

LOS CACHALOTES (PHYSETEROIDEA) DEL MIOCENO TARDÍO DE LA FORMACIÓN PISCO, ICA-AREQUIPA, PERÚ

Aldo BENITES-PALOMINO

INTRODUCCIÓN

Los cachalotes son un grupo de cetáceos dentados altamente autapomórfico, reconocidos por su notoria asimetría craneana y complejo nasal hipertrofiado (Thornton et al., 2015). Los cachalotes modernos son poco conocidos debido a su ecología restringida al nado en profundidad y dieta predominantemente teutívora (consumo de calamares). Las tres especies modernas: el cachalote enano *Kogia sima*, el cachalote pigmeo *K. bevriceps* y el gran cachalote *Physeter macrocephalus* son el remanente de una gran diversidad pasada, que alcanzó su máximo esplendor durante el Mioceno tardío (Fordyce & Muizon, 2001). Fósiles de estos animales han sido hallados a lo largo de todo el mundo, principalmente representados por dientes aislados o fragmentos craneales. El material diagnóstico, como cráneos completos o incluso individuos articulados es bastante escasos. Debido a esta escasez de registro fósil la validez y descripción de muchos taxones es debatida, como la subfamilia Hoplocetinae (Hampe, 2006) o el morfogénero *Scaldicetus* (Bianucci & Landini, 2006). Durante los últimos 30 años se ha incrementado el número de especies fósiles de este grupo descritas debido a que nuevos restos craneales han sido hallados a lo largo del mundo, especialmente en la Formación Pisco de Perú (Lambert et al., 2017).

GEOLOGÍA

La Formación Pisco es considerada como uno de los principales yacimientos fosilíferos o «Fossil Lagerstätte» del Cenozoico marino del mundo (Esperante et al., 2008, 2015), debido a la gran cantidad y exquisita preservación de los restos hallados en sus rocas. Extendiéndose por más de 300 km entre Ica y el norte de Arequipa, corresponde a una serie de transgresiones depositadas entre el Serravaliense y el Tortoniense (Muizon & Devries, 1985). Durante el Mioceno medio y tardío el litoral costero peruano se encontraba de 50 a 100 kilómetros tierra adentro (Marocco & Muizon, 1988). Gran parte de la costa estaba dominada por un sistema de ambientes de baja profundidad protegidos que incluía penínsulas, islaer,

bahías y playas, que albergaban una gran diversidad (Muizon & Devries, 1985); ejemplo de esto es la zona de Sacaco al norte de Arequipa. En el desierto de Ocucaje existen ciertos casos excepcionales con localidades de ambiente pelágico como Cerro Colorado, que corresponde a un sistema de mar abierto con un archipiélago (Di Celma et al., 2016). Las condiciones ambientales en la Cuenca Pisco todavía no son bien conocidas; si bien hay evidencia isotópica que indica una fuerte influencia de corrientes de aguas frías (Amiot et al., 2008) la fauna de moluscos presenta una fuerte afinidad tropical con la provincia malacológica Panameña (Devries & Frassinetti, 2003).

PALEOBIOLOGÍA

Los cachalotes son el grupo de cetáceos dentados que divergió más tempranamente del resto de odontocetos. Se ha propuesto que el origen de este linaje se remonta al Eoceno-Oligoceno (Geisler et al., 2011); sin embargo, los restos más antiguos conocidos corresponden al final del Oligoceno (Mchedlidze, 1970). Los análisis filogenéticos agrupan a las tres especies de cachalotes modernos en las familias: Physeteridae y Kogiidae. Adicionalmente existió un tercer linaje conformado únicamente por los «cachalotes raptorales», formas fósiles del Mioceno medio-tardío.

Los Physeterida, familia en la que se incluye al moderno *Physeter*, se reconocen por presentar una fosa temporal muy reducida, ausencia de dientes en el maxilar y una cuenca supracraneal (cavidad para el complejo nasal) hipertrofiada. Dos dientes (MUSM 2629) procedentes del nivel SAO de Sacaco (Muizon & Devries, 1985) indican la posible presencia de Physeteroidea en el Mioceno tardío. Dicho material comparte afinidad con *Aulophyseter* de Norteamérica o *Orycterocetus* de Europa, debido a la ausencia de esmalte y aspecto alargado sin afinación repentina.

Los Kogiidae en Sacaco se encuentran representados por *Koristocetus* de Aguada de Lomas (Collareta et al., 2017). Estos animales se diferencian del resto de cachalotes debido a la presencia de una cresta sagital para el anclaje de los músculos faciales y una cuenca

supracraneal reducida para albergar un complejo nasal también reducido (Vélez-Juarbe et al., 2015). Otro kógido es *Scaphokogia cochlearis*, un animal caracterizado por su cuenca supracraneal a manera de sopera y su rostro tubular (Muizon, 1981). La morfología craneal de *Scaphokogia* indica que a diferencia de otros cetáceos este animal prefería los ambientes bénticos, y que el desarrollo del rostro podría haber estado ligado a un sistema sensorial aún desconocido.

Los «cachalotes raptoriales» se diferencian del resto de *Physeteroidea* debido a la presencia de grandes dientes con esmalte tanto en la mandíbula como en el maxilar y una gran fosa temporal evidenciando una fuerte mordida. Se conocen en la Formación Pisco a *Acrophyseter deinodon* y *A. robustus*. Una tercera especie de *Acrophyseter* ha sido reportada (Lambert et al., 2017); sin embargo debido a la mala preservación de la región dorsal no es posible sacar mayores conclusiones. Un taxón controversial es *Livyatan*

melvillei, cuya posición ha variado como grupo hermano de los *Physeteroidea* (Lambert et al., 2010, 2017) más derivados o dentro del linaje de los «cachalotes raptoriales» (Collareta et al., 2017).

IMPLICANCIAS PALEOECOLÓGICAS

La coexistencia de distintas especies de cachalotes indica que durante el Mioceno tardío la costa peruana era un ambiente lo suficientemente productivo como para poder mantener esta diversidad sin un solapamiento evidente de nichos. Los «cachalotes raptoriales» de la Formación Pisco podrían haber ocupado un nicho ecológico similar al de las modernas orcas, en la cumbre de la cadena trófica. *Koristocetus* evidencia una morfología basal, mucho más adecuada para una dieta piscívora frente a la dieta teutívora de los kógidos modernos (Collareta et al., 2017). En el caso de *Scaphokogia* la morfología craneal evidencia que este animal pudo haber tenido una ecología béntica, similar a la de las modernas morsas o de

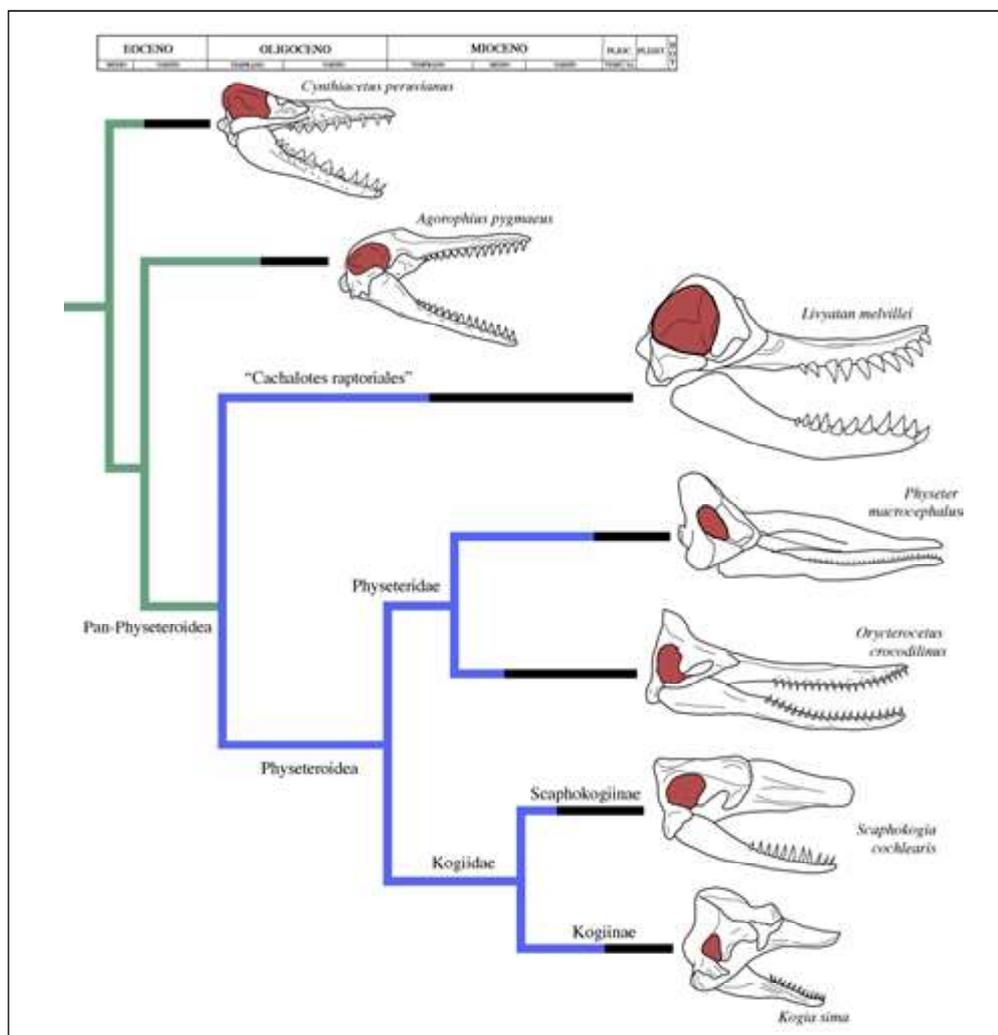


Figura 1 Filogenia esquemática de los cachalotes (*Physeteridae*) calibrada en el tiempo, mostrando la diversidad de morfologías craneales. En color azul se resalta el clado en que se agrupan los diversos cachalotes. La región de los cráneos de color rojo muestra el tamaño relativo de la fosa temporal para la inserción de los músculos mandibulares. Modificada de Lambert et al. (2016).

cetáceos arcaicos, como *Mammalodon*. Esta diversidad de cachalotes, junto con la de otros grupos de cetáceos como Platanistoideos, se redujo drásticamente durante el intercambio faunístico del Plioceno, siendo reemplazados por los delfines modernos (Marx et al., 2016).

REFERENCIAS

- Amiot R., Göhlich U. B., Lécuyer C., Muizon C. de, Cappetta H., Fourel F., ... Martineau F. (2008). Oxygen isotope compositions of phosphate from Middle Miocene-Early Pliocene marine vertebrates of Peru. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 264(1–2), 85–92. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.04.001>
- Bianucci G., & Landini W. (2006). Killer sperm whale: A new basal physeteroid (Mammalia, Cetacea) from the Late Miocene of Italy. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 148(1), 103–131. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2006.00228.x>
- Collareta A., Lambert O., Muizon C. de, Urbina M. & Bianucci G. (2017). *Koristocetus pescei* gen. et sp. nov., a diminutive sperm whale (Cetacea: Odontoceti: Kogiidae) from the late Miocene of Peru. *Fossil Record*, 20(2), 259–278. <https://doi.org/10.5194/fr-20-259-2017>
- Devries T. J. & Frassinetti D. (2003). Range extensions and biogeographic implications of Chilean Neogene mollusks found in Peru. *Boletín Del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 52, 119–135.
- Di Celma C., Malinverno E., Gariboldi K., Gioncada A., Rustichelli A., Pierantoni P. P., ... Bianucci G. (2016). Stratigraphic framework of the late Miocene to Pliocene Pisco Formation at Cerro Colorado (Ica Desert, Peru). *Journal of Maps*, 12(3), 515–529. <https://doi.org/10.1080/17445647.2015.1047906>
- Esperante R., Brand L. R., Chadwick A. V. & Poma O. (2015). Taphonomy and paleoenvironmental conditions of deposition of fossil whales in the diatomaceous sediments of the Miocene/Pliocene Pisco Formation, southern Peru-A new fossil-lagerstätte. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 417 (December 2014), 337–370. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.09.029>
- Esperante R., Brand L. R., Nick K. E., Poma O. & Urbina M. (2008). Exceptional occurrence of fossil baleen in shallow marine sediments of the Neogene Pisco Formation, Southern Peru. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 257(3), 344–360. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.11.001>
- Fordyce R. E. & Muizon C. de. (2001). Evolutionary history of whales: a review. In *Secondary adaptation of tetrapods to life in water* (pp. 169–234).
- Geisler J. H., McGowen M. R., Yang G., & Gatesy J. (2011). A supermatrix analysis of genomic, morphological, and paleontological data from crown Cetacea. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 112. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-112>
- Hampe O. (2006). Middle/late Miocene hoplocetine sperm whale remains (Odontoceti: Physeteridae) of North Germany with an emended classification of the Hoplocetinae. *Fossil Record*, 9(1), 61–86. <https://doi.org/10.1002/mmng.200600002>
- Lambert O., Bianucci G. & Muizon C. de (2017). Macroraptorial sperm whales (cetacea, odontoceti, physeteroidea) from the miocene of peru. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179(2), 404–474. <https://doi.org/10.1111/zoj.12456>
- Lambert O., Bianucci G., Post K., Muizon C. de, Salas-Gismondi R., Urbina M. & Reumer J. (2010). The giant bite of a new raptorial sperm whale from the Miocene epoch of Peru. *Nature*, 466(7302), 105–108. <https://doi.org/10.1038/nature09067>
- Marocco R., & Muizon C. de (1988). Le Bassin Pisco, bassin cénozoïque d'avant arc de la côte du Pérou central / : analyse géodynamique de son remplissage. *Géodynamique*, 3(2), 3–19.
- Marx F.G., Lambert O. & Uhen M.D. (2016). *Cetacean paleobiology*. *Cetacean Paleobiology*. <https://doi.org/10.1002/9781118561546>
- Mchedlidze G.A. (1970). Some general features of the evolution of cetaceans, part 1, (Tbilisi: Akademia Nauk Gruzinskoi S.S.R., Institut Paleobiologii), 1–111.
- Muizon C. de (1981). Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou): Deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocène de Sud-Sacaco. *Geobios*, 6(4), 174.
- Muizon C. de & Devries T.J. (1985). Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologische Rundschau*, 74(3), 547–563. <https://doi.org/10.1007/BF01821211>
- Thornton S.W., McLellan W. A., Rommel S.A., Dillaman R. M., Nowacek D.P., Koopman H.N. & Ann Pabst D. (2015). Morphology of the Nasal Apparatus in Pygmy (Kogia Breviceps) and Dwarf (K. Sima) Sperm Whales. *Anatomical Record*, 298(7), 1301–1326. <https://doi.org/10.1002/ar.23168>
- Vélez-Juarbe J., Wood A. R., De Gracia C. & Hendy A.J.W. (2015). Evolutionary patterns among living and fossil kogiid sperm whales: Evidence from the neogene of Central America. *PLoS ONE*, 10(4), 1–29. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123909>