



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**HISTORIA FILOGENÉTICA Y BIOGEOGRÁFICA DEL ORDEN SIRENIA
(MAMMALIA)**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
DEBORAH VERANEA ESPINOSA MARTÍNEZ

TUTOR: **DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES**
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DR. JUAN PABLO GALLO REYNOSO. – CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN
ALIMENTACIÓN Y DESARROLLO A.C.
DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ. – UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MEXICO
DR. JORGE URBÁN RAMÍREZ. - UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
SUR

ASESOR EXTERNO
DR. DARYL P. DOMNING. - HOWARD UNIVERSITY

(DICIEMBRE) 2017

CD.MX.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**HISTORIA FILOGENÉTICA Y BIOGEOGRÁFICA DEL ORDEN SIRENIA
(MAMMALIA)**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
**MAESTRA DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLIGÍA
(BIOLOGÍA MARINA)**

PRESENTA:
DEBORAH VERANEA ESPINOSA MARTÍNEZ

TUTOR: **DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES**
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DR. JUAN PABLO GALLO REYNOSO. – CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN
ALIMENTACIÓN Y DESARROLLO A.C.
DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ. – UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MEXICO
DR. JORGE URBÁN RAMÍREZ.- UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
SUR

ASESOR EXTERNO
DR. DARYL P. DOMNING. - HOWARD UNIVERSITY

MÉXICO, D. F. (**DICIEMBRE**) 2017

A mi mamá y a mi hermana!!

Gracias por todo!!

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias el Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.

A las instituciones que brindaron apoyos económicos otorgados para la realización de este trabajo:

- Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) mediante la beca nacional otorgada en el periodo 2015-2017 y la Beca Mixta 2016 2016 – MZO 2017 Movilidad en el Extranjero (291062) otorgada en el mes de Octubre del 2016, para realizar una estancia de investigación en Universidad de Howard, Estados Unidos.
- Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado otorgado por el Comité Académico del Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, para asistir a la “Tercer Escuela Mexicana de Mastozoología Marina organizada por la Sociedad Mexicana de Mastozoología Marina, A.C. en La Paz, Baja California, los días 7 y 8 de Julio del 2017.

A mi comité tutorial y asesor externo por todo su apoyo y observaciones a lo largo de la realización de este trabajo:

- Dr. Joaquín Arroyo Cabrales
- Dr. Juan Pablo Gallo Reynoso
- Dr. Luis Antonio Sánchez González
- Dr. Jorge Urbán Ramírez
- Dr. Daryl P. Domning

Al Dr. Luis Medrano González por haber aceptado ser parte de mi Jurado de Examen de Grado y por sus valiosos comentarios.

Agradecimientos personales

A mi mamá y a mi hermana por todo su apoyo y amor no solo en este periodo de mi vida, sino siempre.

A mi Tata por enseñarme a ser una mujer muy fuerte.

A mis tía Tita por su apoyo y escucharme cuando lo necesitaba.

A mis sobrinos Larissa y Alonso por todos los fines de semana que pasamos juntos.

A César por todo su cariño, apoyo y paciencia, sobre todo cuando estaba muy estresada y perdía la cordura.

A Joaquín por haberme aceptado como su alumna, consentirme y darme todo su apoyo a lo largo de la maestría.

A Howell (Luis) por tenerme paciencia con los análisis, enseñarme tanto y apoyarme desde que acepto ser parte de mi comité.

Al Dr. Domning por aceptar ser mi asesor externo, por su paciencia y por todo lo que me enseñó durante mi estancia.

A los Drs. Jorge y Juan Pablo por todos sus comentarios durante los tutorales.

A los Drs. David y Paula Bohaska por todas las atenciones que tuvieron conmigo durante mi estancia en el Museum of Natural History y Museum Support Center of Smithsonian Institution.

Al Dr. Alfred Gardner por otorgarme la carta de invitación para asistir al Museum of Natural History of Smithsonian Institution.

Al Dr. James G. Mead (Museum of Natural History of Smithsonian Institution) y al Dr. Ewan Fordyce (University of Otago) por ser tan amables conmigo.

A Belén y a Chuy por aceptarme en su casa durante mi estancia en Washington, DC. Por enseñarme la ciudad y a hacer pan de muerto.

A Claudia, Daniela y Tania que siempre han estado apoyándome pese a que la distancia nos ha separado en algunos momentos.

A Edith y Christina por todas esas comidas y buenos momentos en el hospital, en el jardín de los Nibelungos y en todos lados.

A Amalia por su apoyo y cariño, porque desde que la conocí ha sido como mi segunda abuela y una de las personas más dulces del mundo.

Al Dr. Anelio porque cuando lo conocí siempre me estuvo cuestionando sobre mi proyecto y hacia que hasta la voz me temblara pensando en que podía decir una burrada.

A todas aquellas personas que han dejado una huella en mí.

GRACIAS!!!

Índice

Índice de figuras.....	1
Resumen.....	2
Abstract.....	4
Introducción.....	6
Antecedentes.....	8
<i>El Orden Sirenia</i>	8
<i>Hipótesis filogenéticas del Orden Sirenia</i>	10
<i>Biogeografía del Orden Sirenia</i>	13
Justificación.....	15
Hipótesis.....	16
Objetivos.....	17
<i>Objetivo general</i>	17
<i>Objetivos particulares</i>	17
Métodos.....	18
Resultados.....	26
Discusión.....	40
Conclusiones.....	50
Literatura citada.....	52
Anexo 1.....	61
Anexo 2.....	66

Índice de figuras

- Figura 1. Primer filogenia formal realizada para 19 géneros del Orden Sirenia considerando caracteres craneales apomórficos. Imagen tomada de Savage (1977). **9**
- Figura 2. Hipótesis filogenética realizada considerando 32 especies de sirenios y 62 caracteres. El árbol presenta un largo de 162 pasos un índice de consistencia de 0.76 y un índice de retención de 0.91. Imagen tomada de Domning (1994) donde el nodo 2 muestra a la familia Prorastomidae como un posible grupo parafilético. **10**
3. Áreas de distribución de las especies actuales de sirenios (*T. senegalensis*, *T. manatus*, *T. manatus* y *D. dugon*) y localidades fosilíferas de las especies de sirenios, proboscídeo y desmostilio. **22**
- Figura 4. Áreas que se utilizaron en la reconstrucción biogeográfica: A. Pacífico Norte, B. Pacífico Tropical, C. Pacífico Sur, D. Atlántico Oeste, E. Antillas, F. Atlántico Oeste Sur, G. Mediterráneo-Atlántico Este, H. Costa oeste de África, I. Índico Oeste, J. Mar Rojo, K. Índico Este, L. Australia Noroeste, M. Amazonas. **23**
- Figura 5. Filogenia calibrada del orden Sirenia que presenta una edad de 51.98 Ma (Eoceno Temprano) según el cálculo del reloj relajado no correlacionado. Los números rojos corresponden a la probabilidad posterior de cada uno de los nodos. La letra A corresponde a la Subfamilia Halitheriinae, B a la Subfamilia Miosireninae, C a la Subfamilia Dugonginae, D a la Subfamilia Trichechinae y E a la Subfamilia Hydrodamalinae. **25**
- Figura 6. Reconstrucción de las áreas ancestrales del Orden Sirenia. Las flechas y números rojos representan el paso de un nodo a otro en relación con la Figura 7. **27**
- Figura 7. Secuencia de la reconstrucción de las áreas ancestrales para el Orden Sirenia. En la parte superior derecha se muestra el número correspondiente a las flechas de la figura 6 y los nodos. También se muestra la probabilidad de cada una de las áreas ancestrales calculada para cada nodo, los procesos ocurridos, la ruta seguida y probabilidad de ocurrencia de esos eventos. **29**

Resumen

La interpretación de cómo se ha ido modelando la distribución de las especies que conforman al Orden Sirenia se ha realizado considerando la localización de los fósiles de algunas especies y la relación filogenética que éstas tienen. En este trabajo se reconstruyó la historia filogenética y biogeográfica del Orden para determinar cómo ha sido su historia evolutiva. Se realizó un análisis filogenético de evidencia total (datos morfológicos y moleculares) considerando 44 especies de sirenios utilizando el proceso de Fossilización Nacimiento-Muerte (FBD) y un reloj molecular relajado no correlacionado en MrBayes 3.2.6 para obtener una filogenia calibrada para el Orden. A partir de la información de las localidades fosilíferas y de la distribución de las cuatro especies actuales (*Trichechus manatus*, *T. inunguis*, *T. senegalensis* y *Dugong dugon*), se determinaron 13 áreas que se utilizaron en la reconstrucción biogeográfica del Orden. Considerando la hipótesis filogenética obtenida y las 13 áreas, se realizó una reconstrucción de áreas ancestrales en RASP 3.2 empleando un modelo Bayesiano Binario MCMC. La filogenia calibrada muestra que el Orden Sirenia es un grupo monofilético que divergió de los órdenes Proboscidea y Desmostylia hace 63 millones de años (Ma) (rango HPD 95% 62.3-64.98) durante el Paleoceno Temprano, mientras que las primeras especies pertenecientes a la familia Prorastomidae se diferencian hace 52 (rango HPD 95% 48.13-57.51) Ma y 49 (rango HPD 95% 46.2-52.93) Ma. Se observa que las familias Dugongidae y Trichechidae forman grupos polofiléticos, esto mismo ocurre en las subfamilias Halitheriinae (familia Dugongidae) y las subfamilias Miosireninae y Trichechinae (familia Trichechidae). La hipótesis filogenética muestra por primera vez a *Trichechus inunguis* y *T. senegalensis* como especies hermanas. La reconstrucción de las áreas ancestrales muestra que el área más ancestral del Orden Sirenia se localiza en las Antillas a partir de la cual se dispersaron las especies más antiguas, colonizando nuevas áreas y divergiendo posteriormente debido a especiación simpátrica y en otros casos por procesos de vicarianza. La historia evolutiva del Orden Sirenia está muy relacionada con cambios climáticos y tectónicos ocurridos a lo largo de la historia de la Tierra, esto se ve reflejado en las hipótesis filogenética y

biogeográfica, ya que se presentan eventos de dispersión, que se pueden asociar a épocas en las que las condiciones ambientales idóneas para las especies, y eventos vicarianza que pueden estar asociados a la diversificación de las especies como resultado de a la presencia de barreras geográficas.

Abstract

The distribution of the species within the order Sirenia has been explained considering the location of the fossils for some species and with the phylogenetic relationships between them. Here, the evolutionary history of the Order is reconstructed through the study of their phylogenetic and biogeographic history. A total-evidence phylogenetic analysis of morphological and molecular data was performed for 44 sirenians species in this order, using a fossilized birth-death (FBD) process and a relaxed non-correlated molecular clock in MrBayes 3.2.6 to obtain a calibrated phylogeny. Using information from fossil localities and the distribution of the four present species (*Trichechus manatus*, *T. inunguis*, *T. senegalensis* and *Dugong dugon*), 13 areas were determined and used for a biogeographic reconstruction. Considering the phylogenetic hypothesis and the 13 areas, a reconstruction of ancestral areas was carried out in RASP 3.2 using a Bayesian Binary MCMC model. The calibrated phylogeny showed that the order Sirenia is a monophyletic group that diverged from its sister orders Proboscidea and Desmostylia at about 63 million years (My) ago (HPD range 95% 62.3-64.98) during the Early Paleocene, while the first species belonging to the family Protastomidae diverged about 52 (HPD range 95% 48.13-57.51) My and 49 (HPD range 95% 46.2-52.93) My. Families Dugongidae and Trichechidae constituted polyphyletic groups, and the same process happened in the subfamily Halitheriinae (family Dugongidae) and subfamilies Miosireninae y Trichechinae (family Trichechidae). This is the first time that *Trichechus inunguis* and *T. senegalensis* are reported as sister species. The reconstruction of the ancestral areas showed that the most ancient area of the Sirenia is located in the West Indies from which the oldest species dispersed and colonized new areas, diverging later due to sympatric speciation and in other cases by vicariant processes. The evolutionary history of the order Sirenia is related with climates and tectonics changes that occurred throughout the history of the Earth, this is reflected in the phylogenetic and biogeographic hypotheses, because the dispersion and dispersal events may be associated with periods where the environmental conditions

are suitable for the species, and vicariance events that may be associated with the diversification of the species as a result of the presence of geographical barriers.

Introducción

El Orden Sirenia está conformado por un grupo de mamíferos herbívoros acuáticos que ha estado presente en la Tierra desde el Eoceno Temprano (entre hace 56 y 47.8 Ma durante el Ypresiense) hasta la actualidad (Domning 1978, Domning 2000, Domning 2001a, Domning 2001b). El registro fósil muestra que estos mamíferos presentan un evolución temprana a partir de un ancestro terrestre, debido a la presencia de formas cuadrúpedas y una mayor diversidad en el pasado que la que se presenta actualmente (Domning 2000, Berta *et al.* 2006, Vélez-Juarbe 2012, Springer *et al.* 2015).

Este Orden está formado por cuatro familias Prorastomidae, Protosirenidae, Dugongidae y Trichechidae (Domning 1994, Domning 2007, Vélez-Juarbe 2012), de las cuales las dos primeras se encuentran extintas y estaban representadas por especies cuadrúpedas, mientras que las dos últimas se encuentran representadas por especies totalmente adaptadas a la vida acuática (Domning 2000, Domning 2001c). Hasta el momento se han obtenido diferentes hipótesis filogenéticas considerando en algunos casos solo datos morfológicos, en algunos otros datos moleculares y en otros ambos, aunque analizados por separado a partir de análisis de máxima parsimonia y máxima verosimilitud. En todas se muestra la diferenciación de estas cuatro familias y sus relaciones filogenéticas de las especies de sirenios (Domning 1994, Vélez-Juarbe 2012, Springer *et al.* 2015).

Se ha propuesto que este Orden se originó en el Viejo Mundo en la región del Mar de Tetis junto con los órdenes a los cuales está estrechamente relacionado (Proboscidea, Desmostylia, Embriothropoda e Hyracoidea) y a partir de este punto se extendió rápidamente hacia el Nuevo Mundo en donde se ha encontrado la presencia de las cuatro familias (Hautier *et al.* 2012, Vélez-Juarbe 2012, Vélez-Juarbe 2014, Springer *et al.* 2015). Asimismo, debido a que las especies actuales pertenecientes a este Orden (*Dugong dugon*, *Trichechus manarus*, *T. inunguis* y *T. senegalesis*) se encuentran restringidas a zonas tropicales y subtropicales y a la asociación que tienen con la presencia de pastos

marinos de los cuales se alimentan, se ha propuesto que las especies extintas seguían este mismo patrón de distribución exceptuando la presencia en aguas frías; no obstante, *Hydrodamalis gigas*, que es la especie extinta en 1768, es la única especie de sirenio registrada con una distribución en aguas frías del Pacífico Norte, asociada a la presencia de los bosques de kelp (Domning 2001a, Vélez-Juarbe *et al.* 2012, Vélez-Juarbe 2014, Kinze 2001, Vélez-Juarbe *et al.* 2012, Crear *et al.* 2014, Vélez-Juarbe 2014, Turvey & Risley 2006, Springer *et al.* 2015, Würsig *et al.* 2000). Tomando como premisa esta asociación, Vélez-Juarbe (2014) realizó un análisis paleobiogeográfico empleando como subrogados a los fósiles de los sirenios para reconstruir la distribución de los pastos marinos desde el Eoceno al Mioceno.

Antecedentes

El Orden Sirenia

El Orden Sirenia está formado por un grupo de mamíferos herbívoros que junto con los órdenes Proboscidea, Afrosoricida, Tubulidentata, Hyracopidea y Macroscelidea conforman el Superorden Afrotheria (Hedges 2001, Marsh 2014, O'Shea 2014, Springer *et al.* 2015). Debido a su morfología (dentición, la falta de clavícula, la presencia de uñas o pesuñas) y a estudios filogenéticos, se ha observado que las especies actuales de sirenios están estrechamente relacionadas con los elefantes, los hyrax y el cerdo hormiguero, formando parte del clado Paenungulata (Gheerbrant *et al.* 2005, Marsh 2014, O'Shea 2014, Reeves 2008, Springer *et al.* 2015, Würsig *et al.* 2000). El Orden está conformado por cuatro familias: Prorastomidae, Protosirenidae, Dugongidae y Trichechidae (Domning 1994, Domning 2007), de las cuales las dos primeras se encuentran extintas y estaban representadas por especies anfibas debido a que no estaban adaptadas por completo a la vida acuática, mientras que las dos últimas se encuentran representadas por especies totalmente adaptadas a la vida acuática. Actualmente existen solo cuatro especies (*Dugong dugon*, *Trichechus manatus*, *T. inunguis* y *T. senegalensis*) y una especie extinta recientemente (*Hydrodamalis gigas*) en 1768 debido a la cacería (Würsig *et al.* 2000, Kinze 2001, Vélez-Juarbe *et al.* 2012, Crear *et al.* 2014, Vélez-Juarbe 2014, Turvey & Risley 2006, Springer *et al.* 2015). van Roosmalen (2015) describe una nueva especie de *Trichechus* que presenta una distribución en la cuenca de Río en el estado de Amazonas, Brasil; dicha especie la nombra *Trichechus pigmaeus* n. sp. y menciona que presenta simpatría con *Trichechus inunguis* de la cual se diferencia por presentar una coloración de piel mucho más oscura, diferencias en la forma de los huesos frontales, diferente fórmula dentaria y, su tamaño y su peso son aproximadamente la mitad y una quinta parte de los que presenta *T. inunguis*; sin embargo, en las comparaciones que realiza de los cráneos, de los cuales presenta una serie de imágenes, no es posible observar las diferencias que el autor menciona debido a que la resolución de dichas imágenes es muy mala y a simple vista los cráneos se ven muy similares, Domning (in lit 2017) menciona que el trabajo de van

Roosmalen (2015) esta basado en ejemplares juveniles de *T. inunguis* lo que indicaría que el autor realmente no comparó los cráneos de los juveniles con lo que él propone como una nueva especie de *Trichechus*.

Los miembros del Orden Sirenia han sido considerados como los mamíferos marinos más antiguos (Würsig *et al.* 2000); sin embargo, se ha visto que su evolución aparentemente ocurrió en paralelo con el Orden Cetacea ya que las especies más antiguas de este orden presentan la misma edad que los primeros sirenios, además de que los dos órdenes presentan una transición de una condición anfibia a una vida acuática por completo (Domning 2001c, Vélez-Juarbe *et al.* 2012). Aunado a esto, el registro fósil muestra que este grupo de mamíferos está presente desde el Eoceno Medio, que tuvo una evolución temprana a partir de un ancestro terrestre y que la diversidad de especies era mayor que la que existe actualmente (Berta *et al.* 2006, Springer *et al.* 2015).

Se ha observado que el Orden Sirenia se encuentra asociado a la presencia de pastos marinos y bosques de kelp, por lo que su distribución se restringe a aguas tropicales y subtropicales y, en algunos casos en aguas frías (Domning 2001, Würsig *et al.* 2000, Vélez-Juarbe *et al.* 2012, Crear *et al.* 2014, Vélez-Juarbe 2014). Debido a esta asociación con este tipo de vegetación como su principal y única fuente de alimento, se ha propuesto que en el pasado las especies fósiles presentaron una distribución simpátrica en más de una vez desde su aparición, la cual se ha ido modificando a lo largo del tiempo debido a la extinción de aproximadamente el 90% de las especies, haciendo que actualmente presenten una distribución alopátrica, ya que la familia Dugongidae se encuentra en la región Indopacífica mientras que la familia Trichechidae se encuentra únicamente en la parte litoral del Atlántico y en sistemas de agua dulce que descargan en este océano (Domning 2001, Vélez-Juarbe *et al.* 2012). Las únicas especies que presentan una zona de simpatría en la actualidad son *T. manatus* y *T. inunguis*, las cuales se sobrelapan en la desembocadura el Río Amazonas y, entre las cuales se ha registrado hibridación específica (Vianna *et al.* 2006).

En cuanto a la distribución de Sirenia se cree que surgió en el Viejo Mundo junto con los órdenes con los cuales está estrechamente relacionado (Probocidea, Desmostylia, Embriothopoda y Hyracoidea), de donde se extendieron rápidamente al Nuevo Mundo por el Canal de Tetis, donde el registro fósil pertenece al Eoceno Temprano en Jamaica, y durante los siguientes 50 millones de años (Ma), las cuatro familias habitaron la región Atlántico-Caribe occidental (Domning 2001).

Hipótesis filogenéticas del Orden Sirenia

La primer filogenia formal presentada para el Orden Sirenia fue realizada por Savage (1977), en la cual presenta la filogenia de 19 géneros considerando caracteres craneales apomórficos (eg. el desarrollo de primer incisivo superior como un colmillo, el desarrollo de la paquiostosis y del sistema periótico). Los resultados de esta filogenia muestran que los primeros miembros, tanto del grupo externo (Moeritherioidea) como de los sirenios, se encuentran en depósitos del Eoceno (Tetiano) y presentan menos caracteres plesiomórficos en común y, el único atributo apomórfico entre estos es la dentición bilofodonte. Savage (1977) también menciona que el único carácter autopomórfico que presentan los sirenios es la paquiostosis. Por último menciona que los resultados no muestran una división formal de familias, subfamilias o cualquier otra subdivisión jerárquica; además de que los linajes 2 (*Prorastomus*, ?*Sirenamus*), 3 (*Potamosiren*, *Ribodon* y *Trichechus*) y 4 (*Lybia* gen. nov., *Prototherium* y *Eotheroides*), todos se encuentran representados en el Eoceno Medio, mientras que los linajes 5 (*Halitherium*) y 6 (*Anomotherium*) aparecen en el Oligoceno, el linaje 7 (*Metaxytherium* y *Felsinootherium*) en el Mioceno y el linaje 8 (*Dugong*) en el Plioceno (Fig. 1).

Domning (1994), partiendo de la filogenia presentada por Savage (1977), realizó un análisis filogenético para 36 especies de sirenios utilizando 62 caracteres craneales y postcraniales y obtuvo un árbol con un largo de 162 pasos, con un índice de consistencia de 0.76 y un índice de retención de 0.91. Este análisis lo realizó en Hennig 86 (Farris 1988) y obtienen 60 árboles más parsimoniosos con un largo de 152, un índice de consistencia

de 0.55 y un índice de retención de 0.83 y presenta un árbol consenso. La filogenia resultante muestra que la familia Prorastomidae es parafilética y el autor menciona que la presencia del quinto molar es un sinapomorfismo entre los sirenios y es lo que ayuda a diferenciarlos de los ungulados, ya que estos se caracterizan por presentar cuatro, al igual que ocurre con Prorastomidae, la familia Dugongidae y su subfamilia Halitheriinae forman grupos parafiléticos. Pese a que el autor no realiza una calibración temporal de la filogenia, menciona que *Prorastomus*, junto con otros sirenios (*Protosiren*, *Eotherides*, *Eosiren abeli*) se encuentra presente durante el Eoceno Temprano y Medio, mientras que *Prototherium* y otra especie de *Eosiren* pertenecen al Eoceno Tardío. En el caso de la familia Trichechidae el autor propone incluir a la subfamilia Miosireninae ya que *Anomotherium langewieschei* y *Miosiren kocki* son el grupo hermano de todas las especies de manatíes (Fig. 2).

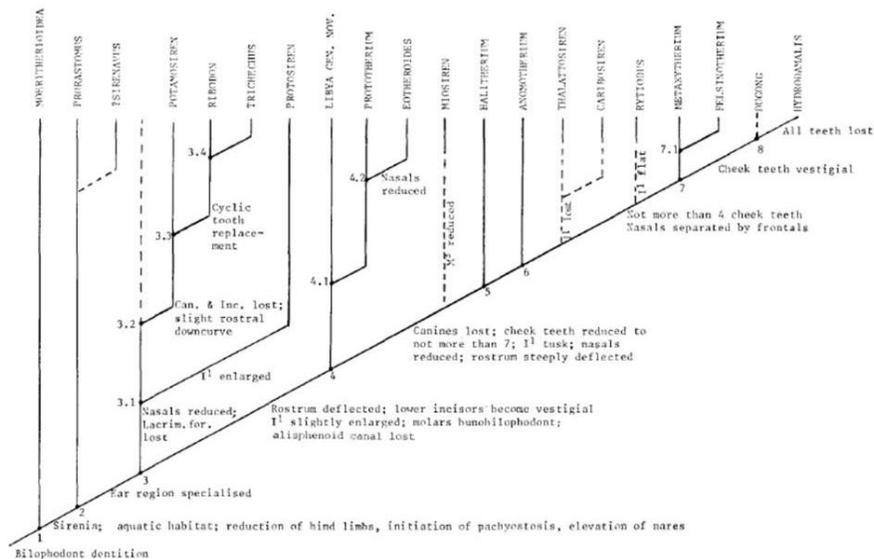


Figura 1. Primer filogenia formal realizada para 19 géneros del Orden Sirenia considerando caracteres craneales apomórficos. Imagen tomada de Savage (1977).

Conforme se han descrito nuevas especies fósiles de sirenios, se han realizado análisis filogenéticos para poder determinar a qué familia o subfamilia pertenecen las nuevas especies (Domning y Aguilera 1987, Domning y Thomas 1987, Domning 1989a, Domning 1997, Bajpai y Domning 1997, Domning y Aguilera 2008, Vélez-Juarbe y Domning

2014a, Vélez-Juarbe y Domning 2014b). Asimismo, se han realizado otras hipótesis filogenéticas enfocadas a resolver las relaciones dentro de una de las familias. Vélez-Juarbe *et al.* (2012) realizaron una filogenia de la familia Dugongidae considerando 43 caracteres y 34 especies, dentro de las cuales se incluyen a *Moeritherium* (Proboscidea) y *Paleoparadoxia* (Desmostylia). Estos autores proponen que esta familia en lugar de ser parafilética, como lo propone Domning (1994), es monofilética; sin embargo, mencionan que la subfamilia Halitheriinae es parafilética como ya se había propuesto anteriormente y que las subfamilias Hydrodamalinae y Dugonginae son monofiléticas.

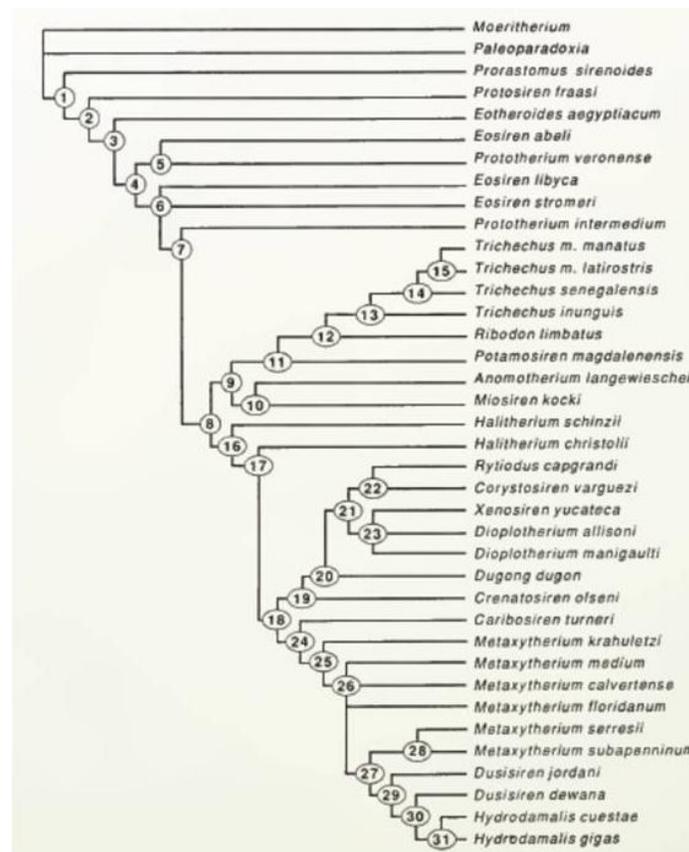


Figura 2. Hipótesis filogenética realizada considerando 32 especies de sirenios y 62 caracteres. El árbol presenta un largo de 162 pasos un índice de consistencia de 0.76 y un índice de retención de 0.91. Imagen tomada de Domning (1994) donde el nodo 2 muestra a la familia Prorastomidae como un posible grupo parafilético.

La incorporación de información molecular a los análisis filogenéticos se ha hecho a partir del análisis de la posición filogenética de la vaca marina de Steller (*Hydrodamalis*

gigas). Ozawa *et al.* (1997), secuenciaron el gen Citocromo-b de *Mammuthus primigenius*, *H. gigas*, *Elephas maximus*, *Trichechus manatus* y *Procavia capensis* para posteriormente realizar un análisis filogenético de Tethytheria. Empleando un método de máxima parsimonia muestran que los tres linajes de sirenios no se logran resolver y que la divergencia entre Trichechidae y Dugongidae es tres veces mayor que la divergencia entre *Dugong* e *Hydrodamalis*, y muestra que los manatíes son el grupo hermano de los dugongs. Posteriormente Springer *et al.* (2015), a partir de la secuenciación de 26 genes nucleares y 74 caracteres morfológicos y empleando análisis de máxima parsimonia y máxima verosimilitud para cada uno de los grupos de datos obtienen una hipótesis filogenética, las cuales muestran una fuerte asociación entre *H. gigas* y *D. dugon*, lo que indica que la primer especie forma parte de la familia Dugongidae. Aunado a estos análisis, también realizan una estimación de tiempos de divergencia y obtienen que *H. gigas* y *D. dugon* divergieron durante el Oligoceno y que todas las especies del Orden Sirenia presenta un ancestro en común durante el Eoceno. En el caso de la información molecular para las especies del género *Trichechus*, Springer *et al.* (2015) únicamente obtienen la información para *Trichechus manatus* y asumen que esta información se mantienen para las otras dos especies de manatíes, ya que las secuencias las analizan a nivel de género y únicamente consideran a las otras especies al realizar el análisis filogenético de los caracteres morfológicos.

Biogeografía del Orden Sirenia

La interpretación sobre la historia biogeográfica de Sirenia se ha realizado partiendo de las localidades en las que se han encontrado los fósiles, es decir, cada vez que se describe un fósil se hace una hipótesis de cómo es que esta especie pudo llegar a ocupar esa área en relación con fósiles pertenecientes a la misma familia o subfamilia que ya estén descritos, ya sea en el mismo sitio o en sitios diferentes, y posteriormente se armar la historia de todo el Orden (Domning 1978, de Muizon y Domning 1985, Domning y Ray 1986, Domning y Thomas 1987, Domning 1988, Aranda-Manteca *et al.* 2004, Savage *et al.* 1994, Domning

y Furusawa 1995, Bajpai y Domning 1997, Domning 2001, Lefebvre *et al.* 2001, Domning 2005, Vélez-Juarbe 2012, Vélez-Juarbe *et al.* 2012, Diedrich 2013, Vélez-Juarbe 2014).

Vélez-Juarbe (2014) realizó un análisis paleobiogeográfico a partir de los fósiles de sirenios para inferir la distribución de los pastos marinos desde el Eoceno al Mioceno. Observó que los cambios en las corrientes marinas, el cambio climático y los movimientos tectónicos han influido en la distribución de los pastos marinos y de los sirenios, y determinó tres acontecimientos principales que pudieron delimitar la distribución de los dos grupos: 1) los pastos marinos estaban bien establecidos en la región del Atlántico Oeste-Caribe antes del Eoceno Medio, lo que hizo posible que se dieran por lo menos dos eventos de dispersión trasatlántica de los sirenios; a través de la corriente de Tethys y a lo largo de la costa del Atlántico Norte que era casi continua y que ya estaba presente en el Eoceno; 2) durante el Oligoceno Temprano se dio una disminución de la temperatura del planeta, lo que limitó la distribución de los pastos y de los sirenios, lo cual puede estar relacionado con la aparición de grandes capas de hielo en la Antártica; posteriormente durante el Oligoceno Tardío ocurre un calentamiento que permitió la diversificación y ampliación en la distribución de los dos grupos; 3) durante el Mioceno, los pastos marinos y los sirenios se establecieron al sur del Atlántico Oeste y en el Pacífico, esto último debido a la presencia del Istmo de Panamá, obteniendo así una distribución similar a la actual y, en algunos casos presentando una distribución mayor.

Justificación

El orden Sirenia ha sido uno de los órdenes de mamíferos marinos de los cuales se han realizado diversos estudios sobre su historia filogenética y biogeográfica; no obstante, hasta la fecha no se ha hecho una inferencia formal sobre los procesos biogeográficos que han modelado la distribución de las especies pertenecientes a este Orden, los cuales pueden estar asociados a cambios en el clima y procesos de deriva continental que han ocurrido a lo largo de la evolución de la Tierra. Es por ello que el realizar una reconstrucción de las historias filogenética y biogeográfica para este Orden ayudará a ampliar y entender de una mejor manera la historia evolutiva de las especies que lo conforman.

Hipótesis

Si se considera que el área de distribución de una especie puede estar determinada por procesos de dispersión asociados a cambios en las condiciones ambientales y por procesos de vicarianza determinados por procesos de deriva continental. Entonces la historia evolutiva del Orden Sirenia va estar determinada por procesos de dispersión y vicarianza asociados a cambios en el modo de vida de las especies, así como también, cambios en la configuración continental que pudieron influir de manera considerable no solo en el área de distribución sino también en las relaciones filogenéticas de las especies que conforman a este Orden.

Objetivos

Objetivo general

Determinar la historia evolutiva del Orden Sirenia a partir de análisis filogenéticos y biogeográficos

Objetivos particulares

- Generar una filogenia del Orden a partir de datos moleculares y morfológicos.
- Realizar estimaciones de tiempos de divergencia a partir del cálculo de un reloj molecular.
- Obtener la reconstrucción de las áreas ancestrales del Orden empleando análisis de biogeografía paramétrica.

Métodos

La filogenia del Orden Sirenia se realizó a partir de un análisis de evidencia total, en el cual se considera simultáneamente la información morfológica y molecular para obtener una hipótesis filogenética a partir de la combinación de datos de especies fósiles y recientes. En el caso de la información morfológica, se consideraron 74 caracteres craneales cualitativos multiestado, los cuales ya han sido utilizados en análisis filogenéticos anteriores (Domning 1994, Vélez-Juarbe *et al.* 2012, Springer *et al.* 2015, Anexo 1). Para la obtención de estos caracteres, se realizó una estancia en la Colección de Paleontología de Vertebrados y en el *Museum Support Center* del *Smithsonian Institution*, donde se revisaron 24 especies fósiles (22 sirenios, un desmostilio y un proboscídeo), el subfósil (*Hydrodamalis gigas*) y las especies actuales de sirenios (*Trichechus manatus*, *T. inunguis*, *T. senegalensis* y *Dugong dugon*); en el caso de las especies fósiles que no se encontraban en la colección o solo se pudieron revisar fragmentos, se revisaron los artículos en los cuales se describen (Domning 1989b, Domning 1990, Domning 1997, Domning y Aguilera 2008, Vélez-Juarbe y Domning 2014b, Vélez-Juarbe y Domning 2014c, Vélez-Juarbe y Domning 2015), o la información fue proporcionada por el Dr. Daryl P. Domning (Cuadro 1).

Se seleccionaron los 26 genes nucleares utilizados por Springer *et al.* (2015) y dos genes mitocondriales (Citocromo B y Dloop o región control, Arnason *et al.* 2008, Crerar *et al.* 2014, Naidu *et al.* 2012, Vianna *et al.* 2006, Satizábal *et al.* 2012), ya que para las especies *T. inunguis* y *T. senegalensis*, no se cuenta con información sobre estos de los genes nucleares. Posteriormente, se realizó una búsqueda de los genes seleccionados en GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>, Anexo 2). Cabe resaltar, que estos datos únicamente corresponden a las especies actuales de sirenios y al subfósil. Posteriormente, se seleccionó a *Elephas maximus* como grupo externo para lo cual también se obtuvo la información para el elefante de los caracteres morfológicos y los datos moleculares de los genes que se consideraron.

Cuadro 1. Especies de sirenios de las que se tienen los caracteres morfológicos. Las especies extintas están marcadas con una cruz (†), los asteriscos (*) corresponden a las especies de las que se tuvo acceso a los 74 caracteres que se eligieron, los círculos (●) indican las especies de las cuales los caracteres se obtuvieron de los artículos donde se describen, la dobles ese (§) son las especies de las cuales la información fue proporcionada por el Dr. D.P. Domning y las especies marcadas con la cruz doble (‡) son especies de las cuales solo se tuvieron algunos de los caracteres y los demás o se revisaron en los artículos en donde se describen o la información fue proporcionada por el Dr. D.P. Domning.

Especies	Periodo
Familia Prorastomidae	
<i>Pezoriren portelli</i> ^{†*}	Eoceno
<i>Prorastomus sirenoides</i> ^{†§}	Eoceno
Familia Protosirenidae	
<i>Ashokia antiqua</i> ^{†§}	Eoceno
<i>Protosiren fraasi</i> ^{†§}	Eoceno
<i>Protosiren smithae</i> ^{†*}	Eoceno
Familia Dugongidae	
<i>Bharatisiren indica</i> ^{†§}	Oligoceno
<i>Bharatisiren kachchensis</i> ^{†§}	Oligoceno-Mioceno
<i>Corytosiren varguezi</i> ^{†‡}	Mioceno-Plioceno
<i>Crenatosiren olseni</i> ^{†‡}	Oligoceno
<i>Dioplotherium allisoni</i> ^{†*}	Mioceno-Plioceno
<i>Dioplotherium manigaulti</i> ^{†‡}	Oligoceno- Mioceno
<i>Dugong dugon</i> [*]	Holoceno
<i>Nanosiren sanchezi</i> ^{†‡}	Mioceno

<i>Nanosiren garciae</i> ^{†*}	Plioceno
<i>Rytiodus capgrandi</i> ^{†§}	Mioceno
<i>Rytiodus heali</i> ^{†§}	Mioceno
<i>Xenosiren yucateca</i> ^{†‡}	Mioceno-Plioceno
<i>Caribosiren turneri</i> ^{†§}	Oligoceno
<i>Eosiren limbyca</i> ^{†*}	Eoceno
<i>Eotheroides aegyptiacum</i> ^{†§}	Eoceno
<i>Eotheroides lambondrano</i> ^{†*}	Eoceno
<i>Halitherium schinzii</i> ^{†*}	Oligoceno-Mioceno
<i>Halitherium taulannense</i> ^{†§}	Eoceno
<i>Metaxytherium albifontanum</i> ^{†*}	Oligoceno
<i>Metaxytherium arctodites</i> ^{†§}	Mioceno
<i>Metaxytherium crataegense</i> ^{†*}	Oligoceno- Mioceno
<i>Metaxytherium floridanum</i> ^{†*}	Mioceno-Plioceno
<i>Metaxytherium krahuletzii</i> ^{†*}	Mioceno
<i>Metaxytherium medium</i> ^{†*}	Mioceno
<i>Metaxytherium serresii</i> ^{†§}	Mioceno-Plioceno
<i>Dusisiren jordani</i> ^{†*}	Mioceno-Plioceno
<i>Hydrodamalis cuestae</i> ^{†*}	Plioceno
<i>Hydrodamalis gigas</i> ^{†*}	Holoceno
<i>Callistosiren boriquensis</i> ^{†*}	Oligoceno
<i>Domningia sodhae</i> ^{†§}	Mioceno

<i>Kutchisiren cylindrica</i> ^{TS}	Mioceno
<i>Priscosiren atlantica</i> ^{TS}	Oligoceno
Familia Trichechidae	
<i>Anomotherium langewieschei</i> ^{TS}	Oligoceno
<i>Miosiren kocki</i> ^{TS}	Mioceno
<i>Potamosiren magdalenensis</i> ^{TS*}	Mioceno
<i>Ribodon limbatus</i> ^{TS*}	Mioceno
<i>Trichechus manatus</i> [*]	Holoceno
<i>Trichechus inunguis</i> [*]	Holoceno
<i>Trichechus senegalensis</i> [*]	Holoceno
Orden Desmostylia	
<i>Paleoparadoxia tabatai</i> ^{TS*}	Mioceno
Orden Proboscidea	
<i>Phosphatherium escuillei</i> ^{TS}	Eoceno

Con la información molecular de las especies de sirenios y del grupo externo, se realizó el alineamiento de las secuencias de DNA utilizando Mafft 7.2.7.3, que permite un alineamiento de secuencias múltiple a partir de la transformada rápida de Fourier que identifica las regiones homólogas, convirtiendo una secuencia de aminoácidos en una secuencia compuesta de valores de volumen y polaridad de cada residuo del aminoácido (Kato *et al.* 2002). Posteriormente, se concatenaron las secuencias de los genes en Mesquite 3.0.4., obteniendo una matriz molecular con 36909 pares de bases y seis especies terminales. Para determinar el esquema de partición y el modelo de sustitución más adecuados para los datos moleculares, se utilizó el Criterio de Información Bayesiano

(BIC) en PartitionFinder V1.1.1, esto con el fin de obtener una reconstrucción filogenética más precisa, ya que la partición de datos implica una estimación de los modelos de evolución molecular independientes para los diferentes conjuntos de sitios en las secuencias alineadas, del gen D.loop no se considero el criterio de la posición del codón debido a que no codifica para proteínas. Los mejores modelos obtenidos fueron HKY, HKY+G y GTR+G para un arreglo de nueve particiones (Cuadro 2).

Cuadro 2. Arreglo de particiones y modelos de sustitución obtenidos en PartitionFinder V1.1.1 para la matriz molecular de las especies pertenecientes al Orden Sirenia y el grupo externo (*Elephas maximus*).

Partición	Modelo de sustitución
IRBP_pos1, PNOG_pos1, PNOG_pos3, Rag1_pos3, A2AB_pos1, VWF_pos1, UtrCREM_pos3, Adora3_pos3	HKY
CNR1_pos1, CNR1_pos2, Edg1_pos1, Edg1_pos2, GHR_pos2, IRBP_pos2, Rag1_pos2, Rag2_pos1, Rag2_pos2, TTN_pos2, A2AB_pos2, TYR1_pos1, TYR1_pos2, VWF_pos2, UtrBMI1_pos2, UtrFBN1reducedpos2, UtrFBN1reducedpos3, UtrPLCB4reducedpos1, ADRB2_pos1, ADRB2_pos2, ATP7A_pos2, ApoB_pos2, BCHE_pos2, BDNF_pos2, BDNF_pos3	GTR+G
CNR1_pos3, Edg1_pos3, IRBP_pos3, A2AB_pos3, VWF_pos3, ADRB2_pos3	HKY+G
ENAMreduced_pos1, GHR_pos1, Rag1_pos1, TTN_pos1, UtrCREM_pos2, ATP7A_pos1, ApoB_pos1, BCHE_pos1, BDNF_pos1	HKY+G
DMP1_pos3, ENAMreduced_pos3, GHR_pos3, Rag2_pos3, TTN_pos3, TYR1_pos3, UtrAPP_pos1, UtrAPP_pos2, UtrAPP_pos3, UtrBMI1_pos1, UtrBMI1_pos3, UtrCREM_pos1, UtrFBN1reducedpos1, Cytb_pos2, ATP7A_pos3, Adora3_pos1, Adora3_pos2, ApoB_pos3, BCHE_pos3, BRCA1_pos3, BRCA2reduced_pos3	GTR+G
DMP1_pos1, DMP1_pos2, BRCA1_pos1, BRCA2reduced_pos1	GTR+G
ENAMreduced_pos2, PNOG_pos2, UtrPLCB4reducedpos2, UtrPLCB4reducedpos3, BRCA1_pos2, BRCA2reduced_pos2	GTR+G
Cytb_pos1, Dloop	HKY+G

Cytb_pos3	HKY+G
-----------	-------

Tanto la matriz morfológica como la molecular se concatenaron y se obtuvo una matriz final con 36983 caracteres y 47 especies terminales, la cual se utilizó para obtener la filogenia. El análisis del qué modelo de reloj molecular de mejor ajuste a los datos y la estimación de los tiempos de divergencia se efectuó a partir de un análisis bayesiano en MrBayes 3.2.6 (Huelsenbeck y Ronquist 2001, Ronquist y Huelsenbeck 2003). Para este análisis se utilizaron las nueve particiones y los tres modelos que se obtuvieron en PartitionFinder V1.1.1, más la partición que corresponde a los caracteres morfológicos y el modelo MK para estos (Lewis 2001).

La estimación del modelo del reloj molecular se realizó empleando el método Stepping-stone (Xie *et al.* 2011) implementado en MrBayes 3.2.6 (Huelsenbeck y Ronquist 2001, Ronquist y Huelsenbeck 2003), en el cual se analizaron los valores de log-likelihood del Factor Bayesiano, lo que determinó que un reloj molecular relajado no correlacionado (log-likelihood = -65990.76) es favorecido sobre un reloj estricto (log-likelihood = -66017.02) considerando lo propuesto por Kass y Raftery (1995) quienes mencionan que una diferencia entre los dos modelos de más de 5 unidades de log-likelihood va a favorecer a uno de estos; en este caso existe una diferencia de 27 unidades de log-likelihood entre los dos modelos de reloj. Posteriormente se realizó la estimación de la hipótesis filogenética empleando el reloj molecular relajado no correlacionado y el modelo de fosilización nacimiento-muerte, el cual se utiliza para calibrar la estimación de tiempos de divergencia en un análisis Bayesiano reconociendo que especies actuales y extintas son parte de un mismo proceso macroevolutivo (Heath *et al.* 2014). Se corrieron ocho cadenas markovianas, 20 millones de generaciones, con una temperatura de 0.07 y un muestreo de árboles cada 1000 generaciones. La convergencia de las cadenas se revisó en Tracer v1.6 (Rambaut *et al.* 2014). Como punto de calibración para la divergencia entre Sirenia y Proboscidea, se utilizó el reportado por Springer *et al.* (2015), quienes mencionan

que estos dos órdenes divergieron entre hace 62.3 y 65.6 Ma.

Se realizó una búsqueda por especie fósil en la base de datos *Paleobiology Database* (Alroy *et al.* 2012) para obtener información de las coordenadas geográficas de las localidades fosilíferas en las que se han encontrado sirenios. En los casos de *T. manatus*, *T. inunguis*, *T. senegalensis* y *D. dugon*, su área de distribución se obtuvo de la lista roja de *The International Union for Conservation of Nature and Natural Resources* (IUCN 2017, Fig. 3). Una vez que se tuvo esta información, se realizó una división de las áreas que se utilizaron para la reconstrucción de las áreas ancestrales, para lo cual se consideró la regionalización propuesta por Briggs (1974). Sin embargo, debido a que no existe un mapa digitalizado de esta regionalización, se utilizaron las ecorregiones marinas propuestas por Spalding *et al.* (2007) para poder obtener la delimitación de las regiones propuestas Briggs (1974), esto se realizó empleando el sistema de información geográfica *ArcView* 3.3. Posteriormente, la información geográfica de las especies y la regionalización se sobrepusieron y se determinaron 13 áreas que se utilizaron en la reconstrucción biogeográfica (Fig. 4).

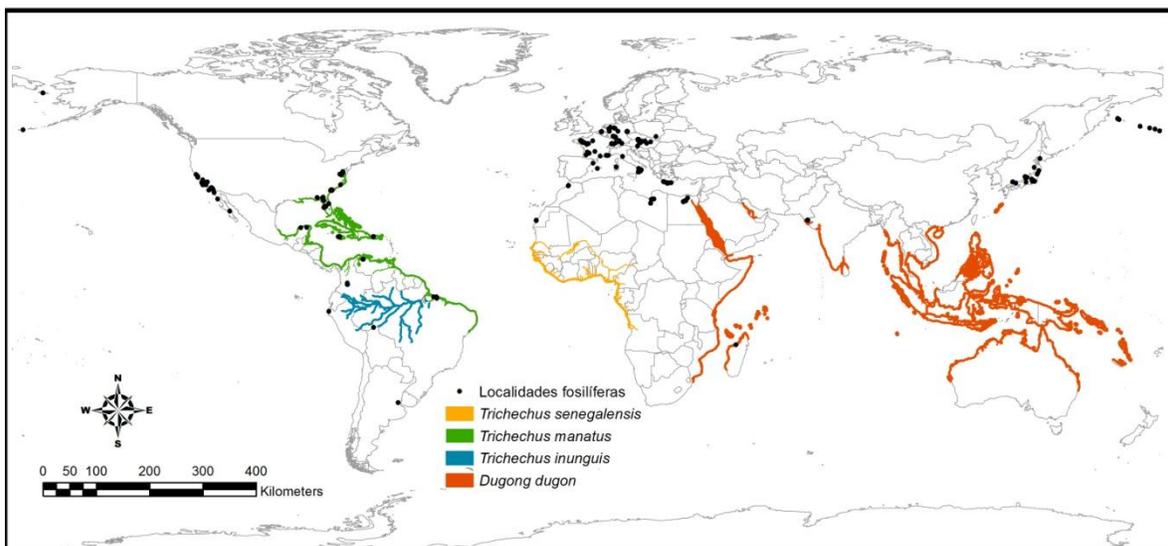


Figura 3. Áreas de distribución de las especies actuales de sirenios (*T. senegalensis*, *T. manatus*, *T. manatus* y *D. dugon*) y localidades fosilíferas de las especies de sirenios, proboscídeo y desmostilio.

La reconstrucción de las áreas ancestrales para el Orden Sirenia se realizó en RASP

3.2 (Reconstruct Ancestral States in Phylogenies Yu *et al.* 2010, 2015) empleando el modelo Bayesiano Binario MCMC (BBM, Ronquist y Huelsenbeck 2003), el cual sugiere posibles áreas ancestrales para cada nodo, así como también calcula la probabilidad de cada área ancestral en los nodos (Ali *et al.* 2012). Para este análisis se utilizó la filogenia obtenida y las 13 áreas que se definieron a partir de la información de los fósiles y las especies actuales. Se realizaron dos corridas independientes con 100 mil generaciones, muestreando cada 100 generaciones, usando el modelo F81+ gamma, descartando el 25% de árboles y utilizando cinco áreas ancestrales como el máximo. La convergencia de las cadenas entre cada una de las corridas se asume cuando se confirma un valor menor a 0.01 (Yu *et al.* 2010, 2015, en este caso se obtuvo un valor de 0.0028).

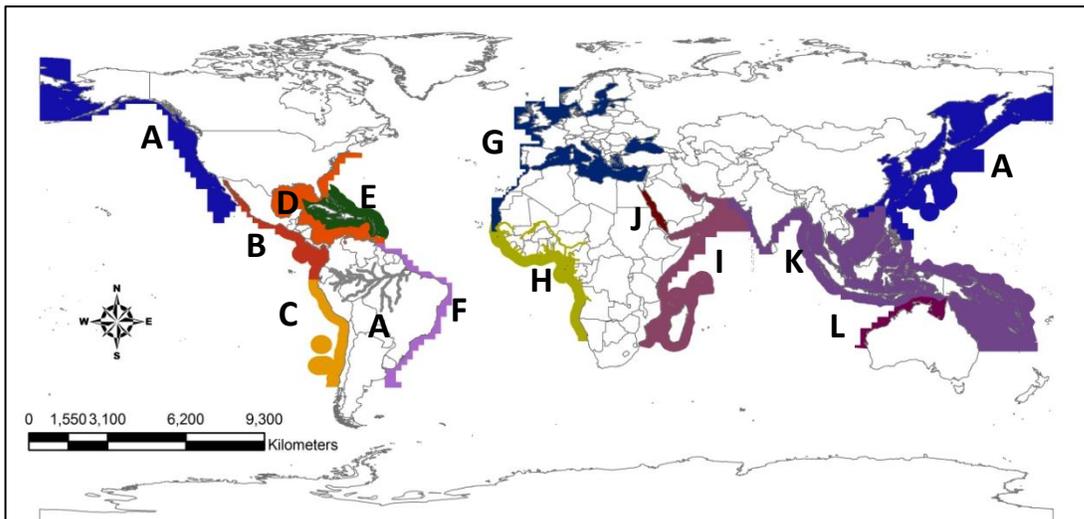


Figura 4. Áreas que se utilizaron en la reconstrucción biogeográfica: A. Pacífico Norte, B. Pacífico Tropical, C. Pacífico Sur, D. Atlántico Oeste, E. Antillas, F. Atlántico Oeste Sur, G. Mediterráneo-Atlántico Este, H. Costa oeste de África, I. Índico Oeste, J. Mar Rojo, K. Índico Este, L. Noroeste de Australia, M. Amazonas.

Resultados

El análisis filogenético de las 44 especies de sirenios muestra que este Orden es un grupo monofilético, el cual presenta una diversificación que probablemente inició hace 63 (rango HPD 95% 62.3-64.98) Ma con respecto a los órdenes Proboscidea y Desmostylia (Fig. 5). La diferenciación de las dos primeras especies, *Prorastomus sirenoides* y *Pezosiren portelli*, pertenecientes a la familia Prorastomidae, ocurrió hace 52 (rango HPD 95% 48.13-57.51) Ma y 49 (rango HPD 95% 46.2-52.93) Ma, respectivamente. Posteriormente se da la diversificación de la familia Protosirenidae con la diferenciación de *Ashokia antiqua* hace 48 (rango HPD 95% 44.26-51.02) Ma, seguida por la diferenciación de *Protosiren smithae* hace 46 (rango HPD 95% 43.32- 49.04) Ma.

El nodo que presenta una edad de 45 (rango HPD 95% 42.57-47.91) Ma indica la diversificación de la familia Dugongidae; sin embargo, se presenta una politomía la cual no permite saber en qué momento se presenta la diferenciación de las primeras especies de dugóngidos. Algo importante de resaltar, es que dentro de lo que formaría la familia Dugongidae, se encuentra *Protosiren fraasi* de la familia Protosirenidae, la cual es la especie hermana de *Anomotherium langewieschei* y *Miosiren kocki*, las cuales son especies pertenecientes a la familia Trichechidae (Fig. 5).

Existe un gran clado con una edad de 32 (rango HPD 95% 28.83-35.52) Ma, que se caracteriza por la diferenciación de *Halitherium schinzii*. Dentro de este se observa un clado que presenta una edad de 30 (rango HPD 95% 27.82-32.73) Ma a partir del cual se diferencian dos clados con una de edad de 28 (rango HPD 95% 26.27-30.61 y rango HPD 95% 26.08-31.07 respectivamente); el primer está conformado por especies pertenecientes a la familia Dugongidae y muestra a *Crenatosiren olseni* en la base de este clado seguida por *Bharatisiren indica* con una edad de 27 (rango HPD 95% 25.22-29.30) Ma; no obstante, existe una politomía dentro de este clado con una edad de 26 (rango HPD 95% 24.20-27.81) Ma que contiene a las especies *Callistosiren boriquirensis*, *Bharatisiren kachchhensi*, *Kutchisiren cylindrica* y *Domningia sodhae* y, pese a que no se

logra observar una solución, es posible ver qué se diferencia un nodo que forma un grupo monofilético con una edad de 19 (rango HPD 95% 15.02-22.30) Ma en el que se encuentra *Dioplotherium allisoni* como especie hermana de *Xenosiren yucateca* y *D. manigaulti* que se diferencian de esta hace 15 (rango HPD 95% 10.08-19.62) Ma y, otro nodo que forma una politomía, también con una edad de 19 (rango HPD 95% 15.8-22.71) Ma, conformado por *Corystosiren varguezi*, *Rytiodus capgrandi* y *R. heali*. El segundo grupo presenta dos grandes politomías y se puede observar la diferenciación de las especies del género *Trichechus* y de las especies más recientes de dugóngidos (*Hydrodamalis cuestae*, *H. gigas*, *Dugong dugon* y *Dusisiren jordani*), las cuales presentan una edad de 6 (rango HPD 95% 4.93-8.14) y 10 (rango HPD 95% 6.84-13.62) Ma, respectivamente (Fig. 5).

La hipótesis filogenética sugiere que las cuatro familias de sirenios no son monofiléticas y, en el caso particular de la familia Trichechidae, se observa que es un grupo polifilético, ya que las especies más antiguas (*Anomotherium langewieschei* y *Miosiren kocki*) presentan un ancestro común con *Protosiren fraasi*, la cual es una especie perteneciente de la familia Protosirenidae y se encuentran en la base del clado que da soporte a toda la familia Dugongidae. Por otra parte, las especies más recientes (*Potamosiren magdalenensis*, *Ribodon limbatus*, *T. manatus*, *T. inungis* y *T. senegalensis*) comparten un ancestro en común con la mayoría de las especies del género *Metaxytherium*, así como también con *D. dugon*, *H. cuestae*, *H. gigas* y *D. jordani* (Fig. 5).

La reconstrucción de las áreas ancestrales muestra que la diferenciación de los órdenes Sirenia, Proboscidea y Desmostylia, hace 63 (rango HPD 95% 62.3-64.98) Ma durante el Paleoceno Temprano, son las Antillas y el Mediterráneo-Atlántico Este (MAE, nodo 76 Fig. 7). Considerando la probabilidad obtenida para cada una de estas áreas (68.83 y 19.92 respectivamente), el área de las Antillas resulta ser el área ancestral más probable en la cual se presenta esta diferenciación. Estas dos áreas son el resultado de dos eventos de dispersión de las Antillas al área Antillas-MAE y un evento de vicarianza entre estas (Fig. 7).

Posterior a la diferenciación del Orden Sirenia, la diversificación de las primeras especies de sirenios durante el Eoceno Temprano (52 [rango HPD 95% 48.13-57.51] Ma, nodo 73, Fig. 7) inicia en las Antillas en donde es posible observar que ocurren eventos de dispersión dentro del área y una diferenciación la cual puede interpretarse en este caso como especiación simpátrica si se considera la ubicación de los fósiles (Fig. 7). A partir de esta área ancestral, se presentan eventos de dispersión hacia el área Antillas-Índico Este (IE) hace 49 (rango HPD 95% 46.20-52.93, nodo 72, Fig. 7) Ma y posteriores eventos de vicarianza entre estas dos áreas durante la última parte del Eoceno Temprano iniciando así la diferenciación *Ashokia antiqua* en el área del IE. Además de estos eventos, también se presentan eventos de dispersión hacia el área MAE-IE y un evento de vicarianza entre estas (nodo 71, Figs. 6 y 7).

A inicios del Eoceno Medio (nodo 70, Fig. 7) se presentan movimientos dentro del área del MAE y diferenciación dentro de esta, lo cual se puede interpretar de dos formas, una sería que pudo ocurrir especiación simpátrica y, la segunda es que debido al tamaño que presenta el área esta diferenciación es resultado de eventos de vicarianza. A lo largo del Eoceno Medio y durante el Eoceno Tardío, se puede observar que se presentaron varios eventos de dispersión y vicarianza entre las áreas del MAE, IE e Índico Oeste (IO), siendo el área del MAE el área ancestral para las especies *Protosiren smithae* y *P. fraasi* pertenecientes a la familia Protosirenidae, para las primeras especies de la familia Dugongidae y para las primeras especies de manatíes *Anomotherium langewieschei* y *Miosiren kocki* (familia Trichechidae, nodos 70-67, Figs. 4, 5). Durante el Oligoceno Temprano (32 [rango HPD 95% 28.83-35.52] Ma, nodo 66, Fig. 6) se presentan eventos de dispersión del MAE hacia el área MAE-Atlántico Oeste (AO) y un evento de vicarianza entre estas dos (Fig. 7). A finales del Oligoceno Temprano, hace 30 (rango HPD 95% 27.82-32.73) Ma, el área ancestral se localizaba en el Atlántico Oeste en la cual se presentan movimientos dentro del área y especiación simpátrica (nodo 65, Figs. 6 y 7).

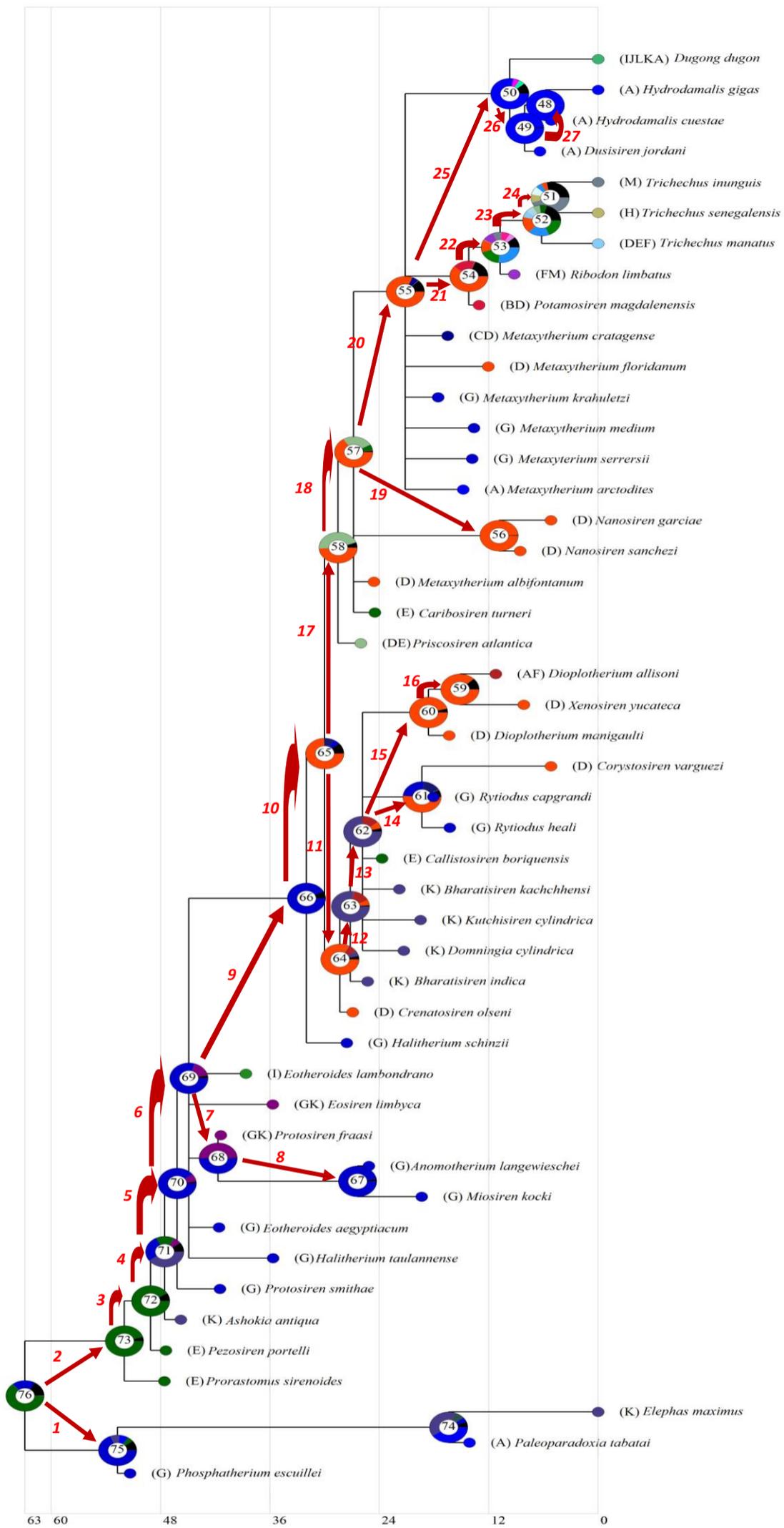


Figura 6. Reconstrucción de las áreas ancestrales del Orden Sirenia. Las flechas y números rojos representan el paso de un nodo a otro en relación con la Figura 7.

Los nodos 64 y 58, los cuales tiene una edad de 28 (rango HPD 95% 26.27-30.61 y 26.08-31.07 respectivamente) Ma, Oligoceno Medio, tienen como área ancestral al AO (Fig. 6). Partiendo del nodo 64, el cual esta caracterizado por especies de la familia Dugongidae, se pueden observar eventos de dispersión hacia el área AO-IE y un evento de vicarianza entre estas (Fig. 7). Durante el Oligoceno Tardío (nodo 63, 27 [rango HPD 95% 25.22-29.30], Fig. 6) el área ancestral es el IE, en la que se distingue la presencia de *Bharatisiren indica* y dentro de la cual se presenta dispersión dentro del área y especiación simpátrica o alopátrica considerando el tamaño del área. A partir de esta área, se presentan eventos de dispersión hacia el AO y posteriormente eventos de vicarianza entre estas áreas hace 26 (rango HPD 95% 24.20-27.81) Ma (nodo 62, Fig.4, 5). Durante el Mioceno Temprano, el área ancestral se localiza en el AO, en los nodos 61 (edad de 19 [rango HPD 95% 15.8-22.71] Ma) y 60 (edad de 19 [rango HPD 95% 15.02-22.30] Ma, Fig. 6); en el primer nodo se observa que del área del AO se presentan eventos de dispersión hacia las áreas MAE y AO-MAE y un evento de vicarianza en el MAE (Fig. 7). Por otro lado, el nodo 60 presenta al área AO como área ancestral en la cual se presenta dispersión a distancias cortas y especiación simpátrica. A partir de esta área, a finales del Mioceno Temprano (15[rango HPD 95% 15.02-22.30] Ma, nodo 59, Fig. 6) se observan eventos de dispersión hacia el área del Pacífico Norte (PN)-AO-Atlántico Oeste Sur (AOS) y un evento de vicarianza entre las áreas PN-AOS y AO (Fig. 7).

Por otra parte, el área ancestral para el nodo 58 se localiza en el Atlántico Oeste (AO) desde donde ocurren eventos de dispersión a cortas distancias (dentro de la misma área), un evento de dispersión hacia el área AO-Antillas la cual está caracterizada por la presencia de *Priscosiren atlántica*. y por último, un evento de vicarianza entre el área AO-Antillas y el área del AO. Posteriormente, en el Oligoceno Tardío (nodo 57, 26 [rango HPD 95% 24.56-29.25] Ma) el área ancestral sigue siendo el AO y al igual que ocurre con el nodo 58 existen eventos de dispersión entre esta área y el área AO-Antillas; no obstante, en este caso ocurren eventos de vicarianza entre estas dos áreas por *Metaxytherium albifontanum* (área del AO) y *Caribosiren turneri* (en las Antillas). Pese a que se tiene una

politimía en la que se encuentran estas dos especies es posible observar que para el nodo 56 que tiene una edad de 11 (rango HPD 95% 7.65-14.7) Ma, Mioceno Medio, y que sostiene a las dos especies del género *Nanosiren*, tiene como área ancestral al AO y dentro de esta área ocurren eventos de dispersión y especiación simpátrica posterior. Durante el Mioceno Temprano (nodo 55, 21 [rango HPD 95% 18.23-24.58] Ma) el área ancestral se localiza en el AO a partir de la cual ocurren varios eventos de dispersión dentro del área y hacia las áreas Mediterráneo-Atlántico Este (MAE), Pacífico Norte (PN) y PN-Pacífico Sur (PS)-AO-MAE, así mismo se presentan eventos de vicarianza entre todas las áreas y quedan representadas las áreas del PN por *M. arctodites*, el MAE por *M. serresii*, *M. médium* y *M. krahuletzii*, el AO por *M. floridanum* y el área PS-AO por *M. cratagense* (Figs. 6 y 7).

Considerando las especies de la familia Trichechidae durante el Mioceno Medio el área ancestral es el AO (nodo 54, 14 [rango HPD 95% 11.81-17.29] Ma) desde la cual se presentan eventos de dispersión hacia el área del Pacífico Tropical (PT)-AO-Atlántico Oeste Sur (AOS) y después un evento de vicarianza entre las áreas PT-AO y AOS (Figs. 6 y 7), siendo esta última el área ancestral a inicios del Mioceno Tardío (nodo 53, 11 [rango HPD 95% 7.99-13.61] Ma) a partir de la cual se inician eventos de dispersión dentro de esta y hacia el área AO-AOS-Amazonas y después se presenta una diferenciación de las áreas AOS-Amazonas representadas por *Ribodon limbatus* y el área AO-AOS la cual es el área ancestral a mediados del Mioceno Tardío (nodo 52, 6 [rango HPD 95% 4.93-8.14] Ma) y a partir de la cual se presentan eventos de dispersión hacia el área AO-Antillas-AOS-Amazonas y posteriormente un evento de vicarianza entre las áreas AO-Antillas-AOS y Amazonas, siendo la primera el área ocupada por *Trichechus manatus* y la segunda el área ancestral de *T. inunguis* y *T. senegalensis* durante el Plioceno Temprano (nodo 51, 6 [rango HPD 95% 4.51-6.36] Ma) y desde donde se presenta dispersión hacia el área Amazonas-Costa oeste de África (COA) y posteriormente un evento de vicarianza entre estas quedando *T. inunguis* restringida en el Amazonas y *T. senegalensis* en la COA (Figs. 6 y 7).

Las especies más recientes de la familia Dugongidae tienen como área ancestral al PN durante el Mioceno Tardío (nodo 50, 10 [rango HPD 95% 6.84-13.62] Ma) y, es a partir de esta área que las especies se dispersan dentro de esta área y hacia el área PN-Índico Oeste (IO)-Mar Rojo (MR)-Índico Este (IE)-Noroeste de Australia (NA). Posteriormente se presenta un evento de vicarianza entre el área PN-IO-MR-IE-NA y el área del PN, siendo la primera el área de distribución de *Dugong dugon* y la segunda el área ancestral para las especies de la subfamilia Hydrodamalinae (nodo 49, 8 [rango HPD 95% 6.11-11.14] Ma) la cual se caracteriza por la diferenciación de *Dusisiren jordani* y posteriormente a finales del Mioceno Tardío por la presencia de las especies del género *Hydrodamalis* (nodo 48, 6 [rango HPD 95% 4.75-7.38] Ma) (Figs. 6 y 7).

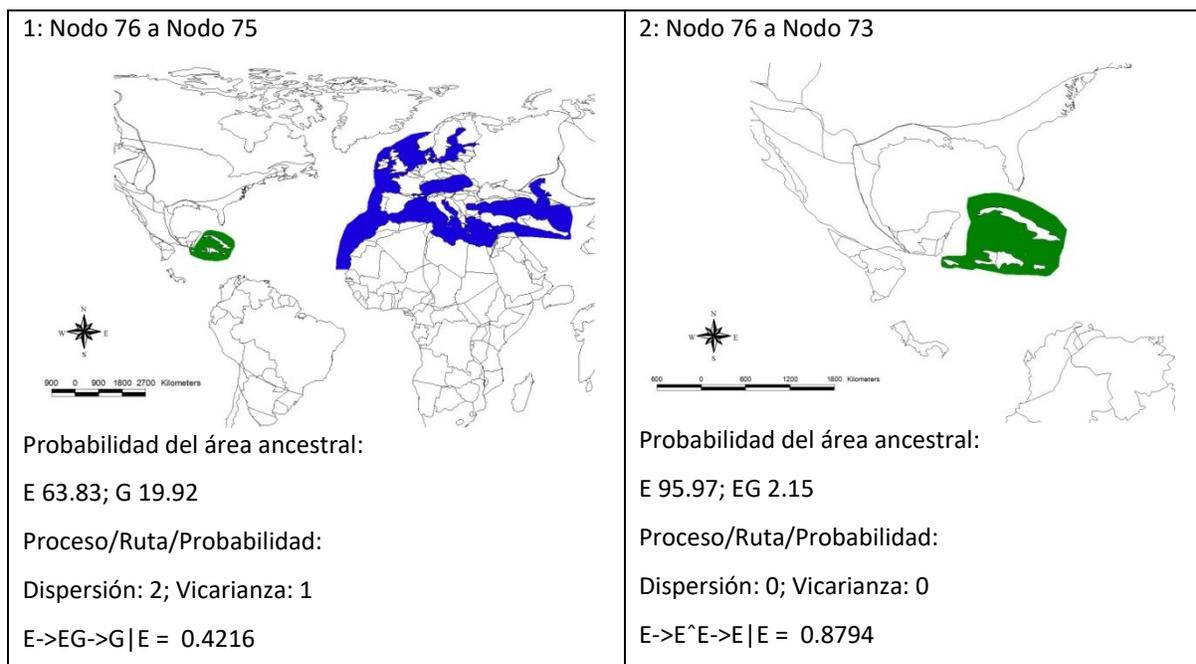
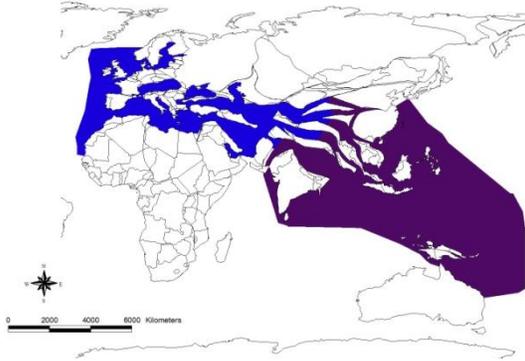


Figura 7. Secuencia de la reconstrucción de las áreas ancestrales para el Orden Sirenia. En la parte superior derecha se muestra el número correspondiente a las flechas de la figura 6 y los nodos. También se muestra la probabilidad de cada una de las áreas ancestrales calculada para cada nodo, los procesos ocurridos, la ruta seguida y probabilidad de ocurrencia de esos eventos.

7: Nodo 69 a Nodo 68



Probabilidad del área ancestral:

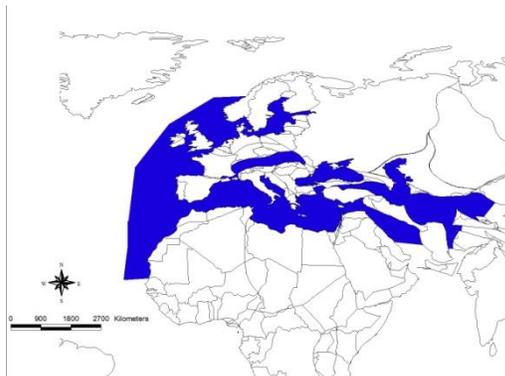
G 50.00; GK 49.29

Proceso/Ruta/Probabilidad:

Dispersión: 1; Vicarianza: 0

$G \rightarrow G^{\wedge}G \rightarrow GK^{\wedge}G \rightarrow GK | G = 0.4871$

8: Nodo 68 a Nodo 67



Probabilidad del área ancestral:

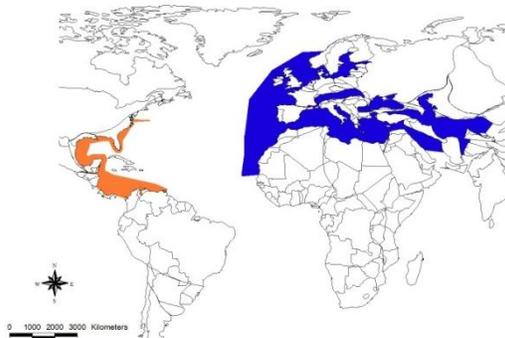
G 97.41; GK 2.41

Proceso/Ruta/Probabilidad:

Dispersión: 0; Vicarianza: 0

$G \rightarrow G^{\wedge}G \rightarrow G | G = 0.9741$

9: Nodo 69 a Nodo 66



Probabilidad del área ancestral:

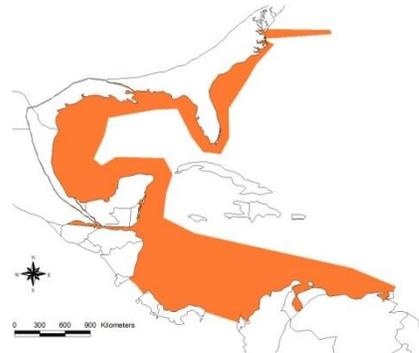
G 92.62; DG 3.01; GK 2.21

Proceso/Ruta/Probabilidad:

Dispersión: 2; Vicarianza: 1

$G \rightarrow DG \rightarrow G | D = 0.6898$

10: Nodo 66 a Nodo 65



Probabilidad del área ancestral:

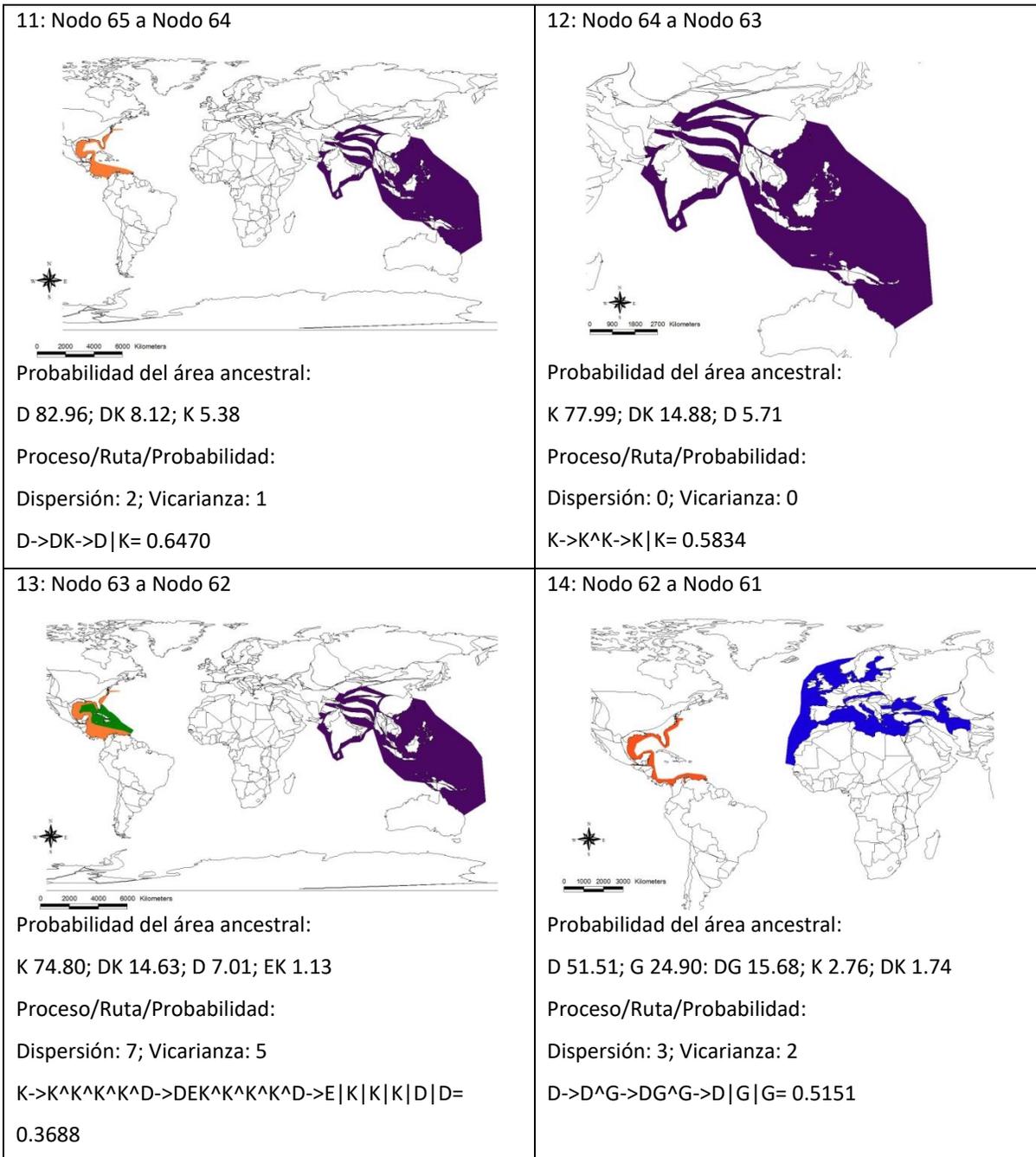
D 74.48; DG 8.40; G 5.80; DE 3.41; E 2.36; DK 1.96;
K 1.35

Proceso/Ruta/Probabilidad:

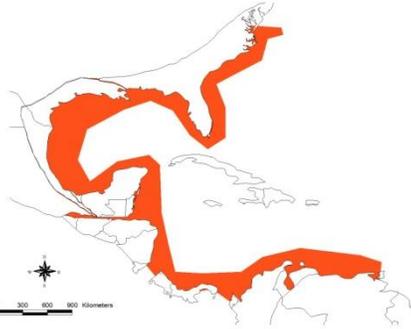
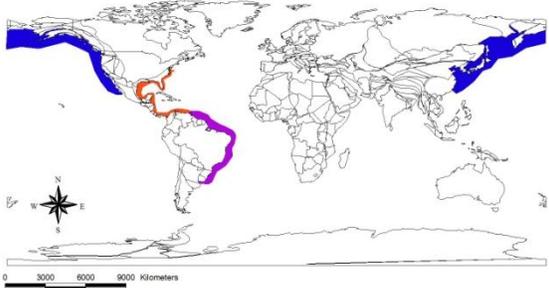
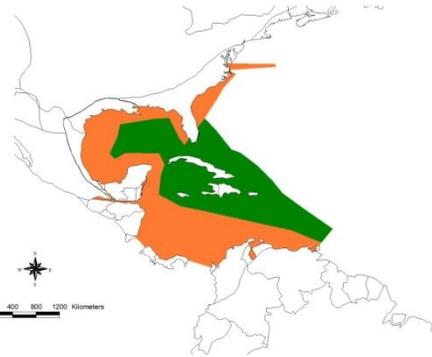
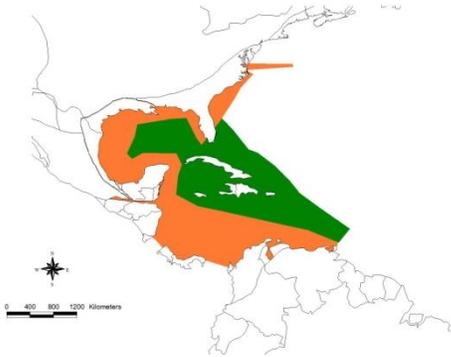
Dispersión: 0; Vicarianza: 0

$D \rightarrow D^{\wedge}D \rightarrow D | D = 0.3041$

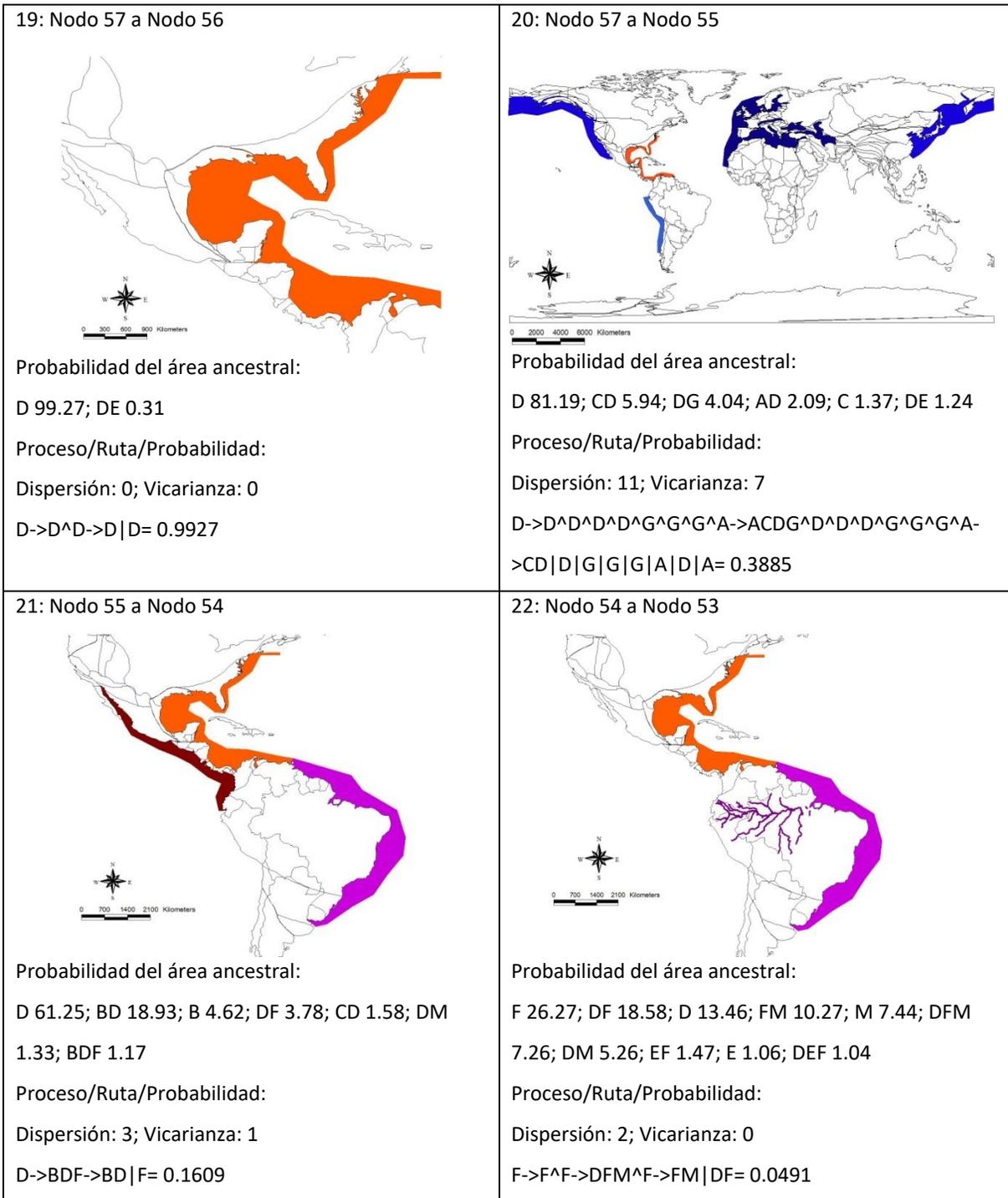
Continuación Figura 7.



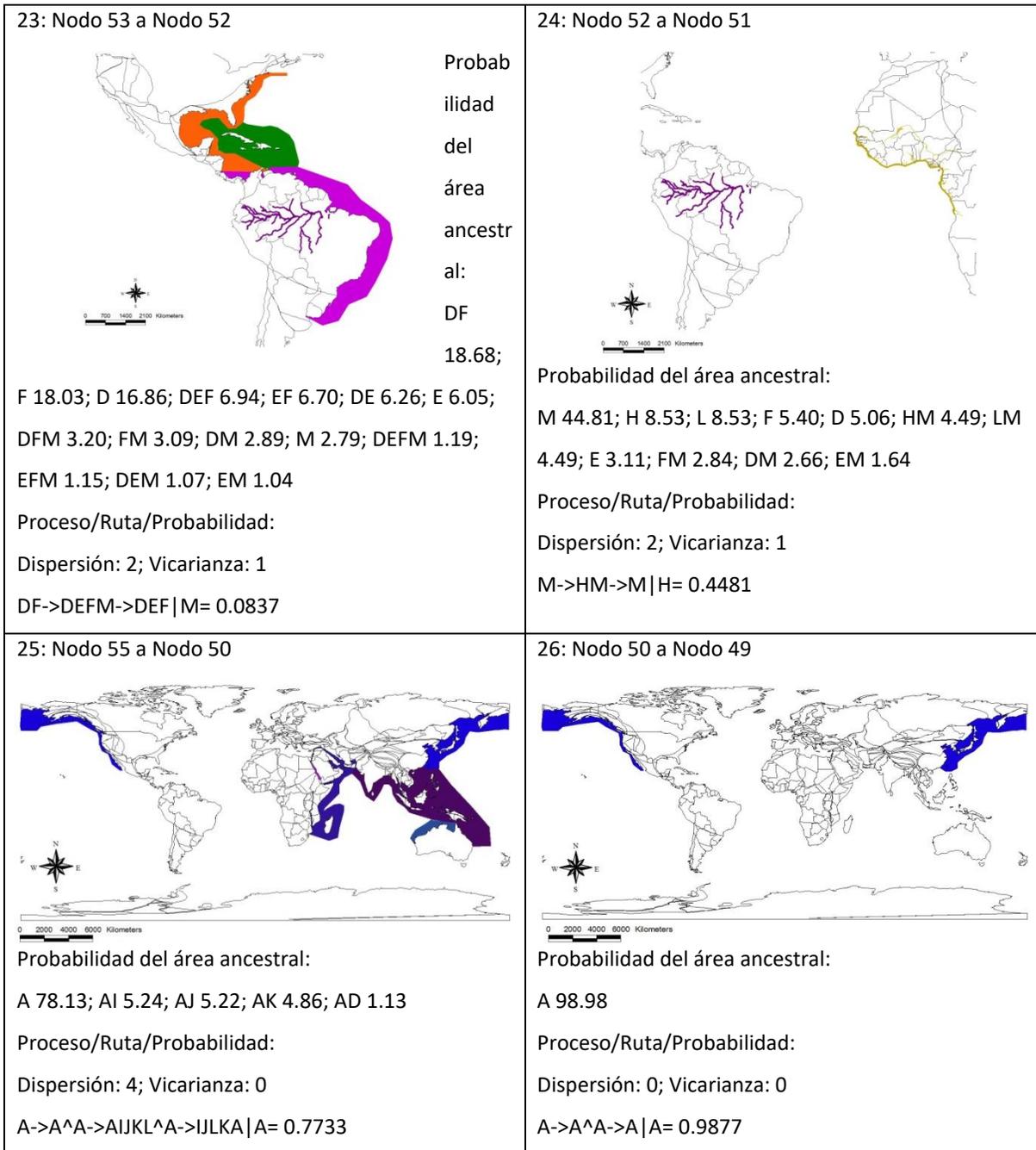
Continuación Figura 7.

<p>15: Nodo 62 a Nodo 60</p>  <p>Probabilidad del área ancestral: D 95.73; DK 1.92</p> <p>Proceso/Ruta/Probabilidad: Dispersión: 0; Vicarianza: 0</p> <p>$D \rightarrow D^{\wedge} D \rightarrow D D = 0.8391$</p>	<p>16: Nodo 60 a Nodo 59</p>  <p>Probabilidad del área ancestral: D 87.65; AD 4.09; DF 3.98; A 1.42; F 1.38</p> <p>Proceso/Ruta/Probabilidad: Dispersión: 3; Vicarianza: 1</p> <p>$D \rightarrow ADF \rightarrow AF D = 0.8765$</p>
<p>17: Nodo 65 a Nodo 58</p>  <p>Probabilidad del área ancestral: D 49.22; DE 45.20; E 3-83</p> <p>Proceso/Ruta/Probabilidad: Dispersión: 1; Vicarianza: 0</p> <p>$D \rightarrow D^{\wedge} D \rightarrow DE^{\wedge} D \rightarrow DE D = 0.3252$</p>	<p>18: Nodo 58 a Nodo 57</p>  <p>Probabilidad del área ancestral: D 66.08; DE 25.98; E 6.22</p> <p>Proceso/Ruta/Probabilidad: Dispersión: 5; Vicarianza: 3</p> <p>$D \rightarrow D^{\wedge} D^{\wedge} D^{\wedge} D \rightarrow DE^{\wedge} D^{\wedge} D^{\wedge} D \rightarrow D E D D = 0.5326$</p>

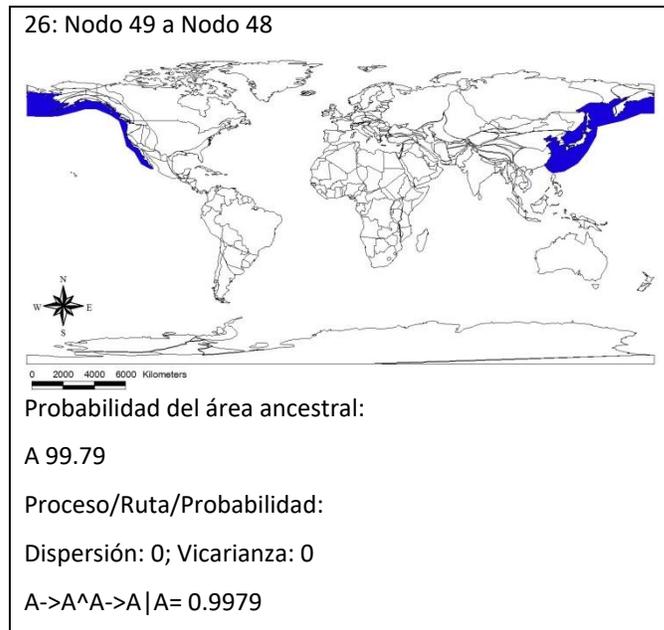
Continuación Figura 7.



Continuación Figura 7.



Continuación Figura 7.



Discusión

La filogenia calibrada obtenida a partir de un análisis bayesiano de evidencia total, que incluye a 44 especies pertenecientes al Orden Sirenia (lo que corresponde al 57.14% de las especies de sirenios reportadas hasta el momento, Domning 1996), muestra que la diversificación de este ocurrió hace 63 (rango HPD 95% 62.3-64.98) Ma durante el Paleoceno Temprano y, pese a que la calibración de la filogenia se realizó tomando como basa a Springer *et al.* (2015), la edad obtenida en este trabajo para los sirenios (52 (rango HPD 95% 48.13-57.51) Ma) no concuerda con lo propuesto por estos autores (34.1 Ma a 41.6 Ma) y, aunque se considerará el intervalo de confianza obtenido no abarca el tiempo propuesto, esto indica que el Orden se encuentra presente desde el Eoceno Temprano y no desde el Eoceno Medio y por lo tanto puede considerarse que es más viejo de lo que se propone. Sin embargo, Bininda-Emonds *et al.* (2007), a partir de la construcción de un superárbol de todos los mamíferos, mencionan que la edad basal de diversificación de los sirenios fue hace 52.2 ± 14.4 Ma, lo cual se acerca más a lo obtenido en el presente estudio. Considerando los cambios climáticos que se presentaron a inicios de este periodo, es posible asociar la diversificación de las primeras especies de sirenios al

Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (Katz *et al.* 1999), el cual se ha ligado a la diversificación de varios grupos de mamíferos terrestres (Gingerich 2003) y es posible que la diversificación de este Orden también lo esté.

Los resultados muestran que la familia Prorastomidae, la cual es la más antigua del Orden Sirenia (Savage 1977, Domning 1994, Domning 2000, Domning 2002, Vélez-Juarbe *et al.* 2012, Springer *et al.* 2015), estuvo presente desde el Eoceno Temprano hasta inicios del Eoceno Medio (51.98-49.09 Ma, Domning 2000). Domning (2002) menciona que tanto esta familia como la familia Protosirenidae se encuentran restringidas al Eoceno y esto se puede ver reflejado en la filogenia obtenida. En cuanto a las dos familias restantes, Dugongidae y Trichechidae, no es posible obtener una resolución por completo debido al gran número de politomías que se tienen, pese a que al realizar la filogenia se llegó a la convergencia, esto posiblemente se deba a que los datos no son suficientes para resolver la filogenia. Sin embargo, considerando los clados que contienen a las especies más recientes de dugóngidos y de triquéquidos, se puede observar que los primeros se diferencian hace 10 (rango HPD 95% 6.84-13.62) Ma durante el Mioceno Tardío, mientras que los segundos lo hacen hace 14 (rango HPD 95% 11.81-17.29) Ma durante el Mioceno Medio, lo que sugiere que las especies de la Familia Trichechidae que se encuentran dentro de este clado son mucho más antiguas que las especies de la familia Dugongidae. Es importante mencionar que pese a que se tienen las edades en las cuales se diferencian algunas de las especies pertenecientes a estas dos familias, no es posible determinar en qué momento se separan estas.

Aunque el número de politomías es alto es posible rescatar algunas relaciones que ya se habían propuesto en filogenias anteriores (Savage 1977, Domning 1994, Domning 2002, Vélez-Juarbe *et al.* 2012, Springer *et al.* 2015, Vélez-Juarbe y Domning 2015); ejemplos de esto es el nodo que soporta a las especies del género *Nanosiren* o el nodo en el que se encuentran las especies del género *Hydrodamalis* y *Dusisiren jordani*.

Pese a que los resultados de la filogenia muestran que el Orden Sirenia es monofilético, esto no ocurre a nivel de familias o subfamilias. Springer *et al.* (2015) reportaron que las familias Prorastomidae y Protosirenidae son parafiléticas, en este caso únicamente la primer familia concuerda con esta propuesta y, en el caso de la segunda familia es posible observar que *Protosiren smithae*, la cual es una especie que pertenece a esta, se encuentra dentro de un clado que corresponde a la familia Dugongidae por lo que se pudo determinar que esta es polifilética, concordando con la propuesta de Diedrich (2013) y no con Springer *et al.* (2015). Se ha propuesto que la subfamilia Dugonginae forma un grupo monofilético (Springer *et al.* 2015); sin embargo, los resultados obtenidos muestran que podría ser polifilética, ya que *D. dugon* se encuentra dentro de otro clado que tiene un ancestro diferente compartido con las especies del género *Metaxytherium* y algunas especies de la familia Trichechidae.

Se ha propuesto que algunas subfamilias también pueden ser parafiléticas o, en algunos casos polifiléticas. Un ejemplo es lo que ocurre con la subfamilia Halitheriinae, la cual se ha visto que es parafilética (Domning 1994). En este caso, debido a que la mayoría de las especies que forman parte de ésta (*Eotheroides aegyptiacum*, *Eosiren limbyca*, *E. lambondrani*, *Halitherium taulannense*) y las cuales se encuentran en la base de la familia Dugongidae, dentro de una politomía, no es posible observar si esto se mantiene; no obstante, si se consideran a las demás especies que forman a esta subfamilia es posible observar que es polifilética. Un ejemplo de subfamilias polifiléticas obtenidas en este trabajo son Miosireninae y Trichechinae, las cuales únicamente habían sido reportadas como grupo monofilético por Domning (1994).

La reconstrucción biogeográfica muestra que el área ancestral más probable se localiza en las Antillas, lo cual no concuerda con las propuestas que se han hecho sobre el centro origen del Orden Sirenia, localizado en el Viejo Mundo en el Canal Marítimo del Mar de Tetis y a partir del cual las especies de sirenios más antiguos pertenecientes a la familia Prorastomidae iniciaron una dispersión hacia el Nuevo Mundo durante el Eoceno Medio por movimientos Transatlánticos del norte de África (Domning 2001c, Gheerbrant *et*

al. 2005, Hautier *et al.* 2012, Vélez-Juarbe 2014). Hautier *et al.* (2012) reportan el primer registro confiable de un sirenio del Eoceno en África a partir de una vértebra torácica identificada como Prorastomidae indet. en Senegal, la cual muestra características ligeramente más derivadas que una de las especies de prorastómidos de Jamaica (*Pezosiren portelli*) y revela la presencia de este grupo en África. Estos mismos autores mencionan que los eventos de dispersión entre África y el Nuevo Mundo probablemente se llevaron a cabo a lo largo de la línea de costa del Atlántico Norte ya que se presentaban aguas poco profundas lo que evitaba que las especies cruzaran a través zonas más profundas; no obstante, mencionan que debido a que no se tiene registro fósil de prorastómidos ni en Europa ni en Carolina del Sur ni en Georgia es posible que existiera otra ruta de dispersión la cual posiblemente se encontraba entre África y América del Sur asociada a la presencia de paleocorrientes y paleovientos del oeste de África, esta propuesta se basa en la suposición de la existencia de islas flotantes que pudieron facilitar el cruce trasatlántico (Bandoni de Oliveira *et al.* 2009); sin embargo, existe poca evidencia que pueda sustentar esta hipótesis.

Considerando los procesos biogeográficos obtenidos en este trabajo que se presentan durante la diferenciación del Orden Sirenia con respecto a los órdenes Proboscidea y Desmostylea en el Paleoceno Temprano (63 [rango HPD 95% 62.3-64.98] Ma) es posible observar que de las Antillas se presentan eventos de dispersión hacia el área del Mediterráneo-Atlántico Este (MAE) y posteriormente se diferencian las áreas por un evento de vicarianza quedando los sirenios en las Antillas y los órdenes Proboscidea y Desmostylea en el MAE. Esto concordaría con la propuesta de que durante el Mesozoico y Cenozoico existía una estrecha relación paleogeográfica, paleobiogeográfica y una paleocirculación en el Atlántico Norte (Berggren y Hollister 1974) y por lo tanto, coincide con lo mencionado por Hautier *et al.* (2012) sobre la migración de los sirenios a través del Atlántico Norte. Aunque los resultados muestran que la familia Prorastomidae se encuentra restringida a las Antillas durante el Eoceno Temprano debido a que los fósiles de *Prorastomus sirenoides* y *Pezosiren portelli* se encuentran en el área ancestral, el

registro del prorastómido de Senegal y los procesos biogeográficos involucrados en la historia evolutiva de estas especies revelan que es posible que la migración de las especies de sirenios durante el Eoceno Temprano entre la región del Tetis y las Antillas no ocurría solo en un sentido sino que pudo darse en ambos sentidos y al mismo tiempo podía ocurrir una expansión del área ancestral debido a dispersión en distancias cortas y eventos de vicarianza o de especiación simpátrica que pudieron dar lugar a la diferenciación de las especies.

Partiendo de que los sirenios eran capaces de dispersarse tanto en distancias cortas como a grandes distancias y que posterior a esos movimientos se presentaban diferenciaciones de las especies como resultado de eventos de vicarianza o de especiación simpátrica, durante el Eoceno Temprano (hace 49 [rango HPD 95% 46.20-52.93] Ma) se muestra que existen eventos de dispersión del área ancestral (las Antillas) hacia el Índico Este (IE) y posteriormente una diferenciación debida de un evento de vicarianza, dando como resultado que a inicios del Eoceno Medio se inicie la diferenciación de la familia Protosirenidae representada por *Ashokia antiqua* en la India hace 47 (rango HPD 95%44.26-51.02) Ma. A partir de este punto y hasta el Eoceno Tardío, se inician una serie de movimientos de diferentes especies de sirenios entre el área del IE y MAE, movimientos dentro del área del MAE y entre las áreas MAE, IE e Índico Oeste (IO) y posteriores eventos de diferenciación. Considerando que el registro fósil de las especies pertenecientes a la familia Protosirenidae (*A. antiqua*, *Protosiren smithae* y *P. fraasi*) se encuentran distribuidas en las áreas MAE e IE, es claro que esta familia se encuentra restringida a esta zona durante todo el Eoceno Medio, así mismo la evidencia de la presencia de especies pertenecientes a las familias Dugongidae (*Halitherium taulannense*, *Eotheroides aegyptiacum*, *E. lambondrano* y *Eosiren limbycak*) y Trichechidae (*Anomotherium langewieschei* y *Miosiren kocki*) muestran que estas dos familias tienen su origen en esta misma región. El gran intercambio de especies de sirenios entre estas áreas durante el Eoceno Medio y Tardío, también se ha observado en algunas especies de foraminíferos, en las cuales se ha visto que especies que presentaban un mayor número

en la región del mar de Tetis (= MAE), estaban en menor proporción en el Indo-Pacífico (= IE e IO), lo cual pasaba recíprocamente, aunado a un movimiento de las especies de oeste a este y de este a oeste (Adams 1967). Esto da una idea de que existía un intercambio de especies entre estas áreas, debido a la presencia de posibles zonas por las cuales las especies eran capaces de moverse y así poder colonizar nuevas áreas para expandir sus áreas de distribución.

Los resultados muestran que a lo largo de todo Oligoceno, las áreas ancestrales para la mayoría de las especies de la familia Dugongidae se localizan en el MAE (Oligoceno Temprano), Atlántico Oeste (AO, finales del Oligoceno Temprano, Oligoceno Medio y Tardío) y el IE (Oligoceno tardío) y, a partir de estas áreas se presentan diferentes eventos de dispersión y diferenciación (por vicarianza y especiación simpátrica) entre estas mismas y hacia otra áreas (Antillas en las que tiene registro de la presencia de *Callistosiren boriquensis*). La relación que existe entre las áreas del MAE, AO e IE concuerda con la propuesta de Adams (1967) quien sugiere la existencia de un cinturón circumtropical, el cual estuvo presente desde el Eoceno hasta el Mioceno y que conectaba estas tres áreas dando como resultado que diferentes especies de foraminíferos se compartieran entre estas y, por lo tanto, esto puede ayudar a entender el intercambio de especies de sirenios que se presentó entre estas áreas desde el Eoceno hasta el Mioceno. Por otra parte, Vélez-Juarbe (2014) menciona que las especies de dugongos que se encuentran en la India, pudieron haber entrado por el canal de Tetis que se encontraba abierto durante el Oligoceno, ya que durante el Mioceno Temprano éste se cierra y se interrumpe la migración de especies, lo cual concordaría con los resultados obtenidos.

A partir del Mioceno se inician eventos de dispersión de especies pertenecientes a las subfamilias Halitheriinae y Dugonginae del área del AO hacia las áreas del MAE, Pacífico Norte (PN), Atlántico Oeste Sur (AOS) y Pacífico Sur (PS) y, posteriores eventos de vicarianza entre estas. En el caso de los eventos de dispersión y vicarianza entre el AO y el MAE, caracterizados por especies de los géneros *Metaxyterium* y *Rytiodus*, muestran la interconexión entre estas áreas como lo menciona Adams (1967) y coinciden con la

propuesta de que existía simpatría entre las especies de las subfamilias Halitheriinae y Dugonginae dentro de la región Tetis-Paratetis en el Mioceno Temprano, lo cual explicaría la presencia de estos dos géneros en el área del MAE. Por otra parte, la ocupación de las áreas del PN y AOS a principios del Mioceno Medio (hace 15 [rango HPD 95% 10.08-19.62] Ma) caracterizada por la presencia de *Dioplotherium allisoni*, indica el inicio de la migración de los sirenios a través del Istmo de Panamá y hacia América del Sur. Domning (1978) propone que desde el Golfo de California en México hasta el Golfo de Fonseca en Honduras, área del Pacífico Tropical, no se podían mantener especies de sirenios debido a la falta de bahías que les dieran protección o lagunas que pudieran albergar a los pastos marinos de los cuales se alimentaban, por lo tanto solo era un área por la cual las especies podían dispersarse. Domning y Ray (1986) mencionan que la presencia de especies de la familia Dugongidae en el Pacífico Norte provenía de aguas del Caribe y que estas pudieron cruzar por el Istmo de Panamá. En cuanto al área del Pacífico Sur en la cual se ha encontrado los registros más sureños de sirenios en Perú (*Metaxyterium crataegense*, Muizon y Domning 1985) y en Chile (especie no identificada perteneciente a la familia Dugongidae, Bianucci *et al.* 2006), se ha propuesto que durante el Mioceno estas especies migraron de las áreas AO, Antillas y AOS y cruzaron por el Istmo de Panamá. Bacon *et al.* (2015) proponen que existieron pulsos de migración/vicarianza, tanto de fauna marina como terrestre entre 23-20 Ma y 8-6 Ma en el Istmo de Panamá, lo cual podría explicar la presencia de sirenios en el PN y PS.

La historia biogeográfica de las especies más recientes pertenecientes a la familia Trichechidae (*Potamosiren magdalenensis*, *Ribodon limbatus*, *Trichechus manatus*, *T. senegalensis* y *T. inunguis*) muestra que el área ancestral durante el Mioceno Medio se localiza en el AO desde la cual se presentan eventos de dispersión y de vicarianza con las áreas del Pacífico Tropical (PT) y Atlántico Oeste Sur (AOS). La presencia de *P. magdalenensis* en el PT da indicios de que no solo los dugongos fueron capaces de colonizar el Pacífico, aunado a esto, el que esta especie se encuentre tanto en el AO y como en el PT, puede explicarse de dos formas: 1) que la migración ocurrió del AO hacia el

PT a través del Istmo de Panamá; no obstante, no existe suficiente evidencia que corrobore esto, y 2) esta especie migró a través de la cuenca del Amazonas, la cual a inicios del Mioceno aún presentaba un flujo hacia el Pacífico (Domning 1982), esto podría estar sustentado por la presencia de *P. magdalenensis* en La Venta, Colombia (Reinhart 1951) y *Potamosiren* sp. en la formación Urumaco, Venezuela (Linares 2004). Posteriormente, a inicios del Mioceno Tardío el área ancestral se localiza en el AOS y a partir de esta se inician eventos de dispersión hacia las áreas del AO y el Amazonas, dando como resultado la formación de las áreas AO-AOS y AOS-Amazonas siendo esta última ocupada por *R. limbatus*. La presencia de esta especie en el río Paraná (Ameghino 1883) se ha asociado con los cambios en el flujo del río de La Plata hacia el Atlántico como resultado de la formación de la cordillera andina, lo cual trajo como consecuencia que se diera un incremento en la vegetación acuática debido al aumento de nutrientes lo que pudo provocar un incremento en la población de manatíes (Domning 1982). Se cree que durante este periodo las especies de manatíes que se encontraban en las costas del Caribe y del Atlántico tropical de América del Sur pudieron competir por recursos con dugongos que se han registrado en las cuencas de los ríos Magdalena y La Plata, por lo que se vieron obligados a explotar recursos asociados a aguas dulces y por lo tanto permanecieron en ambientes rivereños y de lagunas costeras, lo cual se ve reflejado en las especies del género *Trichechus* (Domning 1982).

Se ha planteado dos hipótesis sobre la aparición de las especies del género *Trichechus*, Domning (1982) menciona que durante el Pli-Pleistoceno se tiene registro de un fósil proveniente de Acre, Brasil, el cual es muy parecido a *T. manatus*, y que la población de este espécimen que se encontraba distribuida en la costa inició migraciones hacia el Caribe y América del Norte dando lugar a la diferenciación de *T. manatus*. Posteriormente, Vélez-Juarbe (2014) propone que las especies del género *Trichechus* aparecen en América del Sur durante el Mioceno Medio y que la invasión del Caribe y de Atlántico Oeste se da durante el Plioceno Tardío o incluso en el Pleistoceno. En este caso los resultados muestran que el género está presente desde el Mioceno Tardío en un área

compuesta por las áreas del AO y AOS y, que a partir de esta área se inician migraciones principalmente de *T. manatus* hacia el área AO-Antillas-AOS-Amazonas las cuales posteriormente se separan en dos áreas, el área AO-Antillas-AOS y el área del Amazonas, siendo esta última el área ancestral durante el Plioceno Temprano de las especies de *T. inunguis* y *T. senegalensis*. Domning (1982) menciona que la ocupación del Amazonas por *T. inunguis* es resultado de especímenes de Acre que presentaron aislamiento geográfico en la cuenca del Amazonas de los organismos más costeros, lo que dio como resultado que *T. inunguis* evolucionara más rápido que las poblaciones que permanecieron en las costas, lo cual concordaría con el evento de vicarianza obtenido entre el Amazonas y el área AO-Antillas-AOS. En el caso de *T. senegalensis* se ha propuesto que *T. manatus* se dispersó durante el Pleistoceno o Plioceno desde América del Sur hasta África dando lugar a esta especie (Domning 1982, Lefebvre *et al.* 2001). En este caso se muestra que no fue *T. manatus*, sino que *T. inunguis* se dispersó a inicios del Plioceno Temprano hacia África y, posteriormente *T. inunguis* y *T. senegalensis* se diferencian por un evento vicariante entre el Amazonas y la Costa oeste de África (COA), quedando así *T. inunguis* restringida en el Amazonas y *T. senegalensis* en la COA

La historia biogeográfica de las especies *Dugong dugon*, *Hydrodamalis gigas*, *H. cuestas* y *Dusisiren jordani*, indica que todas tienen como área ancestral al Pacífico Norte (PN). En el caso particular del *D. dugon*, los resultados muestran que a partir de esta área ancestral se inicia la colonización del área PN-Índico Oeste (IO)-Mar Rojo (MR)-Índico Este (IE)-Noroeste de Australia (NA), la cual corresponde al Indo-Pacífico, debido principalmente a migraciones que se presentaron durante el Mioceno Tardío, lo cual concordaría con lo propuesto por Vélez-Juarbe (2012). Sin embargo, Domning y Furusawa (1995) proponen la presencia de esta especie en el Pacífico como resultado de las bajas temperaturas durante el Pleistoceno, dando como resultado que pudieron venir de oeste a este restringiéndose a latitudes tropicales. Así mismo, tanto Domning y Furusawa (1995) como Vélez-Juarbe (2012), mencionan que cualquier dispersión del dugongo hacia el Indo-Pacífico debió de haber pasado por el Cabo de Buena Esperanza, ya que se ha registrado la

presencia de un fósil parecido a esta especie perteneciente al Plioceno Tardío en Florida y, por lo tanto, no hay otra forma por la cual esta especie pudiera moverse; no obstante, hay que considerar los cambios en las corrientes marinas durante las épocas glaciales del Pleistoceno, ya que se ha visto que la corriente de Benguela, la cual es una corriente fría, se pudo encontrar más al norte (van Zinderen Bakker 1975) por lo que se tendría que considerar la capacidad de la especie ancestral de *D. dugon* de soportar las bajas temperaturas en esta zona y así poder colonizar el Indo-Pacífico. Aunado a esto, es necesario considerar que la reconstrucción de las áreas ancestrales de otras especies pertenecientes a la familia Dugongidae, muestra eventos de dispersión provenientes del Atlántico Oeste, las Antillas y del Mediterráneo-Atlántico Este, mucho antes del cierre del Mar Rojo, lo que podría indicar que la presencia de *D. dugon* en el Indo-Pacífico se puede deber a la especiación de otras especies dentro de esta área; aunque, debido a la falta de evidencias que puedan dar sustento a esto es necesario realizar más estudios. Pese a la falta de certeza que se tiene sobre la ocupación del Indo-Pacífico por *D. dugon*, tanto los resultados obtenidos como las hipótesis que se han hecho al respecto muestran que la presencia de esta especie en su área de distribución puede deberse no solo a que siguió una ruta de dispersión sino que por lo menos pudieron existir dos rutas. La presencia de *Hydrodamalis gigas*, *H. cuestae* y *Dusisiren jordani* se ha asociado a bajas temperaturas en el planeta durante el Mioceno Tardío, esta disminución de la temperatura ocasiono que las especies que estaban adaptadas a climas mas tropicales se extinguieran y que estas especies de dugongos que lograron adaptarse, no solo a las condiciones climáticas sino también a los cambios en la disponibilidad de alimento, sobrevivieran hasta prácticamente la actualidad, como es el caso de *H. gigas* la cual estaba tan adaptada al medio en el que se encontraba que se ha visto que desarrollo perdida completa de la dentición para poder aprovechar los recursos alimenticios (Domning 1978, Domning y Furusawa 1994, Vélez-Juarbe 2014).

Conclusiones

La historia evolutiva del Orden Sirenia está muy relacionada tanto con los cambios climáticos como con los movimientos tectónicos que han ocurrido a lo largo de la historia de la Tierra, esto se ve reflejado tanto en la hipótesis filogenética como en la reconstrucción de las áreas ancestrales. Un claro ejemplo es la diversificación de las primeras especies de sirenios durante el Eoceno Temprano, lo cual puede estar asociado al Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno. Otro ejemplo de esto, sería los intercambios de varias especies entre las áreas Mediterráneo-Atlántico Este y el área Índico Este, o las áreas del Atlántico Oeste y el Pacífico Norte, las cuales ocurrieron por la apertura de estrechos (eg. Istmo de Panamá).

La hipótesis filogenética obtenida muestra que algunas familias y subfamilias que se han reportado con anterioridad como grupos monofiléticos o parafiléticos aquí forman grupos parafiléticos o polifiléticos. Ejemplos de esto son la familia Dugongidae, la cual se había reportado como monofilética y en este caso se obtiene que es polifilética, esto mismo ocurre con las subfamilias Miosireninae y Trichechinae. Otro ejemplo de esto es la subfamilia Halitheriinae la cual se había planteado como parafilética y en este caso se obtiene que es polifilética. Otro resultado obtenido en la filogenia es que es la primera vez que se reportan a *Trichechus inunguis* y *Trichechus senegalensis* como especies hermanas, en análisis anteriores se ha visto que *T. senegalensis* está más emparentada a *T. manatus* que a *T. inunguis*.

La reconstrucción de áreas ancestrales muestra que la historia biogeográfica de los sirenios está dada principalmente por eventos de dispersión y vicarianza. En cuanto a los eventos de dispersión se observa que estos pueden ser a cortas distancias en una misma área o a grandes distancias entre dos áreas. En cuanto a los eventos de vicarianza, estos se pueden explicar de dos formas: 1) este proceso se debió a la aparición de barreras geográficas posteriores a los eventos de dispersión, causando la separación y diferenciación de las especies; o 2) que las especies fueron capaces de sobrepasar

barreras preexistentes y que posteriormente presentaron una diferenciación. En cuanto a las diferenciaciones ocurridas dentro de un área se puede asociar a especiación simpátrica; no obstante hay que considerar el tamaño del área para poder determinar si en verdad se puede presentar este tipo de especiación o esa diferenciación está asociada a especiación alopátrica.

Es necesario considerar que la reconstrucción de la historia biogeográfica está dada en función de la historia filogenética y de la información geográfica obtenida tanto de las localidades fosilíferas en las que se han reportado sirenios como de las áreas de distribución de las especies actuales, por lo cual si se llegara a tener una mejor resolución filogenética o evidencia fósil en la que se tenga una determinación de la especie que se encuentre, la reconstrucción de las áreas ancestrales podría modificarse o resolverse para varias de las especies de sirenios de los cuales hasta el momento no fue posible resolver. Un claro ejemplo de esto es el área ancestral más probable obtenida para todo el Orden la cual se localiza en las Antillas, esta podría modificarse si se contara evidencia fósil que diera sustento a las propuestas de que los sirenios se originaron en una región del mar de Tetis. Aunado a esto, en el caso de especies como *Dugong dugon*, en la cual aún es incierta su historia biogeográfica, este tipo de análisis puede dar una mejor interpretación de cómo es que se pudo ocurrir la colonización de esta especie en el Indo-Pacífico.

Literatura citada

- Adams, C.G. 1967. Tertiary foraminifera in the Tethian , American and Indo-Pacific provinces. *En: Aspects of Tethyan Biogeography* (eds. C.G. Adams y D.V. Ager), pp.195-217, Londres, Gran Bretaña: The Systematics Association.
- Ali, S.S., Y. Yu, M. Pfosser y W. Wetschnig. 2012. Inferences of biogeographical histories within subfamily Hyacinthoideae using S-DIVA and Bayesian binary MCMC analysis implemented in RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies). *Annals of Botany*, 109:95-107.
- Alroy, J., Marshall, C., & Miller, A. (2012). The paleobiology database. Ver <http://paleodb.org>. Consultada en Octubre 2016.
- Ameghino, F. 1883. Sobre una colección de mamíferos fósiles del Piso Mesopotámico de la formación Patagónica. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Cordoba, República Argentina* 5:101-116.
- Aranda-Manteca, F.J., D.P. Domning y L.G. Barnes. 1994. A new Middle Miocene sirenian of the genus *Metaxytherium* from Baja California and California: relationships and paleobiogeographic implications. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, 29:191-204.
- Arnason, U., J.A. Adegoke, A. Gullberg, E.H. Harley, A. Janke y M. Kullberg. 2008. Mitogenomic relationships of placental mammals and molecular estimates of their divergences. *Gene*, 421:37-51.
- Bacon, C.D., D. Silvestro, C. Jaramillo, B.T. Smith, P. Chakrabarty y A. Antonelli. 2015. Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112:6110-6115.
- Bandoni de Oliveira, F., E. C. Molina, y G. Marroig. 2009. Paleogeography of the South Atlantic: a route for primates and rodents into the New World? *En: South American*

Primates: Comparative Perspectives in the Study Of Behavior, Ecology, and Conservation. *Developments in Primatology: Progress and Prospects*, Volume 16 (eds. P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bicca-Marques, E. W. Heymann, y K. B. Strier), pp. 55–68. Springer + Business Media, New York.

Bajpai, S. y D.P. Domning. 1997. A new dugongine sirenian from the Early Miocen of India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17:219-228.

Berggren, W.A. y C.D. Hollister. 1974. Paleogeography, paleobiogeography and the history of the circulation in the Atlantic Ocean. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, special publication*, 20:126-186.

Berta, A., J.M. Sumich, y K.M. Kovacs. 2006. Marine mammals. Evolutionary biology. Academic Press, San Diego, USA.

Bianucci, G., S. Sorbi, M.E. Suárez y W. Landini. 2006. The southernmost sirenian record in the east Pacific Ocean, from the Late Miocene of Chile. *C.R. Palevol*, 5:945-952.

Bininda-Emonds, O.R.P., M. Cardillo, K.E. Jones, R.D.E. MacPhee, R.M.D. Beck, R. Grenyer, S.A. Price, R.A. Vos, J.L. Gittleman y A. Purvis. 2007. The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, 446:507-512.

Briggs, J. C. 1974. Marine Zoogeography. McGraw Hill, New York, USA.

Crerar, L.D., A.P. Crerar, D.P. Domning y E.C.M. Parsons. 2014. Rewriting the history of an extinction- was a population of Steller's sea cow (*Hydrodamalis gigas*) at St Lawrence Island also driven to extinction? *Biology letters*, 10:20140878.

de Muizon, C. y D.P. Domning. 1985. The first records of fossil sirenians in the southeastern Pacific Ocean. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. Section C, Sciences de la terre, paléontologie, géologie, minéralogie*, 3:189-213.

Diedrich, C.G. 2013. The most northerly record of the sirenia *Protosiren* and the possible polyphyletic evolution of manatees and dugongs. *Natural Science*, 5:1154-1164.

- Domning, D.P. 1978. Sirenian evolution in the North Pacific Ocean. *University of California Publications in Geology Sciences*, 118:1-176.
- Domning, D.P. 1982. Evolution of manatees: a speculative history. *Journal of Paleontology*, 56:599-619.
- Domning, D.P. 1988. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. I. *Metaxytherium floridanum* Hay, 1922. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8:395-426.
- Domning, D.P. 1989a. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. II. *Dioplotherium manigaulti* Cope, 1883. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 9:415-428.
- Domning, D.P. 1989b. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. III. *Xenosiren yucateca*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 9:429-437.
- Domning, D.P. 1990. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. IV. *Corystosiren varguezi*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10:361-371.
- Domning, D.P. 1994. A phylogenetic analysis of the Sirenia. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 29: 177-189.
- Domning, D.P. 1996. Bibliography and index of the Sirenia and Desmostylia. Appendix 4. Pp. 1-61.
- Domning, D.P. 1997. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. VI. *Crenatosiren olseni* (Reinhart, 1976). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17:397-412.
- Domning, D.P. 2000. The readaptation of Eocene sirenians of to life in water. *Historical Biology*, 14:115-119.

- Domning, D.P. 2001a. Sirenians, seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 166:27-50.
- Domning, D.P. 2001b. Evolution of the Sirenia and Desmostylia. *En: Secondary adaptation of tetrapods to life water* (eds. J.-M. Mazin y V. de Buffrénil), pp. 151-168. München, Alemania: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Domning, D.P. 2001c. The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature*, 413:625-627.
- Domning, D. P. 2002. Sirenian evolution. *En: Encyclopedia of marine mammals* (eds. W.F. Perrin, B. Würsig y J.G.M. Thewissen), pp. 1083–1086. San Diego, California: Academic Press.
- Domning, D.P. 2005. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. VII. Pleistocene *Trichechus manatus* Linnaeus, 1758. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:685-701.
- Domning, D.P y O.A. Aguilera. 2008. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. VIII. *Nanosiren garciae*, gen. et sp. nov. and *Nanosiren sanchezi*, sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28:479-500.
- Domning, D.P. y H. Furusawa. 1995. Summary of taxa and distribution of Sirenia in the North Pacific Ocean. *Island Arc*, 3:506-512.
- Domning, D.P. y P. Pervesler. 2001. The osteology and relationships of *Metaxytherium krahuletzki* Depéret, 1895 (Mammalia: Sirenia). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gessellschaft Frankfurt am Main*, 553:1-89.
- Domning, D.P. y C.E. Ray. 1986. The earliest sirenian (Mammalia: Dugongidae) from the Eastern Pacific Ocean. *Journal of Mammal Science*, 2:263-276.
- Domning, D.P. y H. Thomas. 1987. *Metaxytherium serresi* (Mammalia: Sirenia) from the Early Pliocene of Libya and France: a reevaluation of its morphology, phyletic

position, and biostratigraphic and paleoecological significance. *Neogene Paleontology and Geology of Sahabi, Libya*. Alan R. Liss, New York, 205-232.

Farris, J.S. 1988. Hennig86, version 1.5. Distributed by the author, Port Jefferson Station, N.Y.

Gheerbrant, E., D. P. Domning, y P. Tassy. 2005. Paenungulata (Sirenia, Proboscidea, Hyracoidea, and relatives). *En: The Rise of Placental Mammals: Origin and Relationships of the Major Extant Clades* (eds. K. D. Rose y J. D. Archibald), pp. 84–105. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Gingerich, P.D. 2003. Mammalian responses to climate change at the Paleocene-Eocene boundary: Polecat Bench record in the northern Bighorn Basin, Wyoming. *Geological Society of America, Special Paper* 369:463-478.

Hautier, L., R. Sarr, R. Tabuce, F. Lihoreau, S. Adnet, D.P. Domning, M. Samb y P.M. Hameh. 2012. First prorastomid sirenian from Senegal (Western Africa) and the Old World origin of sea cows. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32:1218-1222.

Heath, T.A., J.P. Huelsenbeck y T. Standler. 2014. The fossilized birth-death process for coherent calibration of divergence-time estimates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111:E2957-E2966.

Hedges, S.B. 2001. Afrotheria: Plate tectonics meets genomics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98:1-2.

Huelsenbeck, J. P. y F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17:754-755.

IUCN 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-1. www.iucnredlist.org. Consultada en Agosto 2017.

Kass, R.E. y A.E. Raftery. 1995. Bayes Factors. *Journal of the American Statistical Association*, 90:773-795.

- Katoh, K., K. Misawa, K. Kuma y T. Miyata. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30(14): 3059-3066.
- Katz, M.E., D.K. Pak, G.R. Dickens y K.G. Miller. 1999. The source and fate of massive carbon input during the latest Paleocene Thermal Maximum. *Science, New Series* 286:1531-1533.
- Kinze, C.C. 2001. Marine Mammals of the North Atlantic. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Lefebvre, L.W., M. Marmontel, J.P. Reid, G.B. Rathbun y D.P. Domning. 2001. Status and biogeography of the West Indian manatee. *En: Biogeography of the West Indies. Patterns and perspectives* (eds. C.A. Woods y F.E. Sergile), pp. 425-474. Florida, USA: CRC Press.
- Lewis, P.O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50:913-925.
- Linares, O.J. 2004. Bioestratigrafía de la fauna de mamíferos de las formaciones Socorro, Urumaco y Codore (Mioceno Medio-Plioceno Temprano) de la región de Urumaco, Falcon, Venezuela. *Paleobiología Neotropical* 1:1-26.
- Marsh, H.D. 2014. Family Dugongidae (Dugong). *En: Handbook of the Mammals of the World. Vol.4. Sea Mammals* (eds. D.E. Wilson y R.A. Mittermeier), pp. 564-573. Barcelona, España: Lynx Edicions.
- Naidu, A., R.R. Fitak, A. Munguia-Vega y M. Culver. 2012. Novel primers for complete mitochondrial cytochrome b gene sequencing in mammals. *Molecular Ecology Resources*, 12:191-196.

- Osawa, T., S. Hayashi y V.M. Mikhelson. 1997. Phylogenetic position of mammoth and Steller's sea cow within Tethytheria demonstrated by Mitochondrial DNA sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 44:406-413.
- O'Shea, T.J. 2014. Family Trichechidae (Manatees). *En: Handbook of the Mammals of the World. Vol.4. Sea Mammals* (eds. D.E. Wilson y R.A. Mittermeier), pp. 548-562. Barcelona, España: Lynx Edicions.
- Rambaut A, M.A, Suchard, D. Xie y A.J. Drummond. 2014. Tracer v1.6. Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Reeves, R. R., B. S. Stewart, P. J. Clapham & J. A. Powell. 2008. Guide of marine mammals of the world. Knopf, Inc, New York, USA.
- Reinhart, R.H. 1951. A new genus of sea cow from the Miocene of Colombia. *Bulletin University of California Publications in Geological Sciences* 28:203-213.
- Ronquist, F. y J.P. Huelsenbeck. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19:1572-1574.
- Saltizábal, P., A.A. Mignucci-Giannoni, S. Duchêne, D. Caicedo-Herrera, C.M. Perea-Sicchar, C.R. García-Dávila, F. Trujillo y S.J. Caballero. 2012. Phylogeography and sex-biased dispersal across riverine manatee Populations (*Trichechus inunguis* and *Trichechus manatus*) in South America. *PLoS ONE*, 12: e52468.
- Savage, R.J.G. 1977. Review of early Sirenia. *Systematic Zoology*, 25: 344-351.
- Savage, R.J.G., D.P. Domning y J.G.M Thewissen. 1994. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. V. The most primitive known sirenian. *Prorastomus sirenoides* Owen, 1855. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14:427-449.
- Spalding, M.D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M. Finlayson, B.S. Halpern, M.A. Jorge, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A.

- Recchia y J. Robertson. 2007. Marine Ecoregions of the World: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57: 573-583.
- Springer, M.S., A.V. Signore, J.L.A. Paijmans, J. Vélez-Juarbe, D.P. Domning, C.E. Bauer, K. He, L. Crerar, P.F. Campos, W.J. Murphy, R.W. Meredith, J. Gatesy, E. Willerslev, R.D.E. MacPhee, M. Hofreiter & K.L. Campbell. 2015. Interordinal gene capture, the phylogenetic position of Steller's sea cow based on molecular and morphological data, and the macroevolutionary history of Sirenia. *Molecular phylogenetics and evolution*, 91: 178-193.
- Turvey, S.T. y C.L. Risley. 2006. Modelling the extinction of Steller's sea cow. *Biology letters* 2: 94-97.
- van Roosmalen, M.G.M. 2015. Hotspot of new megafauna found in the Central Amazon (Brazil): the lower Rio Aripuanã Basin. *Biodiversity Journal*, 6:219-244.
- van Zinderen Bakker, E.M. 1975. The origin and palaeoenvironment of the Namib Desert biome. *Journal of Biogeography*, 2:65-73.
- Vélez-Juarbe, J. 2012. Middle and Late Tertiary Dugonginae and Halitheriinae (Sirenia, Dugongidae) from the Western Atlantic, Caribbean and Eastern Pacific Regions. Doctor of Philosophy, Department of Anatomy, Howard University, Washington, D.C.
- Vélez-Juarbe, J. 2014. Ghost of seagrasses past: using sirenians as a proxy for historical distribution of seagrasses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 400:41-49.
- Vélez-Juarbe, J. y D.P. Domning. 2014a. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. XI. *Callistosiren boriquensis*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35:e885034.

- Vélez-Juarbe, J. y D.P. Domning. 2014b. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. IX. *Metaxytherium albifontanum*, sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34:444-464.
- Vélez-Juarbe, J. y D.P. Domning. 2014c. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region: X. *Priscosiren atlantica*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34:951-964.
- Vélez-Juarbe, J. y D.P. Domning. 2015. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. XI. *Callistosiren boriquensis*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35, e885034.
- Vélez-Juarbe, J., D.P. Domning y N.D. Pyenson. 2012. Iterative evolution of sympatric seacow (Dugongidae, Sirenia). Assemblages during the past ~26 Million years. *PLoS ONE*, 7: e31294.
- Vianna, J.A., R.K. Bonde, S. Caballero, J.P. Giraldo, R.P. Lima, A. Clark, M. Marmotel, B. Morales-Vela, M.J. de Souza, L. Parr, M.A. Rodríguez-López, A. A. Mignucci-Giannoni, J.A. Powell y F.R. Santos. 2006. Phylogeography, phylogeny and hybridization in trichechid sirenians: implications for manatee conservation. *Molecular Ecology*, 15: 433-447.
- Xie, W., P.O. Lewis, Y. Fan, L. Kuo y M. Chen. 2011. Improving marginal likelihood estimation for bayesian phylogenetic model selection. *Systematic Biology*, 60:150-160.
- Yu, Y., A.J. Harris y X. He. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56:848-850.
- Yu, Y., A.J. Harris, C. Blair y X. He. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 87:47-49.

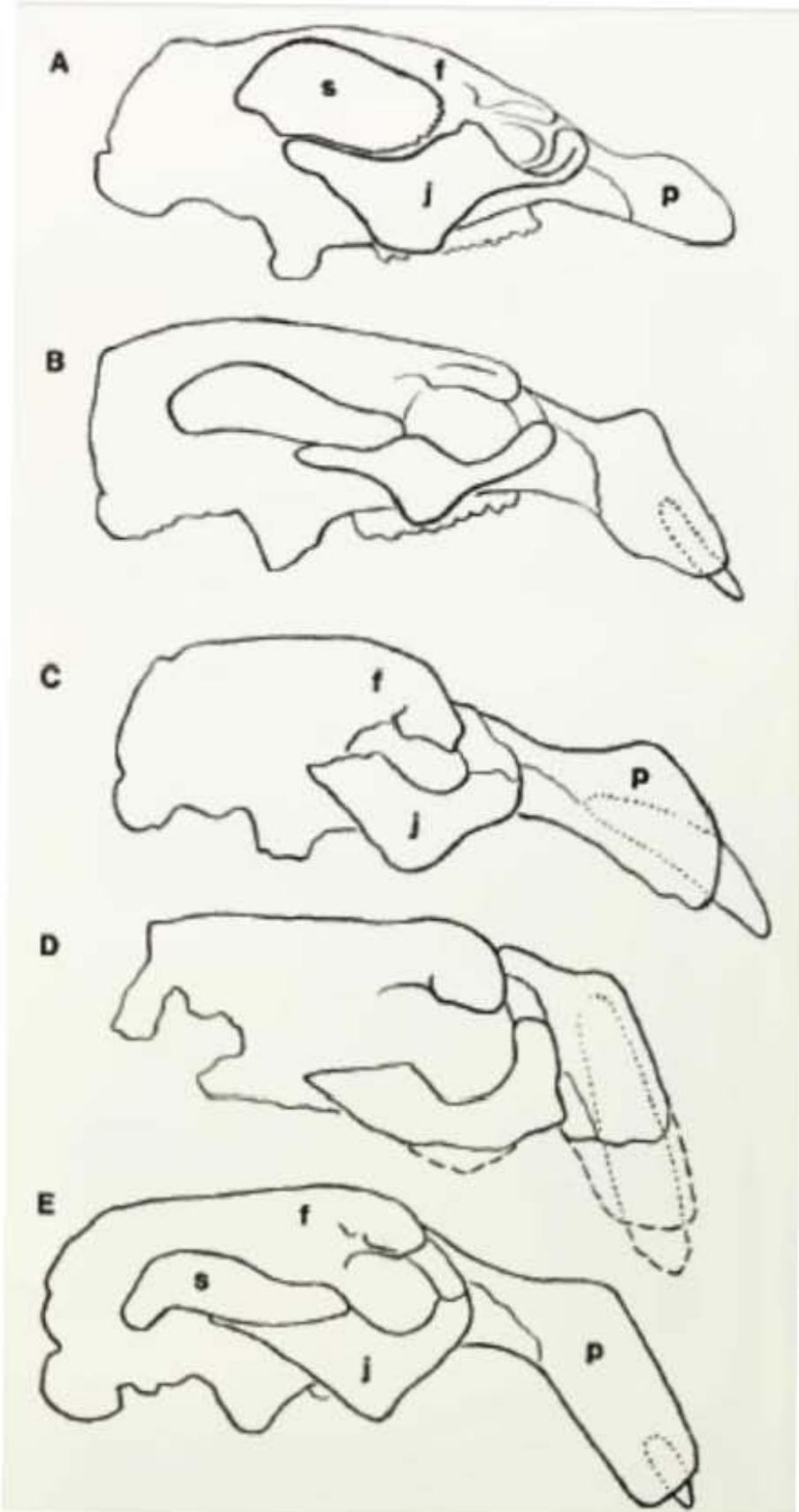
Anexo 1. Lista de caracteres utilizados para la reconstrucción filogenética y esquematización de algunos de los caracteres más representativos en diferentes especies de sirenios todo de Domning (1994) f: frontal; j: jugal; p: premaxilar; s: proceso cigomático del escamoso. A: *Trichechus senegalensis*; B: *Halitherium schinzii*; C: *Dioplotherium manigaulti*; D: *Rytiodus* sp.; E: *Metaxytherium floridanum*.

ID_ Carácter	Carácter	ID_ Carácter	Carácter
1	Premaxilar, rostro	12	Maxilar, puente cigomático (forma)
2	Premaxilar, proceso nasal	13	Maxilar, canal del paladar
3	Narinas externas	14	Nasales (separación)
4	Premaxilar	15	Nasales (largo)
5	Sínfisis premaxilar	16	Frontal, proceso supraorbital
6	Maxilar, puente cigomático (posición con respecto al palatino)	17	Incisión nasal en el borde posterior de fosa mesorostral
7	Maxilar, foramen infraorbital	18	Frontal, lamina orbital
8	Maxilar, puente cigomático	19	Techo del frontal (forma)
9	Palatino	20	Frontal, proceso supraorbital

10	Maxilar, canal infraorbital	21	Frontal roof (presencia de bultos)
11	Senos aéreos paranasales	22	Parietal, cresta sagital
23	Supraoccipital	36	Jugal, proceso preorbital (contacto con el premaxilar)
24	Exoccipital	37	Jugal, proceso preorbital (forma)
25	Exoccipital, borde dorsobentral	38	Jugal, proceso cigomático
26	Exoccipital, hipogloso	39	Jugal, borde ventral de la orbita
27	Escamoso, proceso postimpánico	40	Lacrimonal
28	Escamoso, puente cigomático	41	Lacrimonal (conectado o no al premaxilar)
29	Escamoso, meato auditivo externo (tamaño)	42	Palatino, borde posterior
30	Escamoso, porción craneal	43	Palatino, extremidades anteriores
31	Escamoso, processus retroversus	44	Canal del Alisphenoid
32	Escamoso, contorno del proceso cigomático	45	Fosa pterigoidea
33	Escamoso, meato auditivo externo (forma)	46	Foramen oval

34	Escamoso, proceso cigomático	47	Región Esfenoplalato
35	Jugal, extremidad ventral	48	Sutura basisfenoide-basioccipital
49	Basioccipital	62	Incisivo 1: profundidad del alveolo
50	Periótico	63	Incisor 1: corte transversal de la corona
51	Periótico, porción del mastoideo	64	Incisivo 1 (distribución del esmalte)
52	Sínfisis mandibular	65	Incisivos 2-3/1-3
53	Mandíbula, borde ventral del horizontal ramus (forma)	66	Caninos
54	Mandíbula, forámenes accesorios del mentón	67	Premolares 1-4/1-4
55	Mandíbula, borde posterior	68	Premolares permanentes 5/5
56	Mandíbula, borde anterior del proceso coronoide	69	Molares supernumerarios
57	Mandíbula, capsula dentaria	70	Dientes de la mejilla
58	Mandíbula, horizontal ramus	71	Formula dentaria postcanino
59	Mandíbula, borde ventral del horizontal ramus (ángulo)	72	Esmalte dental

60	Incisivo 1 (esmalte)	73	Raices premolares permanentes
61	Incisor 1 (presencia)	74	Molares



Anexo 2. Genes utilizados en la reconstrucción filogenética correspondientes a cada una de las especies del Orden Sirenia y el grupo externo *Elephas maximus*. Se incluyen los códigos de acceso de GenBank.

Especie	Gene	Código de acceso
<i>Dugong dugon</i>	A2AB	KR827315
<i>Dugong dugon</i>	ApoB	KR827337
<i>Dugong dugon</i>	BRCA1	KR827346
<i>Dugong dugon</i>	BRCA2	KR827258
<i>Dugong dugon</i>	DMP1	KR827263
<i>Dugong dugon</i>	ENAM	KR827348
<i>Dugong dugon</i>	GHR	KR827298
<i>Dugong dugon</i>	IRBP	KR827320
<i>Dugong dugon</i>	VWF	KR827311
<i>Dugong dugon</i>	TTN	KR827248

<i>Dugong dugon</i>	CNR1	KR827267
<i>Dugong dugon</i>	BCHE	KR827307
<i>Dugong dugon</i>	EDG1	KR827253
<i>Dugong dugon</i>	RAG1	KR827321
<i>Dugong dugon</i>	RAG2	KR827341
<i>Dugong dugon</i>	ATP7A	KR827271
<i>Dugong dugon</i>	TYR1	KR827299
<i>Dugong dugon</i>	BDNF	KR827247
<i>Dugong dugon</i>	ADRB2	KR827285
<i>Dugong dugon</i>	APP	KR827278
<i>Dugong dugon</i>	BMI1	KR827287
<i>Dugong dugon</i>	CREM	KR827273
<i>Dugong dugon</i>	FBN1	KR827330

<i>Dugong dugon</i>	PLCB4	KR827293
<i>Dugong dugon</i>	ADORA3	KR827332
<i>Dugong dugon</i>	PNOC	KR827326
<i>Dugong dugon</i>	D-loop	AJ421723
<i>Dugong dugon</i>	Cyt-B	AJ421723
<i>Hydrodamalis gigas</i>	A2AB	KR827316
<i>Hydrodamalis gigas</i>	ApoB	KR827335
<i>Hydrodamalis gigas</i>	BRCA1	KR827343
<i>Hydrodamalis gigas</i>	BRCA2	KR827255
<i>Hydrodamalis gigas</i>	DMP1	KR827260
<i>Hydrodamalis gigas</i>	ENAM	KR827349
<i>Hydrodamalis gigas</i>	GHR	KR827295
<i>Hydrodamalis gigas</i>	IRBP	KR827317

<i>Hydrodamalis gigas</i>	VWF	KR827308
<i>Hydrodamalis gigas</i>	TTN	Missing
<i>Hydrodamalis gigas</i>	CNR1	KR827265
<i>Hydrodamalis gigas</i>	BCHE	KR827304
<i>Hydrodamalis gigas</i>	EDG1	KR827251
<i>Hydrodamalis gigas</i>	RAG1	KR827324
<i>Hydrodamalis gigas</i>	RAG2	KR827339
<i>Hydrodamalis gigas</i>	ATP7A	KR827269
<i>Hydrodamalis gigas</i>	TYR1	KR827301
<i>Hydrodamalis gigas</i>	BDNF	KR827245
<i>Hydrodamalis gigas</i>	ADRB2	KR827282
<i>Hydrodamalis gigas</i>	APP	KR827279
<i>Hydrodamalis gigas</i>	BMI1	KR827289

<i>Hydrodamalis gigas</i>	CREM	KR827276
<i>Hydrodamalis gigas</i>	FBN1	Missing
<i>Hydrodamalis gigas</i>	PLCB4	KR827291
<i>Hydrodamalis gigas</i>	ADORA3	KR827331
<i>Hydrodamalis gigas</i>	PNOC	KR827327
<i>Hydrodamalis gigas</i>	D-loop	KP134341
<i>Hydrodamalis gigas</i>	Cyt-B	D83049
<i>Trichechus manatus</i>	A2AB	AHIN01007328
<i>Trichechus manatus</i>	ApoB	AHIN01126633
<i>Trichechus manatus</i>	BRCA1	AF284020
<i>Trichechus manatus</i>	BRCA2	AHIN01115019
<i>Trichechus manatus</i>	DMP1	JN414411
<i>Trichechus manatus</i>	ENAM	AHIN01095756

<i>Trichechus manatus</i>	GHR	AHIN01132166
<i>Trichechus manatus</i>	IRBP	AHIN01129411
<i>Trichechus manatus</i>	VWF	AHIN01124423
<i>Trichechus manatus</i>	TTN	AHIN01047097
<i>Trichechus manatus</i>	CNR1	AY011569
<i>Trichechus manatus</i>	BCHE	JN632992
<i>Trichechus manatus</i>	EDG1	AY011696
<i>Trichechus manatus</i>	RAG1	AY239195
<i>Trichechus manatus</i>	RAG2	AY011931
<i>Trichechus manatus</i>	ATP7A	AY011388
<i>Trichechus manatus</i>	TYR1	AY011992
<i>Trichechus manatus</i>	BDNF	AHIN01009936
<i>Trichechus manatus</i>	ADRB2	AHIN01106093

<i>Trichechus manatus</i>	APP	AY011324
<i>Trichechus manatus</i>	BMI1	AY011511
<i>Trichechus manatus</i>	CREM	AY011633
<i>Trichechus manatus</i>	FBN1	AHIN01117896
<i>Trichechus manatus</i>	PLCB4	AY011756
<i>Trichechus manatus</i>	ADORA3	AY011202
<i>Trichechus manatus</i>	PNOC	AY011815
<i>Trichechus manatus</i>	D-loop	AM904728
<i>Trichechus manatus</i>	Cyt-B	JF489120
<i>Trichechus inunguis</i>	D-loop	JX982650
<i>Trichechus inunguis</i>	Cyt-B	AY965890
<i>Trichechus senegalensis</i>	D-loop	AY963898
<i>Trichechus senegalensis</i>	Cyt-B	AY965882

<i>Elephas maximus</i>	A2AB	JN413835
<i>Elephas maximus</i>	ApoB	JN413955
<i>Elephas maximus</i>	BRCA1	AF284022
<i>Elephas maximus</i>	BRCA2	JN414244
<i>Elephas maximus</i>	DMP1	JN414412
<i>Elephas maximus</i>	ENAM	GQ354871
<i>Elephas maximus</i>	GHR	AF332013
<i>Elephas maximus</i>	IRBP	AY243443
<i>Elephas maximus</i>	VWF	U31611
<i>Elephas maximus</i>	TTN	JN632898
<i>Elephas maximus</i>	CNR1	JN633155
<i>Elephas maximus</i>	BCHE	JN632993
<i>Elephas maximus</i>	EDG1	JN633235

<i>Elephas maximus</i>	RAG1	AY239195
<i>Elephas maximus</i>	RAG2	JN633303
<i>Elephas maximus</i>	ATP7A	JN633727
<i>Elephas maximus</i>	TYR1	JN633832
<i>Elephas maximus</i>	BDNF	JN633363
<i>Elephas maximus</i>	ADRB2	Missing
<i>Elephas maximus</i>	APP	JN633538
<i>Elephas maximus</i>	BMI1	JN632736
<i>Elephas maximus</i>	CREM	JN633473
<i>Elephas maximus</i>	FBN1	JN632804
<i>Elephas maximus</i>	PLCB4	JN633084
<i>Elephas maximus</i>	ADORA3	JN633416
<i>Elephas maximus</i>	PNOC	Missing

<i>Elephas maximus</i>	D-loop	NC005129
<i>Elephas maximus</i>	Cyt-B	AB002412