor dimensión.
110. Vértebras cervicales: tamaño. (0) más grandes que las vértebras torácicas y lumbares, canal espinal menor a la mitad del diámetro del centro, (1) más pequeñas que las vértebras torácicas y lumbares, canal espinal de tamaño cercano al del diámetro del centro.
111. Vértebras lumbares: procesos trasversos. (0) grandes, (1) cortos.
112. Escápula: espina secundaria. (0) ausente, (1) presente.
113. Húmero: cresta del m. supinador. (0) bien desarrollada, (1) ausente o poco desarrollada.
114. Radio: posición del proceso del m. pronator teres. (0) posicionado distalmente, al 60% del radio, (1) posicionado proximalmente, al 40% del radio.
115. Fémur: fovea para el ligamento teres femoris. (0) presente y bien desarrollado, (1) bien reducido o ausente.
116. Tibia y fíbula: fusión. (0) no fusionadas, (1) fusionadas proximalmente.
117. Calcáneo: proceso mediano en el tubérculo calcáneo. (0) ausente, (1) presente.
118. Calcáneo: plataforma secundaria del sustentáculo. (0) ausente, (1) presente.
119. Calcáneo: plataforma secundaria del sustentáculo. (0) desarrollado como una plataforma angosta, (1) desarrollado como una plataforma amplia.

120. Metacarpo I: hoyo o rugosidad. (0) ausente, (1) hoyo o rugosidad presente.
121. Báculo: ápice. (0) estrecho transversalmente, (1) estrecho transversalmente, simulando la figura de un 8 en vista anterior, (2) amplio con quillas, (3) amplio con quillas, con mayor expansión lateralmente.
122. Melena. (0) ausente, (1) presente en machos, (2) presente y prominente en machos
123. Dentición: pigmentación (0) ausente, (1) presente.
124. Coloración: contraste entre la nuca y la corona en los machos. (0) ausente, (1) presente.
125. Tamaño corporal (0) especie pequeña (<300 kg.), (1) especie grande (>300 kg.).

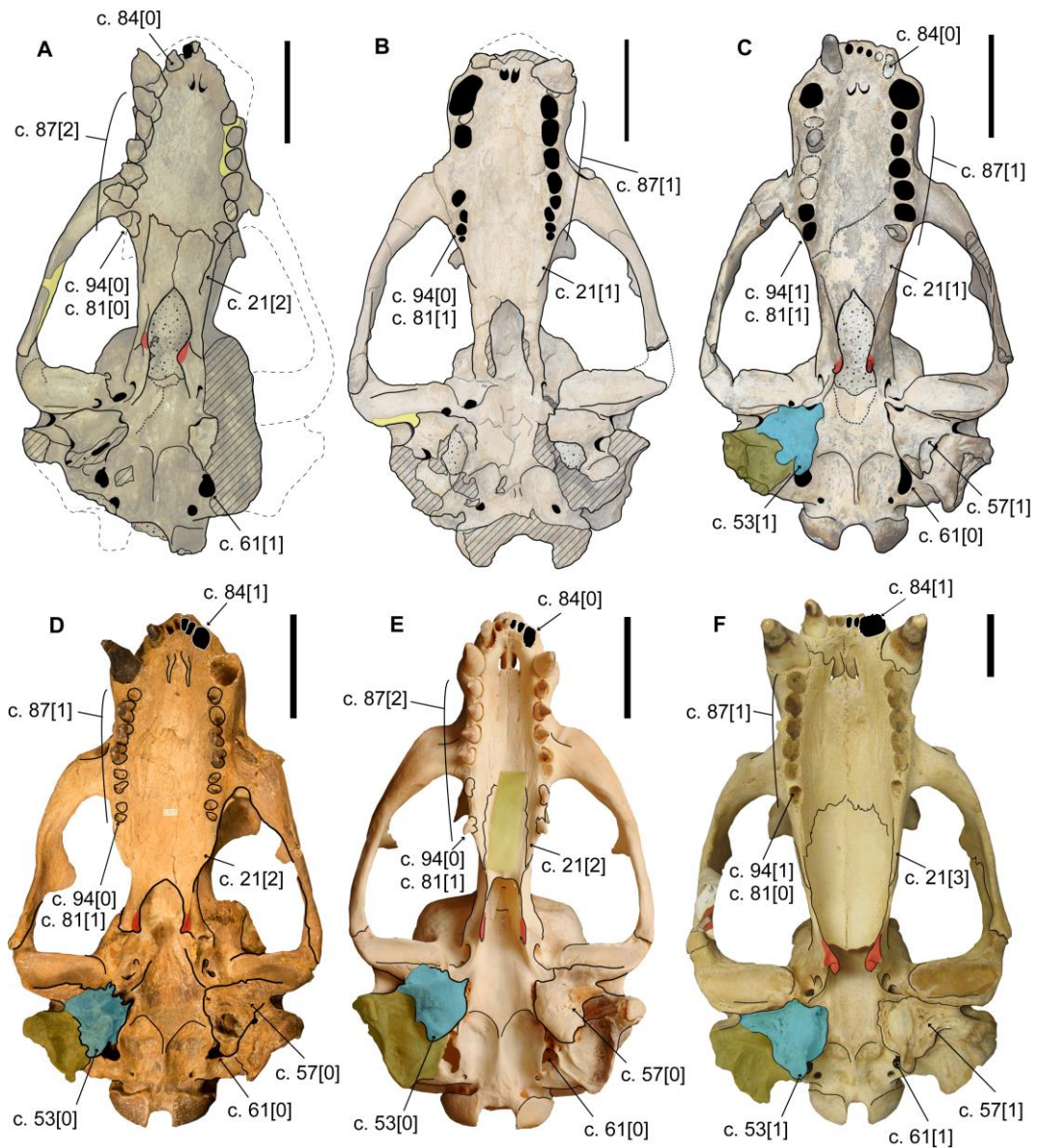
4. Láminas comparativas adicionales



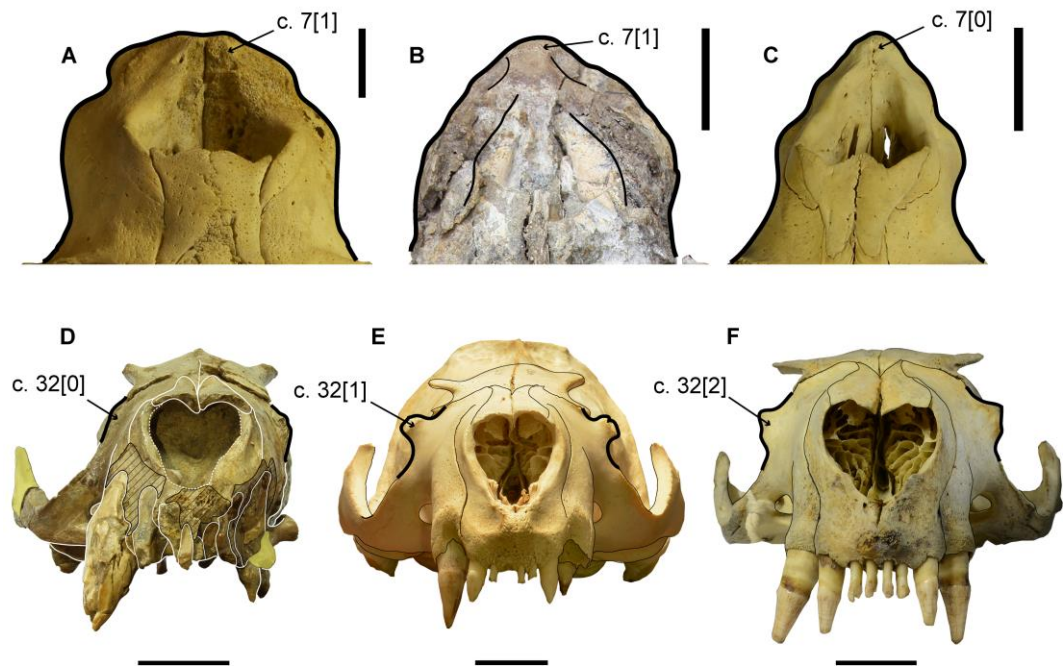
Anexo 4.1. Comparación del cráneo y mandíbula de otáridos selectos en vista lateral, ilustrando los siguientes caracteres filogenéticos: c. 31 (margen anterior de la órbita), c. 68 (forma de la cresta nugal en vista lateral) y c. 70 (presencia de la tuberosidad genial). Escala = 5 cm. A) *H. lomasiensis*, holotipo, MP UNI 04, B) MUSM 3628, C) *Otaria* BMNH 335-m y D) *A. galapagoensis* LACM 31309. pm = proceso marginal mandibular, ppy = proceso postorbitario del yugal.



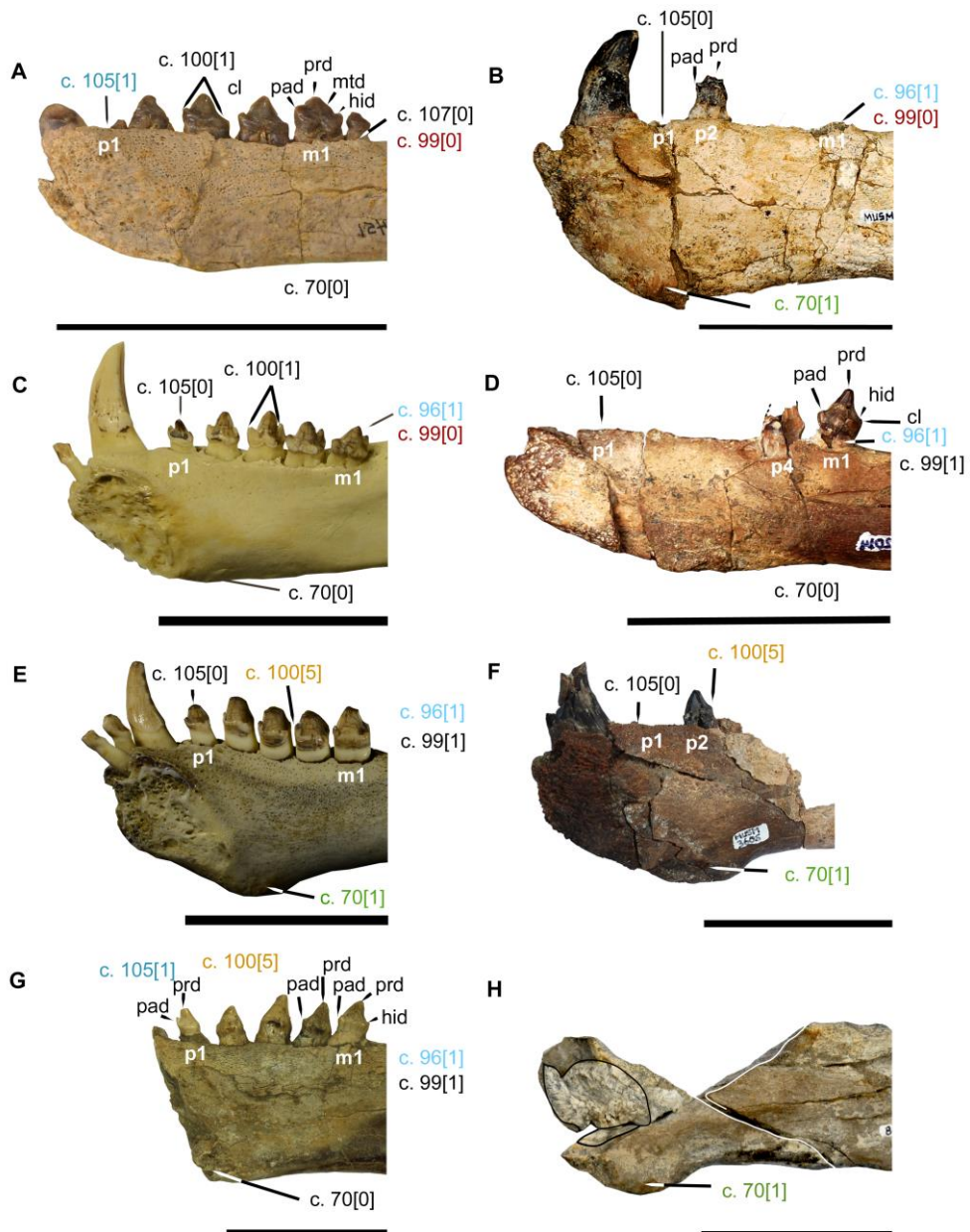
Anexo 4.2. Comparación del cráneo de otáridos selectos en vista dorsal, ilustrando los siguientes caracteres filogenéticos: c. 62 (ángulo anterolateral de la caja craneana) y c. 64 (exposición en vista dorsal del occipital). Escala = 5 cm. A) *H. lomasiensis*, holotipo, MP UNI 04, B) MUSM 3628, C) *Otaria* DPV PI 19, D) *A. galapagoensis* LACM 31309, E) *A. pusillus* AMNH M-81705 y F) *Proterozetes ulysses*, holotipo, USNM PAL 187108.



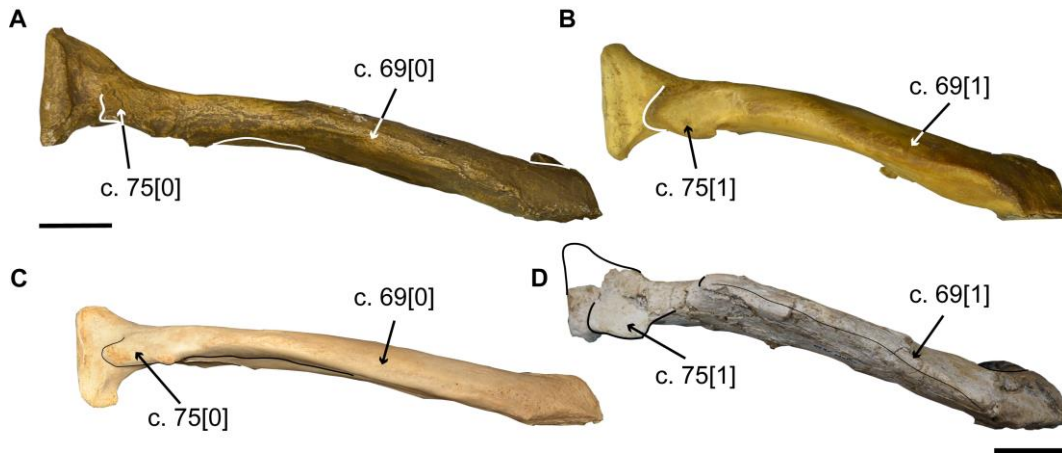
Anexo 4.3. Comparación del cráneo de otáridos selectos en vista ventral, resaltando la forma de los hámulos del pterigoides (rojo), la bula timpánica (celeste), el proceso mastoideo (verde) y los siguientes caracteres filogenéticos: c. 21 (extensión del proceso palatino del maxilar), c. 53 (proyección posterior de la bula timpánica), c. 57 (ornamentación compleja ventral de la bula timpánica), c. 61 (forma del foramen lacerado posterior), c. 81 (extensión de la hilera dentaria superior), c. 84 (morfología del I3), c. 87 (hilera dentaria poscanina superior) y c. 94 (enraizamiento del M2). Escala = 5 cm. A) *H. lomasiensis*, holotipo, MP UNI 04, B) MUSM 3628, C) MUSM 3608, D) *Thalassoleon mexicanus*, holotipo, IGM 5317, E) *A. tropicalis* MNHN-ZM-MO-1972-644 y F) *Otaria* USNM 484912.



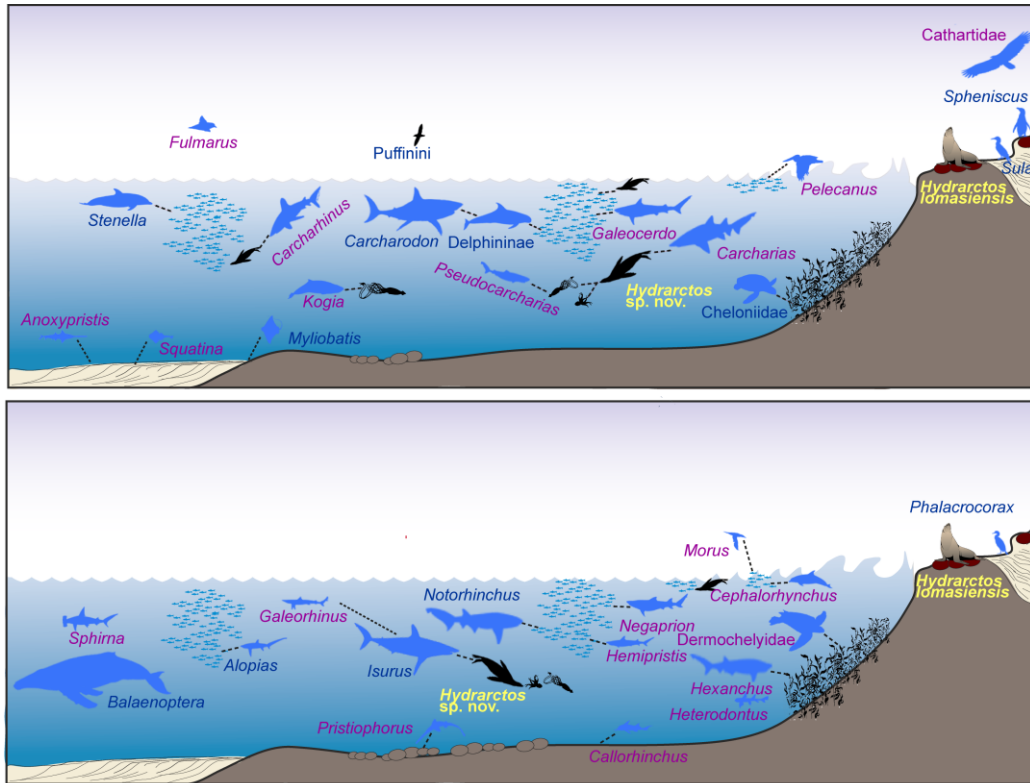
Anexo 4.4. Comparación de hocicos en vista dorsal y cráneos en vista anterior de otáridos selectos, ilustrando los siguientes caracteres filogenéticos: c.7 (proceso prenarial del premaxilar), c. 32 (forma del proceso anterorbital). Escala = 2.5 cm. A) *Eumetopias* AMNH M-62262, B) MUSM 3608, C) *A. australis* AMNH M-254565, D) *H. lomasiensis*, holotipo, MP UNI 04, E) *A. pusillus* LACM 52231 y F) *Otaria* AMNH M-254570.



Anexo 4.5. Comparación entre hemimandíbulas derechas en vista medial de otáridos selectos, ilustrando los siguientes caracteres filogenéticos: c. 70 (forma de la tuberosidad genial), c. 96 (heterodontía de la dentición inferior entre m1/p1-2), c. 99 (enraizamiento de m1), c. 100 (forma del paracónido y metacónido), c. 105 (ancho de la raíz del p1/p2-4) y c. 107 (presencia del m2). Escala = 5 cm. A) *Eotaria citrica*, holotipo, LACM 122666, B) MUSM 3628, C) *A. australis* AMNH M-254569, D) MUSM 2014, E) *Otaria* AMNH M-254570, F) MUSM 3605, G) *H. lomasiensis*, holotipo, MP UNI 04 y H) MUSM 3608. pad = paracónido, prd = protocónido, hid = hipocónido, mtd = metacónido, cl = cíngulo labial.



Anexo 4.6. Comparación entre hemimandíbulas derechas de otáridos selectos en vista ventral, ilustrando los siguientes caracteres filogenéticos: c. 69 (forma del margen ventral de la mandíbula), c. 75 (plataforma medial del proceso angular). Escala = 2.5 cm. A) *Thalassoleon mexicanus* LACM 149498, B) *Callorhinus ursinus* AMNH M-245299, C) *A. pusillus* LACM 52231 y D) MUSM 3628.



Anexo 4.7. Fauna de vertebrados marinos a nivel genérico del lapso 2.7 - ~1 Ma (formaciones Caracoles y Pongo) tomando en cuenta su posición relativa en la columna de agua y con relación a la costa. Las líneas representan las posibles relaciones tróficas. Modificado de Bianucci et al. (2018) y Ochoa et al. (2021).

Desmatophoca oregonensis

0000101000?1000-1?01210200(0 1)10000201010-010-010020110-
020012?0000000111110000(1 2)103112100302300010100?101(0 1)001(0 1)(0
1)??01?????????1

Eotaria crypta

??000-
00001000??????0?????0100011-1?0101?????????????????0

Eotaria citrica

??000-
??01100??????0?????0100011-1?1101?????????????????0

Pithanotaria starri

?010?000?0?00(0 1)-0-
11120?0?0?0??12??3?0?111000?????????0??00?000?000-
0000110111111102201(0 1)10100051-1?01(0 1)01011001000-????0

Thalassoleon mexicanus

00101000011101??(0
1)?1122000000001221210200111100010101001000010000(1 2)201000-
00011001111101102201000100051-1?01100011101000-01??1

Thalassoleon macnallyae

?0??1?????????0-
10?12??0?0?0?0??2113?0?????01100101211????0000000000-
0010110111??10?02??000100051-1?0?110011101(0 1)00-????0

Thalassoleon inouei

????????????????????????????0000?????????????????01000101211??10??????010-
??101101??????1?????010??51-1?0111?????????????????0

Proterozetes ulysses

11001011001100111001220001000012212003011110001?10100201??1?10101
00000-000010111110?114???(0 1)1011115(0 1)-(0 1)?111?1????1?????????1

Callorhinus gilmorei

????00??????0-0-?1?????????????????13?????????001?0?????????????????000-
000011011??0?03201001110021-1?0111101110?(0 1)?10?????0

Callorhinus ursinus

000110000111100-0(0 1)1122100200000121211(2
3)001111000110010121100100000000000-00101101011110104201(0
1)01111121-11011?10111110011011110

Neophoca cinerea

011000011011000-0-
0121100000001001211300111100011101001?0??111010001110-
00101002101010114201(0 1)101100?1-01011?1?111111?11?31111

Phocarctos hookeri

011000000010000-(0 1)1012100(0 1)000001121111300111100(0
1)11001101?0??111(0 1)10200110-00011002111110114201(0 1)000100?1-
01011?1?111111?11?31101

Zalophus californianus

101010011011000-0-1122000100001121200(2
3)011111000111010120000111010110000-011010010111001141011-1111111-
10011?10111111011021111

Eumetopias jubatus

1110101110110(0 1)110-11221000100011212002(0
1)11111000111010020100111010100000-000110111111001042011-0111151-
10111?1011111(0 1)011031101

Otaria flavescens

101010(0 1)(0 1)10110(0 1)0-1(0 1)11321013101022212102(0
1)11111001101011120100111110200111001111001001100114101(0
1)11111151-10011?1?111111011032101

Arctocephalus australis

001010011111000-(0 1)(0 1)01221001(0 1)0001121211300111100010(0
1)0101100011100002010010010010011010102(0 1)430100(0 1)110011-
10011?10111111011001100

Arctocephalus pusillus

1110100(0 1)0111000-(0 1)(0 1)0122100100001121211(2
3)0011110001010101100??1100002000010010010011010102(0
1)4301000111111-10011?10?11111011?01110

Arctocephalus galapagoensis

011010011111000-(0 1)(0
1)012210010000112121130011110001000101100??1000(0
1)02000010010010011010102(0 1)2301000100021-10111110?11111011?01100

Arctocephalus gazella

001000000011010-111121100(0 1)00001121211301111100011(0
1)0100100011?0010201001000001011101010204201000100051-
10011?10111111?11?01100

Arctocephalus tropicalis

0110000(0 1)11110(0 1)0-(0 1)(0 1)1121100(0
1)0000112121130011110001010100100011000002000010000010111010102(0
1)42010001110?1-11011?10111111?11?01100

Arctocephalus townsendi

10101001111100(0 1)-(0
1)00122100100001121211300111100010001011000110(0
1)00020000100000101110101?2032?1000100021-1?011?????????011?01110

Monachus monachus

100011-00210000-0-0121210(0 1)010000201001?0111111030210-
1300121000100010011010110020131003123011-(0
1)10001010001101100111100-000000

Erignathus barbatus

110011-00211100-0-0111210(0 1)110000201000??110111030210-
030012020021??200111-0(0 1)21100110003023011-(0
1)100010100011?1100001100-0?0001

MUSM 3628

11101????0??010-0-01120?010??010?1?11(2
3)00???1000?0?0????????????0102001110011010011?1?1?113???00(0
1)1000?????1?11?????1??????????0

MUSM 3608

??1??010??????0-0-
0112??010000??????????1110001010111001??0????????1?????????1?10101?
4??01??????????????????????????????0

Hydrarctos lomasiensis

1110?01?10??000-
10012210010??01021211300?111000?0?0?????????1?00020?1010011??0?10010
1?2(0 1)320100?001151-101111?????????10?????0

6. Tablas de mediciones de los especímenes estudiados

La primera tabla corresponde a mediciones craneanas. La segunda a las mediciones tomadas de la hemimandíbula. Los siguientes simbolos corresponden como sigue: “*” extrapolado, “+” incompleto, “?” No preservado, “D” derecho, “I” izquierdo.

	<i>Hydrarctos</i>	MUSM 3608	MUSM 3628
LCB	245.7+	258.5	245.8
LB	219.5	232.8	228
LP	126	129.1	114.1
LHD	64.9	65.6	70.9
LH	59.6*	68.2	59+
LO	63	60.3	68.4
ANE	26.3	35.2	30.1
AHC	59.6	68	61.2
AM1	41.7	41.5	42.1
AIO	43.4	?	44.3
ASOP	56.6+	?	67.5
ABC	154*	153.3	150
ABI	31.9	?	27.2
AM	129*	?	122.3
ACO	?	55.7	64.2
ALO	43.8	?	45
ALC	94.3+	?	74.5?
I3/2	2.1	1.59	?
CLMD	19.2	17.6	18.3
P1LMD	11.3	9.3	10.5
P2LMD	10.6	11.3	12.2
P3LMD	9.3	10.1	10.3
P4LMD	9.5	10	11
M1LMD	9.2	10.2	12.2
M2LMD	12.2	8.6	8.8

	<i>Hydrarctos</i>		MUSM	MUSM	MUSM	MUSM	MUSM
	D	I	3628	2014	3698	3605	3707
LM	?	?	191	147.1	?	?	177.6
LCM1/2	?	?	74.6	62	?	?	69.3
LPC	56.3	?	55.6	48.5	?	?	49.6
ALM	39.5	38.2	40.3	23.8	29.1	?	38.7
BPC	?	?	60	45	?	?	?
APC	52	?	60	36.2	?	?	?
AMM	76.6	?	89.7	50.3	?	?	66.9
LFM	64.1	?	69.1	46.8	?	?	?
LMC	?	?	18	10	?	20.1	21.3
LMP1	8.9	9.7	8.6	9.1	?	11	9.2
LMP2	10.5	9.9	10.7	8.6	9	10.9	9.4
LMP3	11.8	12	11.1	8.8	10.3	10.5	9.5
LMP4	11.2	12.9	9.5	9	9.1	?	9
LMM1	12.3	13.5	10.2	8.5	9.2	?	9
RAAP4	?	?	41.3	2.84	?	?	2.54

Acrónimo Definición

LCB	Longitud condilobasal
LB	Longitud basal
LP	Longitud paladar desde el borde posterior de los incisivos 1
LHD	Longitud de la hilera dentaria superior desde P1
LH	Longitud del hocico
LO	Longitud orbitaria
ANE	Ancho de la narina externa
AHC	Ancho a la altura de los caninos
AM1	Ancho del paladar a la altura de M1, vista ventral
AIO	Ancho menor interorbitario entre los procesos supraorbitario y anterorbitario
ASOP	Ancho del proceso supraoccipital
ABC	Ancho bicogimático
ABI	Ancho en la parte más posterior de la barra interorbitaria
AM	Ancho a la altura del mastoides
ACO	Ancho de los cóndilos occipitales
ALO	Altura orbitaria
ALC	Altura del cráneo
I3/2	Proporción de I3/I2
CLMD	Longitud mesiodistal canino
P1LMD	Longitud mesiodistal P1
P2LMD	Longitud mesiodistal P2
P3LMD	Longitud mesiodistal P3
P4LMD	Longitud mesiodistal P4
M1LMD	Longitud mesiodistal M1
M2LMD	Longitud mesiodistal M2

LM	Longitud mandibular
LCM2	Longitud del canino al m2
LPC	Longitud postcaninos (todos)
ALM	Altura en borde posterior m1/m2
BPC	Base del proceso coronoideo
APC	Altura del proceso condiloides
AMM	Altura máxima
LFM	Longitud fosa masetérica
LMC	Longitud mediodistal del canino
LMP1	Longitud mesiodistal de p1
LMP2	Longitud mesiodistal de p2
LMP3	Longitud mesiodistal de p3
LMP4	Longitud mesiodistal de p4
LMM1	Longitud mesiodistal de m1
LMM2	Longitud mesiodistal de m2
RAAP4	Proporción altura/ancho en p4

7. Resúmenes presentados en reuniones científicas

11° North American Paleontological Convention (NAPC). Simposio “Tetrápodos marinos fósiles del Pacífico este”

Entidad organizadora: University of California, Riverside, CA, EE.UU.

Financiamiento: Student travel grant (US\$ 350) (declinado).

Fecha: 23-27 de junio del 2019

NAPC 2019 PROGRAM & ABSTRACTS

NEW EVIDENCE FROM PERU

VARAS-MALCA, Rafael, Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima, Peru; SALAS-GISMONDI, Rodolfo, Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima, Peru; OCHOA, Diana, Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima, Peru; DEVRIES, Thomas, University of Washington, Seattle, WA; URBINA, Mario, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru; varas.m.r@gmail.com

Pinnipeds are conspicuous predators of upwelling ecosystems, such as the Humboldt Current System (HCS) in the southeastern Pacific. The understanding of the transition from the phocid seal faunas of the Miocene to the modern otariid fauna (*Arctocephalus australis* and *Otaria flavescens*) in the HCS has been hampered by the poorly known fossil record and imprecise geological framework during the Pliocene and early Pleistocene interval.

Here we report two new otariid skulls (MUSM 3608 and 3628), both coming from Quebrada Caracoles, a new site located along a small dry ravine of the Sacaco fossiliferous area in southeastern Peru. Four superposed lithostratigraphic units have been distinguished within the ravine area, informally named CAR, PO1, PO2 and TOT, the oldest of which (CAR) overlies the youngest Pisco Formation deposits (SAO level) and separated by an angular unconformity. Conflicting radiometric dating has been assigned for the SAO level ranging from 3.9 Ma to 5.89 Ma. The new fossil material comes from the CAR and PO2 units.

Craniodental and mandibular features of the new specimens were included in the character matrix of Vélez-Juarbe (2017) to evaluate their phylogenetic relationships within the Otariidae. A maximum parsimony analysis using New Technology was conducted in TNT, with all characters unordered and unweighted. One most parsimonious tree was recovered (CI=0.472, RI=0.579, length=451). Morphological and phylogenetic analyses indicate that both skulls pertain to a single new species with sister relationships to *Hydrarctos lomasiensis*, a fossil otariid previously recognized from the area. Both taxa differ in ten characters, including nasals, orbital margin, antorbital process, occipital exposure, and upper and mandibular dentition. The topology of the tree basically differs from previous contributions in the relationships between *Arctocephalus*, *Hydrarctos*, *Otaria* and the clade composed by *Zalophus* + *Eumetopias* + *Proterozetes*. A basal position of *A. australis* was also recovered elsewhere but in this analysis *Hydrarctos* is recognized as the

FILLING THE GAP IN THE HISTORY OF OTARIID SEALS IN THE SOUTHEASTERN PACIFIC OCEAN:

sister taxon of *Otaria*.

Up to now, *Hydrarctos* is the oldest extinct South American otariid and depicts early occupations of these coasts by Northern Pacific immigrants. The presence of two putative species of *Hydrarctos* suggests a local early diversification and reinforces prior hypothesis considering the southeastern Pacific as a major center of evolution of the southern otariids.

The specimens studied here are part of a faunal assemblage clearly different from the Tortonian/Messinian marine megafauna, the latter well documented in the Sacaco area. In turn, it might reflect an earlier unknown stage of the biota of HCS. Refining the ages of Quebrada Caracoles with new geological analyses and radiometric dating (in prep.) would shed light on the timing of the onset of the otariid communities in the southeastern Pacific and the causal connections of this event with the cooling trend of the Pleistocene.