



Universidad Nacional de Río Negro
Sede Alto Valle y Valle Medio
General Roca
2018

Trabajo Final de Licenciatura en Paleontología

Título

Descripción anatómica, análisis filogenético y morfológico de un cráneo de Odontoceti de la Formación Gran Bajo del Gualicho (Oligoceno superior – Mioceno medio), San Antonio Oeste, provincia de Río Negro, Argentina

Candidato Autor: *Estefanía Fernández Begazo*

Directora: *Dra. Mónica Romina Buono*

Investigadora Asistente CONICET, IPGP-CENPAT. Puerto Madryn, Provincia de Chubut, Argentina.

Co – Director: *Dr. Leonardo Salgado*

Investigador Principal CONICET, IIPG-UNRN. General Roca, Provincia de Río Negro, Argentina.

A las mujeres de mis mitocondrias, a las madres pasadas que sufrieron y lucharon

A mi abuela Nena, con amor y entrega infinita, nos dio el ejemplo

A Gloria mi madre, pasión, resiliencia, amor y superación fueron su guía

A mi hermana Ro, ingeniosa, sobreviviente, aperrada y amiga

A Francisca mi hija, mi razón de lucha, mi amiga y compañera, creativa, soñadora

... mi niña estrella

Que nadie nos calle, que nadie nos gobierne, que nada nos rompa

Que siempre luchemos por el sueño de ser felices, amando, amadas y libres

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a la Dra. Mónica Buono, por confiar en mí y por aceptar ser directora de este trabajo, por su guía, consejos, bibliografía y correcciones. Agradecida de su paciencia y conocimiento. Siento un profundo orgullo de haber trabajado junto a una pionera en el sendero de la evolución Cetacea del cono sudamericano.

También agradezco al Dr. Leonardo Salgado, por llevarme de la mano en este trabajo como co-director, por invitarme a participar en este estudio, por el constante apoyo, ánimos, orientaciones y correcciones. Por no dejarme flaquear, por ser mi maestro, siendo el gran maestro de muchos paleontólogos en la Argentina y en el mundo. Agradecida de conocer a un grande, por su calidez y sencillez.

Agradecida de la directora de la carrera de Licenciatura en Paleontología, Dra. Marianella Talevi, por su gestión, su energía y apoyo. Al director de IIPG, Dr. Silvio Casadío, por permitir preparar y estudiar el ejemplar en las dependencias del instituto. Añado al agradecimiento a su persona, por la acogida recibida, en mi viaje de prospección sobre estudiar en la UNRN, por su apoyo, ayudas varias y su siempre disposición a escuchar mis asuntos.

Agradecimientos sinceros a Daniel Cabaza, por el préstamo del ejemplar de estudio; a la Sra. Elba Damico, por el hallazgo fortuito de este espécimen, sin su ojo, no existiría este trabajo.

A mis maestros tanto del área Geología como de Paleontología, al Dr. Fernando Archuby por su siempre disponible charla, Dr. Juan Ponce, porque la presión que puso en mí, ayudo a confiar en mis capacidades. A Msc. Martín Arce, por ser maestro, amigo y compañero, al Dr. Eugenio Aragón, cada una de sus clases me transportaron al infinito universo. Siempre en mis afectos al Dr. Ignacio “Ina” Díaz Martínez, por sus charlas, consejos y su siempre bienvenida otra visión de las cosas.

Al Dr. Juan Canale, por sus inspiradores comentarios en cada ensayo y trabajo entregado, por su gran cariño. Al Dr. Mauricio Passalia, por su buena energía siempre, por sus clases aperradas, pero increíblemente apasionantes, por enseñarme a ver las plantas como unas rock stars. A la Dra. Penélope Cruzado Caballero, por ser inspiradora, amiga y consejera. A la Dra. Silvina De Valais, por sus juicios y cuestionamientos, a la hora de analizar temas, pero siempre amable y dulce fuera del aula.

Al Dr. Rodolfo Coria, por su guía, por enseñarme el duro trabajo de campo, por sus charlas e historias, por sus innumerables conocimientos. Por su paciencia, cariño y opinión certera. Al equipo de trabajo en Las Lajas, Flavio “Tano” Bellardini, Pancho “Suchus” Barrios y Don Ramón Fuentes, gracias por el trabajo en equipo, por enseñarme, aconsejarme y cuidarme. A Magali Cárdenas, por sus enseñanzas, por guiarme, por las duras y las maduras. Por la amistad, cariño y risas. Por enseñarme el paso a paso de mil técnicas. Por tus ideas, soluciones, retos y consejos.

Agradezco a las personas que día a día están junto a mí, formando el refugio que tanto amo y que por ellos lucho a cada instante. A Jorge mi amor infinito, por ser siempre mi apoyo y compañero, que aunque en este tránsito separamos nuestros caminos, fuiste, eres y serás el amor más importante de mi vida.

A mi niña amada de mi corazón, Francisca, mi pajarito que trina siempre a mi alrededor, que creces sorprendiéndome con tu increíble capacidad de aprender y de dar amor al mundo. A Chiquitín mi guardián gatuno y mi viejo perro Darwin, por ser mis niños traviesos del día a día.

A mi madre, que desde niña, avanzamos en el camino de crecer juntas, que me llevaste de la mano por el sendero de la ciencia. Desde mis primeras lecturas, me mostraste estrellas, planetas, árboles y peces.

Tanto en esos viajes largos hasta tu trabajo y mi jardín de infantes, como en las arrancadas por los pasillos de ese viejo hospital, estabas tú mostrándome ese mundo extraño del aprender. Cada paso dado a tu lado hizo que me enamorara de la ciencia y sus recovecos.

A papá, que inculcaste el ímpetu de dejar tu legado. Que ser mujer, no te impidió pensar que podría ser la científica que soñaste de mí. Por ser mi amigo, mi mentor y mi ángel guardián. Porque me pregunto a diario, si encajo en lo que esperabas de mí. Por tu amor a la Argentina, a Gardel, las milanesas y las milongas, que me dio la fuerza para dejar mi patria y seguir mis sueños en este país hermoso que vos también amaste.

A Manuel, que rectificaste mi rebeldía, me formaste en las matemáticas, la filosofía y la historia del mundo. Por qué abriste mis ojos a la música, al rock clásico y el funk. Por amar tanto a mamá. Por amar a Guille. Por darme hermanos pequeños a quienes cuidar y amar.

A mis hermanos, Guille, Ro, Manu, e Ignacio, por seguirme, por escuchar años y años mis cuentos de extinciones, geología y animales pretéritos, por el apoyo, conversaciones infinitas y ser los mejores hermanos catástrofe del mundo. Porque lo son todo, mi familia Malcom.

A Rina, que siempre ha estado ahí para escuchar, apoyar, corregir y querer. Porque trajo al mundo a mi compañero. Por su apoyo, por querer tanto a nuestra Frani lu.

Agradecida de Argentina, de un hermoso e increíble país. Por su gente, parajes, olores y encanto infinito. A la Patagonia, de atardeceres rojos, amaneceres gigantes y tormentas violentas. Agradecida de General Roca, de su canalito, calles amables y amigos amados.

A mis compañeras de carrera, Romina, siempre dispuesta a entregar tu cariño. A Mónica por tu increíble fuerza. A Vale y tu linda mami, por su compañía, apoyo, por querer a mi Frani, por ser lindas y buenas personas. A Flo, pequeña ilustrada y gigante por tus ganas, gracias por darme la necesaria mano final. Agradecimientos a mis compañeros, Guille, Denis y Jorge, por recibirme en su grupo de tres mosqueteros, por las charlas, las birras, las penas y las alegrías. Gracias por ser ñoños y nerdis.

A Mary Román, por tus siempre atentos cariños, consejos...y por darme a Chiquitín, mi gatito amado. A Vanina Lorente, por tu infinito apoyo, por tu patio y ese limonero que tan feliz me hace.

A Vicky Chlup, mi hermana de alma, mi amiga infinita. Por tu fraternidad, por tu eterno apoyo, por tu cariño, por siempre acogerme. Por las largas charlas, por los viajes y aventuras, por las risas de todos colores, por los llantos, por hablarnos con la mirada. Por entender de las cosas viejas, por nuestros padres del veintitantos, por amar lo desconocido y vivir en lo onírico. Porque te quiero tanto y me va a doler partir de la Argentina, porque nos alejaremos. Gracias por entender mis terapias perrunas, por permitirme querer a Melusina, Mavi (amada y desordenada) y regalinear a Lanás.

A mis amigos en Chile, que siempre apoyaron a la distancia y en las vueltas, a Víctor y Estela, siempre presentes y apoyando. A mí querida Leonora Salvadores, mi familia, mi socia, mi hermana. Siempre estás ahí, detrás de cada paso. Te agradezco que aparecieras. A mi Gladys, que la adoro, que sus manos han sanado más de una vez mi alma. Y Filiito y Ambar, gatitos remolones, que en momentos tristes, secaron agua de mis ojos.

Agradezco infinitamente a los maestros que me condujeron por esta senda, que instaron a este amor profundo por la paleontología, principalmente a aquella mujer que un día de invierno puso en mis manos ese helecho petrificado del Carbonífero. Ese día decidí dejar las penas atrás, y recordar mis sueños. Ese día me propuse buscar la manera de llegar hasta acá. Y ella sin querer, se convirtió en mi guía. Gracias infinitas Dra. Karen Moreno.

Y por último, gracias Lautaro, que con tu paso fugaz en mi vida, me ayudaste a despertar y darme cuenta que no estaba siguiendo mis sueños, y que había olvidado a mi niña interior. Gracias pequeño mío, por haberme elegido a mí y a tu papá, porque nos diste la lección más importante de todas, que la vida es una, el tiempo es fugaz, y hay que aprovechar al máximo nuestra estadía en este hermoso planeta.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	3
ÍNDICE.....	5
I RESUMEN.....	8
II INTRODUCCIÓN.....	9
1. MARCO TEÓRICO.....	9
<i>1.1 Cetacea</i>	<i>7</i>
<i>1.2 Origen y evolución de los cetáceos.....</i>	<i>10</i>
<i>1.3 Odontoceti.....</i>	<i>13</i>
<i>1.4 Evolución de Odontoceti a través de la morfología craneal</i>	<i>16</i>
Xenorophidae	17
Squalodontidae.....	18
Waipatiidae	18
Prosqualodontidae	19
Squaloziphius	20
Platanistoidea	20
Physeteroidea	21
Ziphiidae.....	21
Delphinida	23
<i>1.5 Registro fósil de Odontoceti en Patagonia.....</i>	<i>23</i>
<i>1.6 Objetivos e Hipótesis.....</i>	<i>25</i>
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	26
<i>2.1. Abreviaturas institucionales.....</i>	<i>26</i>
<i>2.2. Material de estudio</i>	<i>26</i>

2.3. <i>Preparación del ejemplar</i>	27
2.4. <i>Estudio osteológico</i>	27
2.5. <i>Terminología y definiciones anatómicas</i>	28
2.6. <i>Orientación</i>	31
2.7. <i>Medidas anatómicas craneales</i>	32
2.8. <i>Análisis filogenético</i>	32
2.9. <i>Estimación del largo corporal total</i>	35
3. CONTEXTO GEOLÓGICO	36
3.1. <i>Ingresiones marinas del Mioceno en Argentina</i>	36
3.2. <i>Formación Gran Bajo de Gualicho</i>	38
<u>III RESULTADOS</u>	43
4. TAFONOMÍA	43
5. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA	46
5.1. <i>Sistemática paleontológica</i>	46
5.2. <i>Características generales del cráneo</i>	47
5.3. <i>Premaxilares</i>	48
5.4. <i>Maxilares</i>	50
5.5. <i>Nasales</i>	52
5.6. <i>Frontal</i>	54
5.7. <i>Lacrimales</i>	54
5.8. <i>Escamosos</i>	54
5.9. <i>Exoccipitales - Cóndilos occipitales</i>	55
5.10. <i>Supraoccipital</i>	56
5.11. <i>Basioccipital y Basiesfenoides</i>	56
5.12. <i>Vómer</i>	56

5.13. <i>Pterigoides y palatinos</i>	56
6. ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	57
7. ESTIMACIÓN DEL LARGO CORPORAL TOTAL.....	60
<u>IV DISCUSIÓN</u>	<u>60</u>
8. ANATOMÍA Y RELACIONES TAXONÓMICAS	61
9. ANALISIS FILOGENETICO.....	63
10. TAMAÑO CORPORAL.....	64
11. EVOLUCIÓN DE LA COMUNIDAD DE CETÁCEOS MIOCENOS DE PATAGONIA.....	65
<u>V CONCLUSIÓN</u>	<u>66</u>
<u>VI BIBLIOGRAFÍA</u>	<u>68</u>
<u>ANEXO 1.....</u>	<u>79</u>
<i>Listado de caracteres morfológicos para ejemplar MMLPv 1245 y sus codificaciones.</i>	<i>79</i>
<u>ANEXO 2.....</u>	<u>128</u>
<i>Cálculos Biométricos con PLS para estimación Largo Corporal Total (LCT).....</i>	<i>128</i>

I

RESUMEN

En este trabajo final de licenciatura se describe un ejemplar de cetáceo Odontoceti (MMLPv 1245), proveniente de la Formación Gran Bajo del Gualicho (Oligoceno tardío - Mioceno medio), San Antonio Oeste, Provincia de Río Negro, Argentina. El ejemplar consiste en un cráneo muy incompleto y deformado, que presenta una longitud total de 103 cm, donde el rostro correspondía 68%, considerándose moderadamente longirostro.

La inclusión del ejemplar en análisis filogenéticos lo ubica en una posición basal dentro de Odontoceti, si bien las relaciones con otros taxones son inestables. La estimación de la longitud total del ejemplar fue de 3,63 m, cercana a las dimensiones que se describen en la literatura para otros Odontoceti del Mioceno temprano de Patagonia. La obtención de mejores datos estratigráficos y nuevas prospecciones al sitio del hallazgo de este ejemplar, ayudaría a un mejor entendimiento de la radiación de los Odontoceti durante las transgresiones del Oligoceno-Mioceno en la Provincia de Río Negro, en Argentina y Sudamérica.

II

MARCO TEÓRICO

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Cetacea

Los cetáceos (ballenas, delfines y marsopas) representan el ejemplo más reciente y exitoso de re-adaptación del medio acuático por parte de los tetrápodos: son, junto a los sirénidos, el único grupo de mamíferos completamente adaptado a la vida acuática y pelágica. Con alrededor de 800 especies nominadas, organizadas en 41 familias (Marx *et al.*, 2016), los cetáceos son el grupo dominante de mamíferos acuáticos, tanto en términos de distribución geográfica como en diversidad taxonómica y ecológica. Dentro de los cetáceos se reconocen dos grandes grupos: los Archaeoceti o cetáceos arcaicos, grupo parafilético que comprende las formas más basales (*stem* Cetacea) (todos extintos, Pakicetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae, Protocetidae, y Basilosauridae) (Figura 1.1), y los Neoceti o cetáceos modernos (Fordyce y Muizon, 2001; Mead y Fordyce, 2009). Estos últimos a su vez comprenden dos clados: Mysticeti o ballenas con barbas (ballenas francas, rorcuales, ballena gris y ballena franca pigmea) y Odontoceti o delfines con dientes (delfín oceánico, narvales, marsopas, cachalotes, cachalotes pigmeos, delfines de río y zifios) (Reid *et al.*, 2003). Estos mamíferos incluyen a los de mayor talla a nivel global, entre ellos la ballena azul (*Balaenoptera musculus*), llegando a medir 30 m de longitud y pesar 100.000 kg. (e.g. Uhen, 2010; Marx *et al.*, 2016).

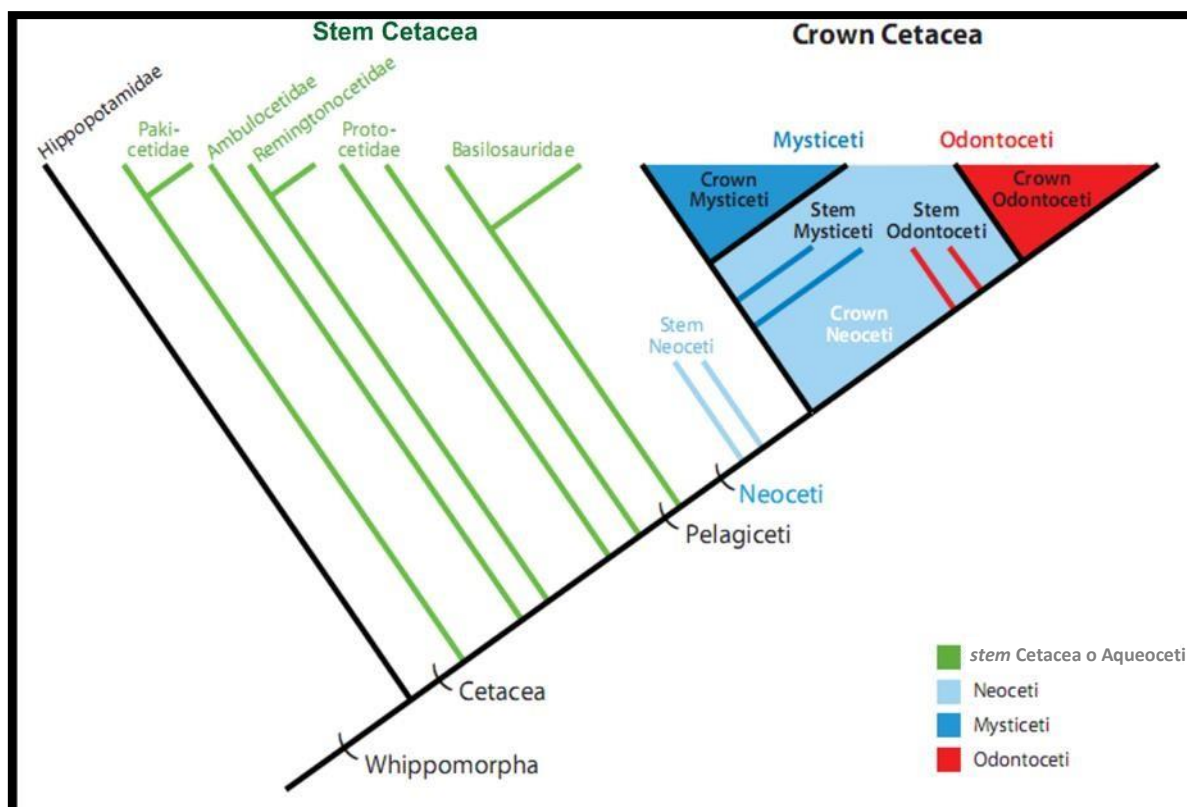


Figura 1.1: Filogenia esquemática de Cetacea identificando los distintos grupos. Tomado y modificado de Uhen (2010).

1.2 Origen y evolución de los cetáceos

La evolución de los cetáceos estuvo caracterizada por una serie de recambios faunísticos, con la diversificación de algunos grupos y la extinción de otros, que a lo largo de 50 millones de años delinearon el patrón de diversidad que se observa en la actualidad. Estos sucesos involucraron una serie de radiaciones adaptativas que delinearon profundos cambios en el diseño morfológico (o *body plan*) de los cetáceos, así como también en aspectos ecológicos y/o etológicos del grupo (Fig. 1.2a).

La primera radiación ocurrió a comienzos del Eoceno (hace aproximadamente 50 Ma) (Fig. 1.2a), y siguió a la aparición de los primeros cetáceos. Estas primeras formas, se diversificaron en aguas poco profundas y tropicales en el Tethys oriental, en lo que es hoy India y Asia, extendiéndose a aguas templadas y cerradas hacia los 40 Ma (Bajpai y Hingerich, 1998).

Hasta 20 géneros de Archaeoceti (*stem* o cetáceos basales) estaban presentes, y más de 40 especies han sido reportadas para el intervalo 53-34 Ma (Uhen y Pyenson, 2007).

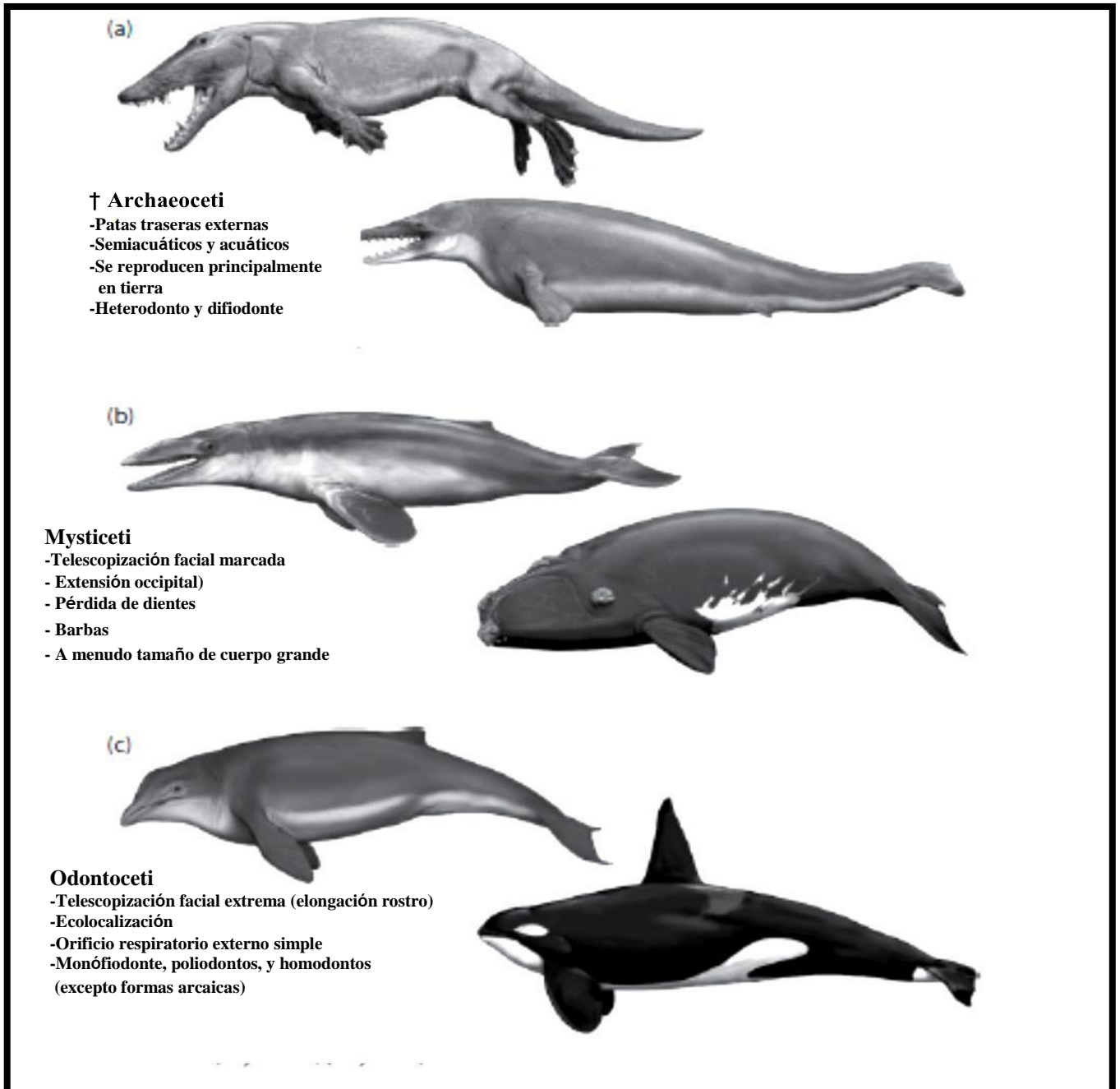


Figura 1.2a: Descripción de las tres principales subdivisiones de los cetáceos: a) Archaeoceti (ballenas arcaicas), (b) Mysticeti (Ballenas edentadas o de barbas), y (c) Odontoceti (ballenas dentadas, incluidos los delfines). Tomado y modificado de Marx *et al.* (2016).

Esta radiación inicial de Archaeoceti involucró un desplazamiento desde las zonas marinas ribereñas hacia regiones oceánicas más profundas, la cual estuvo acoplada a cambios en la locomoción y la audición (Gingerich, 2005).

La diversidad de los Archaeoceti disminuye hacia finales del Eoceno, prefigurando la aparición de los grupos modernos que los reemplazan (Martínez -Cáceres *et al.*, 2011). La segunda radiación de los cetáceos ocurrió durante el Oligoceno-Mioceno temprano (Fig. 1.2.b), e involucró el origen y diversificación de los Neoceti, incluyendo a los ancestros de los linajes actuales de Odontoceti y Mysticeti (Nakaido *et al.*, 2001).

Durante esta radiación, en el Oligoceno tardío, se originaron infraórdenes y superfamilias en Mysticeti y Odontoceti, pero con una diversidad de géneros relativamente pequeña. Durante el Mioceno temprano ocurrió una gran diversificación de Odontoceti y una moderada para los Mysticeti, siendo coincidente con un periodo de enfriamiento del clima, y activación de la Corriente Circumpolar Antártica, lo que cambió las dinámicas oceánicas, y por consiguiente los nichos (Fig. 1.2. b). Esto último llevó a la extinción a los grupos más basales de Odontoceti (Lipps y Mitchell, 1976).

La tercera radiación evolutiva ocurrió entre el Mioceno medio y tardío caracterizándose por una marcada diversificación de los grupos de Mysticeti y Odontoceti con representantes actuales, y el declive de los grupos arcaicos (Fordyce, 2002; Mead y Fordyce, 2009). Desde el Plioceno, en cuanto a los Odontoceti, se diversificaron delfínidos y zífidos y se extinguieron varios grupos de Mysticeti y de Odontoceti (por ejemplo, gran parte de los fiseteroideos) (Fordyce *et al.*, 1994; Fordyce, 2009).

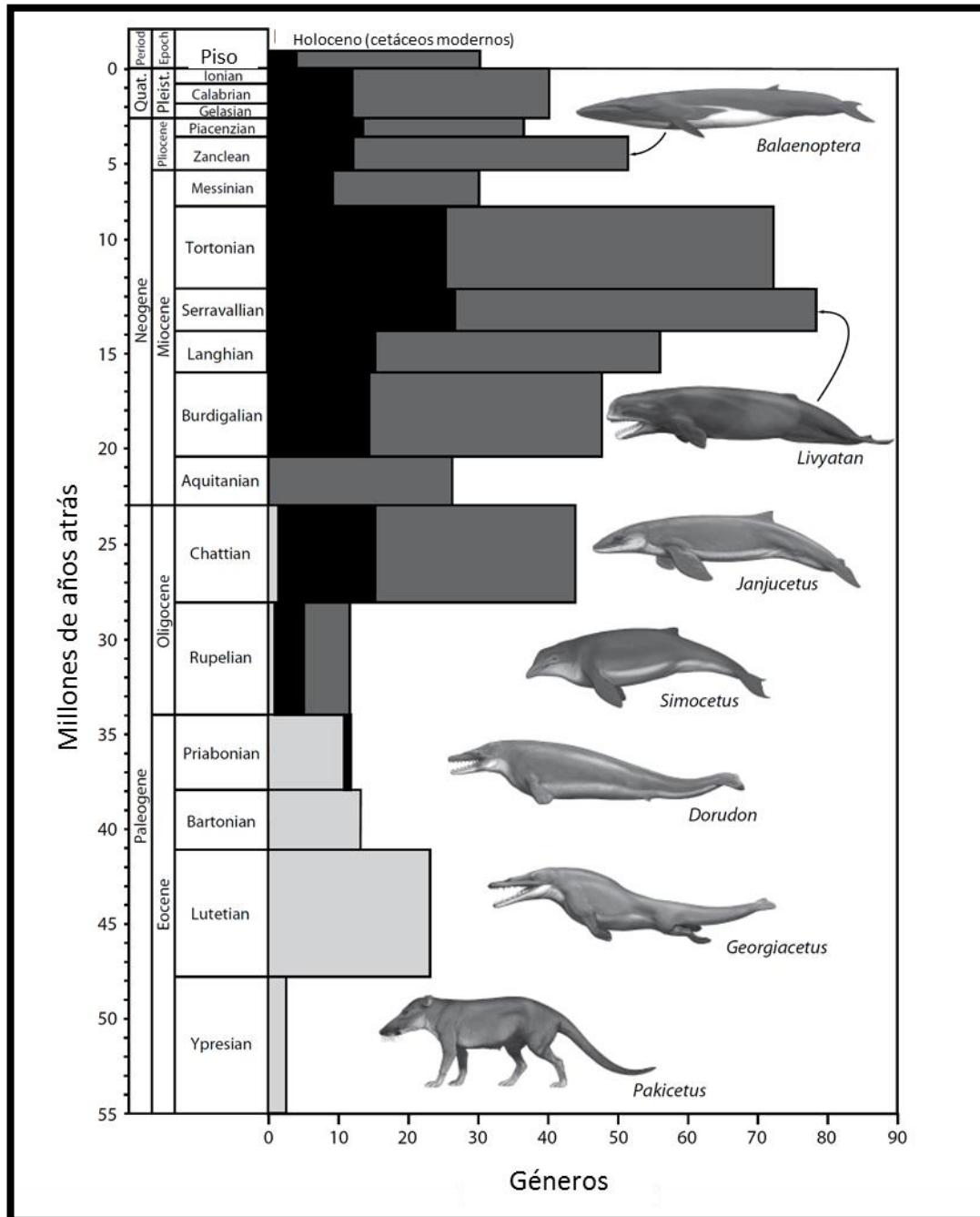


Figura 1.2b: Diversidad taxonómica de cetáceos en el tiempo geológico. Archaeoceti se muestra en gris claro, Mysticeti en negro, y Odontoceti en gris oscuro (Tomado y modificado de Marx *et al.*, 2016). Se observa el pulso de radiación durante el Serravalliano para Odontoceti, influido por una combinación de alta productividad y cambio climático (Marx y Uhen, 2010).

1.3 Odontoceti

Los Odontoceti (ballenas dentadas) (Fig. 1.3a) son el grupo más diverso de mamíferos marinos, incluyendo al menos 72 especies actuales en 10 familias. Sus rangos de tallas varían de menos de 2 m para algunas formas como la franciscana (*Pontoporia blainvillei*), a 18 m en cachalotes machos adultos (*Physeteroidea*) (Marx *et al.*, 2016). La

presencia y dotación de dientes da nombre al grupo, siendo de tipo homodontos y polidontos, lo que les permite alimentarse principalmente de peces y calamares. A diferencia de las ballenas de barbas, los Odontoceti tienen un único espiráculo u orificio de respiración (Uhen, 2008). En la actualidad, comprenden ocho familias: Delphinidae (delfín oceánico) Monodontidae (belugas), Phocoenidae (marsopas), Physeteroidea y Kogiidae (cachalotes), Platanistidae e Iniidae (delfines de río) y Ziphiidae (zifios) (Reid *et al.*, 2003).

La característica clave de todos los Odontoceti (Fig. 1.3a) es su capacidad de ecolocalizar, es decir, la habilidad de detectar presas, comunicarse y determinar características topográficas del medio, utilizando sonidos de alta frecuencia (Crandford *et al.*, 1996). Este sistema se encuentra asociado a regiones anteriores del cráneo, e incluyen: una zona facial cóncava que acomoda el melón, músculos faciales hipertrofiados, y asimetría facial (generalmente sesgada hacia la izquierda) (Marx *et al.*, 2016).

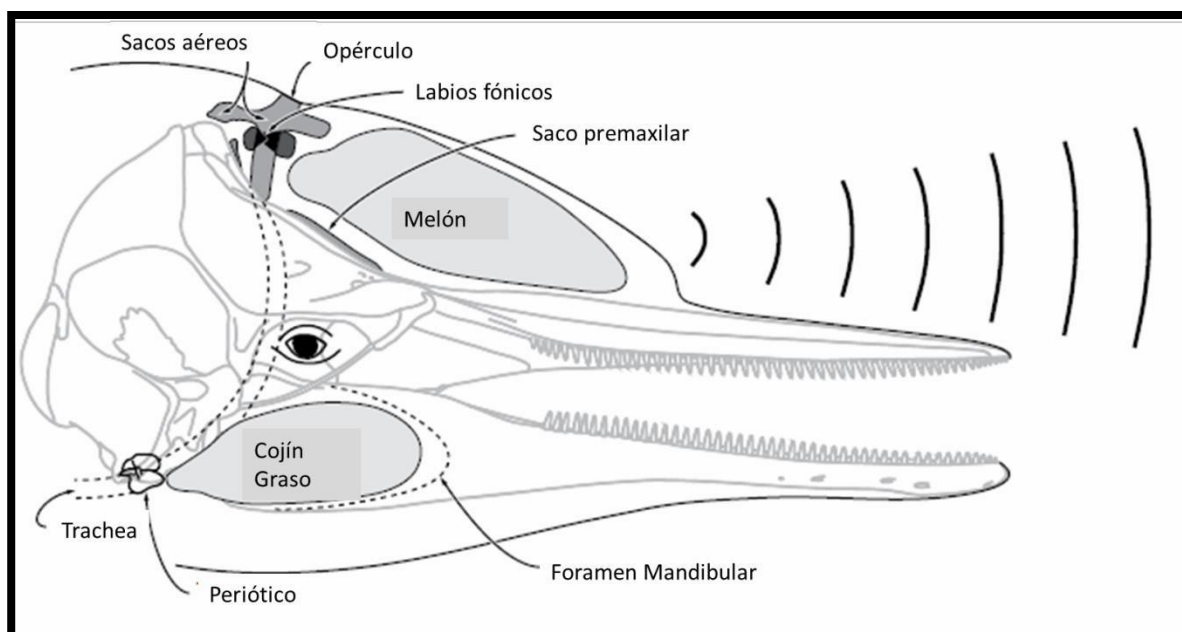


Figura 1.3a: Esquema de la vista lateral derecha de una cabeza de odontoceto, ilustrando los elementos autopomórficos para la producción (labios fónicos), reflexión (sacos de aire), propagación (melón) y recepción (cojín graso) de sonidos de alta frecuencia para ecolocalización. Tomado y modificado de Marx *et al.* (2016).

Estas características craneales asociadas a este sistema de ecolocalización son las que definen a este grupo, aunándolas en sinapomorfías propias de Odontoceti.

Los primeros Odontoceti (*stem* Odontoceti) aparecen en el registro fósil en el Oligoceno, estando representados por las familias extintas Xenorophidae, Agorophiidae, Simocetidae, Patriocetidae, Waipatidae y Simocetidae (Fig. 1.3b). Estas formas arcaicas ya presentaban adaptaciones vinculadas con la ecolocalización (Crandford *et al.*, 1996; Geisler *et al.*, 2014; Park *et al.*, 2016), pero aún retenían caracteres primitivos (dentición heterodonta, sistema de senos aéreos poco desarrollados).

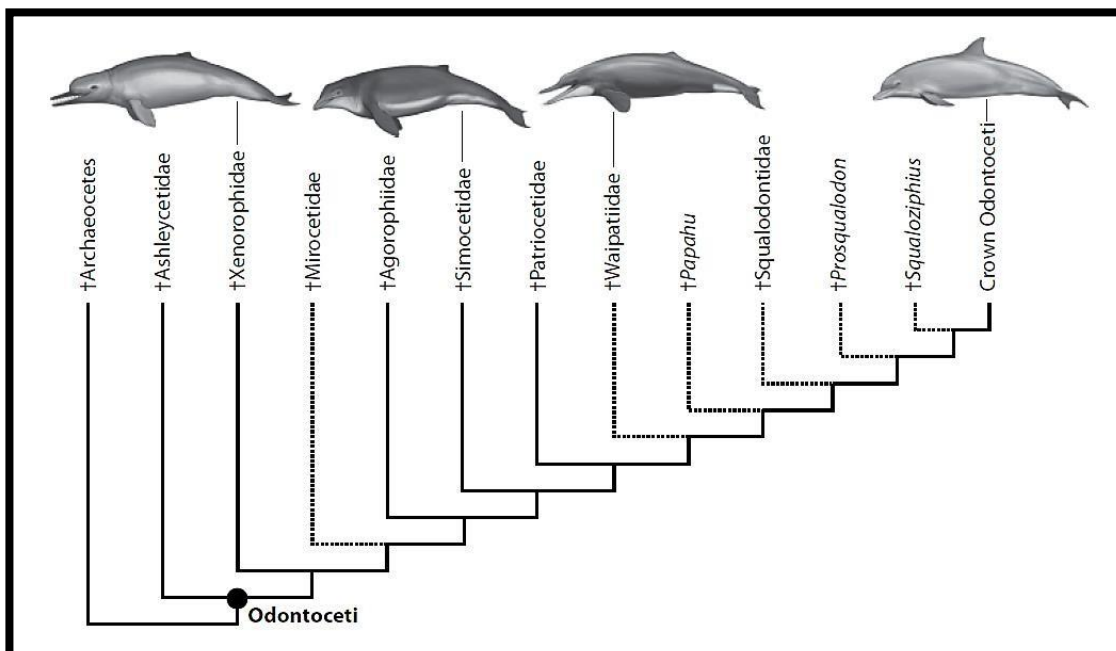


Figura 1.3b: Filogenia simplificada del *stem* Odontoceti. Las líneas punteadas indican taxones cuya ubicación es preliminar. Tomado de Marx *et al.* (2016).

Hacia el Mioceno medio-tardío, y en consonancia con la última radiación adaptativa de los Neoceti, se extinguen gran parte de las formas arcaicas de Odontoceti, y comienzan a diversificarse los linajes con representantes actuales o *crown* Odontoceti (Fordyce, 2009). Los *crown* Odontoceti se pueden separar en dos grupos principales considerando la morfología del pasaje nasal: aquellos que poseen un pasaje nasal separado por un tabique (Physeteroidea, cachalotes), y aquellos que presentan un pasaje

nasal que confluye en un único conducto (los Synrhina, que incluye a Platanistoidea (delfín de río), Ziphiioidea (zifios) y Delphinoidea) (Figura 1.3c). Con la excepción de algunos platanistoideos fósiles y la subfamilia Iniidae, todos los Odontoceti *crown* son efectivamente homodontos, aunque algunos taxones muestran variaciones secundarias, como el desarrollo de colmillos (De Muizon, 1991, 1994).

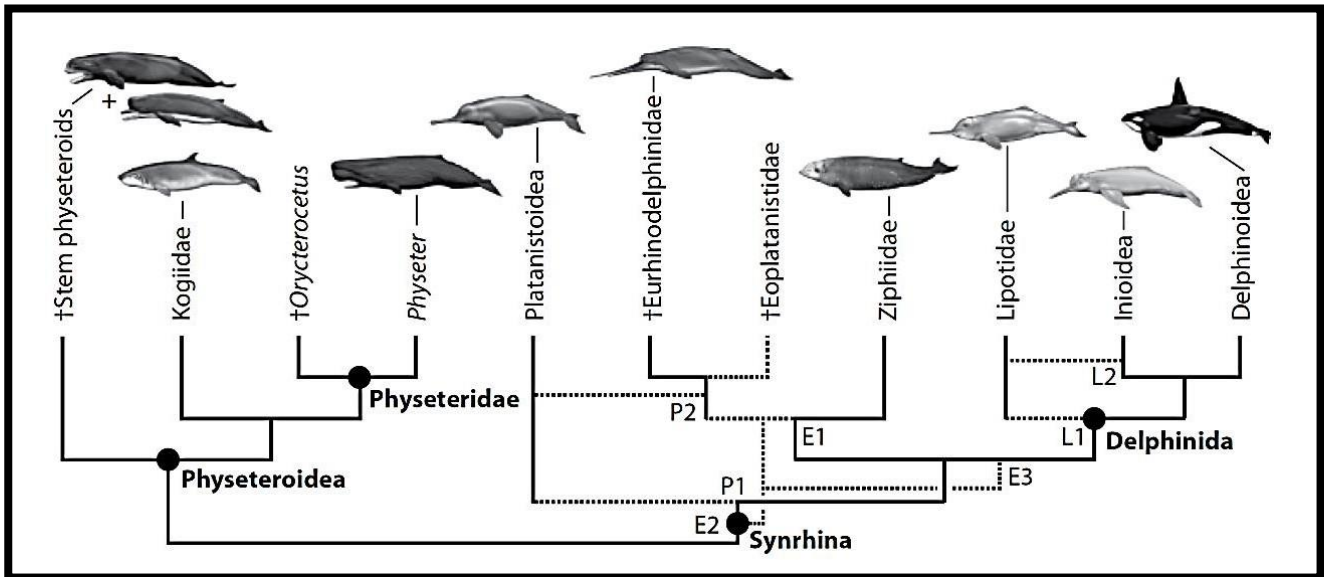


Figura 1.3c: Filogenia simplificada del *crown* Odontoceti. Physeteroidea queda fuera del grupo Synrhina, ya que conservan el carácter plesiomórfico de dos conductos nasales separados. Tomado de Marx *et al.* (2016).

1.4 Evolución de Odontoceti a través de la morfología craneal

El Odontoceti más antiguo proviene del Oligoceno tardío de Oregon, Estados Unidos: *Simocetus rayi*. Otros taxones igual de antiguos son Ashleycetidae, datado para el Oligoceno temprano (29 Ma); Xerophiidae y Agorophiidae, los cuales han sido descritos para el Oligoceno tardío en las costas orientales y occidentales de América del norte (Fordyce y Muizon, 2001; Fordyce, 2002; Uhen, 2008; Sanders y Geisler, 2015).

La historia temprana de los Odontoceti durante el Oligoceno y el Mioceno temprano está dominada por una variedad de formas arcaicas que aparentemente eran capaces de ecolocalizar (Fordyce, 1980) pero que conservan un conjunto de

características primitivas heredadas de sus antepasados arqueocetos. El más destacado entre estos últimos es la retención de una dentición heterodonta limitada, una marcada constricción intertemporal, y un limitado desarrollo del sistema de senos pterigoideos. La mayoría de estas formas arcaicas están representadas por muy pocos especímenes, y sus relaciones filogenéticas aún están sin resolver, especialmente con respecto a la pregunta de cuál de estos taxones se puede considerar directamente vinculado al *crown* Odontoceti.

La morfología que acompaña uno de los caracteres claves de los Odontoceti, la ecolocalización, incluye modificaciones anatómicas craneales específicas para este grupo (Crandford *et al.*, 1996). Las particularidades morfológicas son: (1) un área facial cóncava acomodando el melón y músculos faciales hipertrofiados; (2) la cobertura de la mayor parte de exposición dorsal del frontal por las maxilas; (3) la presencia de un foramen premaxilar y de una fosa para el saco premaxilar y (4) asimetría facial (generalmente sesgada hacia la izquierda) (Fordyce y Muizon, 2001; Marx *et al.*, 2016). Asimismo, estas particularidades anatómicas varían entre distintos taxones, lo cual evidencia la diversidad de estrategias desarrolladas por los diferentes grupos en respuesta a diferentes presiones selectivas.

Xenorophidae

Los xenorófidos son un grupo de Odontoceti totalmente extintos, registrados en el Oligoceno tardío de la costa este de Estados Unidos (Geisler *et al.*, 2014). Esta familia basal dentro de Odontoceti está representada por los géneros *Albertocetus*, *Archaeodelphis*, *Cotylocara*, y *Xenorophus* (Uhen, 2008; Geisler *et al.*, 2014).

Anatómicamente se distinguen por un gran lagrimal que cubre parcialmente el proceso supraorbital. Poseen un rostro extremadamente estrecho, fosa supramaxilar y

fosa temporal parcial o casi completamente cubiertas. Poseían dentición débilmente polidonta y heterodonta, con dientes pequeños, triangulares y denticulados. Comparado con los de otros Odontoceti, los nasales son alargados, muy retraídos posteriormente, al igual que las narinas externas, empujando así el parietal y supraoccipital hacia atrás (Geisler *et al.*, 2014).

Squalodontidae

Este grupo estuvo ampliamente distribuido durante el Oligoceno tardío y Mioceno medio de Argentina, Europa, Nueva Zelanda y el este de Norteamérica (Tanaka y Fordyce, 2014). Taxones representantes de esta familia son *Eosqualodon*, *Phoberodon*, y *Squalodon* (Marx *et al.*, 2016). Este grupo ha sido descrito a partir de restos fragmentarios, mostrando semejanza con grupos arcaicos, consistentes en las particularidades de su dentición (Dooley, 2005).

La dentición de este grupo es moderadamente polidonta y heterodonta, con doble raíz, dientes triangulares y coronas adornadas. Son formas longirostras, con gran recubrimiento ascendente del maxilar por sobre casi todo el frontal, fosa temporal dorsalmente abierta y vértex poco elevado.

Waipatiidae

Esta familia es conocida para el Oligoceno tardío (25 Ma) de Nueva Zelanda. También existen registros del Oligoceno tardío – Mioceno medio de Malta (Cáucaso) y el noroeste del Océano Pacífico (Fordyce *et al.*, 1994; Bianucci *et al.*, 2010; Tanaka y Fordyce, 2014). Esta familia descrita a partir de restos fragmentarios, sugiere una moderada diversificación y una amplia distribución geográfica.

Filogenéticamente se los sitúa como *stem* Odontoceti (Geisler *et al.*, 2011; Aguirre-Fernández y Fordyce, 2014; Lambert *et al.*, 2017). Los géneros representantes de este grupo son *Sachalinocetus*, *Sulakocetus*, *Waipatia* y *Otekaikea* (Tanaka y

Fordyce, 2014, 2015).

Anatómicamente poseen un rostro alargado y redondeado anteriormente, incisivos delicados, procumbentes y moderadamente polidontos y dientes pequeños. Las narinas externas son muy posteriores, al nivel de la muesca anteorbital. El rostro muestra un grado de asimetría moderado.

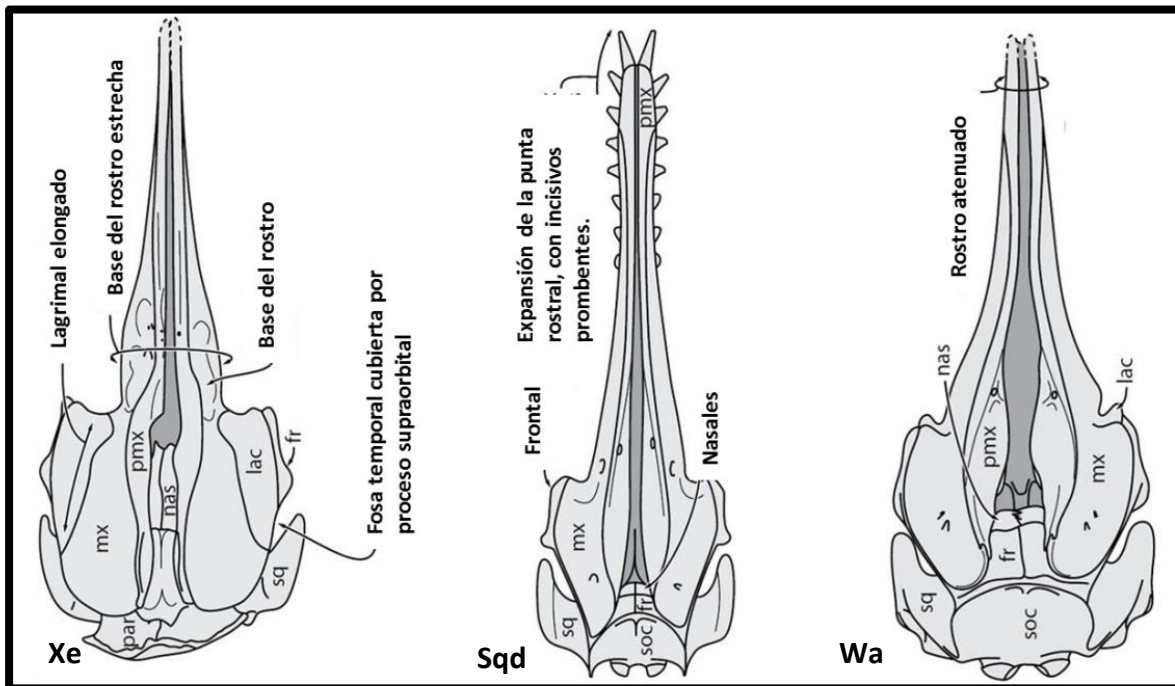


Figura 1.4 a: Morfologías craneales de *stem* Odontoceti en vista dorsal, con los principales caracteres para cada familia. Xe, Xenorophidae; Sq, Squalodontidae; Wa, Waipatidae. Ilustraciones no se encuentran a escala. Tomado y modificado de Marx *et al.* (2016).

Prosqualodontidae

Esta familia aún es incierta, ya que se registra solo un género. Se ha descrito para el Mioceno temprano de Argentina y Australia (Lydekker, 1894; Flynn, 1948; Cozzuol, 1996). La especie representante es *Prosqualodon davidis*. Son formas heterodontas, de rostro corto y robusto. La posición y afinidades de este taxón aún son inciertas. Varios análisis filogenéticos, ubican a *Prosqualodon* como un *stem* Odontoceti (Geisler *et al.*, 2014; Tanaka y Fordyce, 2015).

Squaloziphius

Este género se presenta como clado hermano del *crown* de la familia Ziphiidae. Asimismo, se considera basal dentro del *crown* Odontoceti (Geisler *et al.*, 2014), considerado como basal dentro de la superfamilia Platanistoidea (Murakami *et al.*, 2014). La especie que lo representa es *Squaloziphius emlongi*, taxón de tamaño mediano, que se conoce desde el Mioceno temprano de Estados Unidos occidental (Aguirre-Fernández y Fordyce, 2014; Geisler *et al.*, 2014; Tanaka y Fordyce, 2015). Se caracteriza por un vértex elevado, crestas premaxilares transversales, así como un gran proceso hamular del pterigoides (de Muizon, 1991).

Platanistoidea

Se propone a esta superfamilia como el linaje más antiguo dentro de Synrhina (McGowen *et al.*, 2009; Steeman *et al.*, 2009). Es registrada para el Oligoceno tardío-Mioceno temprano del este de Norteamérica (Godfrey *et al.*, 2006).

Este grupo de Odontoceti reúne a diferentes familias extintas como por ejemplo Allodelphinidae, Squalodelphinidae y Waipatiidae (de Muizon, 1994; Fordyce *et al.*, 1994; Barnes, 2006; Tanaka y Fordyce, 2015; Viglino *et al.*, 2018). Dentro de esta superfamilia, el clado Platanistidae está representado por *Pomatodelphis*, *Prepomatodelphis*, y *Zarhachis*. Asimismo incluye a un único representante actual, *Platanista gangética* (*sensu* Barnes, 2006).

La posición filogenética de Platanistoidea dentro de Odontoceti es controversial; algunos análisis lo ubican como el linaje más basal dentro de los *crown* Odontoceti, mientras que otros lo ubican en una posición más derivada en estrecha relación con Ziphiidae (Geisler *et al.*, 2011, 2014; Murakami *et al.*, 2014; Tanaka y Fordyce, 2015).

La mayoría de las formas son de tamaño pequeño y rostro largo, con mandíbulas con varias docenas de dientes, un proceso zigomático dorsoventralmente expandido, un proceso articular tipo gancho en el periótico, y una cresta facial visible formada por el maxilar y/o frontal.

Physeteroidea

Los fiseteroideos, forman el primer linaje divergente dentro de *crowns* Odontoceti (Marx *et al.*, 2016). Los análisis filogenéticos no muestran consenso en la posición de los Physeteroideos dentro de Cetacea, y algunos estudios abogaban por una estrecha relación con zifidos o incluso con mysticetos (Geisler y Sanders, 2003). Morfológicamente, son reconocibles por su alta asimetría facial y la presencia de una cuenca supracranial que ocupa gran parte de la superficie dorsal del cráneo. Ésta alberga al órgano del espermaceti y otras estructuras relacionadas con la producción y transmisión del sonido (Crandford *et al.*, 1996). Además, los Physeteroidea se caracterizan por tener raíces dentales proporcionalmente grandes, un enorme complejo lagrimal-jugal, un gran foramen accesorio en el periótico, un involucro bilobulado, un proceso posterior ampliado de la bulla timpánica y en algunos casos la pérdida de al menos un hueso nasal.

Aunque los cachalotes actuales, al igual que otros Odontoceti, tienen un único orificio de ventilación, sus conductos nasales izquierdo y derecho están separados a lo largo de la mayor parte de su longitud. Todos los Odontoceti existentes excepto los Physeteroideos comparten la confluencia de los tejidos de conductos nasales, que es plesiomorfo a lo que se entiende por grupo Synrhina (Fig. 1.4 b) (Geisler *et al.*, 2011).

Ziphiidae

Es la segunda familia de cetáceos vivos más numerosa, que comprende 21 especies existentes (la mayoría pertenecientes al género *Mesoplodon*) y cosmopolitas. Los zifios

modernos son de tamaño mediano a grande, siendo *Berardius bairdii* la especie de mayor tamaño (alcanza los 13 m de longitud). El cráneo de los zífidos se caracteriza por una marcada elevación del vértex, con crestas premaxilares bien desarrolladas, un proceso hamular ampliado del pterigoides y un rostro alargado (Heyning y Mead, 1989; Lambert *et al.*, 2013). Los huesos del rostro son frecuentemente paquiosteoscleróticos (tejido óseo denso). El engrosamiento de los elementos rostrales puede dar lugar al desarrollo de una diversa gama de crestas y proyecciones, y puede incluso rellenarse el canal mesorrostral por un vómer compacto (Lambert *et al.*, 2011).

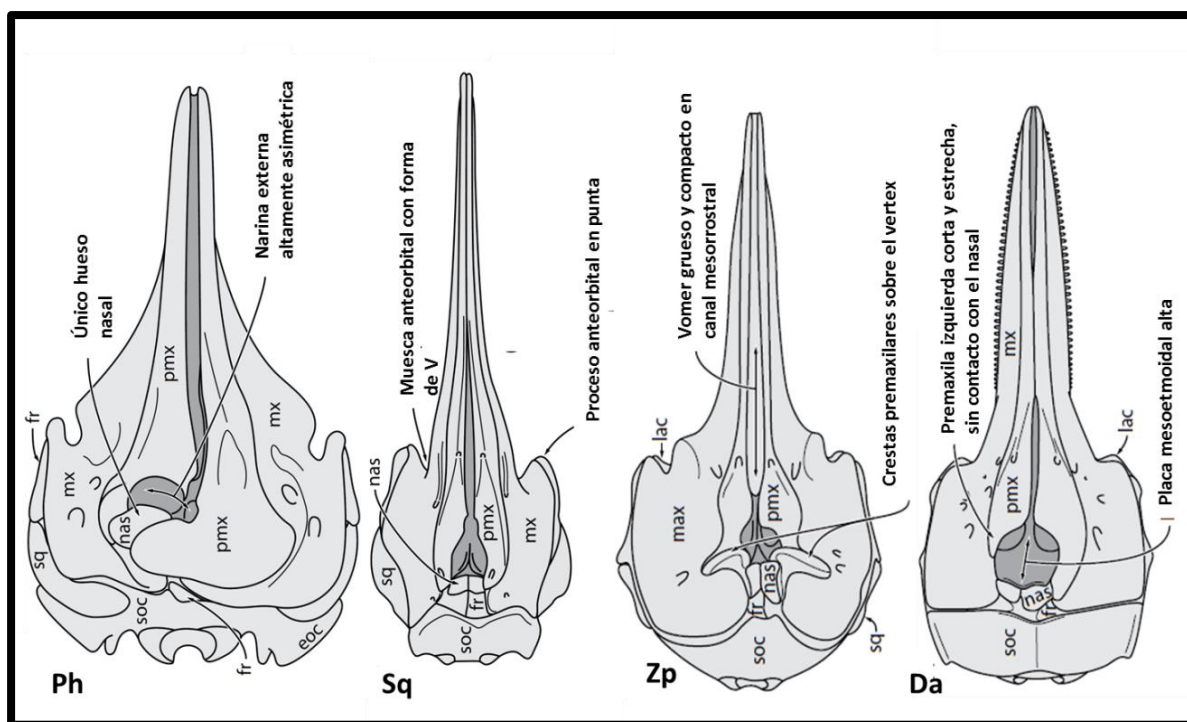


Figura 1.4 b: Morfologías craneales de *crown* Odontoceti en vista dorsal, con los principales caracteres para cada familia. Ph, Physeteroidea; Sq, Squalodelphinidae (y Platanistoidea); Z, Ziphiidae; Da, Delphinina. Ilustraciones no se encuentran a escala. Modificado de Marx *et al.* (2016).

Delphinida

Es un clado diverso que comprende a la superfamilia Delphinoidea, la cual incluye: Delphinidae, Phocoenidae y Monodontidae (Heyning y Mead, 1989; McGowen *et al.*, 2009) Cassens *et al.*, 2000; Geisler *et al.*, 2011. Morfológicamente (Fig. 1.4b Da), los delfínidos comparten una reducida extensión posterior de la premaxila, una lámina lateral posterior alargada del palatino, un acortamiento del proceso anterior del periótico, una superficie dorsal deprimida del involucro de la bulla timpánica, y un proceso macular del martillo más alto que el manubrium (De Muizon, 1988; Fordyce *et al.*, 1994).

1.5 Registro fósil de Odontoceti en Patagonia

El registro fósil de los Odontoceti del Neógeno de Argentina es bastante completo, y aporta valiosa información sobre las etapas tempranas de la evolución de los linajes modernos. La mayor parte de este registro proviene de los depósitos marinos aflorantes en la provincia de Entre Ríos y en la Patagonia (Fig. 1.5), y corresponden a dos ingresiones marinas neógenas: la transgresión Patagónica (Mioceno temprano) y la Enterrriense-Paranaense (Mioceno medio-tardío) (ver sección 3, Contexto geológico) (Uliana y Biddle, 1988; Scasso y Castro, 1999; Malumián y Nández, 2011). El registro fósil más completo de Odontoceti de Patagonia proviene del Mioceno (Scasso y Castro, 1999).

Durante el Mioceno temprano (Formación Gaiman, Burdigaliano) linajes basales de Odontoceti, tales como los Squalodelphinidae y Squalodontidae (superfamilia Platanistoidea), Eurhinodelphinoidea, Kentriodontidae, y Physeteroidea han sido registrados en localidades de Chubut, Puerto Madryn y Península Valdés (Buono *et al.*, 2016 y referencias ahí citadas).



Figura 1.5: Mapa de las localidades con mayor registro fosilífero de Odontoceti en Argentina.

Hacia el Mioceno tardío el registro es menos diverso, con sólo dos grupos representados (Pan-Physeteroidea y Ziphiidae) provenientes de la Formación Puerto Madryn (Chubut). En el caso de la provincia de Río Negro, el registro fósil de Odontoceti (y de cetáceos en general) es extremadamente escaso, y sólo está representado por materiales aislados de los Odontoceti Physeteroidea *Preaulophyseter gualichensis* (Caviglia y Jorge, 1980) recuperados de la Formación Gran Bajo del Gualicho y *Aulophyseter rionegrensis* (Gondar, 1975) proveniente de Formación Barranca Final (Buono y Cozzuol, 2013; Buono, 2016). A este registro se suma el material que es objeto de este estudio, el cual constituye el primer registro de materiales craneanos de Odontoceti para esta formación.

1.6 Objetivos e Hipótesis

El **objetivo general** de este trabajo final de licenciatura es, sobre la base del registro fósil patagónico, adquirir una comprensión más profunda de la diversidad morfológica y taxonómica de los Odontoceti durante el Mioceno en el Atlántico Sudoccidental. Para ello se han delineado **objetivos específicos** que incluyen aspectos descriptivos, taxonómicos y filogenéticos:

1. Analizar la anatomía de un ejemplar de Odontoceti (MMLPv 1245) proveniente del Mioceno temprano-medio (Fm. Bajo del Gualicho), Río Negro.
2. Realizar una evaluación taxonómica del ejemplar MMLPv 1245.
3. Analizar la posición filogenética del ejemplar MMLPv 1245.
4. Estimar el tamaño corporal total del ejemplar MMLPv 1245.

Las hipótesis que se pusieron a prueba son

H₁: El ejemplar MMLPv 1245 representa un nuevo taxón.

H₂: El ejemplar MMLPv 1245 es un *stem* Odontoceti.

H₃: El ejemplar MMLPv 1245 es un Odontoceti de mediano tamaño corporal.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Abreviaturas institucionales

UNRN: Universidad Nacional de Río Negro

IIPG: Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología

MMLPv: Museo Municipal de Lamarque, colección Paleontología de vertebrados

CONICET: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

2.2. Material de estudio

El ejemplar MMLPv 1245 es un cráneo parcialmente completo, meteorizado en un grado 2 a 3 de la escala propuesta por Behrensmeyer (1978), preservando parte del neurocráneo (escudo occipital, frontal, nasales, escamoso y pterigoides) y la mayor parte del rostro (maxilares, premaxilares y vómer), y faltando gran parte del basicráneo y los tímpano-perióticos.

El material fue colectado en el 2014 por la Sra. Elba Damico, en una zona cercana a la extensión oriental del Gran Bajo del Gualicho, en las afueras de San Antonio Oeste, cercano a las rutas que unen este poblado con Viedma. El material fue depositado en el Museo Paleontológico de Lamarque (Provincia de Río Negro, Argentina) (Fig. 2.2).



Figura 2.2: Ejemplar MMLPv 1245, mostrando el estado de conservación al ser recibido en el Museo Municipal de Lamarque.

2.3. Preparación del ejemplar

El espécimen MMLPv 1245 fue preparado, acondicionado y estudiado en las dependencias de IIPG (UNRN- CONICET) por la autora de este trabajo, bajo la dirección de Magalí Cárdenas, técnica del IIPG, y la supervisión de los docentes directores de este estudio (Fig. 2.3).

El trabajo realizado sobre el ejemplar consistió en la aislación del material desde el bochón, y la limpieza de sedimento de manera manual con herramientas de escalfación, raspaje y cepillado. Se aplicó consolidante en diferentes concentraciones de dilución, usando principalmente adhesivo B-72 (Paraloid) diluido en acetona en proporciones de 20%, 35% y 50 %. Para el pegado de estructuras del fósil, se utilizó pegamento epóxico de tipo “Masilla Poxilina” de dos fases y adhesivo acrílico “La Gotita”.



Figura 2.3: Proceso de preparación del material MMLPv 1245, en dependencias del IIPG, realizado por la autora de este trabajo.

2.4. Estudio osteológico

El estudio osteológico incluyó la toma de notas, fotografías digitales y medidas del ejemplar. Para las fotografías se utilizó una cámara Sony Cybershot DSC-H400 63x y un lente 4,4-277 mm, f/3,5 – 6,5. Para el trabajo sobre imágenes se utilizó el programa Adobe Illustrator CC6 2015 y Adobe Photoshop Elements 11.

2.5. Terminología y definiciones anatómicas

El cráneo de los cetáceos difiere marcadamente del patrón observado en un mamífero terrestre, a causa de las múltiples modificaciones que se produjeron como resultado de la adaptación a la vida acuática. Esto ocasionó la presencia de numerosos términos en la literatura para la descripción de estructuras craneanas, que en muchos casos tornó confusa la identificación y nominación de las mismas. Mead y Fordyce (2009) propusieron un léxico con énfasis en los Odontoceti poniendo en claro la utilización de muchos términos anatómicos; este léxico será el utilizado en la descripción anatómica del ejemplar MMLPv 1245. Dada la particularidad del cráneo de los cetáceos (Fig. 2.5), se detallan a continuación algunas estructuras anatómicas, de utilidad al lector, para contextualizar las novedades morfológicas de la osteología craneal de Odontoceti:

Cranium

Está definido por los huesos que encierran el encéfalo. Está conformado posteriormente por el escudo occipital (supraoccipital, (So), y exoccipitales, (Eo), dorsalmente por el interparietal, lateralmente por el parietal y el escamoso, anteriormente por el frontal (Fr) y el etmoides (Et), y ventralmente por el basioccipital (Bo), tímpano (Tm)-periótico (Peo) y esfenoides (Ef).

Rostro

Corresponde a la porción anterior al *cranium* y consiste en el premaxilar (Pmx), maxilar (Mx) y vómer (Vo). Desde un punto de vista morfométrico, el rostro está delimitado posteriormente por una línea que atraviesa las muescas anteorbitales (Maorb) en el maxilar.

Vértex

Está formado por las narinas (n), nasales (Na), frontal, etmoides y márgenes del maxilar y premaxilar.

Cresta nucal

Se identifica como cresta nucal el contacto del exoccipital con el escamoso (Sc).

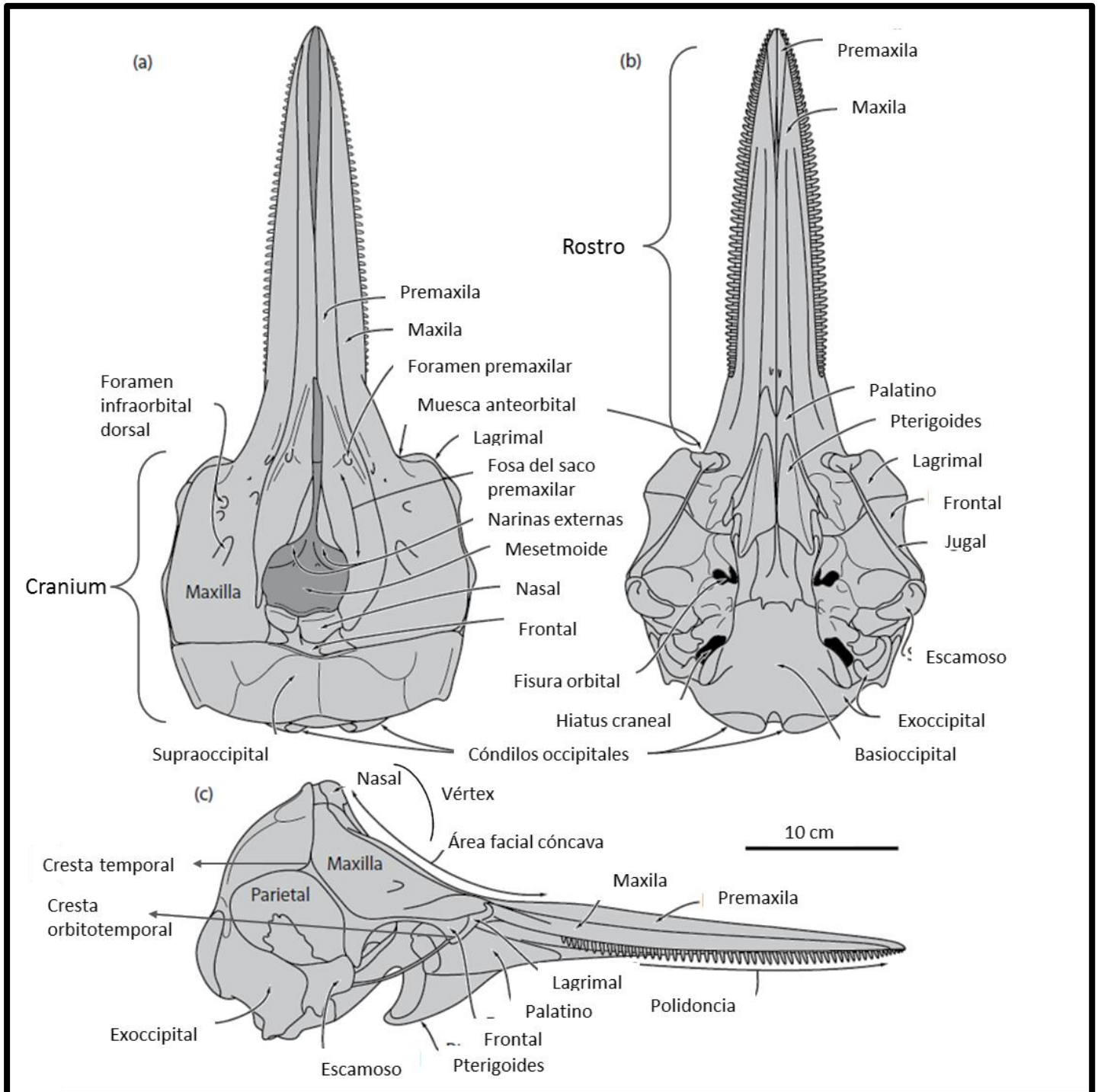


Figura 2.5: Principales términos anatómicos del cráneo de Odontoceti, basado en el léxico propuesto por Mead y Fordyce (2009)- (a) Vista dorsal, (b) Vista ventral, (c) Vista lateral. Modificado de Marx *et al.* (2016).

Cresta temporal

La cresta temporal es una continuación anterior de la cresta nugal. Ántero-dorsalmente está formada por el frontal (Fr) y póstero-dorsalmente por el parietal (Pa). La cresta temporal se desarrolla lateralmente sobre el proceso zigomático del escamoso.

Cresta orbitotemporal

Corresponde a la porción anterior de la cresta temporal.

Canal infraorbitario

El canal infraorbitario lleva el nervio infraorbital, que es la rama infraorbitaria del nervio maxilar (segunda rama del trigémino, V2). En los cetáceos, debido a la telescopización del cráneo (elongación de maxilas y premaxilas, los huesos nasales se retraen en posición posterior dorsal alta, con relación a su reintroducción en el medio acuático). Ha habido una confusión en la nomenclatura de las aperturas proximal y distal de este canal. La apertura proximal (posterior, orbital) se denomina foramen infraorbitario ventral (fio) mientras que la apertura distal (facial o anterior) del canal se denomina foramen infraorbitario dorsal.

Hiatus craneal (=fisura basicapsular)

Es el espacio entre el periótico y el exoccipital, basioccipital, aliesfenoides, escamoso y parietal. En este espacio confluyen el foramen laceratum posterior, el foramen yugular y del meato auditivo interno.

Complejo del seno pterigoideo

Extensión anterior del tubo de Eustaquio, la cual forma una serie de senos plexos fibro-venosos asociados a espacios de aire, que excavan la superficie de los huesos formando cavidades.

2.6. Orientación

Los términos topológicos utilizados para la orientación de estructuras anatómicas del espécimen MMLPv 1245, fueron los siguientes (Fig. 2.6):

Plano sagital: refiere a un plano vertical que se ubica a lo largo de la línea media y longitudinal del cuerpo y divide el cuerpo en una mitad derecha y otra izquierda.

Plano transversal: refiere a un plano vertical que corta a través del eje longitudinal del cuerpo y lo separa en una sección anterior y otra posterior.

Plano horizontal: refiere a un plano horizontal que se ubica en posición perpendicular al plano sagital y transversal y separa el cuerpo en una porción dorsal y otra ventral.

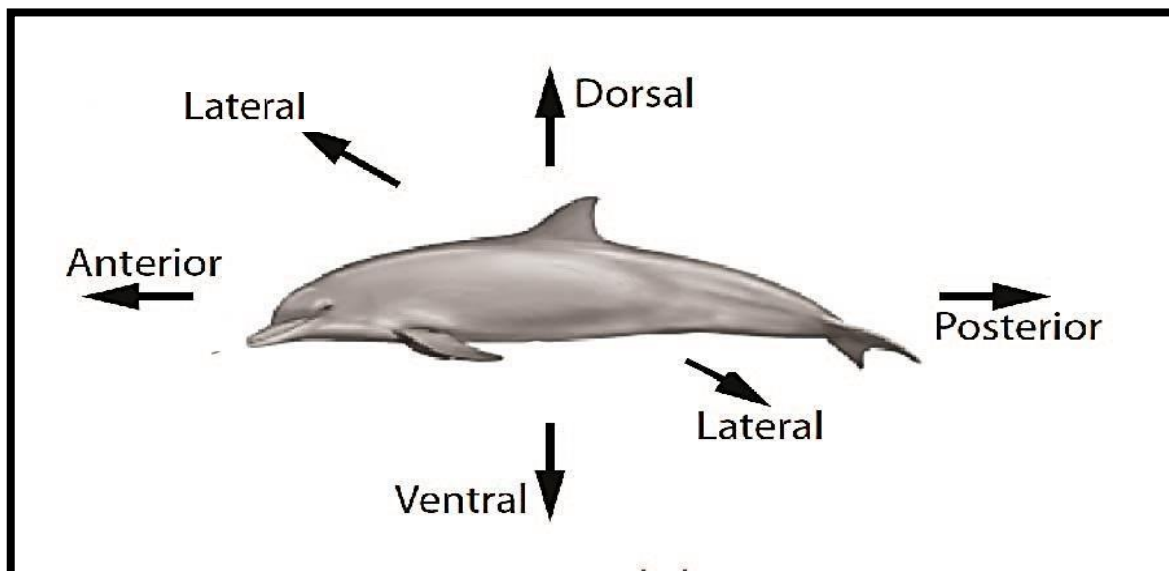


Figura 2.6: Principales orientaciones utilizadas en la descripción anatómica.

Dorsal/ventral: refiere a un eje longitudinal vertical que designa las direcciones hacia arriba (hacia el lomo) o hacia abajo (hacia el vientre) respectivamente.

Anterior/posterior: referidas a un eje longitudinal horizontal que designa las direcciones hacia la cabeza o hacia la aleta caudal respectivamente.

Medial/Lateral: refiere a una dirección longitudinal hacia la línea media o sagital del cuerpo o hacia afuera de ese plano respectivamente.

2.7 Medidas anatómicas craneales

Las medidas utilizadas fueron tomadas según diferentes fuentes bibliográficas (Perrin, 1978; Salinas-Márquez *et al.*, 2014; Jordan *et al.*, 2015) (Figura 2.7). Todas las mediciones se tomaron con pie de metro y se leyeron al milímetro más cercano (Ver Tabla 1 en resultados).

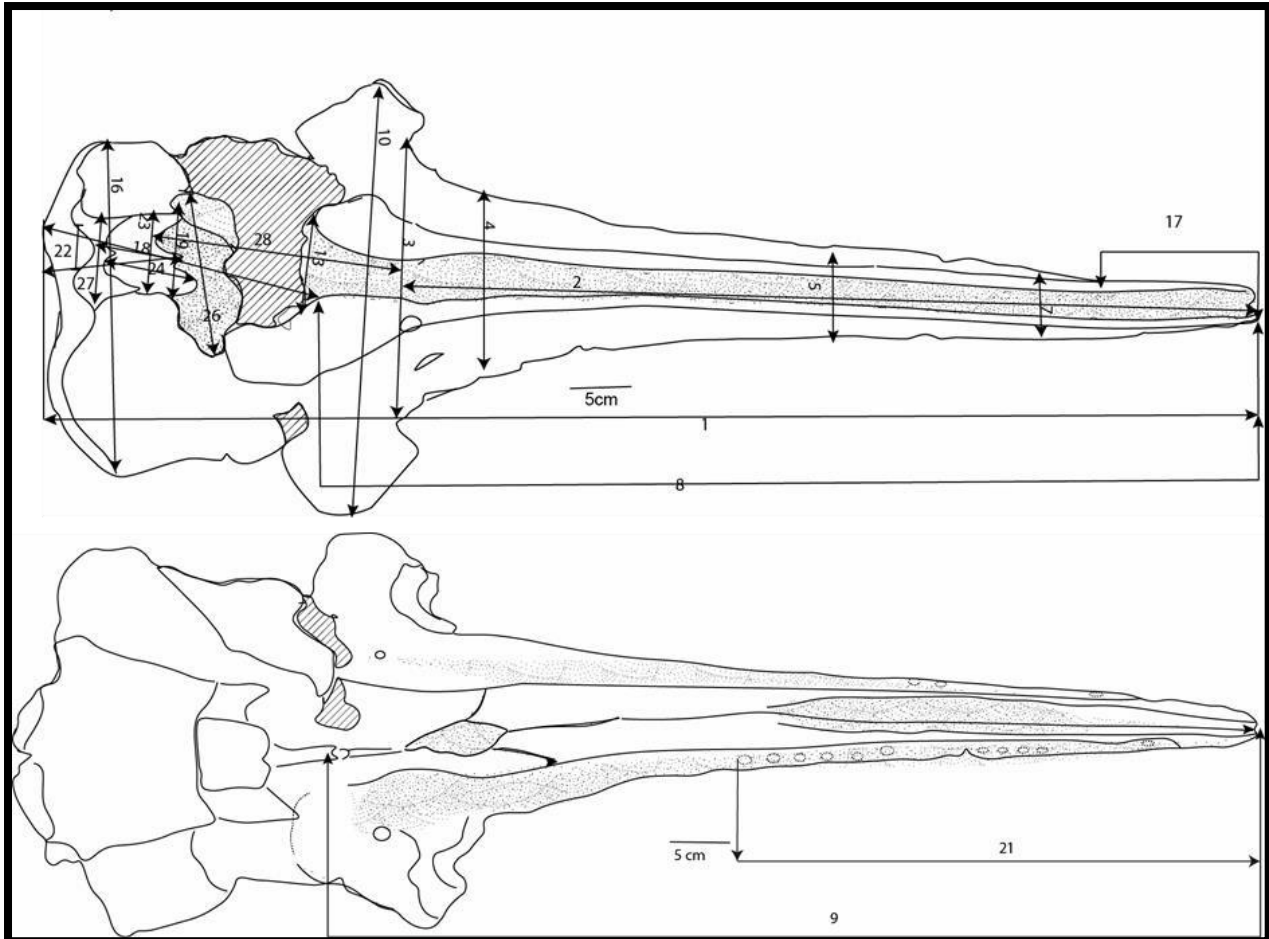


Figura 2.7: Medidas craneales utilizadas en este trabajo siguiendo la propuesta de Perrin (1975). La descripción y valores de estas mismas están definidas en el ítem “resultados”.

2.8 Análisis filogenético

El análisis filogenético se realizó utilizando la matriz de datos propuesta por Lambert *et al.*, (2017) la cual es la más completa por cuanto incluye datos morfológicos y moleculares de Odontoceti (Figura 2.8). Dicha matriz comprende 324 caracteres morfológicos y 147 taxones, con la incorporación del ejemplar MMLPv 1245. Se pudieron

codificar 74 caracteres, correspondiendo al 23% de la matriz morfológica.

Tanto el listado de caracteres como la matriz se encuentran incluidos en el anexo 1. La matriz de datos fue editada en el programa MESQUITE versión 3.10 (Maddison *et al.*, 2007), y analizada mediante la utilización de algoritmos de parsimonia implementados en el programa de acceso gratuito TNT 1.5 (Goloboff *et al.*, 2008; Goloboff y Catalano, 2016). Algunos caracteres fueron tratados como ordenados (anexo 1). El análisis heurístico se efectuó con pesos iguales y pesos implicados ($k = 3$), con 100 réplicas usando secuencias de adición de taxones al azar seguida por un análisis de permutación de ramas (TBR o *tree bisection reconnection*) guardando 50 árboles por réplica. La información contenida en los árboles más parsimoniosos obtenidos fue combinada en un árbol de consenso estricto (ver resultados). El soporte de Bremer fue calculado a partir de los nodos obtenidos desde el árbol de consenso estricto obtenidos en ambos análisis.

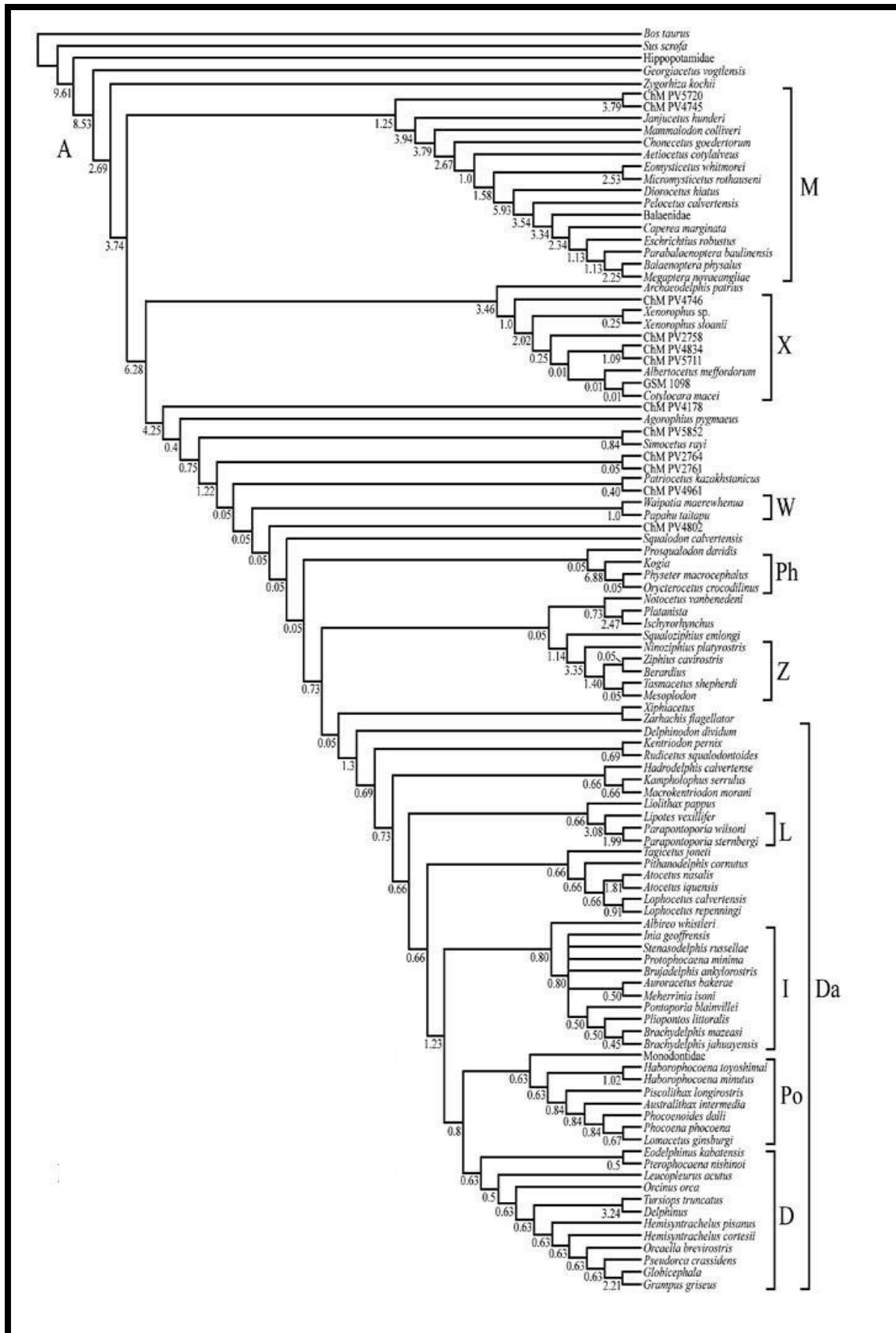


Figura 2.8: Consenso estricto obtenido por Lambert *et al.* (2017) (análisis no restringido de la supermatriz molecular y datos morfológicos). Abreviaturas: D, Delphinidae; Da, Delphinida; I, Iniioidea; L, Lipotidae; M, Mysticeti; Ph, Physeteroidea; Po, Phocoenidae; W, Waipatiidae; X, Xenorophidae; Z, Ziphiidae.

2.9 Estimación del largo corporal total

La estimación de la longitud corporal (LCT) en cetáceos extintos se basa principalmente en algunas medidas del cráneo o del esqueleto postcraneano (Gingerich, 1998, 2001; Marino *et al.*, 2003, 2004; Uhen, 2004). Pyenson y Sponberg (2011) proponen un análisis centrado en esta problemática, desarrollando una metodología que integra modelos de regresión con información filogenética. Este modelo fue el utilizado para la estimación del largo corporal del ejemplar MMLPv 1245. La tabla con las ecuaciones para *stem* Odontoceti y comparación para *stem* Physeteroidea y *stem* Ziphiidae, estos últimos, basales dentro de *crow*n Odontoceti (anexo 2).

Se utilizaron cinco medidas craneanas en las ecuaciones de regresión lineal: ancho del rostro en la base (ARB), ancho bizigomático (ABZ), ancho de los exoccipitales (AEO), ancho de los cóndilos occipitales (ACO) y longitud condilobasal (LCB). Cuando no se dispuso de las cinco medidas, se utilizó el ancho bizigomático (ABZ), por ser el mejor proxy para estimar la longitud corporal (LC) (Fig.2.9). Con estos datos se empleó el método de cálculo de regresión de mínimos cuadrados parciales (*PLS regression*), basado en el método estadístico de cálculo de regresión de componentes principales con una regresión lineal mediante la proyección de las variables de predicción y las variables observables a un nuevo espacio (Wold *et al.*, 1993) (Ver anexo 2).

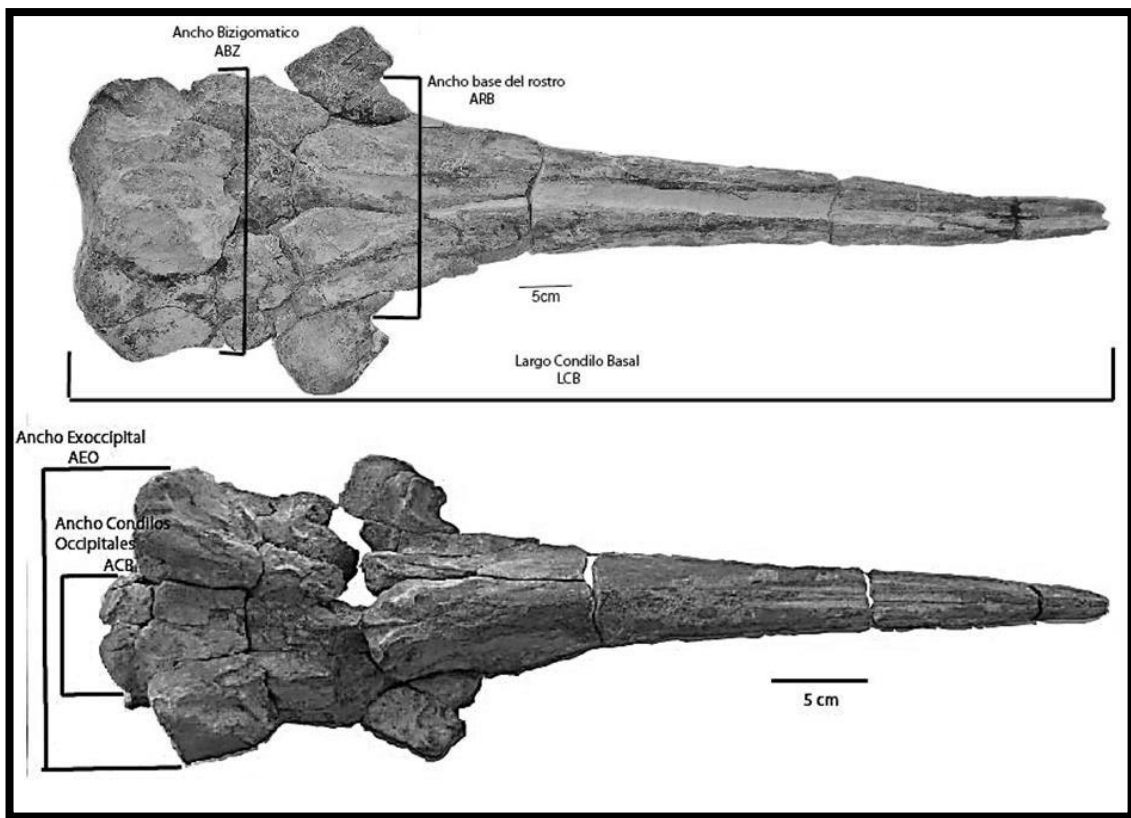


Figura 2.9: Medidas propuestas por Pyenson y Sponberg (2011) para estimar el largo corporal utilizadas en este trabajo.

3. CONTEXTO GEOLÓGICO

3.1 Ingresiones marinas del Mioceno en Argentina

Durante el Mioceno el mar penetró profundamente en el continente sudamericano, invadiendo gran parte de las cuencas de retroarco de la región andina (ver Fig. 3.1), desde Venezuela hasta la Patagonia austral, así como las vastas llanuras que bordeaban las regiones cratónicas del continente (Benedetto, 2012).

La transgresión Patagónica (Oligoceno superior- Mioceno inferior) fue una de las más importantes del Cenozoico sudamericano, y sus depósitos se extienden principalmente en la Patagonia argentina (Uliana y Biddle, 1989; Scasso y Castro, 1999; Malumián y Yáñez, 2011). Los depósitos Patagónicos con mayor relevancia en cuanto al contenido de cetáceos corresponden a la Formación Gaiman, aflorante en el valle inferior del río Chubut y en el Istmo Ameghino, Península Valdés (noreste del Chubut) (Haller y Mendia, 1980), y en menor medida la Formación Monte León, aflorante en la costa de la Isla Monte León y en la desembocadura del río Santa Cruz, sureste de Santa Cruz (Scasso y Castro, 1999).

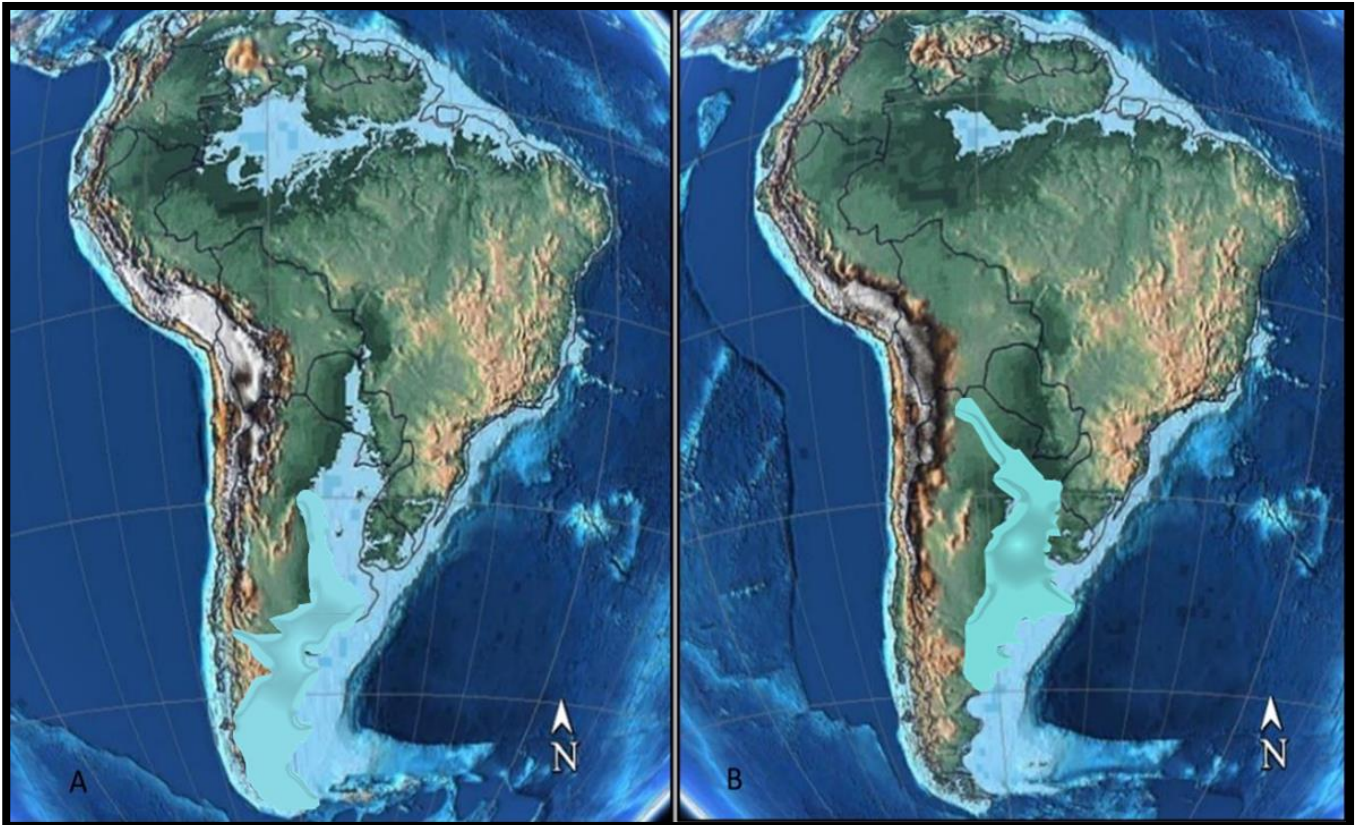


Figura 3.1: Ingresiones marinas del Mioceno en Patagonia. A, Transgresión Patagónica del Mioceno temprano. B, Transgresión Entrerriense /Paranaense del Mioceno medio- tardío. Propuesta tomada y modificada de Scotese (2014) (Proyecto Ancientmap).

En el sector austral de América del Sur, la última transgresión del Mioceno Tardío se conoce como Entrerriense o Paranaense, cuyas localidades típicas están en las barracas del río Paraná en la provincia de Entre Ríos (Fig. 3.1). Los depósitos entrerrienses-paranaenses con mayor relevancia en cuanto al contenido de cetáceos corresponden a la Formación Puerto Madryn (noreste del Chubut) (Haller, 1978), Formación Gran Bajo del Gualicho (noreste de Río Negro) (Lizuain, 1983), Formación Barranca Final (noreste de Río Negro) (Malumián y Náñez, 2011) y Formación Paraná (alrededores del río Paraná, Entre Ríos) (Yrigoyen, 1969).

Scasso y del Río (1987) efectuaron un análisis paleoambiental de los afloramientos miocenos del área de Península Valdés y alrededores, sugiriendo la presencia de un único ciclo sedimentario de carácter regresivo que abarcó el Patagónico y el Entrerriense. El modelo paleoambiental propuesto por estos autores indica que los sedimentos iniciales

(correspondientes al Patagónico) se habrían depositado en un ambiente de plataforma de poca profundidad y baja energía, mientras que los sedimentos del Entrerriense lo habrían hecho en un ambiente somero dominado por tormentas y por la acción de mareas. Para la ingesión registrada en este período en la provincia de Río Negro, se propuso las secuencias Rionegrense, que corresponderían a depósitos en ambientes de planicies de marea con menor influencia de tormentas (Scasso y del Río, 1987).

3.2 Formación Gran Bajo de Gualicho (Lizuain y Sepúlveda, 1978)

La localidad o cuenca del Gran Bajo de Gualicho está situada en la parte central de la provincia de Río Negro, entre los 40°00' y 40°30' de latitud sur, y los 65°50' y 66°15' longitud oeste (Figura 3.2a). Está ubicada en la parte oriental de la provincia de Río Negro, cercana al Golfo San Matías y forma parte de la región árida de la Patagonia extrandina en la que las aguas superficiales son escasas y temporarias (Sepúlveda, 1983).

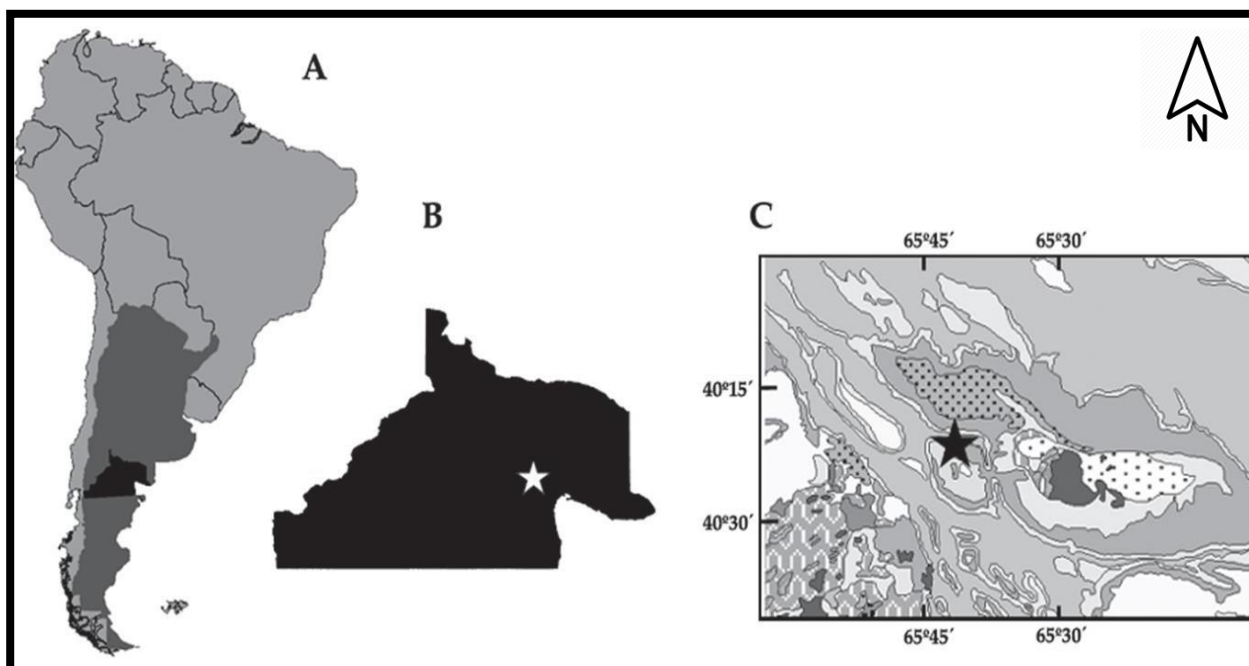


Figura 3.2a: A Mapa esquemático de Argentina indicando la Provincia de Río Negro. B Provincia de Río Negro, la estrella indica la ubicación de la localidad del Gran Bajo del Gualicho, en el departamento de San Antonio Oeste. C Detalle geológico (escala 1.250.000) las zonas en gris claro y la estrella indican el afloramiento tipo de la Formación Gran Bajo de Gualicho en dicha comarca. Modificado de Bogan y Agnolín (2011).

Geológicamente, en esta localidad están presentes unidades litológicas de todas las eras, desde el Paleozoico, con niveles cámbricos, hasta el Cenozoico con depósitos pleistocénicos y actuales. La formación que lleva su nombre es la unidad litológica más representativa de esta área.

La Formación Gran Bajo de Gualicho (Fm. GBG) (Lizuain y Sepúlveda, 1978), fue asignada en un principio al Oligoceno tardío – Mioceno medio. En la última revisión estratigráfica, Reichler (2010) la asigna al Mioceno temprano -Mioceno medio. Esta unidad litoestratigráfica se extiende hacia el este y hacia el oeste hasta aproximadamente el Bajo de Santa Rosa. En esta formación, en la última actualización, se establecen los miembro Saladar y Arriola, separados por una paraconcordancia (Reichler, 2010) (Fig.3.2 b).

La sucesión litológica del Miembro Saladar evidencia un ambiente transgresivo de aguas someras con una evolución de facies desde depósitos de plataforma hasta típicos depósitos de playa. La presencia de *hardgrounds* sugiere diferentes estadios de variaciones rápidas del nivel del mar durante la depositación del miembro. La edad asignada al Miembro Saladar es Mioceno temprano alto-Mioceno medio bajo y se correlaciona con la sección superior de la Formación Chenque y con las capas portadoras de *Venericor* (Mollusca) de las formaciones Gaiman y Vaca Mahuida (del Río, 2004; Reichler, 2010).

La fauna del Miembro Saladar está constituida principalmente por asociaciones de invertebrados. Esta fauna es afín con las de las formaciones argentinas Monte León y Chenque, además de las formaciones chilenas Navidad y Guadal (Finger *et al.*, 2013). También asociados a lo que hoy se establece como este miembro, se hallaron restos de vertebrados marinos fósiles, como el diente de un Physeteroideo (Caviglia y Jorge, 1980) y el neurocráneo con restos nucleares de un bagre de la familia Ariidae (Bogan y Agnolín, 2011). La fauna del Miembro Saladar constituye una evidencia más respecto a la diferenciación en franjas climáticas postulada para Patagonia a partir del Oligoceno tardío-

Mioceno temprano, estimándose para el Atlántico sudoccidental una temperatura de las aguas templado-cálidas (Reichler, 2010).

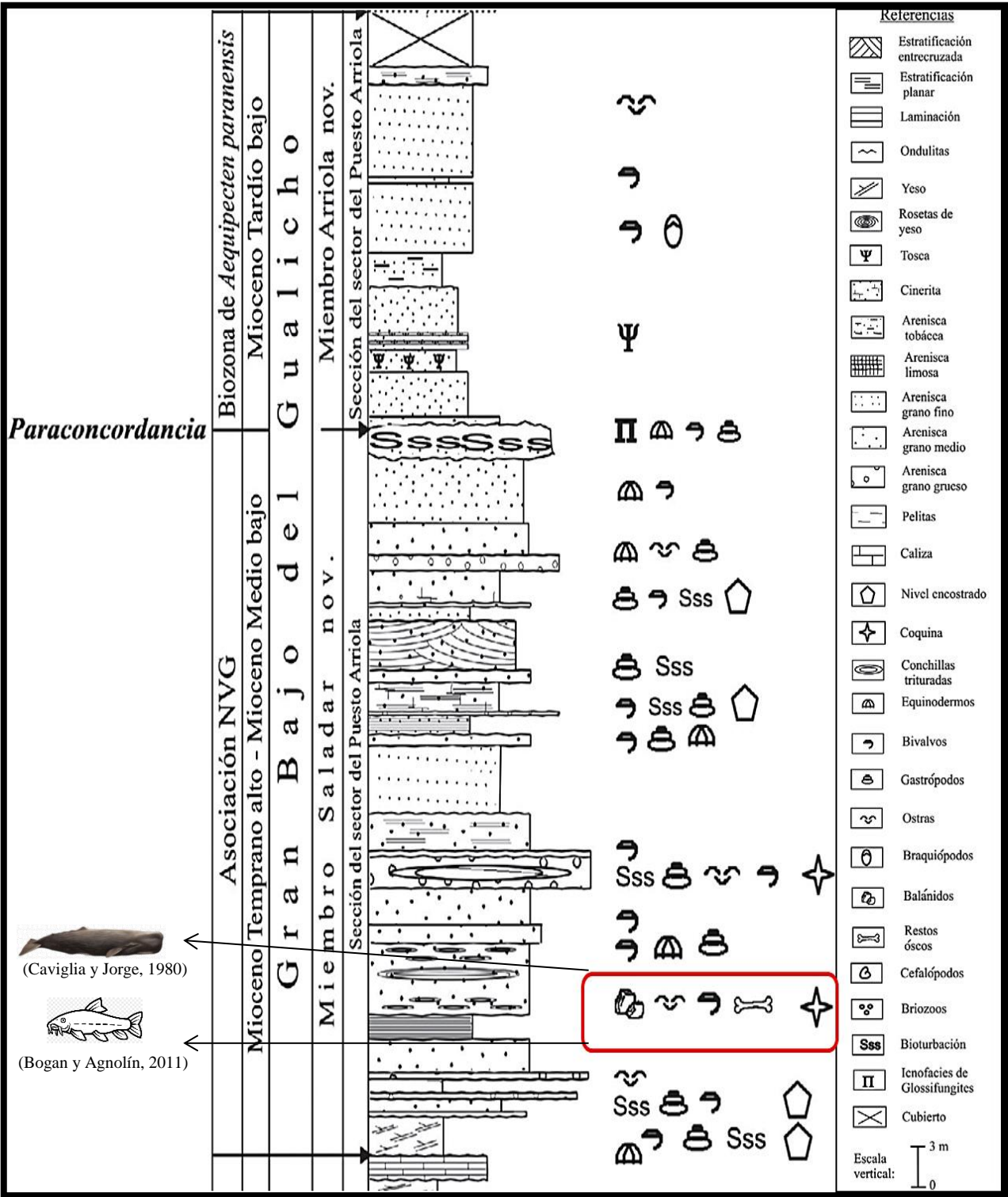


Figura 3.2b: Perfil de las sedimentitas terciarias aflorantes en el área de la Formación Gran Bajo de Gualicho. Los hallazgos de vertebrados se han registrado en estratos basales del Miembro Saladar, correspondientes al Mioceno temprano. En cuadro rojo, el estrato donde se han descrito hallazgos de vertebrados, presumiblemente corresponde al nivel donde proviene el ejemplar MMLPv 1245. Tomado y modificado de Reichler (2010).

El Miembro Arriola se correlaciona con la Formación Puerto Madryn, y está asignado al Mioceno tardío bajo. La fauna del Miembro Arriola está caracterizada por bivalvos y gastrópodos principalmente, presentando mayor afinidad con las formaciones Puerto Madryn y Paraná, donde se hallan representados el 71% y el 57% de los géneros, respectivamente. Sobre este miembro, debido a la escasa fauna hallada, no se han podido efectuar inferencias paleoclimáticas.

Los depósitos de la Fm. GBG están compuestos principalmente por areniscas tobáceas, fangolitas y coquinas de tono verde claro a amarillento blanquecino. La abundante participación de sedimentos de origen piroclástico indican una importante actividad volcánica subaérea durante el período de acumulación (Lizuain y Sepúlveda, 1978) (Fig. 3.2.b).

La secuencia de la Fm. GBG está caracterizada por estratos horizontales o subhorizontales, con un leve hundimiento en dirección SO, principalmente al occidente de la Gran Salina. En su parte inferior, los afloramientos están compuestos por areniscas limo-arcillosas blanco-grisáceas que alternan con coquinas, diques yesíferos y areniscas bioclásticas ricas en bivalvos y gastrópodos (Sepúlveda, 1983).

Hacia la parte media de los afloramientos se incrementa el tamaño del grano y la coloración se caracteriza por diversos tonos de ocre y amarillo. Los estratos están separados por superficies onduladas; los más friables contienen pequeños bivalvos fragmentados y balánidos, mientras que los más compactos son portadores de grandes bivalvos y gastrópodos. Aquí aparecen por primera vez niveles encostrados (espesor: 10 a 15 cm), muy bioturbados, portadores de fauna silicificada que se vuelven recurrentes hacia la parte superior del miembro.

Los estratos superiores son los más potentes e involucran una alternancia de areniscas, pelitas y coquinas gruesas, separadas por superficies erosivas. La coloración

varía entre gris muy claro, ocre y pardo. Hacia la parte superior de la secuencia, se acentúa la presencia de areniscas bioclásticas ocreas muy friables de grano grueso con numerosos equinodermos (Reichler, 2010).

Esta sucesión litológica indica un ambiente depositacional transgresivo de aguas someras con una evolución de facies desde depósitos de plataforma hasta típicos depósitos de playa. La sucesión finaliza con un banco subtabular de arenisca bioclástica de grano grueso ocre oscuro muy consolidada, acuñado lateralmente (espesor entre 0,70 y 1,40 m) (*sensu* Reichler, 2010), con base y techo ondulados y elevada concentración de *Arenicolites* y *Thalassinoides* que constituye el límite con el miembro suprayacente.

Dicho límite se interpreta como una paraconcordancia cuyo contacto inclina moderadamente hacia el este, con una pendiente aproximada de 2°, probablemente vinculada a la original de la cuenca (Reichler, 2010). La presencia de *Arenicolites* y *Thalassinoides* asociados al tope de la unidad estaría indicando la existencia de la icnofacies de *Glossifungites*. Esto último, puede ser interpretado según lo descrito por Carmona et al. (2006), donde indica que esta icnofacies, representa ambientes marinos someros, comúnmente asociadas a superficies formadas por retroceso erosivo de shoreface.

Los materiales que se describen en este trabajo final de licenciatura no poseen datos exactos de procedencia stratigráfica, aunque muy probablemente provienen de la Fm. GBG. Esto se establece a partir del hecho de que esta formación es la unidad portadora de registros óseos marinos provenientes del Mioceno temprano (Caviglia y Jorge, 1980; Bogan y Agnolin, 2011). Según los antecedentes recopilados, los restos de MMLPv 1245 fueron hallados en la extensión más oriental de la localidad del Gran Bajo del Gualicho, próxima a la costa, en las afueras de San Antonio Oeste (Elba Damico, comunicación personal). Si bien no se ha podido corroborar el punto exacto de extracción del material, es muy probable que corresponda, dentro de la Fm. GBG, al Miembro Saladar inferior, ya que dentro de esta unidad es el único punto donde se registran hallazgos de vertebrados

marinos. Asimismo, el hecho de que la zona de depositación de restos de vertebrados en el Miembro Saladar inferior, sea descrita por areniscas finas limo-arcillosas principalmente, se condice con un ambiente de plataforma marina. En la sección Resultados, en el ítem Tafonomía, se describen los cementos de relleno de este cráneo, que se condice con estas condiciones y ambiente de depositación.

III

RESULTADOS

4. TAFONOMÍA

El ejemplar estudiado fue hallado y colectado por personas sin la experticia en estas tareas, no pudiéndose tomar datos correspondientes a la tafonomía de campo. Los datos de la profundidad de enterramiento o exhumación y el perfil estratigráfico del lugar no pudieron ser provistos en este trabajo.

En el ejemplar MMLPv 1245, superficialmente se observa una alta tasa de encostramiento lítico y medianamente de tipo biológico (trazas de fijación de cirripedios) (Fig. 4.a). Los restos se encuentran medianamente permineralizados, con una abrasión y disolución media a alta en ambos casos.

El cráneo posee fragilidad superficial en las porciones no fuertemente consolidadas en la fosildiagénesis. Presenta sedimento adosado en la superficie, de tipo evaporítico, con alta presencia de sales. Además se observa cementación de cavidades, espacios intracraneales, orbitales y surcos.

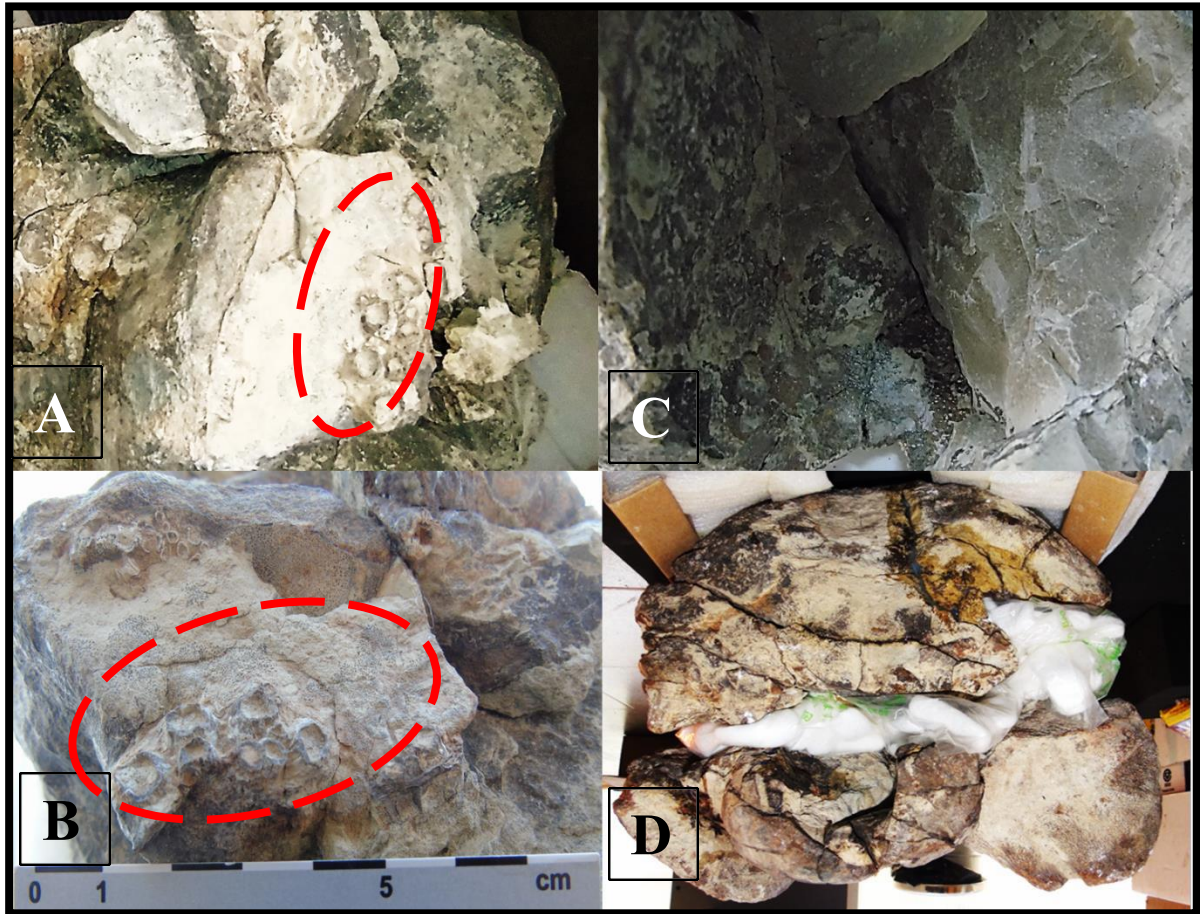


Figura 4.a: Fotografías que muestran los rasgos tafonómicos del ejemplar MMLPv 1245. A y B: se observan incrustantes biológicos (cirrúpedos), estos aparecieron en todas las caras externas de los bloques. C: muestra sedimento cementado relleno una cavidad del área del *cranium* . D: vista posterior del cráneo donde aparecen fracturas horizontales, transversales y en red.

Estos rellenos cementados, poseen una granulometría fina, de aspecto homogéneo tipo pelítico, de color parduzco, distinto al observado en la superficie. Esta cementación, el tipo de sedimento y la forma de rellenar estas cavidades, podrían indicar un enterramiento medianamente rápido en un ambiente de baja energía con alta depositación de arcillas. Esto último indica un ambiente tipo plataforma marina a *offshore*, con aportes distales de un prodelta o algún ambiente fluvial cercano.

El cráneo se encuentra comprimido dorso-ventralmente, y levemente hacia la izquierda, con algunas partes deformadas y otras incompletas. Los fragmentos del cráneo, si bien corresponden a un único individuo ya que fueron hallados articulados, se presentan en nueve bloques (Fig. 4b).

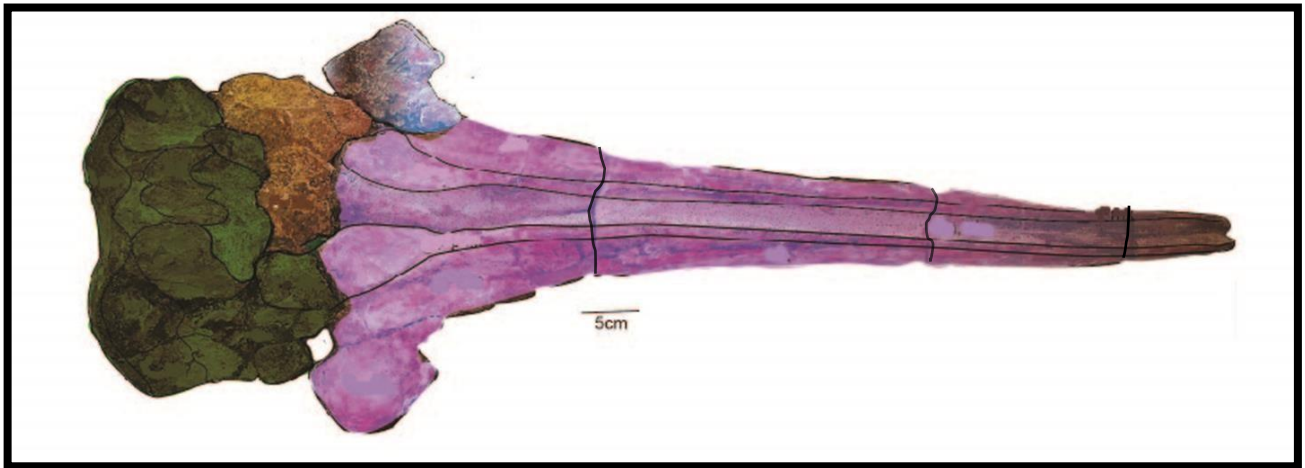


Figura 4.b: Cráneo MMLPv 1245, las áreas coloreadas en distintos tonos, indican los bloques que lo conforman.

Presumiblemente, las fracturas de los bloques componentes se produjeron durante la extracción del material, en áreas de fragilidad tafonómica. Se observan fracturas longitudinales y transversales rectas en la zona del rostro. En el *cranium*, en el supraoccipital y zona temporal, se observan fracturas horizontales y verticales en red, debido al quiebre en puntos de debilidad del cemento de relleno de la cavidad craneal.

Por estos datos, y según lo propuesto por Fernández, (2000), se hipotetiza que los restos fueron reelaborados. Se puede reconstruir una historia de una depositación y enterramiento en breve tiempo en condiciones de *offshore*-plataforma marina; por la presencia de evaporitas, se determina un proceso alternado de exposición subaérea y submarina tipo *backshore - foreshore*, en un ambiente de energía moderada o de cambios estacionales continuos en intervalos largos de tiempo. Estas condiciones descritas y el sedimento cementado que rellenó, se condice con la Fm. GBGB, específicamente con el Miembro Saladar inferior, de donde se propone en este estudio que proviene el ejemplar MMLPv 1245.

5. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA

5.1. Sistemática paleontológica

Clase Mammalia, Linnaeus, 1758

Orden Cetacea, Brisson, 1762

Clado Neoceti, Fordyce y Muizon, 2001

Suborden Odontoceti, Flower, 1867

Odontoceti indeterminado

Comentarios

Los Odontoceti comprenden a todas las ballenas dentadas sin barbas, su último ancestro común y los odontocetos extintos derivados de ese ancestro (Flower, 1867). El ejemplar MMLPv 1245 es claramente un cetáceo Odontoceti por la presencia de alveolos dentales maxilares y la telescopización del cráneo dominada en dirección posterior (es decir premaxilares y maxilares extendidos posteriormente cubriendo frontales y parietales). Más allá de esta asignación taxonómica a Odontoceti, no se puede asignar otra ubicación por la ausencia de caracteres diagnósticos específicos que permitan incluirlo en una superfamilia o familia determinada.

5.1.2. Material

El ejemplar MMLPv 1245, es un cráneo incompleto, incluyendo la porción completa del rostro y neurocráneo, altamente cementados y fragmentados en bloques. Con presencia de alveolos dentales definidos en la porción maxilar ventral del rostro. (Fig. 4.1). Se define como un cráneo Odontoceti.

5.1.3. Procedencia geográfica y estratigráfica

Según los datos aportados por la persona que colectó el fósil, el mismo proviene de los alrededores de la localidad de San Antonio Oeste, Provincia de Río Negro, Argentina. Los sedimentos marinos aflorantes en este sector corresponden a la Formación Gran Bajo del Gualicho. A partir del análisis tafonómico (sección 4) y el análisis del contexto

geológico, el material provendría del Miembro Saladar inferior (Reichler, 2010). La edad estimada es Oligoceno tardío-Mioceno medio, alrededor unos 25 a 16 Ma (Lizuain y Sepúlveda, 1978, Reichler, 2010, Finger *et al.*, 2013).

5.2. Características generales del cráneo

El cráneo posee una longitud cóndilo basal de 103 cm, correspondiendo el rostro a un 68% de la longitud total (Ver tabla 1). Es un cráneo longirostro, con un rostro grácil (largo y angosto) y de contorno triangular. El *cranium* es macizo y ancho. En vista dorsal, se observan márgenes laterales incompletos. El rostro es dorsalmente aplanado, y hacia los márgenes laterales se vuelve redondeado. En la zona posterior del rostro se observa un ensanchamiento, exponiendo una superficie dorsal aplanada (Fig. 4.3a-b), que asciende en el área postero orbital. El vértex es alto, dorsalmente cóncavo, encontrándose erosionado y con delimitaciones difusas.

Las muescas anteorbitales establecen una escotadura abierta, en forma de V, constituidas por el maxilar. El cráneo está montado sobre una porción lateral anterior del frontal, el cual a su vez cubre una parte del lacrimal. A nivel del *cranium*, los márgenes maxilares en ambos lados están incompletos por lo que no se puede determinar el ancho máximo del cráneo a este nivel.

El desarrollo ontogénico del espécimen se atribuye a un individuo maduro (subadulto a adulto), basado en la presencia de alveolos dentales completos.

N° rótulo	Medidas Craneales espécimen MMLPv 1245	Medidas en cm
1	Longitud condilobasal	103
2	Longitud de rostro	66
3	Ancho de rostro en su base	22
4	Ancho de rostro a 60 mm anterior a la línea que cruza los límites posteriores de las muescas anterorbitales	14
5	Ancho del rostro a la mitad de su longitud	6.8
6	Ancho de las premaxilas a la mitad de la longitud del rostro	?
7	Ancho del rostro a 3/4 de la longitud, medido desde el extremo posterior	5
8	Distancia desde la punta del rostro hasta los orificios nasales externos (por el margen transversal anterior al extremo medial de la fosa nasal derecho)	78
9	Distancia desde la punta del rostro hasta los orificios nasales internos, en vista ventral	77 ~
10	Ancho anteorbital máximo	44
11	Ancho postorbital máximo	?
12	Ancho supraorbital mínimo	?
13	Ancho máximo de las narinas externas	9.7 ~
14	Ancho máximo a través de los procesos zigomáticos del escamoso	?
15	Ancho máximo de los premaxilares	?
16	Ancho parietal máximo, dentro de las fosas postemporales	26
17	Largo del premaxilar izquierdo más allá de los maxilares medidos, desde la punta del rostro hasta el límite anterior de la extensión de los maxilares en vista dorsal	13
18	Distancia desde el extremo más próximo de la unión entre las nasales hasta la punta del margen de la cresta supraoccipital	7
19	Ancho máximo de los nasales	?
20	Longitud máxima del pterigoides izquierdo	?
21	Longitud de la línea alveolar izquierda desde el margen posterior del último alveolo hasta el extremo anterior del rostro	38
22	Desviación del cráneo de la simetría en vista dorsal, en grados	27°
23	Ancho máximo transversal de los nasales	?
24	Ancho máximo antero-posterior de los nasales	?
26	Ancho fosas narinas anterior a los nasales	13~
27	Altura borde posterior a los nasales	18
28	Altura base rostro hasta borde supraoccipital	14.7

Tabla 1: Medidas utilizadas y los valores obtenidos del cráneo MMLPv 1245. Las medidas ausentes son producto de la falta de preservación y/o suturas (listado de medidas basado en lo propuesto por Perrin, 1975; Jordan *et al.*, 2015).

5.3. Premaxilares

Los premaxilares poseen una longitud de 88 cm, lo que equivale al 85% de la longitud total del rostro. No se observan alveolos. Los premaxilares están completos, con una extensión total de 69,8 cm, ocupando un 90 % de la superficie dorsal del rostro. El ancho máximo del premaxilar derecho es relativamente constante a todo lo largo del rostro, y se angosta anteriormente. Medialmente, las premaxilas delimitan el canal mesorostral, el cual se encuentra preservado de forma completa y permanece abierto dorsalmente.

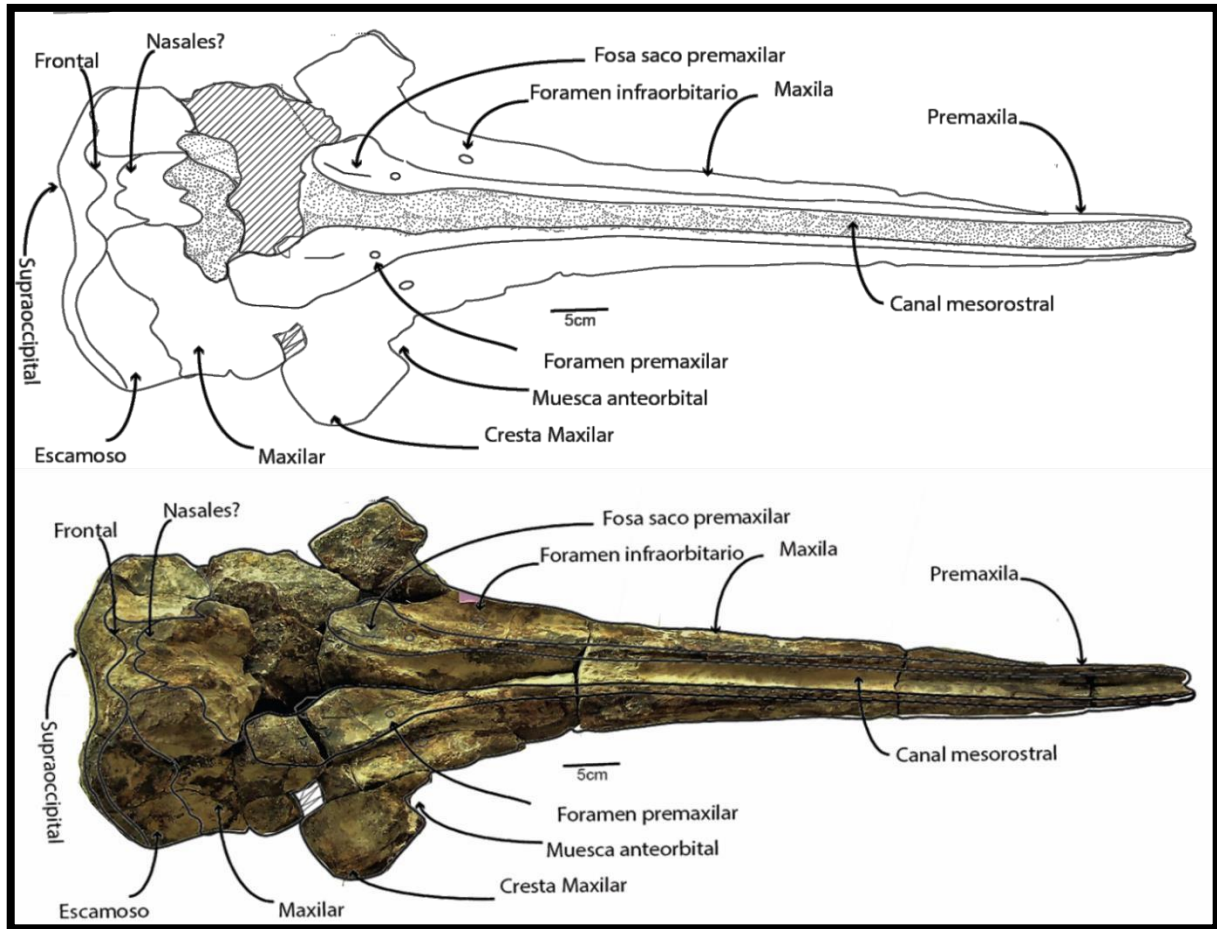


Figura 5.3a: Vista dorsal del ejemplar MMLPv 1245, con estructuras rotuladas y márgenes delimitados. Las líneas y puntos corresponden a regiones faltantes o con sedimento.

No se observan constricciones ni angostamientos del premaxilar, ni del canal mesorostral (Fig 4.3a). Lateralmente, los nasales se conectan con los maxilares, posteriormente existe una línea que sugiere una posible sutura con el frontal (Fig. 5.3 c- f). Anteriormente se hallan las narinas externas, las cuales poseen forma de gota de agua, con el extremo anterior en punta y el posterior redondeado. El relleno sedimentario de las narinas no permite observar mayores detalles.

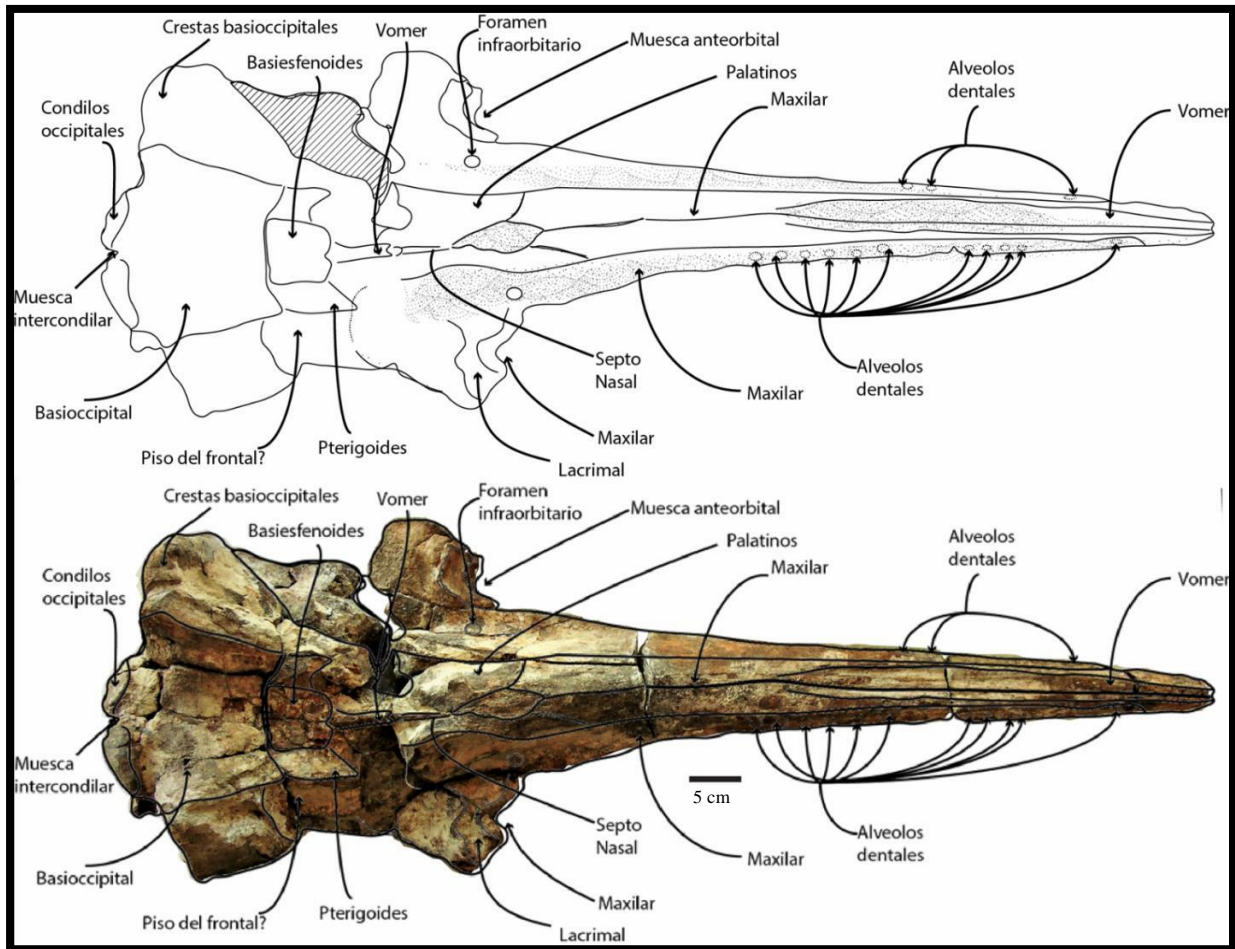


Figura 5.3b: Vista ventral del ejemplar MMLPv 1245.

5.4. Maxilares

Los maxilares también están incompletos a nivel del rostro, y les falta la porción posterolateral de ambos lados, sobre todo del izquierdo, a nivel del *cranium*. En vista dorsal, siempre a nivel del rostro, los maxilares son angostos y se ensanchan transversalmente en dirección posterior. Las porciones posteromediales de los maxilares convergen medialmente en el vértex, donde contactan con los nasales y con el frontal, formando una cresta baja (ver Fig. 5.3 a y 5.3 f) Posteriormente contactan con el supraoccipital. En el maxilar derecho se observa un foramen a la altura de la muesca anteorbital, que corresponde al foramen infraorbitario dorsal. Debido a la abrasión de la superficie del material, no se aprecian otros forámenes, ni tampoco es posible delimitar claramente el proceso preorbital, El maxilar se extiende lateralmente hasta el proceso supraorbitario del frontal (Fig. 4.3 b).

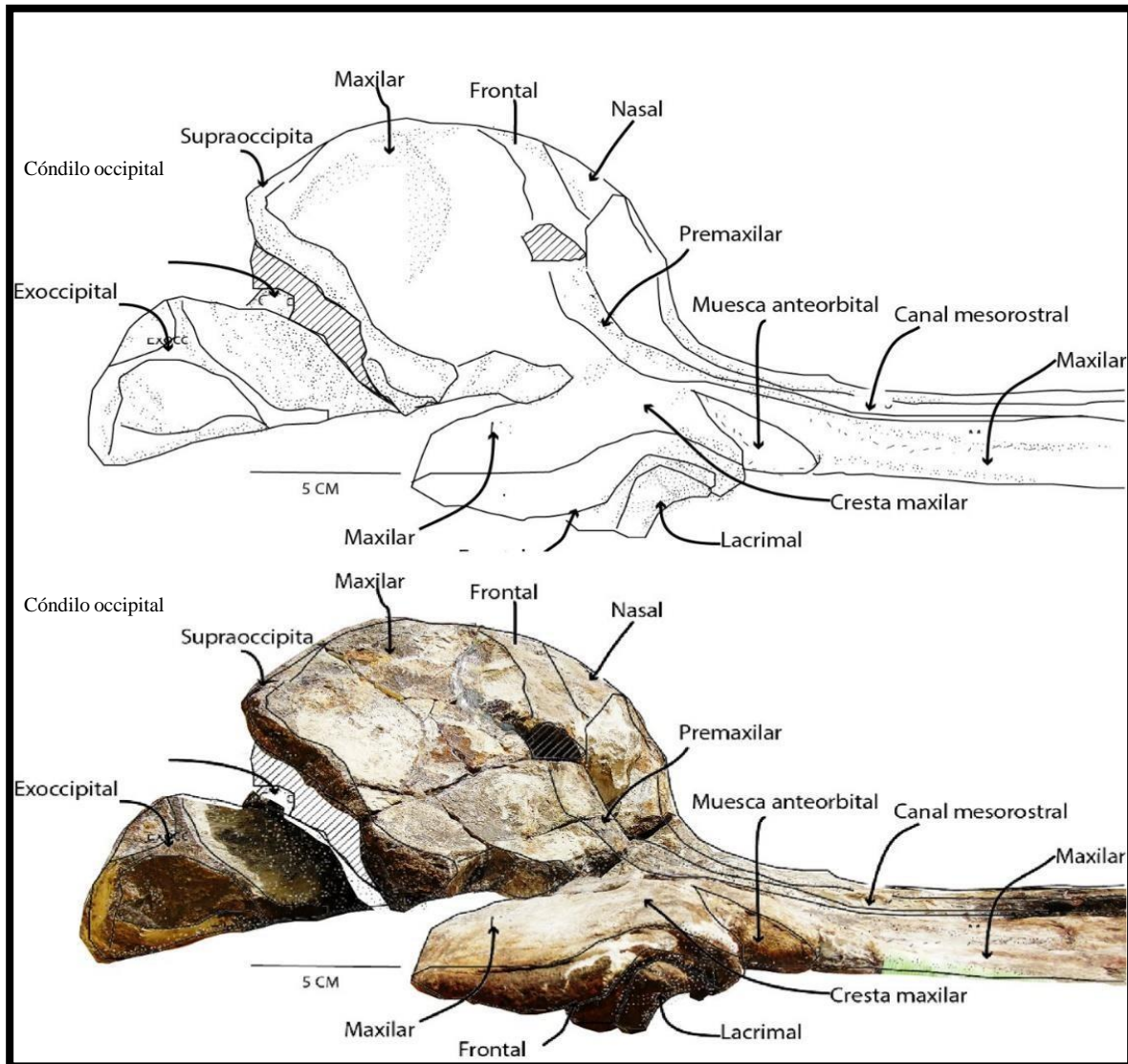


Figura 5.3 c: Vista lateral derecha del ejemplar MMLPv 1245. La posición del nasal es sugerida.

Los márgenes internos del maxilar se observan claramente. Las crestas maxilares son bajas, y están mejor preservadas del lado derecho. Sobre el margen anterior se encuentra la muesca anteorbital, la cual es abierta y en forma de “V”.

En vista lateral, la superficie dorsal de la fosa facial es profunda, ya que el vértex se eleva. En vista ventral, las maxilas forman la mayor parte de la porción palatal del rostro, contactando medialmente con la porción expuesta del vómer. En ambos maxilares se observan alveolos dentales, algunos de los cuales se hallan separados por diastemas. Sobre la rama izquierda se preservaron 12 alveolos, mientras que en el lado derecho sólo se preservaron dos.

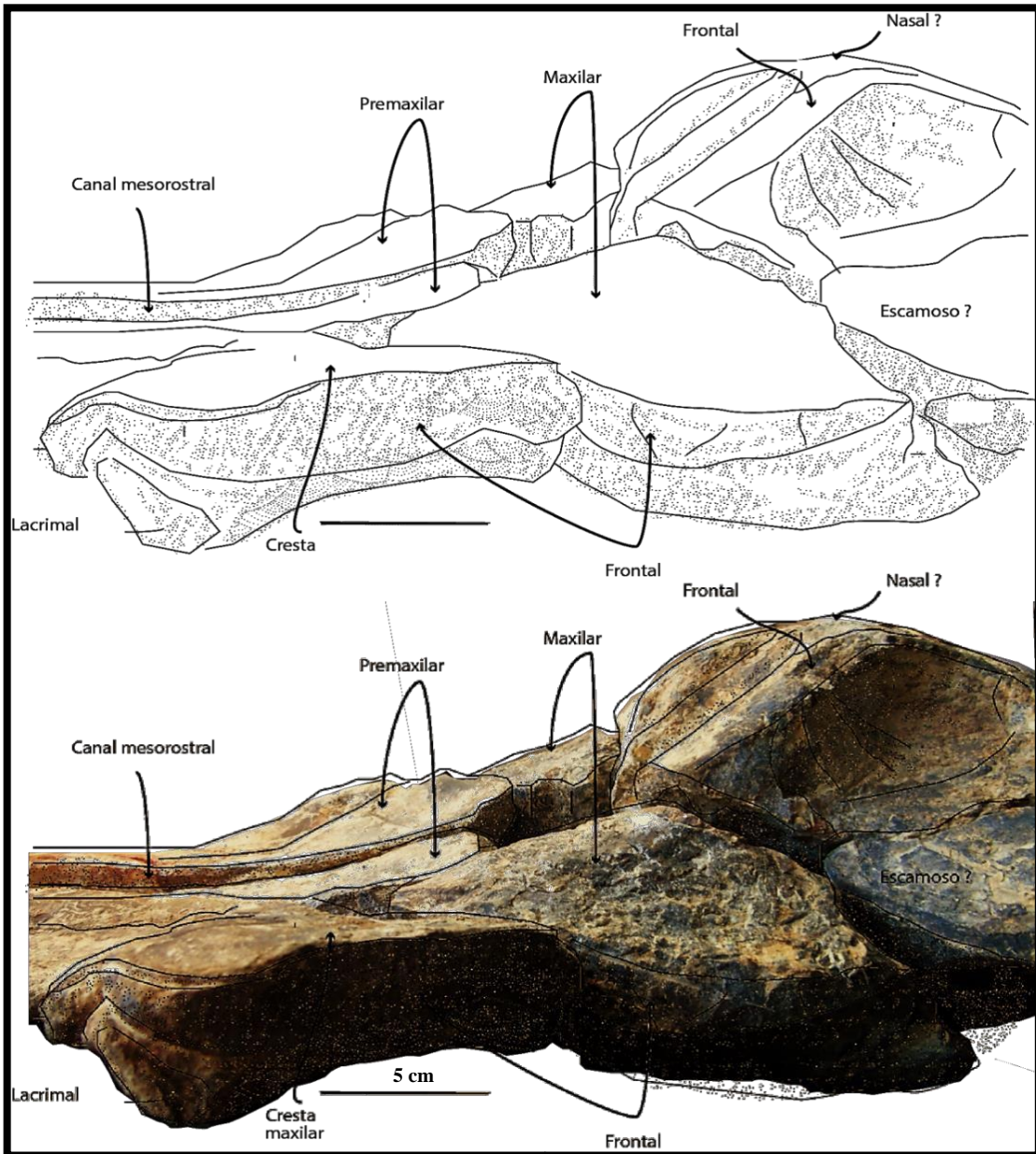


Figura 5.3 d: Vista lateral izquierda del ejemplar MMLPv 1245.

5.5. Nasales

Los nasales forman la mayor parte del vértex del cráneo (ver Fig. 5.3 a y 5.3 e). La superficie dorsal de los mismos está muy erosionada y cubierta de sedimento cementado (por fragilidad y no contar con martillos neumáticos, estos no se pudieron retirar en su totalidad), con lo cual es difícil determinar los límites entre el nasal derecho e izquierdo y observar suturas. El nasal derecho está mejor preservado, la delimitación próxima que se une al nasal izquierdo es redondeada, y crea una incisión en el centro del borde anterior. Si se reconstruye el nasal izquierdo de forma simétrica, el borde anterior de ambos formaría

una letra W con vértices no tan agudos, sino más bien redondeados. Los nasales son mucho más anchos que el frontal (ver Fig. 5.3e).

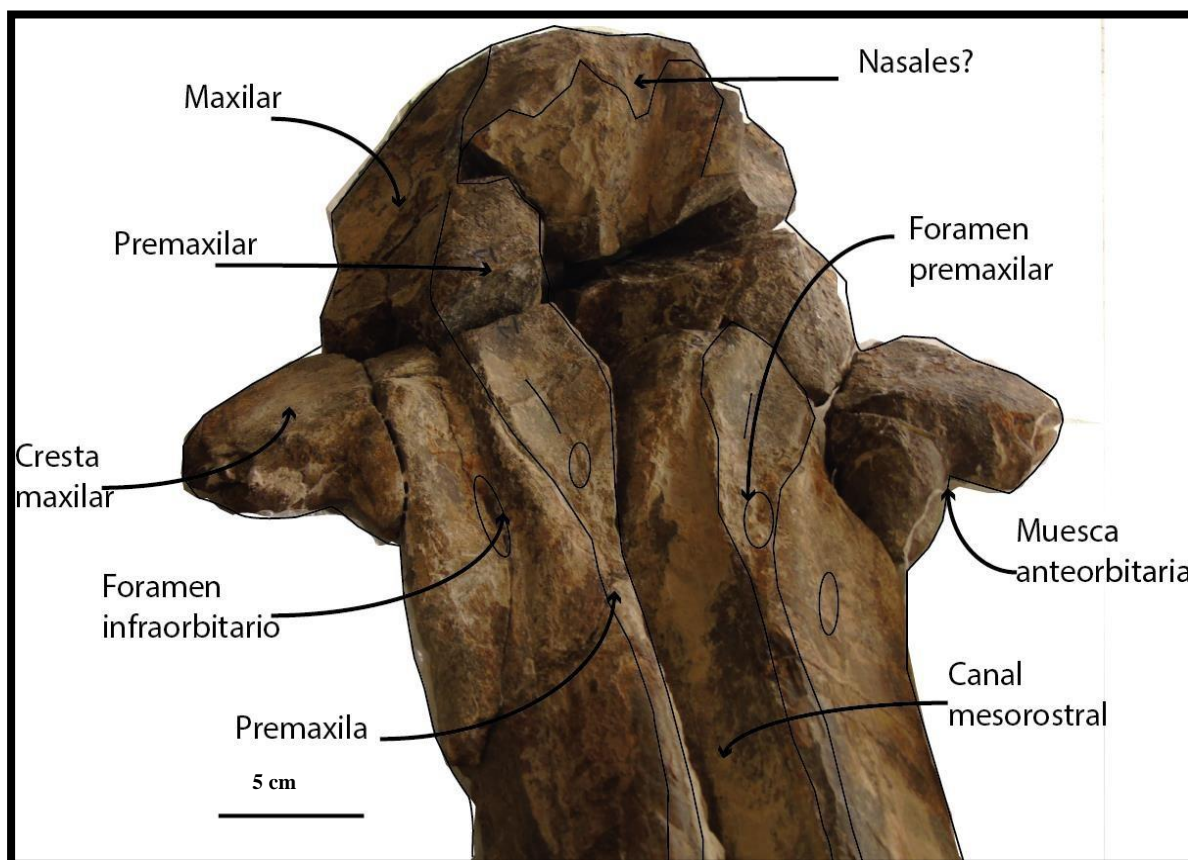


Figura 5.3.e: Vista anterior del vértex del ejemplar MMLPv 1245.

Lateralmente, los nasales se conectan con los maxilares, posteriormente con frontal, y anteriormente delimita las narinas externas (ver Fig. 5.3 c y d). Estas últimas poseen forma de gota de agua, con el extremo anterior en punta y el posterior redondeado. El relleno sedimentario de las narinas no permite observar mayores detalles. Son más anchos que largos, y se elevan desde la cresta maxilar, cayendo posteriormente hasta la unión con el frontal.

5.6. Frontal

En el área del vértex, el frontal no se aprecia claramente. Existe un espacio entre el borde posterior de la maxila derecha y el borde dorsal del supraoccipital, que podría corresponder al área de exposición del frontal, pero el sedimento o erosión no lo permite ver claramente (Figura 5.3 a-f). Lo mismo se observa dorso-medialmente: entre el borde posterior del vértex, donde se aprecian límites entre maxilas, los nasales y supraoccipitales, se identifica un área de exposición del frontal (Fig 5.3 b). Lateralmente, los frontales forman el margen dorsal de la órbita, donde son convexos. En vista ventral, el frontal se observa claramente sobre el lado derecho, a la altura de la mitad de la órbita, en un área alisada donde queda al descubierto. Sobre él, en una depresión anterior, se observa una porción del lacrimal que cubre el maxilar.

5.7. Lacrimales

Ambos lacrimales se encuentran preservados, formando parte de la muesca anteorbitaria (Fig 5.3 a-c-d), siendo visibles en vista ventral y en vista anterior. Son anchos y cortos, y no se observan suturas con el jugal.

5.8. Escamosos

Los parietales no se preservaron en vista lateral, y en vista dorsal están completamente cubiertos por el frontal y maxilares. En el lado derecho se observa una parte del escamoso, pero no se preservan partes de la fosa temporal o cresta subtemporal (Fig. 5.3 a-c-d).

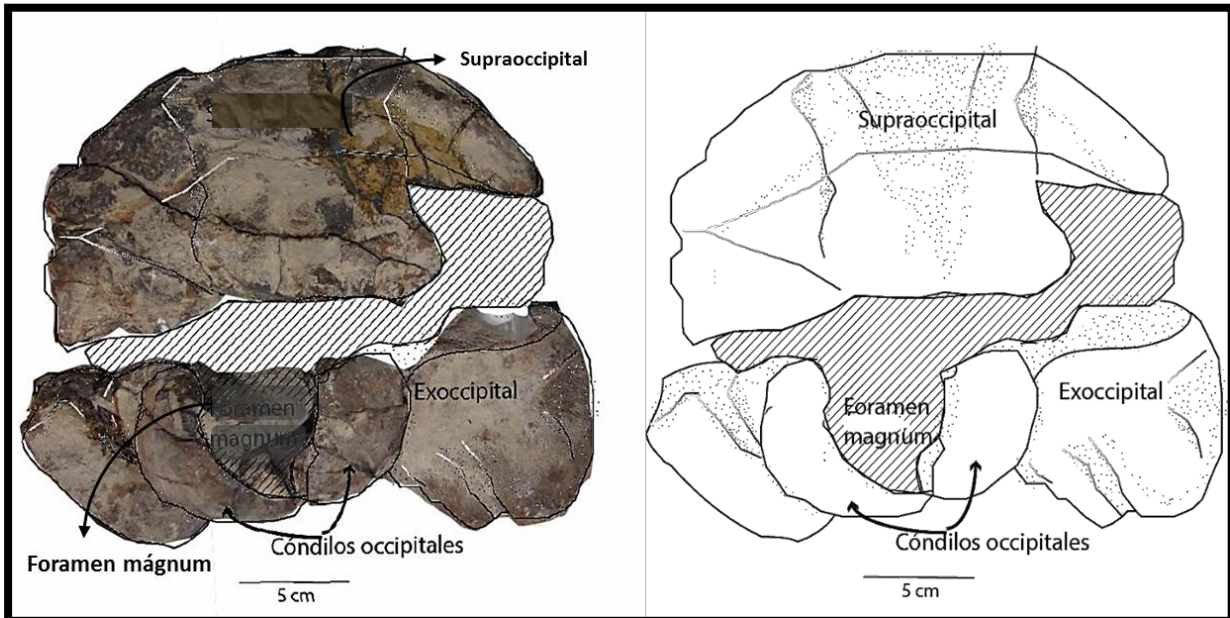


Figura 5.3 f: Vista posterior del ejemplar MMLPv 1245.

5.9. Exoccipitales - Cóndilos occipitales

Ambos cóndilos occipitales están preservados de forma fragmentaria y aplanados hacia la izquierda (ver Fig. 5.3 e). De tamaño mediano a grande, el cóndilo izquierdo presenta un ancho máximo de 33 mm y una longitud máxima de 61 mm, mientras que el derecho presenta un ancho máximo de 44 mm y una longitud máxima de 73 mm.

No se encuentran separados del escudo occipital por un pedicelo. Ventralmente están separados por una muesca intercondilar estrecha, la cual se infiere solamente porque faltan fragmentos apicales del lado izquierdo. El foramen magnum se aprecia distorsionado debido a una fractura horizontal que divide el occipital a esa altura, pero es más alto que ancho, redondeado y pequeño en comparación con el tamaño de los cóndilos. La superficie del exoccipital lateral a los cóndilos es angosta y de contorno cuadrangular, con el margen lateral convexo. Sólo el proceso paraoccipital derecho está preservado, el cual es corto y de contorno cuadrangular.

5.10. Supraoccipital

El supraoccipital es la parte del escudo occipital que mejor preservada está, aunque se halla fracturado y frágil. En vista dorsal, el supraoccipital forma una proyección anteromedial que se proyecta hacia el vértex del cráneo. La sutura del supraoccipital con los huesos del vértex no se puede trazar claramente (Figura 5.3 a-e).

Lateroventralmente, la sutura maxilar-supraoccipital es cóncava. La cresta nugal está muy erosionada. En vista posterior, el supraoccipital tiene forma rectangular. No se aprecia el borde superior del foramen mágnium, ya que esta zona está muy erosionada, por las fracturas en red que posee esta área.

5.11. Basioccipital y Basiesfenoides

El basioccipital se preserva completo formando la pared ventral del *cranium*. Es angosto en la región posterior, y más ancho en dirección anterior (ver Fig. 5.3 b). La cresta basioccipital derecha está más completa que la izquierda; están orientadas posteroventralmente, y poseen forma rectangular. El basioccipital contacta anteriormente con el basiesfenoides y el pterigoides. Posteriormente contacta con los exoccipitales por medio de la muesca intercondilar. Continuando con el margen anterior del basioccipital se encuentra el basiesfenoides, mal preservado y definido.

5.12. Vómer

Esta estructura está muy mal preservada (Figura 5.3b), pudiendo visualizarse en posición medial el septum nasal. Lateralmente, no se observan estructuras, por no estar preservadas.

5.13. Pterigoides y palatinos

Ambos pterigoides están muy mal preservados, lo que hace difícil determinar su extensión total. Los palatinos están muy incompletos, pudiéndose observar apenas las suturas sobre el maxilar (Figurar 5.3b).

5.14 Relaciones anatómicas

Basado en el análisis anatómico planteado, no es posible a priori determinar si el ejemplar MMLPv 1245 corresponde a un nuevo taxón . El estado de conservación y la pérdida de estructuras diagnósticas, impiden otorgar una ubicación taxonómica más allá de Odontoceti indeterminado.

6. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

En el análisis de pesos iguales, se obtuvieron 50 árboles más parsimoniosos de 4061 pasos de longitud (IC: 0.2; IR: 0.61). El árbol de consenso estricto se presenta en la Fig. a. En este análisis se recupera a MMLPv 1245 dentro de los *stem* Odontoceti formando un clado con *Prosqualodon davidis*. El soporte de Bremer para esta posición fue de 2. Las sinapomorfías que sostienen dicho clado son la sutura entre el maxilar y premaxilar fusionada a lo largo del rostro (11), lacrimonasal que envuelve el borde anterior del proceso supraorbital del frontal, cubriendo ligeramente su extremo anterior (52), distancia transversal ancha, correspondiente a más del 78% del ancho anteorbital , entre los bordes laterales de las premaxilas en las muescas anteorbitales (67), premaxilas anterior a los nasales, con estrecha separación, diferencia entre 56% a 32% de las narinas (68), y cresta basioccipital transversalmente estrecha (194). Algunas de las plesiomorfías que sostienen esta posición basal de MMLPv 1245 dentro de Odontoceti son el canal mesorostral abierto en su extensión dorsal y extensión posterior de la premaxila.

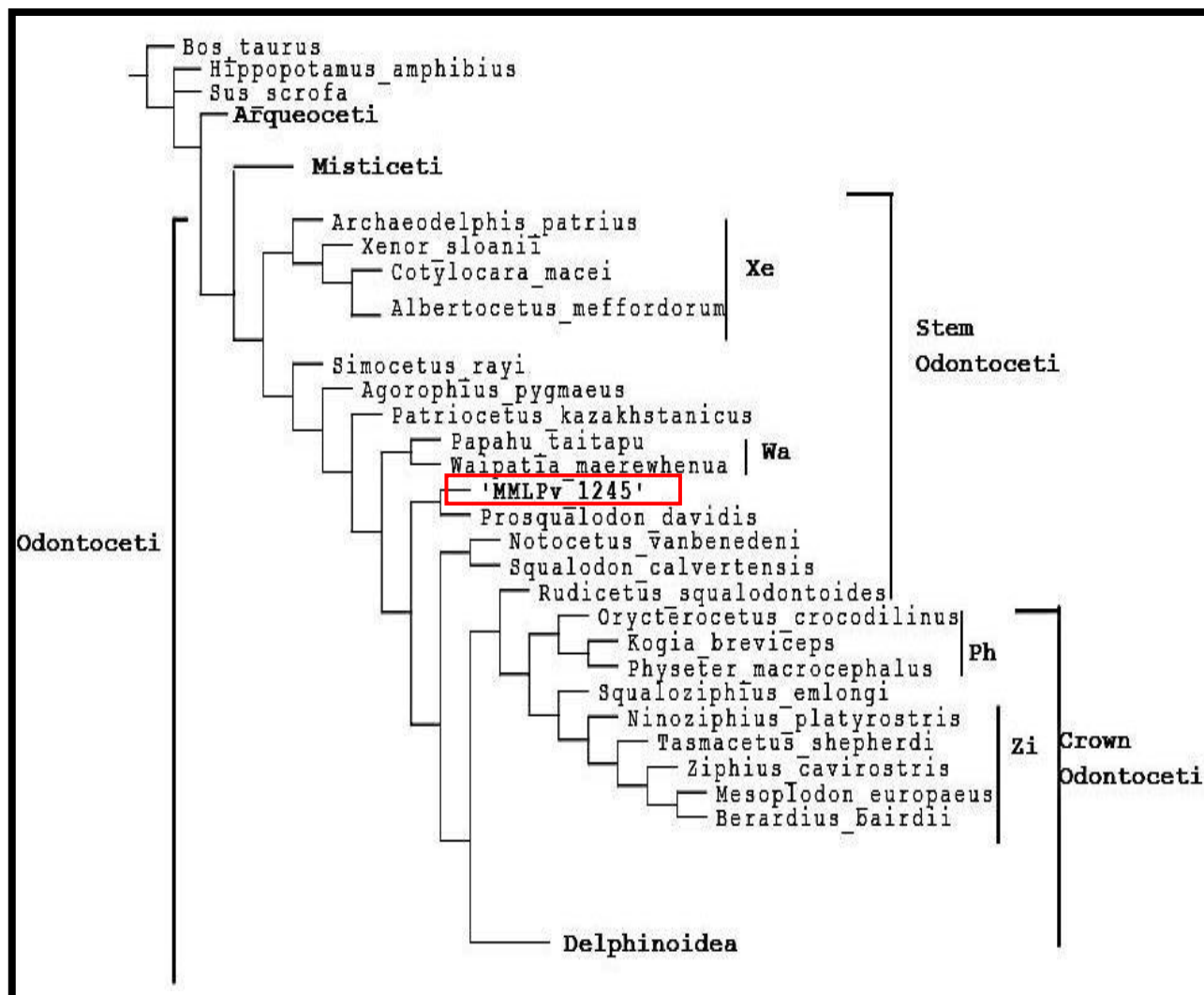


Figura 6.a: Árbol de consenso estricto obtenido bajo el análisis de pesos iguales (IC: 0,2; IR: 0,61). En rojo marca la posición de MMLPv 1245 Las familias agrupadas según Lambert *et al.* (2017), se rotulan con las siguientes abreviaturas: Ph, Physeteroidea; Wa, Waipatiidae; Xe, Xenorhinae; Zi, Ziphiidae.

En el análisis bajo pesos implicados ($k=3$) se obtuvieron 50 árboles más parsimoniosos (IC: 0.15; y IR 0.60) (Figura 6. b). Bajo este análisis se recupera a MMLPv 1245 formando un clado con *Waipatia maerewhenua*, incluyéndolo dentro de la familia Waipatiidae. El soporte de Bremer para estas posición fue de 2 para el clado hermano propuesto y de 1,5 para el taxón MMLPv 1245. Según este árbol, las sinapomorfías que soportan la ubicación del taxón fueron las siguientes: sutura entre el maxilar y premaxilar fusionada a lo largo del rostro (11), región posterior del borde rostral inclinado externamente formando una muesca profunda en forma de U en anteorbital (12), sutura

frontal y lacrimal de forma horizontal con exposición lateral del frontal sobre la órbita de forma no engrosada hacia posterior (49), borde posterior del proceso ascendente del maxilar posterior al borde anterior del piso de la fosa escamosa (78), cresta maxilar presente (80), y posición de la inflexión de la premaxila en línea con la mitad posterior del proceso posterior del frontal o supraorbital (109).

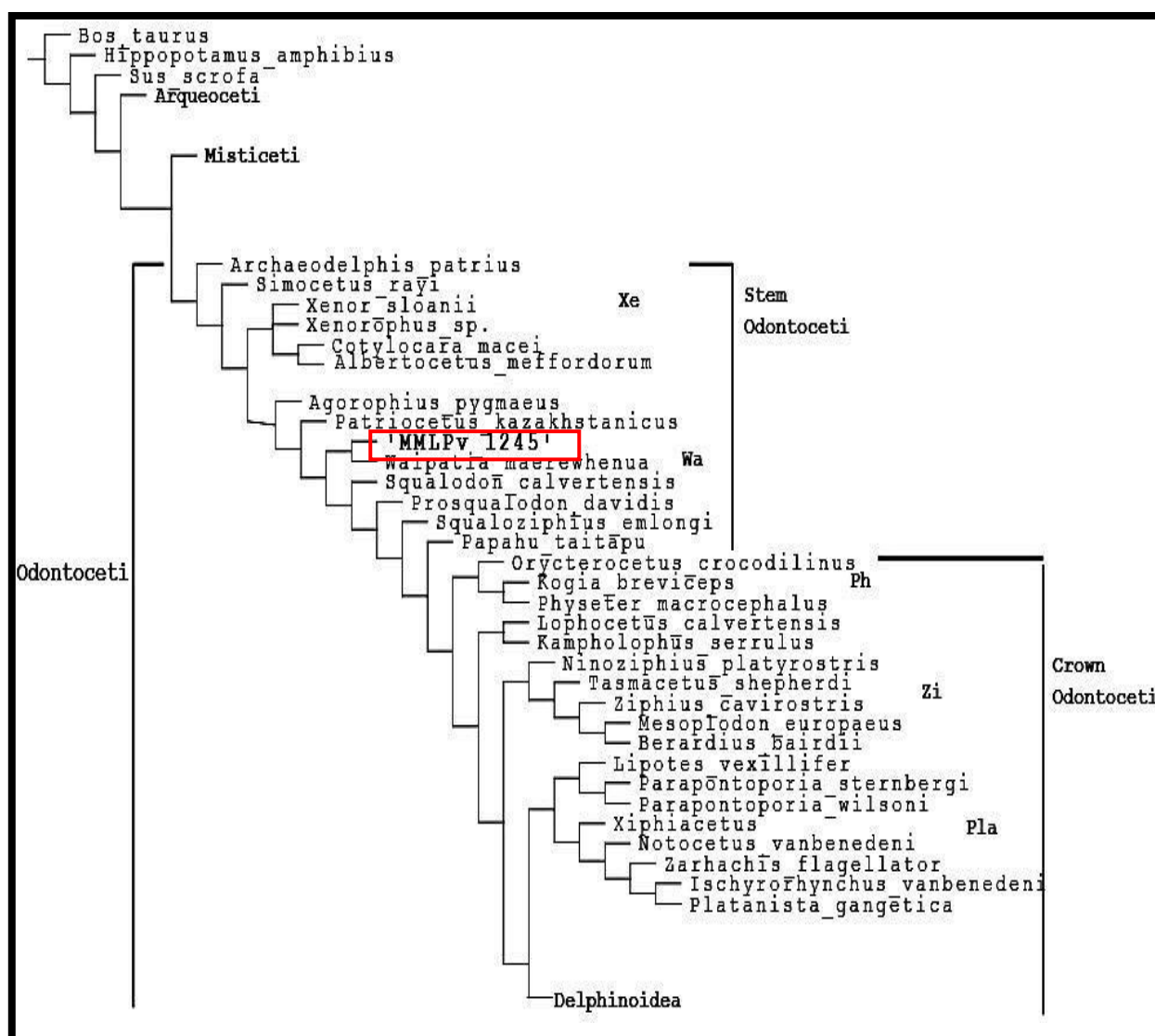


Figura 6.b: Árbol de consenso estricto obtenido bajo pesos implicados (K=3; IC: 0,15 IR: 0,60). En rojo marca la posición de MMLPv 1245. Las familias agrupadas según Lambert *et al.* (2017), se rotulan con las siguientes abreviaturas: Ph, Physeteroidea; Wa, Waipatiidae; Xe, Xenorophidae; Zi, Ziphiidae; Pla, Platanistoidea.

7. Estimación del largo corporal total

La estimación del largo corporal del ejemplar MMLPv 1245 fue realizada aplicando el protocolo de Pyenson y Sponberg (2011) (ver anexo 2). Dado que el resultado del análisis filogenético arrojó una posición basal dentro de Odontoceti, se utilizó la fórmula de mínimos cuadrados parciales para *stem* Odontoceti:

PLS:

$$\log(\text{LCT}) = 0.22 * \log(\text{OCB}) + 0.19 * \log(\text{BIZYG}) + 0.18 * \log(\text{EXOCC}) + 0.16 * \log(\text{AON}) + 0.18 * \log(\text{CBL}) + 1.21.$$

El resultado obtenido fue de un largo corporal estimado de 3,63 m. De igual forma se evaluaron las fórmulas para los grupos basales dentro del *crown* Odontoceti, y los resultados tuvieron una diferencia poco significativa. De igual forma, se promedió el resultado, y se otorgó un valor de 3,60 m, siendo similar al obtenido para el *stem* Odontoceti.

IV

DISCUSIÓN

El origen y diversificación de los Odontoceti es uno de los eventos macroevolutivos más importantes en la historia de los cetáceos. La conformación actual de la diversidad y disparidad morfológica observada en este grupo es el resultado de diferentes mecanismos evolutivos que operaron a lo largo de millones de años. En este sentido la adquisición del sistema de ecolocalización representó una transición eco-morfológica clave que marcó el origen y diversificación del grupo (Fordyce y Muizon, 2001; Geisler *et al.*, 2014). En particular, el Oligoceno tardío-Mioceno temprano marcó la aparición de gran parte de los linajes de Odontoceti conocidos y, en ese sentido, el registro fósil de Patagonia tiene gran potencial, ya que documenta excepcionalmente este momento clave en la evolución del grupo (Buono *et al.*, 2016).

A pesar de que el registro fósil patagónico de Odontoceti es rico y diverso, en varios sectores de la Argentina (por ejemplo, NE de Patagonia) es prácticamente desconocido. En este trabajo se describió y analizó filogenéticamente un Odontoceti proveniente de la Fm. Gran Bajo del Gualicho, el cual constituye el primer registro de materiales craneanos para esta formación, así como también el primer registro fósil de Odontoceti para la Provincia de Río Negro luego de casi 40 años.

8. ANATOMÍA Y RELACIONES TAXONÓMICAS

La morfología y correspondencia taxonómica del ejemplar MMLPv 1245 fue compleja de abordar debido a la mala preservación y fragilidad del material durante la preparación. Más allá de la observación de estructuras óseas, fue difícil establecer los límites y proporciones totales, especialmente en el lado izquierdo que está tafonómicamente aplastado y desviado, perdiendo restos y fragmentándose en red.

Uno de los caracteres más conspicuos del ejemplar MMLPv 1245 es la presencia de un cráneo elongado parcialmente longirostro, donde el rostro representa un 68% del largo total. Con el propósito de evaluar esta condición, y así testear la correspondencia taxonómica ligada a la morfología rostral del ejemplar MMLPv 1245, se utilizó el método de Boessenecker *et al.* (2017). Se analizó la evolución de la longitud del rostro en varios linajes de cetáceos, con énfasis en los Odontoceti. Mediante la utilización de un índice (*RPI*, índice de la proporción rostral), basado en la longitud de la porción rostral de la maxila *vs.* el ancho del rostro a la altura de las muescas anteorbitales, se evaluó la evolución de este carácter en un contexto filogenético.

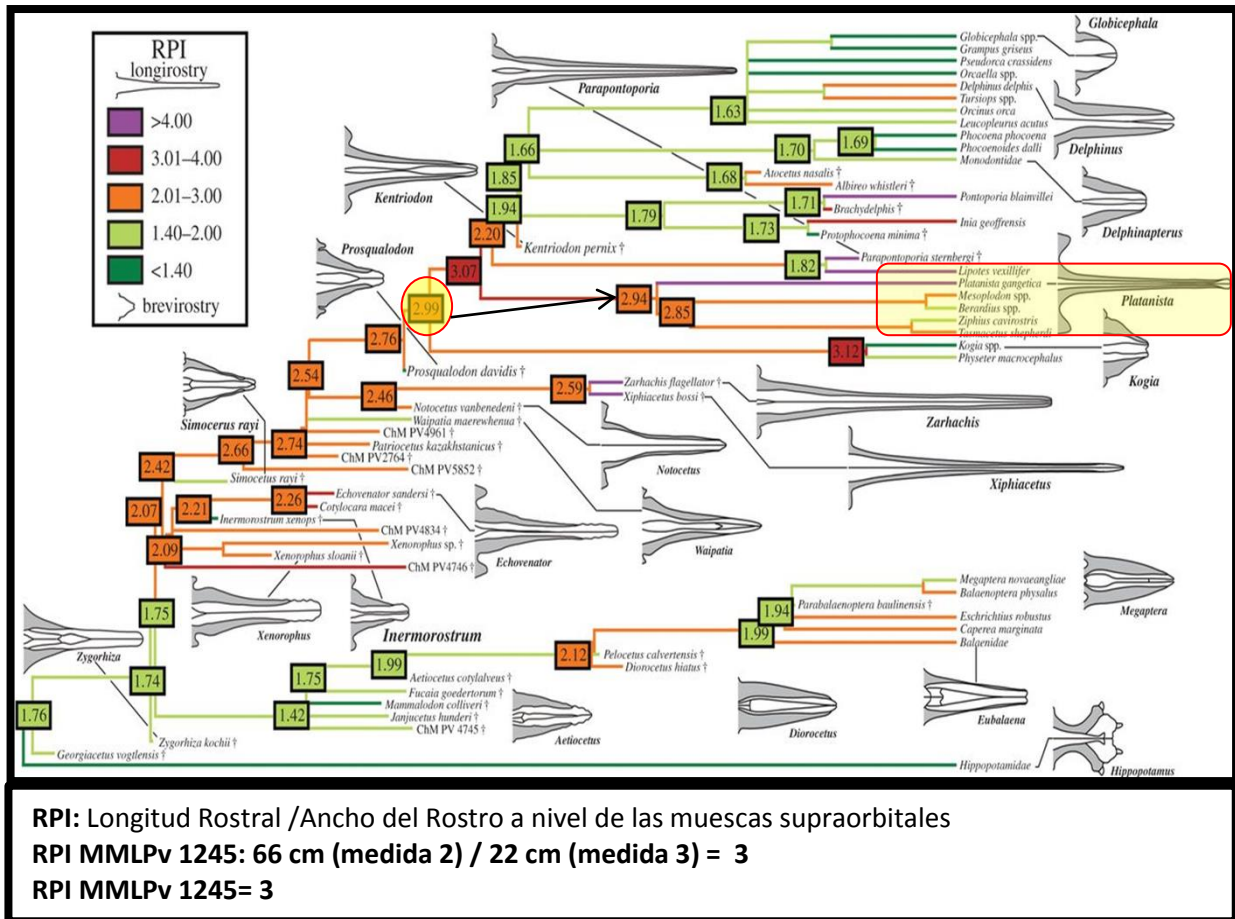


Figura 8: Propuesta filogenética de Boessenecker *et al.* (2017) en base a del Índice de Proporción del Rostro (RPI). A modo de prueba, se evaluó para MMLPv 1245. El índice se estableció en 3, lo cual reflejaría una condición intermedia de mediano a longirostry, compartida con algunos *stem* Odontoceti (e.g. Platanistoidea, *Patriocetus*, *Prosqualodon*). Marcado en círculo, el nodo con el RPI cercano a 3, el cuadro rojo, los taxones que nacen desde ese nodo. Tomado de Boessenecker *et al.* (2017) con modificaciones.

La estimación de este índice en MMLPv 1245 resultó en un RPI=3, lo cual refleja una estado intermedio en la proporción rostral de este taxón. Esta condición es plesiomórfica para Odontoceti, de acuerdo con la propuesta de Boessenecker *et al.* (2017; Fig. 7.1), y se corresponde con la posición filogenética obtenida para MMLPv 1245 (ver análisis filogenético).

Otro rasgo anatómico importante también ligado al rostro, es el canal mesorostral, abierto dorsalmente hasta el margen anterior de las crestas premaxilares, compartido con taxones primitivos como los propuestos para la familia Xenorophidae. El vértex es relativamente alto, carácter compartido con esta misma familia, y taxones problemáticos propuestos como basales a la superfamilia Platanistoidea, ya sea *Squalodon*, *Proesqualodon*, y el zipido *Mesoplodon*.

9. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

El resultado del análisis filogenético mostró una posición ambigua para el taxón MMLPv 1245. Si bien, existen diferencias en las relaciones y ubicación de este taxón dentro de los árboles de consenso obtenidos en los dos análisis realizados (con y sin pesos implicados), siempre se recuperó en una posición basal dentro del *stem* Odontoceti, lo cual permite aceptar la hipótesis 2 planteada en este trabajo.

En el análisis de pesos iguales, el ejemplar MMLPv 1245 se ubicó formando un clado con *Prosqualodon davidis*. Este agrupamiento está basado en las sinapomorfías propuestas en los resultados filogenéticos. Sin embargo, existen notables diferencias entre estos dos taxones tales como premaxilas posteriores extendidas, vértex bajo, canal mesorostral cerrado, mayormente longirostro y crestas maxilares angostas. Estas diferencias permiten determinar que MMLPv 1245 no puede asignarse al género *Prosqualodon*. Si se compara con el árbol obtenido en Lambert *et al* (2017), *Prosqualodon davidis* aparece en el presente estudio en una posición mucho más basal a la propuesta por estos autores (donde se lo ubica como taxón hermano de Physeteroidea), lo cual concuerda con otros trabajos (Tanaka y Fordyce, 2015).

Los otros taxones *stem* se mantienen de manera constante en las mismas posiciones que en la propuesta de Lambert *et al*. (2017). Esta posición basal de MMLPv 1245 dentro de Odontoceti se encuentra sustentada por la presencia de ciertos caracteres que en el contexto de este trabajo se interpretan como plesiomórficos (tales como canal mesorostral abierto y vértex alto). Asimismo, la falta de información diagnóstica, tales como caracteres del basicráneo, tímpano-periótico y vértex completo, no preservadas en este ejemplar, podrían también estar influenciando las relaciones de este taxón con otros clados, pero no su posición.

Por otro lado, en el análisis de pesos implicados, MMLPv 1245 se posicionó de igual forma dentro de *stem* Odontoceti pero en este caso formando un clado con *Waipatia maerewhenua*. Este agrupamiento está basado en aquellos caracteres sinapomórficos indicados en los resultados. Pero de igual forma los caracteres no son consistentes con la apreciación anatómica: rostro corto, vértex bajo, posición baja del supraoccipital, son caracteres que arrojan dudas sobre la validez de la relación propuesta en este análisis.

Teniendo en cuenta los análisis filogenéticos efectuados, se concluye que el ejemplar MMLPv 1245 es un *stem* Odontoceti lo cual permite aceptar la hipótesis 2 planteada. La posición y relaciones con otros taxones basales son inestables, ya que varían de un análisis a otro. La falta de caracteres diagnósticos en el ejemplar, debido a la preservación incompleta de regiones claves del cráneo, no permiten asignarlo con seguridad a un taxón conocido o a un nuevo taxón, por lo cual la hipótesis de trabajo 1 no pudo ser testeada. Por este motivo, se lo determina como *stem* Odontoceti indet., hasta tanto se recuperen nuevos materiales que permitan reestudiar este taxón.

10. TAMAÑO CORPORAL

Desde un punto de vista paleobiológico y filogenético (Montgomery *et al.*, 2013), la evolución del tamaño en cada uno de los tres principales grupos de cetáceos parece seguir tendencias particulares. En las formas más arcaicas, los arqueocetos, se verifica un aumento de la longitud corporal en los Basilosauridae (Marx *et al.*, 2016) debido a la amplitud del nicho. En los cetáceos modernos o Neoceti, el patrón parece mucho más complejo. En Odontoceti, las formas basales o *stem* presentan un tamaño corporal pequeño, mientras que dentro de los *crown* hay algunos linajes en los que se verifica un aumento del tamaño corporal (por ejemplo, Ziphiidae y el caso más extremo de gigantismo son los Physeteridae) (Uhen, 2010).

Durante la radicación del Oligoceno tardío-Mioceno medio, los tamaños tendieron a

ser homogéneos, siendo estos relativamente medianos. Hacia el Mioceno tardío, fiseteroideos y zífidos desarrollaron mayores tamaños, debido a cambios en la productividad oceánica, lo que restringió y modificó dietas en ambos grupos (Marx *et al.*, 2016). En Patagonia durante el Mioceno temprano, se verifica la coexistencia de taxones con tamaños corporales pequeños (por ejemplo. el platanistoideo *Aondelphis talen*;) y medianos (*Prosqualodon australis*; *Phoberodon arctirostris*) (Gaetán, 2018; Viglino *et al.*, 2018a; Viglino *et al.*, 2018b).

La estimación del largo corporal en MMLPv 1245 arrojó un valor de 3,63m. El tamaño corporal estimado concuerda con este patrón de morfotipos conocidos (ver Marx *et al.*, 2016), reforzando la idea de que una partición temprana de nichos ecológicos pudo haber promovido la segunda radiación adaptativa de los Odontoceti en el Atlántico Sudoccidental.

Esto permite concluir que el taxón MMLPv 1245, se trata de un Odontoceti de tamaño mediano a grande, permitiendo aceptar la hipótesis de trabajo 3.

11. EVOLUCIÓN DE LA COMUNIDAD DE CETÁCEOS MIOCENOS DE PATAGONIA

Durante el Mioceno temprano el registro fósil de cetáceos en Patagonia es muy diverso y está caracterizado por la presencia de varios linajes (Buono *et al.*, 2016). Esta diversidad se encontraría en concordancia con la culminación de la segunda radiación adaptativa del grupo, la cual implicó una gran dispersión geográfica y el aprovechamiento de nuevos nichos ecológicos. Esto se debió probablemente a cambios en las corrientes marinas del Hemisferio Sur, específicamente como resultado de la apertura de la corriente circumpolar que causó el enfriamiento del ambiente. El aumento de la productividad primaria posiblemente impactó en la disponibilidad de nichos y en la diversificación de varios grupos.

El registro fósil de cetáceos neógenos de Argentina tiene gran potencial en cuanto a la información que brinda acerca de momentos claves en la evolución de los Neoceti. Y es por eso que se deben realizar nuevas prospecciones y ajustes estratigráficos en áreas poco actualizadas y estudiadas, como las de San Antonio Oeste, Provincia de Río Negro. Para la Formación Gran Bajo del Gualicho sólo se contaba con escasos registros de cetáceos fósiles pertenecientes a los *Physeteroidea* (Gondar, 1976; Caviglia y Jorge, 1980).

El análisis del *Odontoceti* MMLPv 1245 permite ampliar el conocimiento de la fauna de cetáceos para esta formación y para la localidad en general, sugiriendo una importante diversidad del grupo para este período. Asimismo, la posición basal de este taxón revalida las dataciones relativas de esta unidad, pudiendo tener un piso en el Oligoceno superior, y marcando la necesidad de estudiar profundamente todas estas cuencas costeras de la Provincia de Río Negro.

V

CONCLUSIÓN

De acuerdo a los objetivos e hipótesis planteados, y a los resultados obtenidos en este trabajo final de licenciatura, se pueden elaborar las siguientes conclusiones:

-El estudio anatómico del ejemplar MMLPv 1245 permitió determinar que se trata de un *Odontoceti* indet. caracterizado por un cráneo moderadamente longirostro, vértex alto, un canal mesorostral ampliamente abierto, crestas maxilares amplias, margen anteorbital amplio, muesca supra orbital marcada y en forma de V. El estado incompleto de preservación del ejemplar, y la falta de regiones diagnósticas del cráneo de los cetáceos, no permitieron asignarlo a un taxón conocido o a un nuevo taxón.

-El análisis filogenético del ejemplar MMLPv 1245, permite concluir que se trata de un *stem* *Odontoceti*, aceptando la hipótesis de trabajo planteada. La posición y

relaciones con los restantes Odontoceti no fueron estables.

-La estimación del largo corporal total del ejemplar sugiere que se trata de un Odontoceti de tamaño corporal mediano a grande, cercano a las dimensiones que se describen en la literatura para otros Odontoceti del Mioceno de Patagonia.

-La posición basal de MMLPv 1245 dentro de Odontoceti recuperada en los análisis filogenéticos, es coherente con el piso estratigráfico del que proviene, el miembro saladar de la Formación Gran Bajo del Gualicho (Oligoceno tardío – Mioceno medio).

El contexto lito y cronoestratigráfico para la Formación Gran Bajo del Gualicho, se encuentra deficientemente estudiado. Es poca la información actualizada, lo que contrasta con los avances que existen en otras Formaciones del Oligoceno superior – Mioceno medio (Formación Navidad, Formación Gaiman, Formación Puerto Madryn). Esto pone en relevancia la importancia de profundizar estudios en esta formación, así como también mejorar el ajuste cronoestratigráfico de las unidades portadoras.

Finalmente, surge el interrogante respecto a la relación del cráneo MMLPv 1245 y los restos de la misma provincia, descritos por Caviglia y Jorge (1980), *Preaulophyseter gualichensis*, o los descritos por Gondar (1976) *Aulophyseter rionegrensis*. Podría suponerse que están relacionados por un mismo ciclo de depositación, y para ello se necesita recopilar datos tanto en la extensión de la Formación Gran Bajo de Gualicho, como una revisión y comparación entre los restos disponibles de ambos especímenes.

Obtener mejores datos estratigráficos y nuevas prospecciones al sitio del hallazgo de este ejemplar, ayudaría a determinar la relación del resultado de este Trabajo Final de Licenciatura. Esto puede llevar a un mejor entendimiento de las radiaciones de Odontoceti durante las transgresiones del Neógeno en la Provincia de Río Negro, en la Argentina y Sudamérica.

VI

BIBLIOGRAFÍA

Aguirre-Fernández, G., y Fordyce, R. E. (2014). *Papahu taitapu*, gen. et sp. nov., an early Miocene stem odontocete (Cetacea) from New Zealand. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(1), 195-210.

Bajpai, S., y Gingerich, P. D. (1998). A new Eocene archaeocete (Mammalia, Cetacea) from India and the time of origin of whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(26), 15464-15468.

Barnes, L. G., Ray, C. E., y Koretsky, I. A. (2006). A new Pliocene sea lion, *Proterozetes ulysses* (Mammalia: Otariidae) from Oregon, USA. *Mesozoic and Cenozoic Vertebrates and Paleoenvironments: Tributes to the Career of Prof. Dan Grigorescu: Bucharest, Ars Docendi*, 57-77.

Benedetto, J. L. (2010). El continente de Gondwana a través del tiempo. "Una Introducción a la Geología Histórica. Córdoba: Academia Nacional de Ciencias," 384.

Behrensmeyer, A. K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2), 150-162.

Bianucci, G., Lambert, O., y Post, K. (2010). High concentration of long-snouted beaked whales (genus *Messapicetus*) from the Miocene of Peru. *Palaeontology*, 53(5), 1077-1098.

Boessenecker, R. W., y Fordyce, R. E. (2017). A new eoMysticetid from the Oligocene Kokoamu Greensand of New Zealand and a review of the EoMysticetidae (Mammalia, Cetacea). *Journal of Systematic Palaeontology*, 15(6), 429-469.

Bogan, S., y Agnolin, F. L. (2011). Descripción de una nueva especie de bagre marino fósil (Teleostei, Siluriformes, Ariidae) del Mioceno de la provincia de Río Negro, Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 51(25), 373-382.

Buono, MR., Viglino, M., Cozzuol, M.A. y Lucero, S.O. (2016). Descifrando la historia evolutiva de los Neoceti (Mammalia: Cetacea): aportes del registro fósil del Neógeno del Atlántico Sudoccidental. *Contribuciones del Museo Argentino De Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* (vol. 6 p. 323 – 334).

Carmona, N. B., Ponce, J. J., Mángano, M. G., y Buatois, L. A. (2006). Variabilidad de la icnofacies de *Glossifungites* en el contacto entre las formaciones Sarmiento (Eoceno medio-Mioceno temprano) y Chenque (Mioceno temprano) en el Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 43(2), 413-425.

Cassens, I., Vicario, S., Waddell, V. G., Balchowsky, H., Van Belle, D., Ding, W., y Meyer, A. (2000). Independent adaptation to riverine habitats allowed survival of ancient cetacean lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(21), 11343-11347.

Caviglia, S. E., y Jorge, R. E. (1980). *Preaulophyseter gualichensis* gen. et sp. nov. In (Cetacea: Physeteroidea), en el Terciario marino de Río Negro, República Argentina. *Segundo Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Vol. 1, pp. 363-370).

Cozzuol, M. A. (1996). The record of the aquatic mammals in southern South America. *Munchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30, 321-342.

Cranford, T. W., Amundin, M., y Norris, K. S. (1996). Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implications for sound generation. *Journal of*

Morphology, 228(3), 223-285.

De Muizon, C. (1988). Les relations phylogenetiques des Delphinida (Cetacea, mammalia). In *Annales de paléontologie* (Vol. 74, pp. 159-227).

De Muizon, C. (1991). A new Ziphiidae (Cetacea) from the Early Miocene of Washington State (USA) and phylogenetic analysis of the major groups of odontocetes. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e série, section C, 12(3), 279-326.

De Muizon, C. (1994). Are the squalodonts related to the platanistoids. In *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* (Vol. 29, pp. 135-146).

Del Río, C. J. (2004). Tertiary marine molluscan assemblages of eastern Patagonia (Argentina): a biostratigraphic analysis. *Journal of Paleontology*, 78(6), 1097-1122.

Fernández-Jalvo, Y., Scott, L., y Andrews, P. (2011). Taphonomy in palaeoecological interpretations. *Quaternary Science Reviews*, 30(11), 1296-1302.

Dooley, A. C. (2005). A new species of *Squalodon* (Mammalia, Cetacea) from the Middle Miocene of Virginia. *Virginia Museum of Natural History*.

Fernández-López, S. R. (2000). *Temas de tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, 167.

Finger, K. L., Encinas, A., y Nielsen, S. N. (2013). Comment on 'Evidence for an Early-Middle Miocene age of the Navidad Formation (central Chile): Paleontological, paleoclimatic and tectonic implications' of Gutiérrez *et al.* (2013, *Andean Geology* 40 (1): 66-78). *Andean geology*, 40(3), 571-579.

Flynn, T. T. (1948). Description of *Prosqualodon davidi* Flynn, a fossil cetacean from Tasmania. *The Transactions of the Zoological Society of London*, 26(1-2), 153-197.

Fordyce, R. E. (1980). Whale evolution and Oligocene southern ocean environments.

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 31, 319-336.

Fordyce, R. E. (1994). *Waipatia maerewhenua* New Genus and New Species (Waipatiidae), New. En: *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.* (Vol. 29, pp. 147-176).

Fordyce R. E. (2001). Cetacean evolution, En: Perrin W.F., B. Würsig y J.G.M. Thewissen (eds). *Encyclopedia of marine mammals. Academic Press*. San Diego, CA, pp 214-220.

Fordyce, R. E., y de Muizon, C. (2001). *Evolutionary history of cetaceans: a review. Secondary adaptation of tetrapods to life in water*, 169-233.

Fordyce, R.E. (2002). Oligocene origin of skim-feeding right whales: a small archaic balaenid from New Zealand. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:54A.

Fordyce, R. E. (2009). Cetacean fossil record. In *Encyclopedia of Marine Mammals (Second Edition)* (pp. 207-215).

Gaetan, C. M. (2018). Anatomía y sistemática de *Prosqualodon australis* (Cetacea: Odontoceti) del Mioceno temprano de Patagonia y sus implicancias en la historia evolutivas de los Platanistoidea. *Tesis de grado no publicada. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires*. 146 pp.

Geisler, J. H., y Sanders, A. E. (2003). Morphological evidence for the phylogeny of Cetacea. *Journal of Mammalian Evolution*, 10(1-2), 23-129.

Geisler, J. H., McGowen, M. R., Yang, G., y Gatesy, J. (2011). A supermatrix analysis of genomic, morphological, and paleontological data from *crown* Cetacea. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 1.

Geisler J. H., Colbert M. W., y Carew J. L. (2014). A new fossil species supports an early origin for toothed whale echolocation. *Nature*. *Nature Publishing Group*; 2014;508: 383–6. doi:10.1038/nature13086.

Gingerich, P. D., y Uhen, M. D. (1998). Likelihood estimation of the time of origin of Cetacea and the time of divergence of Cetacea and Artiodactyla. *Palaeontologia Electronica*, 1(2), 47.

Gingerich, P. D., ul Haq, M., Zalmout, I. S., Khan, I. H., y Malkani, M. S. (2001). Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science*, 293(5538), 2239-2242.

Gingerich, P. D. (2005). Cetacea. *The Rise of Placental Mammals, Origins and Relationships of the Major Extant Clades*, 234-252.

Godfrey, S., Barnes, L., y Bohaska, D. (2006,r). *Araeodelphis natator* Kellogg, 1957, the most primitive known member of the Platanistidae (Odontoceti, Cetacea), and relationships to other clades within the Platanistoidea. En *Journal of Vertebrate Paleontology* , 26, 3., 68A-68A.

Gondar, D. (1976). La presencia de cetáceos Physeteroidea en el Terciario superior (“Rionegrense”) de la Provincia de Río Negro. *Actas del Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Universidad Nacional de Tucumán, Asociación Paleontológica Argentina*. 2: 349-356.

Goloboff, P., Farris, J., y Nixon, K. T. N. T. (2008). TNT: Tree Analysis Using New Technology. *Program and documentation, available from the authors*.

Goloboff, P. A., y Catalano, S. A. (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3), 221-238.

Haller, M.J. (1978). Estratigrafía de la región al poniente de Puerto Madryn, Provincia de Chubut, República Argentina. *Actas del VI Congreso Geológico Argentino, Buenos Aires* 1: 285-297.

Haller, M., y Mendia, J. (1980). Las sedimentitas del ciclo Patagoniano en el litoral atlántico nordpatagónico. Coloquio 'Ricardo Wichmann'. *Actas del VI Congreso Geológico Argentino, Buenos Aires*, 8: 593-606.

Heyning, J. E., y Mead, J. G. (1989). Evidence of two species of common dolphins (Genus *Delphinus*) from the Eastern North Pacific. *Contributions in Science*. Natural History Museum of Los Angeles County, 405, 1-64.

Jordan, F. F., Murphy, S., Martínez, E., Amiot, C., Helden, A., y Stockin, K. A. (2015). Criteria for assessing maturity of skulls in the common dolphin, *Delphinus* sp., from New Zealand waters. *Marine Mammal Science*, 31(3), 1077-1097.

Lambert, O., de Buffrénil, V., y de Muizon, C. (2011). Rostral densification in beaked whales: diverse processes for a similar pattern. *Comptes Rendus Palevol*, 10(5), 453-468.

Lambert, O., De Muizon, C., y Bianucci, G. (2013). The most basal beaked whale *Ninziphius platyrostris* Muizon, 1983: clues on the evolutionary history of the family Ziphiidae (Cetacea: Odontoceti). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 167(4), 569-598.

Lambert, O., Bianucci, G., Urbina, M., y Geisler, J. H. (2017). A new inioid (Cetacea, Odontoceti, Delphinida) from the Miocene of Peru and the origin of modern dolphin and porpoise families. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 179(4), 919-946.

Lydekker, R. (1894). Cetacean skulls from Patagonia. *Anales del Museo de la Plata*, 2, 1-13).

- Lipps, J. H., y Mitchell, E. (1976). Trophic model for the adaptive radiations and extinctions of pelagic marine mammals. *Paleobiology*, 2(2), 147-155.
- Lizuaín, A., y Sepúlveda, E. (1978). Geología del Gran Bajo del Gualicho (Provincia de Río Negro). *Actas del VI Congreso Geológico Argentino, Buenos Aires*, 7, 407-422).
- Lizuaín, A. (1983). Descripción geológica de la Hoja 38j, Salinas del Gualicho, Provincia de Río Negro. *Boletín del Servicio Geológico Nacional de la República Argentina* 195, 1-48.
- Maddison, D. R., Schulz, K. S., y Maddison, W. P. (2007). The tree of life web project. *Zootaxa*, 1668 (Linnaeus Tercentenary: Progress in Invertebrate Taxonomy), 19-40.
- Malumián, N. y Nández, C. (2011). The Late Cretaceous-Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: foraminifera, palaeocology, and palaeogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103, 269-288.
- Marino, L., Uhen, M. D., Pyenson, N. D., y Frohlich, B. (2003). Reconstructing cetacean brain evolution using computed tomography. *The Anatomical Record*, 272(1), 107-117.
- Marino, L., McShea, D. W., y Uhen, M. D. (2004). Origin and evolution of large brains in toothed whales. *The Anatomical Record*, 281(2), 1247-1255.
- Martínez-Cáceres, M., y de Muizon, C. (2011). A new basilosaurid (Cetacea, Pelagiceti) from the late Eocene to early Oligocene Otuma Formation of Peru. *Comptes Rendus Palevol*, 10(7), 517-526.
- Marx, F. G., y Uhen, M. D. (2010). Climate, critters, and cetaceans: Cenozoic drivers of the evolution of modern whales. *Science*, 327(5968), 993-996.
- Marx, F. G., Lambert, O., y Uhen, M. D. (2016). *Cetacean paleobiology*. John Wiley &

Sons, 1-319.

McGowen, M. R., Spaulding, M., y Gatesy, J. (2009). Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3), 891-906.

Mead, J. G., y Fordyce, R. E. 2009. The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithsonian Contributions to Zoology* 627, 1–248.

Montgomery, S. H., Geisler, J. H., McGowen, M. R., Fox, C., Marino, L., y Gatesy, J. (2013). The evolutionary history of cetacean brain and body size. *Evolution*, 67(11), 3339-3353.

Murakami, M., Shimada, C., Hikida, Y., Soeda, Y., y Hirano, H. (2014). *Eodelphis kabatensis*, a new name for the oldest true dolphin *Stenella kabatensis* Horikawa, 1977 (Cetacea, Odontoceti, Delphinidae), from the upper Miocene of Japan, and the phylogeny and paleobiogeography of Delphinoidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(3), 491-511.

Nikaido, M., Matsuno, F., Hamilton, H., Brownell, R. L., Cao, Y., Ding, W., y Okada, N. (2001). Retroposon analysis of major cetacean lineages: the monophyly of toothed whales and the paraphyly of river dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(13), 7384-7389.

Park T, Fitzgerald EMG, Evans AR. (2016). Ultrasonic hearing and echolocation in the earliest toothed whales. *Biol Lett*. 2016;12: 20160060. doi:10.1098/rsbl.2016.0060

Perrin, W. F., Smwh, T., y Sakacawa, G. (1978). Status of Populations of Spotted Dolphin, *Stenella attenuata*, and Spinner Dolphin, *S. longirostris*, *The Eastern Tropical Pacific. Mammals in the Seas: Small Cetaceans, Seals, Sirenians and Otters*, 4, 67.

Pyenson, N. D., y Sponberg, S. N. (2011). Reconstructing body size in extinct *crown* Cetacea (Neoceti) using allometry, phylogenetic methods and tests from the fossil record. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(4), 269.

Reichler, V. A. (2010). Estratigrafía y paleontología del Cenozoico marino del Gran Bajo y Salinas del Gualicho, Argentina, y descripción de 17 especies nuevas. *Andean Geology*, 37(1), 177-219.

Reid, J. B., Evans, P. G. H., & Northridge, S. P. (2003). Atlas of Cetacean distribution in north-west European waters *Joint Nature Conservation Committee*, Peterborough. 76 pp, colour photos, maps. Paperback, ISBN, 1(86107), 550. Salinas-Márquez, F. M., Barnes, L. G., Flores-Trujillo, J. G., y Aranda-Manteca, F. J. (2014). Una especie de delfín fósil (Cetacea; Delphinoidea; Kentriodontoidae) del Mioceno medio de Baja California. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(1), 145-164.

Scasso, R., y Del Río, C. J. (1987). Ambientes de sedimentación y proveniencia de la secuencia marina del Terciario Superior de la región de Península Valdés. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 42(3-4), 291-321.

Scasso, R. A., y Castro, L. N. (1999). Cenozoic phosphatic deposits in North Patagonia, Argentina: Phosphogenesis, sequence-stratigraphy and paleoceanography. *Journal of South American Earth Sciences*, 12(5), 471-487.

Scotese, C. R. (2014). Atlas of Phanerozoic Upwelling Maps (Mollweide Projection). *PALEOMAP Project*, Evanston, IL.

Sepúlveda, E. (1983). Descripción geológica de la Hoja 38 i, Gran Bajo del Gualicho, Provincia de Río Negro. *Boletín del Servicio Geológico Nacional*, 194pp.

Sanders, A. E., y Geisler, J. H. (2015). A new basal odontocete from the upper Rupelian of

South Carolina, USA, with contributions to the systematics of *Xenorophus* and *Mirocetus* (Mammalia, Cetacea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(1), e890107.

Steeiman, M. E., Hebsgaard, M. B., Fordyce, R. E., Ho, S. Y., Rabosky, D. L., Nielsen, R., y Willerslev, E. (2009). Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Systematic Biology*, 58(6), 573-585.

Tanaka, Y., y Fordyce, R. E. (2014). Fossil dolphin *Otekaikea marplei* (latest Oligocene, New Zealand) expands the morphological and taxonomic diversity of Oligocene cetaceans. *PLoS One*, 9(9), e107972.

Tanaka, Y., y Fordyce, R. E. (2015). A new Oligo-Miocene dolphin from New Zealand: *Otekaikea huata* expands diversity of the early Platanistoidea. *Palaeontologia Electronica*, 18(2), 1-71.

Uhen, M. D. (2004). Anatomical Reconstruction. En: *Form, function, and anatomy of Dorudon atrox (Mammalia, Cetacea): an archaeocete from the middle to late Eocene of Egypt*, 123-125

Uhen, M. D., y Pyenson, N. D. (2007). Diversity estimates, biases, and historiographic effects: resolving cetacean diversity in the Tertiary. *Palaeontologia Electronica*, 10(2), 1-22.

Uhen, M. D. (2008). A new *Xenorophus*-like odontocete cetacean from the Oligocene of North Carolina and a discussion of the basal odontocete radiation. *Journal of Systematic Palaeontology*, 6(4), 433-452.

Uhen, M. D. (2010). The origin (s) of whales. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 38, 189-219.

Uliana, M. A., Biddle, K. T., y Cerdan, J. (1989). Mesozoic extension and the formation of Argentine sedimentary basins. *In Extensional tectonics and stratigraphy of the North Atlantic margins* (Vol. 46, pp. 599-614). AAPG Mem.

Viglino, M., Buono M. R., Fordyce R. E., Cuitiño J.I. y Fitzgerald E. M. G. (2018a). Anatomy and phylogeny of the large shark-toothed dolphin *Phoberodon arctirostris* Cabrera, 1926 (Cetacea, Odontoceti) from the early Miocene of Patagonia (Argentina). *Zoological Journal of the Linnean Society* DOI: 10.1093/zoolinn/zy053

Viglino, M., Buono, M. R., Gutstein, C. S., Cozzuol, M. A., y Cuitiño, J. I. (2018b). A new dolphin from the early Miocene of Patagonia, Argentina: Insights into the evolution of Platanistoidea in the Southern Hemisphere. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63(2), 261-277.

Wold, S; Lindgren, F; Geladi, P (1993). The kernel algorithm for PLS. *Journal of Chemometrics*, 7, 45-59. doi:10.1002/cem.1180070104.

Yrigoyen, M. (1969). Problemas estratigráficos del Terciario de Argentina. *Ameghiniana*, 6, 315-329.

ANEXO 1

Filogenia

Listado de caracteres morfológicos para el ejemplar MMLPv 1245 y sus codificaciones.

Descripciones de los 324 caracteres morfológicos utilizados en el análisis filogenético, que son esencialmente sin cambios a los propuestos por Lambert *et al.* (2017). Cada carácter que codifica para MMLPv 1245 está en negrita.

Rostro, Dental y Mandibular

1. *Barba.* — Ausente (0); presente (1). **“0”, presencia de alveolos dentales, no hay evidencia de existencia de barbas.**
2. *Rostro.* — Se estrecha en anchura anterior o anterior medio aproximadamente el mismo ancho que la mitad posterior (0); parte anterior ensanchada transversalmente (1). **“0”, el rostro se estrecha anterior.**
3. *Longitud de la porción rostral del maxilar (ordenado).* — corta porción rostral del maxilar < 43% de la longitud de la condilobasal excepto la premaxila (0); porción rostral, intermedio entre 48 y 70% de la longitud de condilobasal modificado (1) porción rostral alargada > 73% modificado condilobasal longitud (2). **“1”, el rostro promedia 64.8%.**
4. *Mitad anterior del maxilar,*-el borde lateral de la sección transversal forma un ángulo de 60° a 45° (0); ángulo muy agudo con aplanado maxilar (1). **“0”, basado en un ángulo aproximado de 54° en el borde anterior la cuenca rostral.**
5. *Canal Mesorostral.* – Abierto, vómer en sección transversal es en forma de V o en forma de U (0); parcialmente o completamente relleno con hueso, se convierte en

barra sólida de hueso (1).). **“0”, el canal mesorostral posee forma de U.**

6. *Constricción rostral anterior a la muesca anteorbital.* — ausente (0); presente (1).
“0”, no posee constricción rostral.
7. *Ancho del rostro en muesca anteorbital (ordenado).* — Anchura amplia, rostral > 92% la anchura a través de medio de órbitas (0); bastante amplia, entre 82% y el 72% la anchura a través de las órbitas (1); estrecho entre 68% y un 46% la anchura orbital (2); muy estrecha, entre 32% y 29% la anchura orbital (3). **“2”, la base del rostro es 22 cm de ancho, 50% de los 44 cm de ancho en el centro de las órbitas.**
8. *Premaxilar en vista dorsal.* — Porción adyacente y anterior abertura nasal estrecha o sigue siendo la misma anchura anterior (0); ensancha en el extremo anterior (1). **“0”, se observa un aguzamiento anterior.**
9. *Premaxilar anterior en dos terceras partes del rostro (ordenado).* — Con cráneo en vista dorsal, contacto a lo largo de la línea media para la mayoría o todo el largo (0); contacto esporádico a lo largo del rostro (1); separados por una estrecha grieta para toda su longitud (2); clara separación a pesar de que el canal mesorostral todavía tiene un techo parcial (3); separación muy amplia, canal mesorostral está completamente abierto a lo largo de toda su longitud (4). **“4”, canal mesorostral abierto.**
10. *Premaxila en tercio medio del rostro (ordenado).*— Con cráneo en vista dorsal, contacto y fusionado a lo largo de la línea media (0); contacto pero no fusionados a lo largo de la línea media (1); contacto esporádico a lo largo de la línea media (2); separados por una estrecha grieta para largo (3); clara separación aunque mesorostral canal todavía tiene un techo parcial (4); separación muy amplia, mesorostral canal está completamente abierto a lo largo de toda su longitud (5) **“5”, canal mesorostral completamente abierto.**
11. *Sutura entre el maxilar y premaxilar en el rostro (ordenado).* — La sutura fusionada

a lo largo del rostro (0); cuarto anterior del rostro con porciones restantes (1); ciclo a lo largo de toda el rostro, pero con articulación estrecha (2); sutura sin fundir y marcada por una profunda abertura (3). **"0", sutura fusionada.**

12. *Región posterior de borde rostral (ordenado).* — Margen Lateral es recto o ligeramente cóncavo con cráneo en vista dorsal (0); ligeramente arqueado hacia fuera causando una muesca en forma de V anteorbital (1); se inclinó mucho hacia el exterior formando una muesca profunda en forma de U anteorbital (2); margen lateral del maxilar superior casi en contacto con lacrimal y yugal dando por resultado la abertura de la muesca es una hendidura estrecha (3). **"2", muesca anteorbital en forma de V.**
13. *Porción posterodorsal del maxilar.-* Suturado al frontal (0); no suturada, separado del frontal por un espacio distinto, que está situado entre el anterodorsal del maxilar y el frontal ventral (1). **"0", maxilar se observa suturado al frontal.**
14. *Cara escarpada del borde anterolateral del proceso zigomático del maxilar que separa la porción rostral de este (ordenado).* — Ausente (0); presente pero baja (1); presentes y bien desarrollaron (2). **"0", no posee cara escarpada notoria.**
15. *Proceso posterior final del maxilar ascendente.-* Aguzamientos a un punto (0); final es cuadrado (1). **"1", maxilar ascendente no aguzado, con bordes presentes.**
16. *Pared posterior de la muesca anteorbital.* — maxilar (0); yugal y lacrimal (1). **El ejemplar MMLPv 1245 está codificado como estado "0" para este carácter.**
17. *Superficie palatina del rostro.-* plana o ligeramente cóncava (0); las barbas pronuncian quilla longitudinal a lo largo de la línea media del rostro (1). **"0", superficie cóncava y aplanada.**
18. *Superficie palatina del maxilar.* — lleva unos agujeros vasculares, que están presentes son pequeñas (0); lleva muchos, grandes agujeros vasculares que se abren lateralmente y anterolateralmente en largos surcos (1); tiene numerosos agujeros

vasculares pequeñas que carecen de surcos (2). "?", **solo se aprecian las fosas palatinas de forma difusa.**

19. *Superficie del área del palatino posterior del rostro en la sutura entre el palatino y maxilar (ordenado).* — cóncavo a plano, profundidad de la rostro, medido como la distancia dorsoventral del nivel del borde lateral de la rostro a la parte ventral de la rostro, es < 8% el ancho de la rostro en las muescas anteorbital (0); profundidad convexo, entre 11% y 25% el ancho rostral (1); profundidad muy convexo, rostral > 27% ancho rostral (2). "?", **el palatino no se preserva en totalidad.**
20. *Palatine.* —Sutura maxilar visible (0); fusionado al maxilar superior (1). "?", **el palatino no se preserva en totalidad.**
21. *Sutura Palatina/ maxilar.* — en vista ventral, sutura entre palatinos y ambos maxilares es transversalmente recto o inclinado hacia delante (0); maxilar con procesos posteriores que separan palatinos anterior, sutura alrededor de la línea media es en forma de V y posteriormente los puntos (1). "?", **el palatino no se preserva en totalidad.**
22. *Dientes en hembras.* — Erupcionan en la edad adulta (0); no estallan en la edad adulta, pero permanecen en la cripta (1). "?", **se desconoce el sexo del espécimen, tampoco se preservan alveolos delanteros maxilares.**
23. *Filas de dientes.* — Separado y posteriormente divergen (0); lados izquierdo y derecho adyacentes a la línea media y así juntos, son casi paralelos (1). "?", **no se preservan todos los alveolos.**
24. *Número de dientes arraigados en maxilar (ordenado).* — Ninguno (0); 1 o 2 (1); 4 (2); 5 (3); 6 (4); 7 (5); 8 o más (6). "?", **no se encuentran dientes anclados a sus respectivos alveolos.**
25. *Número de alvéolos dentales totalmente incluidos en el maxilar (ordenado).* — Ninguno, 1, 2 o 3 (0); 7 a 8 (1); 9 a 10 (2); 11 a 13 (3); 15 a 17 (4); 21 a 23 (5); 26 a

29 (6); 32 a 39 (7); 50 a 60 (8). **"?", no se preservan todos los alveolos dentales maxilares.**

26. *Gran diastema entre dientes posteriores*- Ausente (0); presente (1). **"?", no se puede apreciar en el ejemplar.**

Morfología dental

27. *Esmalte dental*. — Lisa (0); Barbas con estrias reticulares (1); nodular (2). **"?", no se encuentran dientes en el ejemplar.**

28. *Dientes mandibulares anteriores*. — Cónico (0); espatulado (1); comprimido lateralmente (2). **"?", no se preserva la mandíbula.**

29. *Dientes anteriores inferiores*. — Muy arraigados con al menos la mitad del diente formando la raíz (0); no arraigados (1). **"?", no se conserva la mandíbula.**

30. *Inflamación en el lado lingual de los dientes inferiores posteriores*. — Presente (0); ausente (1) **"?", no se encuentran dientes anclados a sus respectivos alveolos.**

31. *Dientes bucales posteriores (ordenados)*. — dientes de clavija-formados altos, base de la corona es < 37% la altura de la corona (0); casi un triángulo equilátero, base de la corona está entre 100% y 148% la altura de la corona (1); dientes ancho bajos, base de la corona es > 180% la altura de la corona (2). **"?", no se encuentran dientes anclados a sus respectivos alveolos.**

32. *Ectocingulo en dientes bucales*.- Ausente (0); presente (1). **"?", no se encuentran dientes anclados a sus respectivos alveolos.**

33. *Ectcingulos en dientes bucales*. —Presentes (0); ausentes (1). **"?", no se encuentran dientes anclados a sus respectivos alveolos.**

34. *Dientes Bucales*. — Tener cúspides accesorias (0); cúspides ausentes (1). **"?", no se encuentran dientes anclados a sus respectivos alveolos.**

35. *Cúspide central compara en los dentículos*. — Mucho más grande (0); subigual (1).

"?", no se encuentran dientes anclados a sus respectivos alveolos.

Mandíbula

36. *Dientes anteriores de la mandíbula (ordenados)*. — Orientado hacia delante (0); vertical (1); posteriormente inclinados (2). "?", no se encuentra la mandíbula en este ejemplar.
37. *Dientes anteriores de la mandibular (ordenado)*. — Más pequeño que los dientes posteriores (0); aproximadamente de mismo tamaño que los dientes posteriores (1); considerablemente ampliada (2). "?", no se encuentra la mandíbula en este ejemplar.
38. *Número de dientes en la mandíbula inferior (ordenada)*. — Ninguno (0); 1 (1); 2 (2); 8 a 9 (3); 11 a 12 (4); 13 a 14 (5); 20 a 23 (6); 24 a 27 (7); 28 a 34 (8); más de 40 dientes (9). «3» es probablemente la condición primitiva de Cetacea y Artiodactyla; sin embargo, el carácter se codificó con sin dientes como estado "0" para llevar a cabo el ordenamiento de los Estados en los análisis filogenéticos. "?", e no se encuentra la mandíbula en este ejemplar.
39. *Mandíbula en vista lateral*.- Recto (0); arco dorsal (1). "?", no se encuentra la mandíbula en este ejemplar.
40. *Longitud de la sínfisis mandibular (ordenada)*. — forma de sínfisis mandibular, corto menos de un 28% de la longitud total mandibular (0); largo, longitud de la sínfisis entre 33% y el 40% de la longitud mandibular (1); muy largo, sínfisis forma más del 48% de la longitud de las mandíbulas (2). "?", no se encuentra la mandíbula en este ejemplar.
41. *Sínfisis mandibular (ordenada)*. — Fundido (0); superficie áspera que indican una articulación relativamente inmóvil (1); las superficies son lisas pero pueden tener un surco sinfiseal longitudinal (2). Estado "1" es probablemente la condición primitiva de Cetacea y Artiodáctilo; sin embargo, la condición fundida fue designada como

estado "0" para llevar a cabo el ordenamiento de los Estados en los análisis filogenéticos. "?", **no se encuentra la mandíbula en este ejemplar.**

42. *Surco longitudinal en la parte inferior de la mandíbula.* — Ausente (0); actualidad (1). **no se encuentra la mandíbula en este ejemplar.**
43. *Mandíbula (ordenada).* — Inclined medialmente (0); recta (1); ligeramente inclinada lateralmente, una línea trazada desde la más posterior a anterior más puntos estancias dentro de cuerpo de mandíbula (2); fuertemente inclinada hacia fuera, línea de anterior a posteriores puntos no totalmente mentira dentro de cuerpo de mandíbula (3). "?", **no se encuentra la mandíbula en este ejemplar.**
44. *Fosa Mandibular.* — Pequeño o ausente (0); presente y grande, forma una gran cavidad posterior al foramen mandibular (1). "?", **no se encuentra la mandíbula en este ejemplar.**
45. *Forma del proceso corónoide (ordenada).* — larga y baja, altura de la mandíbula en el proceso corónoide < 89% la longitud de la mandíbula (0); altura de mandíbula entre 100% y 177% la longitud de mandíbula (1), corto y alto, altura entre 203% y 300% de la longitud de la mandíbula longitud (2); altura muy alta y corta, el > 450% la longitud de la mandíbula (3). "?", **no se encuentra la mandíbula en este ejemplar.**
46. *Superficie dorsal del cóndilo.* — Elevado sobre el borde dorsal del resto de la mandíbula, sin contar el proceso corónoide (0); en el mismo nivel que el resto de la mandíbula (1). "?", **no se encuentra la mandibular en este ejemplar.**

Orbitales

47. *Procesos supraorbitarios del frontal.*- Son horizontales o poco a poco dispuestos lateroventralmente del vértice del cráneo (0); bruscamente deprimido en base a un nivel notablemente inferior de la superficie dorsal de la región interorbital (1); pendiente latero dorsalmente del vértice (2). **"0", horizontal y lateral, cubierto por**

el maxilar.

48. *Borde dorsal de la órbita en relación con el borde lateral del rostro (ordenada).* — Por debajo del nivel del borde del rostro (0); la órbita baja, ya sea en línea con el borde de la rostro o ligeramente por encima de él, altura de órbita < 46% la altura de la base rostral, ambas alturas se mide en relación con el borde lateral de la rostro (1); la órbita baja, la altura del borde dorsal de órbita entre 50% y el 92% de la altura rostral (2); la órbita alta, entre 100% y 128% la altura rostral (3); órbita elevado muy por encima del rostro, altura orbital > 163% la altura rostral (4). **"1", órbita baja, por sobre el borde del rostro.**
49. *Sutura Frontal/maxilar.* — con cráneo en vista lateral, la sutura es aproximadamente horizontal, y la exposición lateral del frontal sobre la órbita no se engrosa posteriormente (0); posterodorsalmente angulosa y ángulo de 50° a 70° desde el eje de la rostro, exposición lateral del frontal se complica posteriormente (1). **"0", frontal lateral no engrosado.**
50. *Borde anterior del proceso supraorbital (ordenado).* — orientado anteromedialmente (0); orientado ligeramente anterolateralmente, forma un ángulo < 30° con el plano sagital (1), orientado anterolateralmente, forma un ángulo entre 35° y 60° (2); anterolateralmente orientado o lateralmente, forma y ángulo entre 65° y 90° grados (3); orientado a posterolateralmente, forma un ángulo de entre 107° y 120° (4); orientado a posterolateralmente, forma un ángulo > 142° (5). **"2", presenta un ángulo de 55°.**
51. *Lagrimal* — Pequeño ubicado en el borde anterior de la órbita con pequeña porción orbital (0); Grande, paralelo posteromedialmente y anterolateralmente al borde anterior del proceso supraorbitario del frontal, con forma de una varilla gruesa (1). **"1", se agranda y une al borde anterior del frontal.**
52. *Lacrimal (ordenado).* — Restringido a continuación del proceso supraorbital del

- frontal (0); envuelve el borde anterior del proceso supraorbital del frontal y cubre ligeramente su extremo anterior (1); posterodorsalmente ampliado y cubre gran parte del lateral del proceso supraorbital del frontal (2). **"1", cubre al frontal.**
53. *Foramen o surco lagrimal.* — Presente (0); ausente (1). **"1", no está.**
54. *Lagrimal y yugal.* — Separados (0); fusionados (1). **"?", no se preserva el yugal, pero no se observan estructuras aparte, se presume fusionados.**
55. *Yugal y lagrimal.* — Yugal y lacrimal externos (0); lacrimal excluido del borde del cráneo, yugal directamente en contacto con el borde anterior del frontal (1). **"?", no conserva porción del yugal.**
56. *Combinación de la longitud anteroposterior de la exposición del lagrimal y yugal posterior a muesca anteorbital (ordenada).* — Con el cráneo en vista ventral, la exposición es longitud pequeña y combinado formas < 31% de distancia anteroposterior de muesca anteorbital al canto del postorbital (0); intermedio, formas entre 50% y el 92% de esa distancia (1); formas grandes, entre 62% y 69% de esa distancia (2); muy grande, forma > 77% de esa distancia (3). **"?", no conserva porción del yugal.**
57. *Yugal.* — Grueso y resistente (0); tablilla delgada o incompleta o ausente (1). **"?" no conserva porción del yugal.**
58. *Borde dorsolateral de abertura interna del foramen infraorbitario.* — Formado por maxilar (0); formado por maxilar y lacrimal o yugal (1); formado por lacrimal o yugal (2); formado por el frontal (3). **"?", no se observa.**
59. *Borde ventromedial de abertura interna del foramen infraorbitario (ordenado).* — Formado por maxilar (0); formado por maxilar, palatinos y pterigoides (1); formado por palatino o pterigoides (2). **"?", no se preserva.**
60. *Placa maxilar infraorbitaria.* (ordenado) - ausente (0); presente pero pequeño (1), presente y grande (2). La placa de reborde infraorbitario del maxilar es la parte

posterior del maxilar subyacente a la órbita. **"0", no se observa.**

- 61.** *Punto más anterior del borde posterior del proceso supraorbital (ordenado).* — es el punto más anterior en el borde lateral del proceso postorbital (0); situado lateralmente, entre 70% y 74% de la distancia transversal del plano sagital en el borde lateral del proceso postorbital (1); ubicado aproximadamente a medio camino, entre 42% y el 61% de esa distancia (2); situados medialmente, situado en un punto < 34% de esa distancia (3). **"?", no se preserva a ambos lados.**
- 62.** *Proceso postorbital.* — Largo y proyectados posterolateralmente y ligeramente ventral (0); corto y dirigido ventralmente (1). **"?", para este carácter.**
- 63.** *Cresta infratemporal/subtemporal).* — Presente, placa curva de forma bien definida, en el borde posterior del surco para el nervio óptico (0); cresta no bien definida, la región es suavemente convexa (1). **"?" para este carácter.**

Región Facial

- 64.** *Región facial del cráneo, en vista lateral (ordenada).* — Cóncavo (0); plano (1); moderadamente arqueado dorsal (2); gran arco dorsal (3). **"0", para este carácter.**
- 65.** *Foramen infraorbitario dorsal del cluster anterior (ordenada).* — uno (0); dos (1); tres o más (2). **"?" para este carácter.**
- 66.** *Cuenca rostral.* — Ausente o mal definido (0); presente, situado medial y anteorbital muesca anterior proceso supraorbitario del frontal, mejor desarrollado medial y ventral donde el borde lateral del maxilar es muy delgado (1). **"0" para este carácter.**
- 67.** *Distancia transversal entre los bordes laterales de premaxila en muescas anteorbital (ordenadas).* — Pequeño, distancia < 48% el ancho de la rostro en las muescas anteorbital (0); intermedio, distancia entre 52% y 64% de la ancho anteorbital (1); ancho, distancia > que 78% ancho anteorbital (2). **"2", posee un 79 % de distancia.**
- 68.** *Premaxila anterior a los huesos nasales (ordenados).* — ampliamente separadas con

cráneo en vista dorsal, el espacio entre los bordes mediales de premaxila > 63% la anchura máxima de narinas óseos externos (0); estrecha separación, diferencia entre la premaxila entre 56% y 32% el ancho de las fosas nasales externos (1); separación ausente o casi, brecha < 28% el ancho de narinas (2). **"1", 41% del ancho.**

69. *Premaxila anterior a las aberturas nasales (ordenadas)*. — Es de forma plana o cóncava, una fosa de premaxilares sac (placa espiracular) (0); convexo transversalmente (1); formar distintos ejes o "eminencias premaxilares" con caras posteriores escarpadas en los bordes anteriores de las aberturas nasales (2). **"0", levemente cóncava.**
70. *Forámenes premaxilares (ordenados)*. — Ausentes (0); presentes, uno del lado derecho (1); dos del lado derecho (2); tres del lado derecho (3). **"1", solo se observa difusamente 1 del lado derecho.**
71. *Tamaño del agujero premaxilar (ordenada)*. — Derecha e izquierda subigual (0); izquierdo mayor que derecho (1); a la izquierda mucho más grande que la derecha (2). **"?", para este carácter.**
72. *Posición del foramen premaxilar*. — anterior a la muesca anteorbital y al borde anterior del proceso supraorbital (0); aproximadamente medial o posterior a la región de la muesca anteorbital, que es en el cruce del proceso supraorbital con el rostro (1). **"0", para este carácter.**
73. *Surco posterolateral del foramen premaxilar (ordenada)*. — Surco muy corto o ausente (0); presente y corto (1); presente y se extiende a nivel equivalente al medio de las aberturas nasales (2). **"?", para este carácter.**
74. *Premaxila*. — Restringido en posición medial adyacente al canal de mesorostral y apertura nasal (0); extendidos lateralmente cubriendo gran parte del proceso supraorbital (1). **"0", para este carácter.**
75. *Extremo posterior del proceso ascendente de la premaxila (ordenada)*. — Anterior o

en una línea transversal con el borde anterior del proceso supraorbital del frontal (0); anterior a la mitad de proceso supraorbital del frontal o a mitad de camino punto, muestra de proceso supraorbital (1); en línea con la mitad posterior del proceso supraorbital o proceso postorbital de frontal (2); en línea con el espacio entre proceso postorbital y punta anterior del proceso cigomático el escamoso ni en línea con el extremo anterior de este último proceso (3); en línea con el espacio entre la punta anterior del proceso zigomático del borde escamoso y anterior al piso de la fosa escamosa o el borde anterior del piso de la fosa escamosa (4); situado posterior al borde anterior del piso de la fosa escamosa (5); localizado posteriormente al borde anterior del piso de la fosa escamosa.(6). **"4", para este carácter.**

76. *Foramen Maxilar.* (foramen infraorbitario dorsal posterior)- Ausente (0); presente y uno, situado sobre el proceso supraorbitario del frontal (1); dos (2); agujeros ausente porque el techo del canal lleva ramas posteriores de la arteria maxilar interna y la división maxilar del nervio infraorbitario no es osificado (3).). **"?", no se preserva o no se observa.**

77. *Maxilar (ordenada).*- presente con el borde anterior del proceso supraorbital del frontal (0); cubre parcialmente el proceso supraorbital (1); cubre casi toda la superficie (2).). **"2", para este carácter.**

78. *Borde posterior del proceso ascendente del maxilar (ordenada).* — situado bien anterior al borde anterior de la órbita (0); en línea transversal con la mitad anterior del proceso supraorbital del frontal o en consonancia con el punto medio, muestra, de proceso supraorbital (1); en línea con la mitad posterior del proceso supraorbital o proceso postorbital de frontal (2); en línea con el espacio entre el proceso postorbital y la punta anterior del proceso cigomático escamoso y en línea con el extremo anterior de este último proceso (3); en línea con el espacio entre la punta anterior del proceso zigomático del borde escamoso y anterior al piso de la fosa escamosa o el

borde anterior del piso de la fosa escamosa (4); posterior al borde anterior del piso de la fosa escamosa (5).). **"5", para este carácter.**

- 79.** *Esquina anterolateral del maxilar que cubre proceso supraorbital del frontal.* — fina e igual en grosor a las piezas posteromediales (0); maxilar espesado en dirección posteromedial (1). **"0" para este carácter.**
- 80.** *Cresta maxilar (ordenada).* — Ausente (0); presente (1); forma cresta transversalmente comprimida y alta (2); cresta de arcos sobre y encierra una cavidad para el melón (3). **"1", para este carácter.**
- 81.** *Borde anterior de los nasales (ordenada).* — En línea transversal con incisivos, caninos o diastema intermedio (0); conforme a P1 (1); en línea con P2 o cerca de 18% de la total longitud rostral hacia el borde anterior del rostro (2); a anterior o en línea con el borde anterior del proceso supraorbital del frontal (3); en línea con la mitad anterior del proceso supraorbital del frontal o en consonancia con el punto medio del proceso supraorbital (4); en línea con la mitad posterior del proceso supraorbital o el proceso postorbital de frontal (5); en línea con el espacio entre el proceso postorbital y la punta anterior del proceso cigomático escamoso y en línea con el extremo anterior de este último proceso (6); en línea con el espacio entre la punta anterior del proceso zigomático del borde escamosal y anterior del piso de la fosa escamosa o el borde anterior del piso de la fosa escamosa (7); posterior al borde anterior del piso de la fosa escamosa (8). **"?" para este carácter.**
- 82.** *Borde Anterior de las aberturas nasales.*- en forma de V, premaxila poco a poco converge anterior a la línea media (0); En forma de U, premaxila abruptamente converge anterior a la línea media (1).). **"?" para este carácter.**
- 83.** *Maxilar (ordenada).* — En la región anterior de las aberturas nasales, maxilares están expuestos lateral a la premaxila (0); maxilar se expone en el extremo posterior del techo del canal mesorostral, medial a la premaxila y converge casi en la línea

media (1); igual a 1 excepto el maxilar expuesto también en el borde anterior de las aberturas nasales (2).). **"0" para este carácter.**

84. *Osículos.* — Ausente (0); presente, se encuentran en las esquinas anteromedial de las aberturas nasales, probablemente un derivado de la maxila (1).). **"0", ya que no se aprecia la conservación de dicha estructura.**

85. *Premaxilar derecho. (ordenado)* — Borde posterior aproximadamente en línea con el borde posterior del premaxilar izquierdo (0); premaxilar derecho extendido distintivamente más hacia la izquierda (1); derecho extendido mucho más allá que el de la izquierda (2). **"?" para este carácter.**

86. *Ancho transversal del premaxilar derecho inmediatamente anterior externos huesos nasales (ordenada).* — Claramente más estrechos que el premaxilar izquierdo (0); anchura del premaxilar derecho dentro del 10% de la anchura del premaxilar izquierdo (1); derecho más ancho, entre 130 y 145% de la anchura del premaxilar izquierdo (2); derecho mucho más amplio, ancho > 167% el ancho del izquierdo (3). **"?" el premaxilar izquierdo no está conservado en su porción posterior.**

87. *Premaxila derecho.* — Parte posterior a las aberturas nasales más anchos que la porción anterior a la apertura, con tabique nasal ángulo anterior y a la derecha (0); porción anterior más ancha que la parte posterior a la apertura nasal, tabique ángulo anterior y a la izquierda (1).). **"1" para este carácter.**

88. *Aberturas óseas externas de los nasales.*- Izquierda y derecha son del mismo tamaño (0); la izquierda es el doble o más el tamaño de la derecha (1). **"?", el vértex, está difuso por la degradación del material.**

89. *Cuenca Supracranial.* — Ausente (0); presente (1).). **"0" para este carácter.**

90. *Terminación posterior de la Premaxila.* — Extremo posterior adyacente al borde lateral de la abertura nasal (0); ángulo ligeramente lateral dando como resultado la siguiente secuencia, de lateral a medial, en un plano transversal: premaxilar, maxilar,

borde anterior de los nasales o mesetmoide (1). **"0" para este carácter.**

91. *Ángulo de premaxila anterior y huesos nasales, cráneo en vista lateral (ordenada).* — ángulo bajo, premaxila forma un ángulo $< 28^\circ$ con el borde lateral de la rostro (0); intermedio ángulo, forma un ángulo entre 30° y 40° (1) alto ángulo, forma un ángulo $> 45^\circ$ (2). **"?" para este carácter, ya que posee un ángulo aproximado a 53° .**
92. *Premaxila adyacente a la abertura nasal (ordenada).* — delgado dorsoventralmente y poroso internamente (0); pachyostotico, perpendicular a la dirección del rostro y pachyosteosclerotico con nasales y premaxila igualmente proyectadas dorsal y anterior (1); pachyostosis extrema, premaxila adyacente a nasales proyecto más lejos hacia fuera, parte anterior y dorsal (2). **"?" para este carácter.**
93. *Región etmoidea proximal.* — No visibles en vista dorsal, cubierta por nasales (0); expuestos dorsalmente (1). **"1" para este carácter.**
94. *Mesetmoide.*- Hueso en forma de T de formas con placa mediana de separación de vías nasales derecha e izquierdas, no toda la parte dorsal se divide por la placa mediana (0); lleva placa posterodorsal ampliada que no se divide por la media placa, placa mediana situada más ventralmente (1). Este hueso puede incluir partes de la lámina cribiforme y placas perpendiculares del etmoides. **"?", no está preservado.**

Tejido facial blando

95. *Forma de tejido blando de nasales externos.*— Medialuna, con ápices apuntados hacia delante (0); medialuna, con ápices señaló posteriormente, puede ser sesgada (1); rectangular (2); una hendidura longitudinal, podría ser levemente sigmoidal o ángulo (3); en forma de coma (4). **"?", tejidos blandos, no están disponibles.**
96. *Pasajes nasal externo distales al hueso (ordenados).* — Separados en dos, nasal externa separada de tejido blando (0); separado para la mayoría de longitud pero confluentes justo proximal al orificio (1); confluentes (2). **"?", tejidos blandos, no**

están disponibles.

97. *Orientación del tejido blando nasal en pasaje derecho.* — Orientada anterodorsalmente (0); orientado dorsalmente (1). No puede ser anotado para taxa que tienen poco tejido blando en la zona facial. En los taxones las narinas externas de tejidos óseos y blandos están en la misma posición. "?", **tejidos blandos, no están disponibles.**
98. *Bursa derecha posterior dorsal.* — pequeño (0); hipertrofiadas para formar el órgano del espermaceti (1). "?", **tejidos blandos, no están disponibles.**
99. *Melon (ordenado).*— Ausente (0); pequeño (1); hipertrofiado (2). "?", **tejidos blandos, no están disponibles.**
100. *Sacos aéreos distales,-* Ausente (0); Actualmente, situado inmediatamente distal a *museau singe* (1). Los sacos vestibulares se consideran homólogos a los sacos distales del paso nasal derecha del *physeteroideos*. "?", **tejidos blandos, no están disponibles.**
101. *Sacos distales izquierdo y derecho.* — Iguales en tamaño (0); derecho más grande, incluye *physeteridos* condición de no saco distal en las fosas nasales izquierda (1). "?", **tejidos blandos, no están disponibles.**
102. *Ligamento del espiráculo.* — Ausente (0); presente (1). "?", **tejidos blandos, no están disponibles.**
103. *Saco nasal posterior derecho (ordenada).* — Presente y alargado, en algunos casos llega a vértice osteológico (0); reducido y definitiva, nunca llega a vértice osteológico (1); ausente (2). Es el mismo que el frontal saco de *physeteroideos*. "?", **tejidos blandos, no están disponibles.**
104. *Sacos nasofrontales (ordenadas).* — Ausente (0); porciones posteriores al presente de fosas nasales (1); mismo estado anterior excepto sacos de extender

anterodorsalmente alrededor y luego delante de los conductos nasales; en vista dorsal ambos sacos nasofrontales forman de herradura (2). "?", **tejidos blandos, no están disponibles.**

- 105.** *Vestíbulo inferior.* — Ausente (0); formando un divertículo de pasos nasales posteriores ligamento espiráculo (1). "?", **tejidos blandos, no están disponibles.**
- 106.** *Sacos premaxilares.*— Ausente (0); formando el divertículo más proximal de las vías nasales; se extienden anterior adyacente a la superficie dorsal de la premaxila (1). "?", **tejidos blandos, no están disponibles.**
- 107.** *Sacos accesorios.*— Ausente (0); formando un pequeño divertículo del vestíbulo inferior y se extiende anterolateralmente alrededor de la fijación del ligamento espiráculo al premaxilar (1). "?", **tejidos blandos, no están disponibles.**

Vértex y áreas adyacentes a las narinas

- 108.** *Inflexión de proceso ascendente de la premaxila.* — Ausente, borde lateral del premaxilar es bastante recto o curvado suavemente (0); presente, el borde lateral del extremo posterior de la premaxila es sigmoidal con una férula anterior del maxilar superior que emargina el borde posterior del premaxilar y divide en una placa posterolateral y una tablilla posteromedial (1). . "1" **para este carácter.**
- 109.** *Posición de inflexión de la premaxila (ordenada).* — en línea transversal con P1 (0); en línea con P2 o cerca de 18% de la longitud rostral total hacia el borde anterior del rostro (1); anterior o en línea con el borde anterior del proceso supraorbital del frontal (2); en línea con la mitad anterior del proceso supraorbital del frontal o en consonancia con el punto medio, muestra, de proceso supraorbital (3); en línea con la mitad posterior del proceso supraorbital o proceso postorbital de frontal (4); en consonancia con la diferencia entre el proceso postorbital y la punta anterior del proceso zigomático del escamoso o en línea con el extremo anterior de este último

proceso, el espacio está ausente en algunos taxa (5); en línea con el espacio entre la punta anterior del proceso zigomático del borde escamoso y anterior al piso de la fosa escamosa o el borde anterior del piso de la fosa escamosa (6); posterior al borde anterior del piso de la fosa escamosa (7). **"4" para este carácter.**

110. *Hendidura premaxilar.* — ausente (0); en parte presente, posterior al proceso ascendente del premaxilar y lleva una hendidura distinta que se origina en el borde posterior de la premaxila y continúa a la división anterior de la premaxila en dos (1); presente pero la hendidura es poco profunda (2). En Odontoceti, la grieta comienza en la férula anterior del maxilar superior y ayuda a dividir la placa posterolateral de la férula de posteromedial. **"0" para este carácter.**

111. *Premaxila adyacente al borde posterior de la abertura nasal (ordenada).* — Claramente no proyección maxilar (0); proyección de premaxila maxilar (1); premaxila grandemente habían ampliada lateralmente, región entre el borde lateral de la premaxila derecha y supraoccipitales es parcialmente cerrados (2). **"?" para este carácter.**

114. *Orificio Nasal.* — Ausente (0); Actualmente, una extensión anterior de fosas nasales y forma un bolsillo oculto en el maxilar sólo dorsal a la sutura maxilar/palatino; pared intermedia de bolsillo está formada por el vómer (1). **"?" para este carácter.**

115. *Extremo posterior del proceso nasal de la premaxila (ordenado).* — Posición frontal y parcialmente dorsal, relativamente anterolateral (0); cara anterior (1); cara anteromedial (2). **"?" para este carácter,**

116. *Huesos nasales (ordenados).* — Dos (0); uno (1); ninguno (2). **"?" para este carácter.**

117. *Sutura entre nasales derecho e izquierdo, frontal derecho e izquierdo o parietal derecho e izquierdos (ordenadas).* — Cambió de puesto hacia la derecha (0); situado

en la línea media (1); cambió de puesto hacia la izquierda (2). Estado de carácter "1" es probablemente la condición primitiva de Cetacea y Artiodactyla; sin embargo, el carácter se codificó con una sutura en el lado derecho como estado "0" para llevar a cabo el ordenamiento de los Estados en los análisis filogenéticos. **"?" para este carácter.**

118. *Espesor dorsoventral del borde anterior del nasal (ordenada).* — muy fino, nasal es < 82% de la anchura nasal anterior (0); espesor grueso, nasal entre 100% y el 173% de la anchura nasal (1); % > 200 muy grueso, ancho nasal (2). **"?" para este carácter.**

119. *Vista dorsal de nasales.* — Bordes anteriores rectos en un plano transversal (0); con punto medio y un espacio a cada lado entre el premaxilar y nasal (1). La forma de los nasales se basa en la superficie dorsal. **"1" para este carácter, solo visible nasal izquierdo.**

120. *Nasales (ordenada).* — Alargado anteroposterior placa o bloque (0); muestra en una placa casi vertical con la fosa en la superficie ventrolateral para saco nasal posterior (1); la fosa bien excavada con el borde dorsal delimitado (2). **"0" para este carácter.**

121. *Superficie dorsal de nasales.*— Porciones mediales claramente superiores a las porciones laterales (0); forma una superficie bastante plana tabular (1); porciones mediales grandemente deprimidas formando un canal mediano inmediatamente posterior a las aberturas nasales (2); convexo pero sin un obvio canal mediano o elevación (3). **"1" para este carácter.**

122. *Máxima anchura transversal de ambos nasales (ordenado).* — < 37% de la anchura máxima de las narinas óseas externas (0) muy estrecho, estrecho, ancho entre 55% y el 89% de la anchura de nasal (1), dentro del 10% de la anchura de nasales (2); ancho, anchura entre 123 y 140% el ancho nasal (3), muy amplio, entre 152 y 160% la anchura nasal (4); extremadamente amplio, anchura > 188% el ancho de nasal

óseos externos (5). "?" para este carácter.

123. *Ancho combinado del borde posterior de los nasales (ordenada).* — ancho, anchura > 150% la anchura máxima de nasal óseos externos (0); subigual, de narinas externas, anchura entre 85% y 135% el ancho de nasal (1); estrecho, ancho entre 79% y el 50% del ancho de nasal (2); muy estrecho, ancho entre 44% y 39% el ancho de nasal (3); extremadamente estrecho, ancho < 31% el ancho de nasal (4). "?" para este carácter.

124. *Sutura frontal/nasal.* — Aproximadamente recto transversal (0); frontal tiene cuña anterior entre los extremos posteriores de nasales (1). "?" para este carácter.

125. *Posición del borde posterior de los nasales (ordenada).* — Apenas anterior a o en una línea transversal con el borde anterior del proceso supraorbital del frontal (0); en línea con la mitad anterior del proceso supraorbital del frontal o en consonancia con el punto medio del proceso supraorbital (1); en línea con la mitad posterior del proceso supraorbital o proceso postorbital de frontal (2); en línea con espacio entre proceso postorbital y la punta anterior del proceso cigomático escamoso ni en línea con el extremo anterior de este último proceso (3); entre anterior la punta del proceso zigomático del borde escamoso y anterior del piso de la fosa escamosa o borde anterior del piso de la fosa escamosa (4); posterior al borde anterior del piso de la fosa escamosa (5). "?" para este carácter.

126. *Altura de porciones posteriores de nasales en relación con el borde lateral del maxilar superior (ordenada).* — aproximadamente igual a la altura de la base del rostro; altura nasal entre 92% y 139% la altura rostral (0); elevado por encima del rostro, altura de nasales entre 156 y 203% la altura rostral (1); muy elevado, altura de nasales entre 229 y 282% la altura rostral (2); extremadamente elevado, altura de nasales entre 354 y 420% la altura rostral (3); nasales de la torre por encima de la parte facial del cráneo, altura de nasales > 548% la altura rostral (4) 27. "1" para

este carácter.

- 127.** *Frontales (ordenadas).* — Menor de nasales (0); misma altura que nasales (1); superior de nasales (2). **"?" para este carácter.**
- 128.** *Frontal posterior a nasales y entre la premaxila (ordenada).* — Más que la anchura máxima transversal a través de nasales (0); el mismo ancho que nasales (1); menor de nasales, maxilar expandido posterior medialmente a las nasales (2). **"?" para este carácter.**
- 129.** *Exposición dorsal de frontales* — Bastante plano con una separación entre derecha e izquierda frontal oculto (0); frontales son nodulares con distinta separación surco en línea media (1). **"?" para este carácter.**
- 130.** *Pared anterodorsal del neurocráneo.* — formado por el frontal (0); en su mayoría formado por maxilar (1). **"0" para este carácter.**
- 131.** *Supraoccipitales (ordenado).* — A continuación de los frontales y nasales, cualquiera es mayor (0); en el mismo nivel que los frontales y nasales (1); superior a los frontales y nasales (2). **"1" para este carácter.**
- 132.** *Maxilar en la superficie dorsal del cráneo.*— No en contacto con supraoccipitales o cresta nucal posterior, maxilar claramente separado por frontal y/o parietal (0); contacto actual, maxilar alcanza la cresta nucal o supraoccipitales (1). **"1" para este carácter.**

Fosas temporales, cigomático, occipucio

- 133.** *Cresta temporal* — Superficie Dorsal adyacente a la cresta es casi horizontal, la cresta parece ser dirigida lateralmente (0); superficie dorsal es cóncava y la superficie de la fosa temporal por debajo de la cresta caras casi totalmente lateral, la cresta parece ser orientado dorsolateralmente (1). **"?" para este carácter.**
- 134.** *Cresta temporal (ordenada).* — en posición posterior, cubiertas por frontal sobre el tercio anterior o más de la fosa temporal (0); en el borde posterior del proceso

supraorbital del frontal (1); extremo lateral de la cresta temporal en la superficie dorsal del proceso supraorbital (2); toda cresta en la superficie dorsal del proceso supraorbital (3). **"?" para este carácter.**

135. *Techo de la fosa temporal.* — Frontal (0); frontal pero con abertura grande a través de la cual maxilar y premaxilar está expuesto; márgenes de la ventana están formados por un anillo frontal (1). **"?" para este carácter.**

136. *Vista lateral sutura frontal parietal*— Sutura bastante recta (0); porción dorsal de la sutura acentuada y extendida muy anteriormente de modo que el punto más anterior del parietal es anterior el punto más posterior del premaxilar (1). **"?" para este carácter.**

137. *Parietales en vista dorsal (no ordenado).* — Contacto en la línea media o se separan por un interparietales (0); están en el techo del cráneo pero son visibles como pequeñas áreas triangulares en los bordes de la constricción presupuestaria, supraoccipitales traslapados con parietales y levemente ocultos (1); están totalmente ausentes en el techo del cráneo (2); visibles sólo como áreas triangulares dorsolaterales a los supraoccipitales, supraoccipitales no se superponen al parietal pero se separan y contactan a lo largo de una sutura irregular (3). **"?" para este carácter.**

138. *Interparietales.* — Presente (0); ausente o fusionado así que no es distinguible de parietal y frontales (1). **"?" para este carácter.**

139. *Corte transversal a través de la región intertemporal, incluyendo parietales (ordenados).* - Sección ovoide con cresta sagital (0); cresta sagital pero ovoide ausente (1); aplastado ventralmente y parte dorsal extendido lateralmente, parte ampliado es redondeado más en sección transversal (2); parte dorsal es expandido, sobresale más porciones ventrales, y borde lateral de la superficie dorsal es un canto agudo (3). **"?" para este carácter.**

- 140.** *Longitud de región intertemporal, vista ventral del techo del cráneo con basicranium excluida (ordenada).* — Región intertemporal ausente o corta, canal en frontales, olfativa tallo y bulbos es < 15% de la longitud del borde posterior de los senos nasales dorsales al borde posterior del cráneo (0); el canal es entre 18% y el 35% de esa longitud (1); mucho, canal > 44% de esa longitud (2). **"?" para este carácter.**
- 141.** *Espesor dorsoventral de la región intertemporal (ordenado).* — Delgado, grueso es < 25% la altura máxima del cráneo, medida desde la muesca intercondiloidea al punto más dorsal de los supraoccipitales (0); grueso, espesor entre 30% y el 43% de la altura del cráneo (1); muy grueso, grueso > 54% de la altura del cráneo (2). **"?" para este carácter.**
- 142.** *Punto más anterior del supraoccipital, en vista dorsal (ordenado).* — En línea transversal con el espacio entre el borde posterior del cráneo y el borde anterior del piso de la fosa escamosa (0); en línea con el espacio entre el borde anterior del piso de la fosa escamosa y la punta anterior del proceso zigomático del escamoso (1); en línea con el espacio entre el borde anterior del proceso zigomático del escamoso y el punto anterior más a lo largo del borde posterior del proceso supraorbital del frontal (2); en conformidad con el proceso supraorbitario del frontal (3); en línea con o anterior al borde anterior del proceso supraorbital del frontal; borde anterior del proceso supraorbital es tomado en su punto más medial (4). **"?" para este carácter.**
- 143.** *Abultamiento pronunciado anterior de la exposición del alisfenoide en fosa temporal.* - , ausente (0); presente (1). **"?" para este carácter.**
- 144.** *Alisfenoide.* — Ampliamente expuesto, lateralmente a la fosa temporal (0); superficie lateral es ampliamente comprometida por el parietal para que sólo una estrecha franja en el borde ventral de la fosa temporal sea visible en la vista lateral (1). **"?" para este carácter.**
- 145.** *Proceso cigomático del escamoso.* — dirigido anteriormente (0); dirigido

anterolateralmente (1). "?" para este carácter.

146. *Borde dorsal del proceso cigomático, vista lateral.*- suavemente convexo dorsalmente (0); cerca del extremo anterior hay un reborde dorsal distinto o proceso, brida generalmente se articula con el frontal (1); cóncavo dorsalmente (2). "?" para este carácter.

147. *Marginación del borde posterior del proceso cigomático por la fosa del músculo esternocleidomastoideo, cráneo en vista lateral (ordenada).* — Ausente, borde posterior forma casi un ángulo recto con el borde dorsal del proceso cigomático del escamoso (0); marginación leve (1); profunda marginación (2). "?" para este carácter.

148. *Ancho lateral del escamoso al exoccipital, en vista posterior (ordenado).* — estrecho, expone parte de escamoso < 14% la distancia entre el plano sagital y borde lateral del exoccipital (0) intermedio anchura, anchura entre 16% y el 35% de esa distancia (1); ancho, anchura entre 40% y 70% de esa distancia (2); % de > 129 ancho muy ancho, la distancia entre el plano sagital y borde lateral del exoccipital (3). "?" para este carácter.

149. *Profundidad de la fosa escamosa (ordenado).* — Ausente o muy superficial, profundidad de fosa < 52% la distancia horizontal desde el borde dorsal del hueso malar hasta el punto por encima de la parte más profunda de la fosa escamosa (0); superficial, profundidad entre 55% y 91% esa distancia (1); profundo, profundidad entre 98% y 168% esa distancia (2); muy profunda, profundidad superior a los 180% esa distancia (3). "?" para este carácter.

150. *Perfil longitudinal del piso de la fosa escamosa.* — Altamente sigmoideas, cóncava posteriormente en la región de la fosa escamosa secundaria pero convexo anterior (0);

- parte cóncava levemente sigmoidal, posterior, pero no forma un hoyo discreto (1); plana (2); convexa (3). **"?" para este carácter.**
- 151.** *Piso de la fosa escamosa.* — Mismo espesor dorso ventral anterior y posterior (0); se complica posteriormente (1). **"?" para este carácter.**
- 152.** *Prominencia escamoso* — Ausente (0); Constituye una proyección medial sobre la cresta que forma el borde lateral de la fosa escamosa, es continuo con un canto dorsoventral en la pared lateral de la fosa escamosa (1). **"?" para este carácter.**
- 153.** *Borde ventral del proceso zigomático del escamoso en vista lateral.* — Cóncava ventralmente (0); recta (1); convexo ventralmente (2). **"?" para este carácter.**
- 154.** *Proceso postglenoide en vista lateral (ordenado).* — formas cónicas ventralmente hasta el punto (0); lados anteriores y posteriores casi paralelos con el extremo ventral cuadrado (1); mismo como estado "1", excepto que el diámetro anteroposterior de postglenoid proceso es muy amplia (2). **"?" para este carácter.**
- 155.** *Borde anterior del supraoccipital en vista dorsoposterior (ordenada).* — Triangular, apuntado hacia delante (0); semicircular (1); rectangular (2). **"0" para este carácter.**
- 156.** *Cresta lambdoidal del supraoccipital.* — Horizontal y lateralmente, domina la fosa temporal (0); dirigida dorsolateralmente, no o sólo ligeramente sobresaliendo de fosas temporales (1); muy baja y no dirigida de cualquier manera (2). **"1" para este carácter.**
- 157.** *Pared posteromedial de la fosa temporal.* — Visible en vista dorsal (0); oculta en vista dorsal por los bordes laterales de los supraoccipitales (1). **"?" para este carácter.**
- 158.** *Escudo occipital.* — Suavemente convexo o cóncavo (0); cresta sagital distinta de los bordes (1). **"0" para este carácter.**
- 159.** *Fosa condilar dorsal (ordenado).* — Ausente (0); anterodorsalmente presente, situada sobre el borde dorsal del cóndilo (1); presenta y formando un pozo profundo (2). **"?" para este carácter.**

Basicráneo Anterior

- 160.** *Seno anterior (ordenado).* -Ausente (0); presente pero corto (1); alargado con el canal correspondiente en el maxilar superior (2). **"?" para este carácter.**
- 161.** *Palatino.* — Relativamente delgado, parte posterior del suelo de la cavidad nasal (0); grueso, forma parte de la pared anterior de las fosas nasales (1). **"?" para este carácter.**
- 162.** *Palatino (ordenado)* — Expuesto ventralmente (0); parcialmente cubiertos por pterigoideo en su exposición medial y lateral (1); superficies ventrales cubiertas totalmente por pterigoides (2). **"?" para este carácter.**
- 163.** *Palatino (ordenado)* — Superficie ventral plana o convexa (0); Fosa para el extremo anterior del seno pterigoideo (1); bien desarrollado, la fosa divide al palatino en láminas mediales y laterales (2). **"0" para este carácter.**
- 164.** *Lamina lateral del palatino.* — Libre de o suturada al maxilar (0); fusionada al maxilar superior (1). **"?" para este carácter.**
- 165.** *Sutura pterigoideo/palatino en vista ventral (ordenado).* — Ángulo anterolateralmente (0); casi transversal, pterigoideos forman una parte substancial de la cresta subtemporal (1); anteromedialmente ángulo (2). **"?" para este carácter.**
- 166.** *Fosa del seno pterigoideo (ordenado).* — ausente o no puede ser distinguido de la parte anterior de la fosa de *cavum tympanicum* (0); borde anterior, presente aproximadamente en línea con el borde anterior del foramen oval permeable (1); bien presente y extendido anterior foramen oval (2); extendido anterior borde anterior de la órbita (3). **"?" para este carácter.**
- 167.** *Lámina lateral (placa exterior o duplicación externa) del pterigoides (ordenado).* — presente (0); parcial, restringida a la región lateral al proceso hamular (1); ausente (2). **"?" para este carácter.**
- 168.** *Cresta subtemporal*— El alisfenoide o pterigoideo presenta marcas en el borde lateral

de la fosa pterigoidea (0); subtemporal, cresta ausente, fosa pterigoidea extendida lateralmente en la región orbital (1). "?" **para este carácter.**

169. *Lámina inferior del pterigoides.* — Ausentes o restringidos al extremo anterior de la cavidad del seno pterigoides (0); presentar y pisos de la mayor parte de la cavidad sinusal (1). "?" **para este carácter.**

170. *Lámina superior del pterigoideo (ordenado).* — presente y cubre la mayor parte de la exposición ventral de alisfenoides (0); ausente de la región esfenoidal pero presentes en la región orbital (1); parcialmente ausente de región orbital (2); totalmente ausente de la región orbital (3). "?" **para este carácter.**

171. *Parte posterior de la fosa del seno pterigoides, región inmediatamente anterior a la salida de la rama mandibular del nervio trigémino (ordenado).* — una sola fosa (0); dividido en una más pequeñas y menos profunda de la fosa posterior y una fosa profunda anterior extendida mucho más grande por una cresta baja (1); mismo como estado «1» excepto dividida por una cresta alta (2). "?" **para este carácter.**

172. *Lóbulo preorbital del seno pterigoideo (ordenado).* — ausente (0); presente pero pequeño (1); presente y amplio (2); amplio y forma una distinta excavación anterior del agujero óptico (3); posterodorsalmente amplio y extendido sobre los frontales a techar por maxilar (4). "?" **para este carácter.**

173. *Lóbulo postorbital del seno pterigoideo (ordenado).* — Ausente (0); presente pero pequeño (1); presente y amplio (2); amplio y forma prominentes fosas en la superficie ventral del proceso supraorbital del frontal posterior al agujero óptico (3). "?" **para este carácter.**

174. *Fusión de lóbulos orbitales del seno pterigoides dorsal del nervio óptico.* — Ausente (0); presente (1). "?" **para este carácter.**

175. *Proceso hamular del pterigoides.* — como férula (0); sólido, subcónico y largo (1); hueco y excavado por senos pterigoideos, lateral lado altamente cóncava, puede o no

tener láminas laterales e inferiores (2); placas horizontales finas de la forma (3); ausente (4). "?" **para este carácter.**

176. *Proceso hamular del pterigoides.*- Redondeado más en vista ventral (0); posee quillas anteroposteriores (1). "?" **para este carácter.**

177. *Punto más posterior del proceso hamular de pterigoides o intermedio de pterigoides si el proceso hamular es ausente (ordenado).* — En línea transversal con la mitad de la órbita (0); en conformidad con el proceso postorbital (1); en línea con el borde anterior del proceso zigomático del escamoso (2); en línea con la media del proceso cigomático (3); en consonancia con el proceso postglenoide (4). "?" **para este carácter.**

Basicráneo posterior

178. *Fosa para senos pterigoideos en alisfenoide posterior al surco para la rama mandibular del nervio trigémino (ordenado).* — Ausente, hueso es plano o no osificado debido a agrandamiento interno foramen oval permeable (0); fosa poco profunda (1); fosa profunda subcircular (2). "?", **aun cuando el aliesfenoide no está presente, pero si una lámina del basiesfenoide.**

179. *Proceso falciforme del escamoso.*- aplanado con una amplia base (0); en forma de barra con base estrecha (1); poco desarrollado o ausente (2). "?" **para este carácter.**

180. *Proceso falciforme del escamoso.* — Superficie medial suturada a la lámina lateral del pterigoides (¿); no suturada (1). "?" **para este carácter.**

181. *Receso tímpano-escamosal (ordenado)* — Ausente (0); ausente pero una fosa rectangular pequeño proceso sigmoidea del presente timpánico, su eje transversal, y está situado medial al proceso postglenoide del escamoso (1); presente y grande, formando una fosa triangular medial y anteromedial al proceso postglenoide (2); muy grande, forma la fosa grande que bordea todo borde medial de la fosa glenoidea (3). "?" **para este carácter.**

- 182.** *Borde lateral del seno medio.*- Liso (0); afilado (1). **"?" para este carácter.**
- 183.** *Posición de la sutura alisfenoide/escamoso, cráneo en vista ventral.* — anterior externo al foramen oval del agujero o ranura homóloga (0); corre a lo largo del surco de la rama mandibular del nervio trigémino, o sólo posterior a él (1); justo medial al borde anterior del piso de la fosa escamosa, ranura situada enteramente en el alisfenoide (2). **"?" para este carácter.**
- 184.** *Ranura para la rama mandibular del nervio trigémino.* — dirigida lateralmente y es totalmente posterior a la fosa pterigoidea del seno (0); extremo lateral del surco envuelve lateralmente en la parte posterior de la fosa pterigoidea del seno y se abre sobre todo anterior (1). **"?" para este carácter.**
- 185.** *Parte posterior ventral del escamoso al proceso postmeatico (ordenado).* — Gran área de hueso laminado, aparece externamente como suturas múltiples (0); pequeña área de hueso laminado restringido al borde ventrolateral del escamoso (1); sin hueso laminado (2). **"?" para este carácter.**
- 186.** *Hiato craneal (ordenado).* — Ausente, contacto nucal petroso medial o parcialmente separada por estrechas fisuras (0); presente, amplio espacio entre la nuca y ambos petroso y escamoso (1); presente pero limitado, una proyección medial parietal divide parcialmente a la fenestra (2); ausente, contacto parietal basiesfenoide o nucal dividiendo la ventana en dos, un anterior foramen oval permeable y una gran apertura posterior (3); ausente y posterior apertura en estado "2" se subdividen en varios agujeros más pequeños para nervios y vasos sanguíneos (4). **"?" para este carácter.**
- 187.** *Fosa periotica.* — En forma de cuenco (0); tiene el filo transversal que divide en porciones anteriores y posteriores (1). **"?" para este carácter.**
- 188.** *Hueco suprameatal del escamoso (ordenado).* — Ausente (0); presente pero poco profundo, situado dorsolateral al proceso espinoso del escamoso (1); forma una excavación dorsolateral profunda en el escamoso (2). **"?" para este carácter.**

- 189.** *Foramen espinoso.* — Ausente (0); presente, situado en la esquina anteromedial de la parte anterior de la fosa periótica cerca o en la sutura parietal escamoso (1). **"?" para este carácter.**
- 190.** *Parte posterior de la fosa periótica.* — Parte posteromedial contiene una fosa profunda, grande (0); la fosa presente pero poco profundas (1); la fosa es muy comprimida y forma una abertura estrecha o un agujero ciego pequeño (2); la fosa ausente, porción posterior de la fosa periótica es de profundidad uniforme (3). **"?" para este carácter.**
- 191.** *Proceso zigomático de escamoso (ordenada).* — Muy corto, longitud de proceso < 92% de la anchura máxima de la cavidad glenoidea (0) corto, longitud entre 103% y 162% de la anchura de la cavidad glenoidea (1) longitud intermedia, longitud entre 171 y 189% de la anchura de la cavidad glenoidea (2), largo, longitud entre 198 y 271% de la anchura de la cavidad glenoidea (3); muy largo, de longitud > 300% de la anchura de la cavidad glenoidea (4). **"?" para este carácter.**
- 192.** *Meato auditivo externo.* — Ancho (0); estrecho (1). **"?" para este carácter.**
- 193.** *Vómer.* — Borde Posterior termina en o en el borde anterior de basisfenoide (0); termina en la nuca que cubre basisfenoide en la sutura ventral (1). **"1" para este carácter.**
- 194.** *Cresta basioccipital.* - Estrecha transversalmente (0); ancha y bulbosa (1). **"0" para este carácter.**
- 195.** *Fosa de músculo rectus capitis anticus.* — Ausente o poco desarrollada (0); presente con un borde bien definido anteriormente (1). El borde anterior forma un filo curvado que se une lateralmente a la cresta de la nuca y curva posteromedialmente para unirse a su contraparte en el plano sagital. **"?" para este carácter.**
- 196.** *Extremo posteroventral de la cresta basioccipital.*— Redondeado (0); forma un reborde separado, un pliegue estrecho separa dorsalmente del resto de la cresta de la

nuca (1); brida distinto que se proyecta posteriormente (2); cresta de la nuca separadas por una muesca pronunciada sin interrupciones (3). **"1" para este carácter.**

197. *Ángulo formado por las crestas basioccipitales en vista ventral (ordenado).* — paralelo con ningún ángulo formado (0); 15° a 40° (1); 45° a 68° (2); 74° a 90° (3); > 100° (4). **"1" para este carácter.**

198. *Foramen hipogloso.* — Separación entre el espesor hueso y del agujero yugular, o vena yugular muesca (0); separación ósea muy delgada o ausente, en el último agujero hipogloso caso llega a ser confluyente con agujero yugular (1). **"?" para este carácter.**

199. *Muesca yugular, diferencia entre proceso paroccipital y cresta nucal.* — muesca abierta, apertura y profundidad de la ranura son aproximadamente iguales (0); estrecha -, la profundidad es mucho mayor que la anchura de apertura (1). **"0" para este carácter.**

200. *Proceso paroccipital, cráneo en vista ventral (ordenado).* — posterolateralmente angular, se extiende posterior al borde más posterior del cóndilo (0); borde posterior en la línea transversal, con el borde posterior del cóndilo (1); borde posterior es bien anterior borde posterior del cóndilo (2). **"2" para este carácter.**

DESDE ESTE PUNTO LOS CARÁCTERES (201 a 305) SE REFIEREN A ESTRUCTURAS NO PRESERVADAS EN EL EJEMPLAR MMLPv 1245, CODIFICANDO CADA UNO COMO "?".

306. *Margen dorsal del mesetmoides (ordenado).*— Por debajo del nivel de la premaxila adyacente (0); ras con o casi al ras con el premaxilar (1); claramente sobre el nivel de la premaxila adyacente (2). **"?" para este carácter.**

307. *Distancia en línea recta entre el punto más posterior del premaxilar derecho a lo largo de la abertura de las narinas externas óseas y el nasal derecho (ordenado).*—

Premaxilar derecho y nasal, contactan entre sí o son separadas por un espacio estrecho < 15% de la anchura máxima de las narinas óseas externas (0); separación intermedia, distancia entre 17 y 50% de la anchura máxima nasal (1); la distancia es > 60% de la anchura máxima nasal (2). **"0" para este carácter.**

308. *Orientación del maxilar porción medial situada a cada lado del vértex (ordenado).*— Enfrenta principalmente lateral (0); enfrenta principalmente dorsolateralmente (1); enfrenta principalmente dorsal (2). **"0" para este carácter.**

309. *Cuña profunda de supraoccipitales o interparietales entre frontales en vértex.*— Ausente (0); presente (1). **"0" para este carácter.**

310. *Margen Lateral del surco posterolateral.*—Bajo (0); Alta y consecuentemente el surco posterolateral es profundamente arraigado (1). **"?" para este carácter.**

311. *Surco sagital profundo en la mitad del occipital.*— Ausente (0); presente (1). **"0" para este carácter.**

312. *Lado más largo de las caras nasales (ordenado).*— Dorsal (0); principalmente anterodorsal (1); principalmente hacia delante (2). **"?" para este carácter.**

313. *Occipital (ordenado).* — Cóncavo (0); plano o casi (1); convexo (2); bulboso con espacio inflado (3). **"1" para este carácter.**

314. *Diámetro del diente más grande (ordenado).* — Grande, máximo diámetro del diente $\geq 20\%$ del ancho máximo de las narinas óseas externas (0); intermedio, 20% ancho de nasal > diente diámetro $\geq 10\%$ (1); pequeña, ancho de nasal de diente diámetro < 10% (2). **"?" para este carácter.**

315. *Diente posterior inferior (ordenado).*— Ápice no doblados hacia atrás (0); ápice ligeramente doblados hacia atrás lingualmente (1); ápice fuertemente doblados hacia atrás lingualmente (2). **"?" para este carácter.**

- 316.** *Porción porcelanosa de la premaxila orientación (ordenado).*— Se orienta sobre todo lateralmente y ligeramente dorsal (0); enfrenta dorsolateralmente (1); se enfrenta dorsalmente (2); dorsomedialmente al rostro (3). **"2" para este carácter.**
- 317.** *Premaxila entre surcos anteromediales emanados desde la fosa premaxilar (triángulo de premaxilar).*— Convexa transversalmente y asciende hacia la línea media (0); subida hacia la línea media sino cóncavas transversalmente (1); plano o cóncavo, puede levantarse un poco hacia la línea media pero no notablemente (2). **"?" para este carácter.**
- 318.** *Canal o agujero cerca del extremo posterior del proceso nasal del premaxilar junto a la sutura con el maxilar (ordenado).*— Ausente (0); presente, el agujero se produce entre el maxilar lateralmente y el premaxilar medial, lateral o simplemente anterior las narinas externas huesudas, un surco continúa posteriormente en el maxilar superior (1); mismo como estado "1" pero el medial del maxilar superior en el surco desde el foramen es rizado para convertir parte del surco en un canal (2). **"?" para este carácter.**
- 319.** *Surco posteromedial de la premaxila.* —Presente (0); ausente o apenas visible (1). **"1" para este carácter.**
- 320.** *Premaxila anterior aberturas nasales.*— Son planas o cóncavas anteroposteriormente, forman una fosa del saco premaxilar (placa espiracular) (0); Anteroposteriormente convexas (1). **"0" para este carácter.**
- 321.** *Esquina anterolateral de nasal (ordenado).*— Carece de un proceso distinto (0); lleva un fino proceso que se extiende hacia delante pero no inflado (1); tiene un proceso distinto, inflado que disminuye en anchura anterior y ventralmente, en vista lateral, el ángulo entre la cara dorsal y anterior del proceso se completa (2); igual a la del estado "2" pero en vista anterior, existe un pliegue que es orientado dorsomedialmente y separa el proceso distinto del resto de la nasal (3). En taxones

con nasales ese techo de la cavidad nasal, el pliegue sería en la superficie ventral del nasal, aunque hasta ahora sólo se ha observado en taxa con nasales muy reducidos.

"?" para este carácter.

322. *Cresta para-bulla cresta del proceso anterior.*— Ausente (0); presente, se produce en el margen ventral del lado lateral del proceso anterior, muestra de cursos y bombea lateralmente. A diferencia de la cresta ventrolateral de Mysticeti, este canto proyecta lateralmente no ventralmente (1). "?" para este carácter.

323. *Parte posterior de la sutura entre nasales.* — Bastante plana (0); marcada por una profunda hendidura (1). "?" para este carácter.

324. *Mitad medial del saco de la fosa premaxilar (ordenada).* — Excavado claramente más de la mitad lateral y la superficie se orienta dorsomedialmente (0); en el mismo nivel que la mitad lateral o bastante planas principalmente hacia dorsal, extremo margen medial puede ser un poco hacia arriba (1); asciende para formar una cresta prominente, longitudinal (2). "1" para este carácter.

Matriz Filogenética
Por taxón y sus correspondientes valores por carácter

```

Bos_taurus -00100000552000-10000001410000-1011-0120010103023-
50000000000011100-0-0-----0-00--0--001-000?000400-00-0200000-00-00101031301-2-
0020-00001300000000(0 1)(0 1)2000000-(0 1)0-000-20-0-----41(1 2)-2---1-13----
100----0-200---0--?-----0?000?0-10200-100330-1100302?02??030?0020-0--1-0-0-----
1100---2--0(1 2)00300(0 1)10(0 1)3(1 2)0001000010100-10-0-0--0-----0-0-

Sus_scrofa -00100010552002-000000015100(0 1)0-201?-
0240100103003-50000010000310001-0-0-----0-00--0--001-0001000200-00-0200000-00-
00101011200-2-0020-1-0011020000200120(0 1)--11-01-000-20-0-----312-2---0-11-1--
101----0-200---0--1-----0?00130-01200-002330-110010200-----0-----01-0--1-0-0-----
1100---2--0100(1 2)000001(3 4)20001000000110-10-0-0--00-----0-

Hippopotamus_amphibius -011000015520-0(0 1)00200001410000-2011-
0230100103023-5100000000020101(0 1)0-0-0-----0-00--0--001-000(1 2)00?30?-00-
0200000-00-001000(1 2)1202-0-0020-1-00100200002023(1 2)110011-11-000-20-0-----
313-2-0-0-01--?-000-----0-200---0????????????????????-???330-0001302?0-?-00010?01-
??-1-0-0-----0-00---2--0100100010?200001001000100-10-0-0--0-----0-

Georgiacetus_vogtlensis -?0000010(1 2)(1 2)2000-000000?05101??01101-??(3
4)0110(0 1)11002-5?0000?00?2210000-210----0-01--100001-?0?000??????????????0-
00?0010003220002-0?20?1-00?0(1 2)200010?0(2 3)2?10011-?0(0 1)000-21-001-(0 1 2)(0
1 2)-4-21010?0103????310?0000002??0??(1 2)0?00(1 2)-
00??00?001020?????????0????1?????????30?00010??10?????001012?000??00??0(2 3 4)(0
1)?0000(4 5)?????????????????0-0--00-----0-

```


Mammalodon colliveri -?0010001(4 5)(4
5)30020000??0?111000?010?0040020111103-5????????2201021-?10---01001--200001-
?001-----00?0100?0010000?20102-002001-00?1?20?002?2200??11-
111?????2?????0?????00?1?0??(1
2)0?????0?1?0?10??000300011?01?10001200100?0?033200011001?????????010??1000??0?
??200000000-----1-----0-0-000-----0-0-

Janjucetus hunderi -?00000012320020000000?0?11100010100??40020011003-
310000?0??23010110?10---02001--?0001-?000-----?0?0100?101??01211102-
002002-0010?20??001132000011-111000-
0200??0?????00?1?00?1?????011002?02??00030?0111020?00?100011?311?????????????
?020?0101??0000000?00200001?000-----?-----0-0--0-----0-0-

Caperea marginata -10110020(3 4)320010011101---0-----?01?3020-
0?3-5?0?0??00022002200110---01-01--200001-000000??0--10-02000?0(0
1)00?0011103140001-0?10-3-02?(1 2)??40?00000300-0100110000-010010000-40300000(1
2)003?1010011000000020?050??0?00?112?11012103000111?3411002?02??141?00????-
0?????????1??????????1150??????(0 1 2)(0 1)?11002-1201?1132-0-1-01(1 2)-----0-
0-

Eubalaena glacialis -101100(2 3)0(3 4)(2 3)2001-010101---0-----
00?3?30-000-41010??00022103202?10---01-01--200001-000000?30--10-
02000?0100?001110312100111?10-3-02?2??40?1013321001111000000-11001?000-4--
?0000010?????11?1?0?0110?1015001?1?02011201000010?01033101111002??2??041000000??0
00012101000-01?010113215(1 2)40?1?0(5 6)3011112-1220?0-30-0-1-00(1 2)--1---10-0-

Eschrichtius robustus -10110020(4 5)(3 4)20110011100---0-----
00?3030-101-4??????0021(0 1)12201?10---0(2 3)-02--300001-000000?0--10-
02000?02000001100(0 1)140101-0?10-3-0002??0000022?2110100-000000-010010000-
104000000101??32011000100??0(1 2)0400001?0101120(1
2)001210301100203110?00??2??0311000000-00001?1010?0-0?011010?200250010062?1?002-
1201?2031-0-0-001--1---12-0-

Balaenoptera physalus -10110020(4 5)42011011100---0-----
00?3?202111-4?0?????0020101200210---02-01--400001-000000030--?0-02000?02000201?(0
1)0(1 3)1301?1-0?10-3-11?2??3101022?21001101100000-11001??00-
303??0?000??????30110?0??1?202(0 1)5001?1?0101120210021030(0 1)0(0
1)12134110021?2?00400000000-000112101?10-0-011011??00170?10?73?110010120113132---

Megaptera novaeangliae -1011002(0 1)4430111011(1 2)00---0-----00-
30(2 3)0?111-5?0?0??0?02?101200210---01-01--300001-000000?30-??0??20?000?00?(0
1)01?10?14(0 1)00(1 2)-0010-3-1(0 1)12??3??01?(2 3)?(2 3)1001001100000-(1
2)100????00-?02??00?0?????????1?00??102???(4
5)?????010?120??00??0??0??0??0??0??0(3 4)(0 1)000??0-
000?????1?????????01?(2 3)20017??1??(5 6)?????1?1012??3??2-0-0-00(0 1)--2---10---

Physeter macrocephalus -00110010452200-0021011?-(1 2 3)--000?01--(0 1)(0
1)(6 7)021001?00111?111030100?10000020121006025117100230110001031012110001000-
00?11---0?--15(0 1)2-0011-1-0103??0001020?2101020-000-00-221003000-??311-30100(3
4)010311000?30?210020210132301110021101210010122003100(1
2)1?021200110010111100010?1?1122100110(1 2)013005521??0430000111100012?01---0--
22--32--00--?

Kogia breviceps -00110020552300-0001000-00-0000----
1050010010000100(0 1)1111100?010(1
2)0020121005?25124100230110000011012110001000-010022-----121-1-01?30?00-
0020?210(0 1)020-000-10-231001100-3?0????000040003211001301210100?1003(2 3)-
01?20131201200010211013210011040001111110101101-?021011211000100000115(3
4)400101(5 6)20000001110?10-22(1 2)--0-0-2--22--0---1

Ninoziphius platyrostris -?01000?0?(2 3 4)(1 2)00?-?00?01?007000??????(0
1)1901000101?????????1?10????(1 2)0020101105125??70000(1 2)?000(1
2)010????????????????102022101(1 2)(1 2)0431(0 1)001??00?(2
3)?30?00011001200021????(0 1)1020231001000?21(1 2)01?3?100400(0
1)31110102012??1203001?230110002110001011013211??113210?0100120010001?00110(0
2)?01122100000000?010(0 1 2 3 4 5)????????000????????????(0 1)0000?????(0
1)??000(0 1)01

Nino_941 -?0100????(1 2)?0?-?02?01?0070?(0 1)1?????(0
1)290100010-?????????1??????0??20(1 2)?1?0(5 6)(1 2)2(4

Delphinapterus leucas -00100?20442200-100101?002100000011-003001001000101?011?21110?11120020101105(1 2)2500812??2-001001102?03101121100-100-02-1011215110101000003120000-001102000122-020102022100(0 1)100-30(2 3)00-2?20030(1 2)0321100020120(0 1)1002?0132-01110011(1 2)012(0 1)1011031003400(1 2)21131001210011001011-0?11010121101110000000(4 5)300111(3 4 5)(2 3 4 5 6)110002-112010-101(1 2)10102200(1 2)11000101

Phocoena phocoena -00000020432000-1000000006000000011-20(6 7)001011000202??11?21200?010(0 1 2)012220110(2 3)(1 2)2500510101-000201002102101121100-0(0 1)0-02-02-31(0 1)442(0 1)001000003120000-(0 1)00112000-12-02010202?1103053020110-20200(2 3)01(0 1)001100(0 1)201201100210131-011(0 1)0031101200010(0 1)11003400101040(0 1)010110101010100001100(0 1)1201011020000143400101651100012110110-(2 3)2011011232110111010-

Phocoenoides dalli -00000020442000-0001010005000?00011-(0 1)?(5 7)001011000104?011?21000-11010022(1 2)11(0 1)0312500511101-000(0 1)011?21021???(1 2)?1?030(0 1)0?02-02-(1 2)(1 2)14421001000003?30?000(0 1)00(0 1)(1 2)2001012-01(0 1)1020221103053021312-2?2?03010(0 1)11100020120?010210131-011000311012000100210033101120(2 3)0(0 1)0111(0 1)010001011-0021001020111112(0 1)020151000100(7 8)6??000121101?0-2201100123202---10-0-

Tursiops truncatus -00100020342100-1001010005000000011-00(6 7)001011000102??11?(1 2)1100?010(0 1)012010110312410511012-001101102102101121110-000102-003131331-001000003030000-112112000121-(0 1)1210202?110(2 3)033121110-31201(1 3)4)00(0 1)(0 1)1110003012020012?0131-0111013120120101103100320021?021000110010011011-001001(0 1)12110111(0 2)001010(2 3)(1 2)001018(3 4)0100012120110-22-----31-----01

Pseudorca crassidens -0010002(0 1)442100-000101000(1 2)000000011-1030010111002011(0 1)11?01020-00020120101105(1 2)25(0 1)071(1 2)012-0001011?210210112?110-0(0 1)0102-003221441000(0 1)00000(2 3)?30?00-001(0 1)12000021-1011020221003031030200-30101300033110002012??000200131-0111003120120(0 1)1100(2 3)2003200312041000210010001010000100110211111100?0146500101(4 5)(0 1)0?00012110?0-?21---0-201220100101

Orcinus orca -0010002(0 1)442100-100101?003000?00011-1040010110101011(0 1)11?110(0 1)0-010(1 2)0120(0 1)01(0 1)051251(0 1)71(1 2)01(1 2)-00000110210210112?110-0(0 1)0102-0032?1?3-0000000(0 1)0(1 3)03?001002012100021-02110202210030(2 3)102?(1 2)00-30200(3 4)0(0 1)0(0 2)3110002012??0002(0 1)01??001(0 1)100312012(0 1)100113200(2 3)1(0 1)01020?100021001001101001011?1011011111000?01254001013(2 3 4)0000012111??1-?20--0--00-2201000?1

Orcaella brevirostris -00001120442100-000101000(3 4)0?0-???1-01(4 5)0010110?01111011?(0 1)1000-100(0 1 2)0120101104(1 2)251060(1 2)012-001101102103101121100-0(0 1)0102-00?121431110000003020?00-0011?20000(1 2)2-101112?221003051031102-30200302033010002002??00020013?-0111002120120101002(1 2)003(1 2)00112031101220010001011-001101002110111200??10(3 4)(3 4)00?0?(5 6)4?0000(0 1)211(1 2)?0-222---0--31-22010010?

Globicephala macrorhynchus -0010002143(1 2)100-(0 1)0(0 2)(1 2)01000100000(0 1)011-013000011?011011111011020-(0 1)1020120101006(1 2)25(0 1)0711012-0000011?2103101121110-01?002-00?211540-0?0000003?30?000102002101011-10110202210020420311(0 1)0-30201400?331101020(0 1)2??00(0 1)2(0 1)01(2 3)1-01110031201201010(0 1)3300220020(1 2)0(3 4)1100110011011011-10110110211111100?01(4 5)6(4 5 6)00101(6 7)(2 3 4)00000121100?0-121-----110320100111

Grampus griseus -00110020442200-0001010--0-0010----11(2 3)00(0 1)01100110(0 1)1011?01010-01020120101106(1 2)2511711012-00(0 1)0011?210310?12?110-010002-00021154001?0000003030?00-102?12100121-1021020231002043021100-312014(0 1)00(0 1 3)3110002012??0(0 2)0210131-011100(0 1 2)1201201(0 1)0113(2 3)003400(1 2)1(1 2)0(3 4)100012001(1 2)011011-1011?1102111111000?0154(4 5)0010(0 1)8500000121100?0-?2(0 1)---0--31-220110101

Leucopleurus acutus -00100020442100-100(1 2)01?107000000011-?0(8 9)0010110?110(0 1)1011?01010-1102012010110512510512012-00(0 1)0011?21021??2?11--000102-0002(2 3)1541000(0 1)000003?300000-11022100(0 1)20-0111020231002033031000-3?2013(0 1)(1 2)0(0 3)1110002012??00121003?-01110031(1 2)012(0 1)101002100(2 3)(2

3 4)002010(3 4)10001?0010001011-101000102111111200?012(1
2)6001008610000121201?????0---0-322220100111

Delphinus delphis -00100020500100-1001110006000000011-
109001011010102?111?(1 2)1000-100200201010051250051(1 2)012-
000001102102101?21?10-000102-00011(0 1)44120010000030300100112112000121-(0
1)121020231102043121010-312-1(3 4)0033111000201201001210132-
01100131101201010121003400202031000110010001011-0010001021111111001010(2
3)100101(8 9)40?00012120110-221---0--3(1 2)-12010-111

Zygorhiza kochii -?0000020--2000000000?04101??0210000140110011002-
510000100?22010(1 2)0-210----1-01--200001-?00000?????????????0100?0010001311002-
0?20?1-00?0?20???02122000111001(0 1)000??2?0?(2 3)0(0 1 2)(0 1 2)-
?????0?1??0?0?????1010002012000002000?0(0
1)010?00?111000??10??00000??0?110121000?10??10?????0???200001?000010011000017?
?000002000??????-0-0-000--1-0-1100-

ChM_PV5720_ -?0?000105520?2??0010??04100000201010140010011003-
??(0 1)?????0??2000?0?010---03001-0?0000?-000000?????????????0-
0???0101001210021002000-10?0221?01?012101010100??000-?1?0?00(0 1 2)(0 1
2)????00?0?00011100(2 3)0?1001000??101200011(0
1)01010021000110310031011011201110111?0101010??1?????01002000010000?100??????1??
?????????????????0-0-000-02---10---

ChM_PV4745_ -?0?0001???20?2??0000??03100??20101?????????????0?-
3?0?????????3000200?????01001--??????-
?0?????????????????????????????1?01?0?0??01?21002012-
00?012101001121010101001?0?????100?00??????00?0-
110111?33011002000??100300031?020100210001001100310111110101120121101010??1?????
?????2000010000?100?????????????????????????????????-----?-

Chonecetus goedertorum -??01001??530010000000?0?11?????????0?40?3?110003-
5101000??22000111010---03001--200001-?00200?????????????0101?1010001120202-
0020-1-00?1?00?001021010002011(0 1)000-?2?0??0(0 1 2)(0 1 2)(0 1
2)????00?1?0001?????10?10?1?02??0?130??(0 1)(0 1)(0 1)0(1 2)??00?100??????????00(0
1)(0 1)??????(0 1)??????(0 1)??????(0
1)1??1?????????????1?01???-----

Aetiocetus cotylalveus -?0110001(1 2 3)430020000000?0?11(0
1)??00101??????????03-410?0000??22000110010---03001--300001-
?00100?????????????0101?201000332?102-0020-1-00?1??10000013201000101(0 1)(0
1)000-0100100?(0 1)000-?2?0??0(0 1 2)??1?3000(0
1)??0?????3011?00?01???0 1
2)???0?????010????00?????????1?00?????0?0?0042?11015(0 1)?????????????????-----

Eomysticetus whitmorei -??110????32?????0?????---0-----00?30211001-
?????????0?????1????210---03001-?200001-000000?????????????0100?(1 2)0100033202?1-
0020?(2 3)-00?0221??00222011000101(0
1)?????????????????0?0??00112?341?1001??1??001200020001010021000200300011001100
00201111120010100--00102?01001000000000?00(0 1)2?0001?????1000110??????-

Micromysticetus rothauseni -?????????????????????????????????????--
???0 1 2 3 4)??(1 2
3)???0 1 2 3)?????20?(1 2
3)??0?1??1??1012220100010?0??????(2
3)?0??0?????00?0?0001111330?1000001??0012000103010100110001003?00?100110010(0
1)00121111?101?????1???-----

Diorocetus hiatus -?0110011(3 4 5)(4 5)3(0 1)120011100?--0-----
-00-30201002-3?????????0?22000210010---02001--300001-000000?????????????0-
00?101??0?41111-0020-3-00?0?110?102203100001010(0 1)000-0100100(0 1 2)(0 1
2)????0000?000101031011000??1??011400101?0110110100010031001000121(0
1)001122??0301000100-00101??01011000001000?00??00?160??00??1?0??????-

Pelocetus calvertensis -?011001155301?0011100?--0-----00-3?301101-
4?????00?21001100110---02001--300001-000000?????????????????0-00?101??01?40101-

0020-3-00?0?120?1012131?0001000(0 1)000-1100000(0 1 2)(0 1 2)?1030000?000?110(1
3)1011000(0 1)00??10130??0??11??12?100020?(2 3)01?210??1100(0 1)?(0
1)2??040?000000-0?0010?01010-0-01?010300041001?1(5 6 7 8)??001112?0?????-----

Parabalaenoptera baulinensis -?011001?33(2 3)0??0?1?100?--0-----00-
??1??1111(3 4)??????0??1?1?00(1 2)10---03002?0300001-000000?????????????0-
00??01?00?04?2?1-0010-3-11?1(0 1)?3??00?1????0?010??(0 1)000-?100???(0 1 2)(0 1
2)????????????????????10?0??1????????????????????????????????????(0 1
2)2??4?00001????????????????????(2 3)?00????????????????1?????????-----

Archaeodelphis patrius -??????2????000-
10?001????????????????????0302111000?2112?00??(1 2)00??0201200300001-
0002000?????????????0-00?1010001211211-00?001-00?(0 1)(0 1)(1 2)(0 1 2)0??2(0
1)1100?0?????0000-1200?000-4-(1 2)00?1?1003??0?0101010?1?00130??01(0
1)021?00?110020??01?(1 2 3)?0?????????(0 1)??1(0
1)??1?????1?????0101??-----
2)

ChM_PV4746 -????0002????2000-10010??0?(4 5 6 7 8)0?????????0?(8
9)021001200202111001?(1 2 3)?0-10020110(1 2 3)?0?1302200400001-
?0021????????????????12000-010101120211100100100011?00?0011120000010?2(0 1)000-
?200?00(0 1 2)(0 1 2)????0001?0001?01020?0002?12??000200021(0
1)0211000110020????12101?100201(0
1)?????????000??100????????2000000000????????????????????????-----
----2

Xenorophus sp. -?0100020332100-
10?001?03211??01011????????????0202121001?(1 2 3)10-10021010(1 2
3)?0014024??410000-0001100?????????????0-
000201000112121110020001001011101002232000001001(0 1)00??02?00?0(0 1 2)(0 1
2)?21?0??1?0?0(2 3)12110010104?02??0003001?1(0 1)021100211002??1?????0122?1(0
1)0100110101001010??100?0?00101200000000????????????????????????-----
-----2

Xenor sloanii -????0002?(2 3 4)?2100-100001?04(2 3
4)12??011001????????????0202121001??10-?0021?00????01(4 5 6)02(3 4 5)00410001-
000110?????????????0-00?2010001220211100?0001????1????????????????(0 1)000-
02?0???(0 1 2)(0 1 2)??1
2)??
??-----2

ChM_PV4834 -?0100020?42100-100001?03211?????????0?401(2
3)00110020212100212?0??0021020200015024?1500001-0001100?????????????0-
0002010001113011002000100100000001212200000001(0 1)000-02?0?01(0 1
2)?????0011?000212102010103112??00030??(1 2)1(0 1)02?10(0 1)?110021?201??0?(2
3)(3 4)?0?????110?00001?????1?????????????????????0?00(0 1 2 3 4)0?0001(5 6 7
8)?????????????????-----2

Albertocetus meffordorum -????0?-???(0 1)100-100001??(1 2 3 4 5
6)?1?????????????????1-?0-?-?2100-?210-10021--0(2 3)0001(3 4)02(3 4)0?(4 5)0000--
?0--10?????????????0-00?101-001--0(3 4)-200?20?0100?0??00??0--2000001-11(0
1)?0?-02000??(0 1 2)(0 1 2)-??0001?0103????0?01010-101??000-0?0(1 2)(0 1)(0
1)021100?11002(0 1)0(1 2)01??01????????(0 1 2)??0?-(0 1)0010-
0??10000?001011010000000????????????????????????????????0-----1??10100002

GSM_1098 -?010002001110?-10000??02211??011000??(4 5)0(1
2)1001?00(2 3)0?12????????0-100(1 2)1020(1 2 3)(0 1)001432400500002-
0001100?????????????0-000101000231?(3 4)(1 2)200020001?011?0001000(1 2)32000(1
2)?-0?(0 1)00??2?0???(0 1 2)(0 1 2)-??0001?000(2 3)12104010101112??0003000(0
1)1(0 1)021100011(0 1)0200201031011100(2 3)011(0 1)1100(0
1)1001000??10000?0??1010000000?10????????????????????????-----1-01?0100002

Cotylocara macei -?010?02?(1 2 3)(3 4)2100-100001?04211??011000??(3
4)0?1001?0030312????1?(0 1 2)00-10011020(1 2 3)(0 1)0015025005000(0 1)1-
?000100?????????????0-020102(1 2)0022104202-020001?0010000?100232000020-0?(0
1)00???(2 3)?0??1(0 1 2)(0 1 2)-??00?1?0001120130?0?02??2??000200001(0
1)0211000111020010102101(1 2)21030(0 1)10100-01001?00??1????????????1010010100?(1
2)00????????????????????????-----1-00(0 1)0?00002

ChM_PV2758 -??(1 2)0002???2200-100001?0(3 4 5
6) ?1????????????????????0402121001????0-10021010????001532400400001-
0001100????????????????0-000201100221122120020001001001000001202000?00002(0 1)100-
02?0??0(0 1) 2) (0 1)
2) ??????1?000212013010104102??1
???-----2

ChM_PV5711 -???000???2100-100001?0(3 4) ?11?0111010?40?(2
3) 00???0?0212100?????1???1????????1?02?1?????????0?1????????????????????02?????????
????????????001????????010121220000?0??(0 1) (0 1) ?0??0(2 3) 00?01?????00?1?000(3
4) 12103010103112??100200021(0
1) 0211000110020000103101?21130120110000001010?100??00??1000000000?100??0001(4
5 6 7 8) ??????????????????-----?

ChM_PV4178 -???00?1???2100-1??(0
1) 00?????2???11000????????????120310?010??00-00020000??0?0312(3 4) 00400001-
?0010????????????????1310?101000121121110020000?0?1?(1 2) 1?1002122000?10111(0
1) ?00-02?0??0(0 1) 2) (0 1) 1 2) ?212(1 2) ??0?2?0(3
4) 011?3100??200??100301??13011100211002101100320022102012(0
1) 100111001???-----
---1

Agorophius_pygmaeus -???0001?552200-10010??0(4 5
6) ?0?????????0?40?100??0203??011?100-1002010010010412300(3 4) 0??01-
00000?0????????????????14(1 2) 01?010?01311211000100001012121?1000102000?01011(0
1) ?????2?0??0(0 1) 2) (0 1) 2) ???0??0?1??(2 3
4) 011??0???
????????????????00??001(4 5 6 7 8) ??????????????????----- (1 2)

ChM_PV5852 -???0001??52100-100?0??0(3 4 5
6) ?11?010100????????????0203001010?100-
100201001001031230040100110000000????????????1410?00100012112111001000000?2??101
00??1100??0001??????2?0?02(0 1) 2) (0 1) 2) ???0??0?11?(2 3
4) ?10??1?0???
???-----1

ChM_PV2764 -?0?00001332100-100100?02201??01011???(4 5 6 7 8
9) 01(1 2) 001100203??0100100-0002001010020422400400001-0000000?????????????0-
00100201012112110010000011222101000111000101001(0 1) 100-12?00?0(0 1 2) (0 1
2) ?1032013?200(3
4) 01112110002011??011310?12201110021000210310?320022101001211111001010??100??00
??2101010000?20063000015(0 1) ??????????????????-----1

ChM_PV2761 -??10001??(4 5) 2100-?00100?05(2 3) 0????????????(4 5
6 7 8 9) 0?100110010??0?1?(1 2 3) 00-0101010(0 1) (1 2 3) ?0?0422300(4 5) 0??0(0 1)-
?001000????????????14?01?010?01501211?001000001?31110100010100011100(1 2) (0
1) ?0??2?0?(1 2 3) 1(0 1 2) (0 1 2) ?21?1013?210(2 3 4) 01113010002001??011410132(0
1) 0111002110010100013300(2 3) (3 4) 00300(1 2
3) 2110131001????????????????????????????????0001?????????????????-----
----1

Patriocetus_kazakhstanicus -?0(1 2)0002?4(3 4) 2100-100200?06301??011000??(3 4
5 6 7 8 9) 0??0????0?0??0?010?1?0-010?010010010412400500001-
?0000????????????????1410?(0 1) 01??015002210001000000?2??(0 1) ??00?11100011101?(0
1) ?0???(1 2) ?????(0 1 2) (0 1 2) ?????2??3??00(2 3 4) 11?03010013?02????????(0
1) ??02??0????????????????????????01111001?????????????????????????????????????
?????????????????????-----01

Waipatia_maerewhenua -??10002?4(4 5) 2100-10?000?0(3 4 5) 4120?01000001(6
7 8 9) 0(1 2) 10010102021111(0 1) 0?(1 3) ?0?100?011010110522400500000-
0002000????????????151(0 1) ?(0 1) 01(0 1) 00111032110?10000?1?2??1010011(1
2) 1000110-01(0 1) 10(0 1) -?2?0??(0 1 2) (0 1 2) ???101(2 3) ?(1 2) 003?21(1
3) 30?0002002??01131112230111002111?20??1011100230000010??0121001010??1000??00?002
1000??0??0??0????????????????????????0000-0010-----0(0 1)

Papahu_taitapu -???00020?--100?100101?00(3 4 5 6 7
8) 0????????????????1?003021111101(0
3) 00?1002011020110312400500001?0000000????????????1410?001000111?331100100000(1
2) 12??10?01111100011(0 1) 001010(1 2) 0?200??000??1??202??2-

2??3?10??2?????0103011?2301?00??1002001??2??003400001?????????????????????
????????????0????????????????????????????????????0000100-----01

ChM_PV4961 -??100020(4 5)52100-
?00100?0640?????????????????????0103?(0 1)??(0 1)??2?0-1100020020010512400602001-
0000010????????????????15200000000112131110011?000103011?1002111000?11001(0 1)100-
?2????0(0 1 2)(0 1 2)(0 1 2)????10?3?201(2
3)121030?00?2002??01030110130111002111020111011100330030011000111001010??100????00
0002100010200??????0001?????????????????????-----01

ChM_PV4802 -??(1 2)0002????2000-100100?01(5 6 7
8)0?????????????????????1202101011?100-000201(1 2)010120422511600001-
0001000??????????????0-20?1010001311420000010010113011?1102101000220102(0 1)101-
?2?0?(1 2 3)0(0 1 2)(0 1 2)????0??3?210(3
4)10113010003011???
??(0 1)0000-03-?-----0-0(0 1)

Squalodon calvertensis -?110002?(3 5)53100-
100201?05311?0010000??40110010002021010(0 1)1?1?0-0102011010100522(4 5)00701001-
0000000??????????????1620?00100012104011001100002?301101002112000020100(0 1)1?(0
1)-?2?0?1(1 2)(0 1 2)(0 1 2)????0012?2(0 1)0(2 3 4)100330100021(0
1)2??011211122(0
1)0111000100021001002100341020112010101001??0??1??????????2100000200?100????101??
????1??1011?????-----00-----01

Notocetus vanbenedeni -??10002?342100-000200?0(0 1)401??00000??(4 5 6 7
8 9)021?01??0203?(0 1)?????1?0?100(0 1)02?010120522510700001-
0000010??????????????0-0(0 1)?102???-??1(4 5)1?1??(0 1)100102?3?(0 1)(0
1)10001102000021101(0 1)1(0 1)1-2300?(2 3)03(0 1
2)????0??3?00102003010001112001103011223011100111110001021000341032122010111001
200??11-002001002100000200?200?(0 1 2 3 4 5 6)?????????0?11?????????????-----
-----2

Prosqualodon davidis -?0000021552200-000100?0430200000100?150?1001?101(0
1)00?0101100?110(1 2)0000100004(1 2)2511500001-
0001000??????????????1500?001000121142110?11000?2?3?00?000103100110-0?(0
1)?02012100(2 3)1(0 1 2)(0 1 2)?103101(2 3)?200(3 4)????3010002?01??1??3???(1 2
3)??011?00?11?????01????????????????0(0 1)??20??1(0
1)0010000?????????2000????00?????????????????0?010?11001?????-----0(0 1)

Squaloziphius emlongi -????0?2??52(0 1)00-
100101?????????????????????????????0102??10??1?0?11(0 1)2001010120512500(6 7)00001-
0002000?????????????????01?(0 1)01000122042110?11000?2?3??(0 1)0?002012000220-
01?11(1 2)023100?0(0 1 2)(0 1 2)?1041013?(1 2)0(1 2)(3
4)00031110102011???
??-0000-0--?-----01

Xiphiacetus -?0200020113000-100200?00800?000011-
??9020001?0020(2 3)1(0 1)11(0 1)?1100?10020120101206(1 2)2510700001-
0001010????????????????1600?10121014015211001100(0 1)02130000?102222000221-0(1 2)(0
1)100-1200010(0 1 2)(0 1 2)????00?30201(3 4)000311100010120?0102010(2
3)23011100212002001102110034003011(1 2)010111001(1 2)00??10100(1
2)001102?0000000????00??0101(3 4 5 6 7 8)????00121????????-0000-01(1 2)-(0 1)2--
00-01

Zarhachis flagellator -?02000201120?0-?0010??0?8?000?0000-(0
1)19020101?0030(1 2)1?????1?0?1002011010020612512700001-0001010??????????????0-
000101000-110521(1 2)0011001021300000002113101021-01(0 1)112003000(2 3)0?(0 1
2)?0010003?00(3 4)12101010001012??(0 1)(0 1)03010023011100112(0 1)02000(0 1)0(0
1)1101(2 3)400(2 3)0(1 2)300(0 1)01110002101010(0 1)00(1
2)?01112100010000?1006600102(3 4 5 6 7 8)?0?0?????????????-----02

Parapontoporia wilsoni -?02001204(2 3)3200-
100100?1080?????????????????????03001011?(0 1)1(0 1)10-
1000002010120512511700002-000(0 1)010?????????????--00?102?01?2215(2
3)221001000?2130?0?0011(1 2)200212?-?221020?3?1??0(0 1 2)(0 1 2)0
2)????02?3?2003000021?0001012???
??00101?2??1200(0 1)0?1

P_wilson_3125352 -?02001204(2 3)3100-
?00100?1080?????????????????????03021011?(0 1)1?0-1000002000120512511700002-00?(0

1) 01?????????????--00?102?01?2215(2 3)221001000?2?(2 3)0?0??0011(1 2)200212?-(1
2)2?02??3?1???(0 1 2)(0 1)
2)????02?3?2?0?????21?0001012??
??0--1--??-12?00??1

P_wilsoni_holotype -????01-????200-
10?????1?0????????????????????????????02001011?-1(0 1 2)10-??000--01(0 1)120(4
5)1251170000--000-010?????????????--00??02-01?--1(4 5)-22100100??2130-0??0?1--
??212?-?221?20?3??0(0 1 2)(0 1 2)??02?3?20?30000-1?000-
0?2??
????????????????????????????????????0---1--??20010??1

Parapontoporia_sternbergi -?0200120(1 2 3)23200-?00111?10800????011???(8
9)0(1 2)010??22011011??1200-0000012(0 1)10110(4 5)12511700001-
0000010?????????????--00?002(1 2)012131(4 5)(1 2)221?0100002?30?00002(0 1)(0
1)3200012(0 2)-(0 1)221020?3?1?(1 2 3)0(0 1 2)(0 1 2)0??02?3?20030-00(3
4)01000(1 2)01201(0 1)212101?(1 2)(2 3)011100(2 3)1(1 2)01(0 1 2)0021(0 1)02100(2
3)1(0 1)0(1 2)1(0 1)1?000(0
1)11001001101000010??00210111??00????????????????????????001011232?120?10111

P_stern_3125352 -?0210120--3100-?0011??1?800????????????(8 9)0(1
2)010??2?31011??2?0-??0(0 1)012110110(5 6)12511700002-0000010?????????????--
00?002101-13151221?00000?2?30?000??012200?120-022102??3?1?(1 2 3)0(0 1 2)(0 1
2)0??02?3?200-
00?0??10002012??
?????????????????????????????????????-----32-----11

P_stern_219700 -----

010212101??201110031201200?110--003(1 2)
3)?01101?000?11001001101000010??00210111??00-----
-----1--

P_stern_29372 -----

-----021--01?--
3011100(0 1 2)11010002100--00--001101?0001--001-----
-----1--

P_stern_24734 -----

-----121-101?-(0
1)011?00212011002100--00--?011-----
-----1--

P_stern_23630 -----

-----121-101?--
2011100311012002110--00--102111?0000--001-----
-----1--

P_stern_75060 -?0-001-?(1 2 3 4)(2 3)3200-?00-
0??1080????????????????????????2-0-?????????0-00000--0????041251170000--
000001?????????????--00-002-01?--?(4 5)-220?01000?(2 3)?3-?00?021--200012?-
0221?2????1?0(0 1 2)(0 1 2)0??02-3?2-03(0 1)100-01000-??2-----

----?---?--(2 3)-?1?0?10-11

P_stern_22633 -?0-0?1--(1 2 3)(1 2)320?-?00-
01?10800????011????????????????2-0?1011??1200-000?0--1(1 2)?1(1 2)04?25??(6 7)0000--
?000010?????????????--00?002-012--?4-22??010000(2 3)?3--000020--2000122-
12?1020?3?1??3?0??02-3-20030100-0?000?012-----
-----0---1--3-
?120?10-11

Brachydelphis_mazeasi -?0(0 1)00020(2 3 4)4220(0 2)-
100101?0?50?????????????????????0300111??1?010-(0 1)10(1 2)012210120512501710001-
0001010?????????????????0?101?00312042120011000-(2
3)030?0??000201000022?0?11020?310?(2 3)?3(0 1 2)0??1?3?10?(2 3)0002(2
3)010001002??010100(0 1)?(1 2)?011000311012001100210(0 3)(3 4)4(0 1)011(0 1)0?0(0
1)0(0
1)11111?????1??????0112?0?11????????????????????????????????????10100013??11001011-

B_mazeasi_121 -?0-0?0-???2200-100-01?0?(4 5 6
7)0????????????????????030-111??-?010-010(1 2)0--(1 2)101(1 2)051250171000--00?-
010????????????????--???01-003--?4-12001?000-(2 3)0?0-0??000--100(0 1)?(1
2)??0?11020?3?0?(2 3)?3(0 1 2)0??1?3?10?(2 3)0002-?1000-002??010-000?--
011000311012001100--0034101110?0001--
111?????1????????0112?0?11?????????????????????????????????????---?--(2 3)-?(0 1)(1
2)0??01?-

B_mazeasi_MNHN_uncat -?0-0?0-0(2 3 4)42202-10?-
????????????????????????????????030-?1????????-0?010--2???2051250071000--000-
01????????????????--00?101-003--04-120?0100??(2 3)?3?-0??020--1?00022-
0????????31????????????????????????????01000-
?02??
????????????????????????????????????1---0--3??110010?1-

B_mazeasi_124 -?0-000-?????????0?-
01?0050????????????????????????????????10????????????????????(5 6 7
8)1?????0???1?0
20?(2 3)(0 1)?????????3?(1
2)??
??--?--???????????

B_mazeasi_125 -----

-----010-001?--
011000311012001100--003400??00?0100--11?-----
-0???11?-----1--

B_mazeasi_230 -----

-----0-----010-001?--
011?00311012001100--034?0??0?????????1?-----
---?111-----1--

Orycterocetus crocodilinus -?0100010442200-000101?0040????0--1-
????????????01111111?1?100?0001002012(0 1)20(4 5)12(4
5)0051001011100000?????????????0-0??1(0 1)2000--4-(2 3)1---
?2100002130?00?112022000021-00(0 1)?00-211003-(0 1 2)(0 1 2)?11312-2?200-
000311?012(2 3)112??100210112(1 2 3)0011002020121011012100310002101120(0
1)1100??01110001011?1122100110200????????????????????????????????????-----?

Kentriodon pernix -?0100020542100-10010??00700??00001-
??901?001?1010(2 3)1011?31200?1001012010110512500500001-
0000010????????????????1401?101000141142120?11000?2?30?000010112000120?01(0
1)1020?3?0?3033?????0-3?20030003311001(1 2)01200100(2
3)0013210111003110020001012100340020003100111001100101010010011021101112002000650
1102(5 6 7 8)????????????????0000002211120102101

Delphinodon dividum -?0100020(1 2 3)42000-?00100?00(5 6)01??000100??(6
7)01100110020(2 3)1011?21200-000?0120(1 2 3)?110512500700001-
0000010????????????????1600?101010131153120011000?2?30?00?020?220000?????0(0
1)1020?2????(0 1 2)(0 1 2)?????????3??0(0 1 2 3)??2(3 4)0?010?002??000200131(0
1)0111003120020011002100330030103000111001??01?1????????????2??011100-100?(0 1 2 3
4 5 6)??101(3 4 5 6 7 8 9)????0011110?????0000000?12120102111

Kampholophus serrulus -??10??2?(1 2 3)4(2 3)(0 1)00-1??(1 2)??00(1 2 3
4)?1?00(0 1)011-??(4 5)00(0 1)0(0 1)1(0 1)1020(2 3)1(0 1)??????0-
1?0?01201011051250061?001-0000010????????????????1600?002(0 1)0002114(1
2)?1??1110??2?3??(0 1)0?00(0 1)1(1 2)(1 2 3)?00(0 1)11012?002??3?0????????????(2
3)????????(3 4)??0(1 2)?02??00?(2 3)101?(1 2)(1 2 3)011?0031(1 2)0?(1
2)??100(1 2 3)(2 3)00(2 3)(2 3 4)?0(1 2)000?0(0 1)0?(1 2)10010(0 1)010?01??(1
2)??001?0011?????00??????(2 3 4 5 6 7 8 9)????????????????00000000011200001?1

Lophocetus calvertensis -??(1 2)000???4(1 2)?0?-?00101?0?(1 2 3 4 5 6
7)0????????????????????0????????????0-?0101201??(1 2)05(1 2)25??(6 7)00001-
0000010????????????????1(5 6)????0210022(2 3)?5?021?01?0?12?30?00?????????01-1?(0
1)0020?2?0????????????????(1 2 3)?????10????????0001000(1 2)1-
011100312002101100210033102210?100112001?????0????????????????????000??????????
????????????????100000011?120?00111

Lophocetus_repenningi -?0100020441200-
100101?0060????????????????????3021111?1?2?0-?101112010120(4 5 6)12500(6 7
8)02002-0001010????????????????0-00?0021001(1 2)(2 3)1(4 5)302??0100011?30?(0 1
2)????????????01-1?21021?3?????(0 1 2)(0 1)
2)??
??20001001?110010?12

Pliopontos_littoralis -?010002?(2 3)33(0 1)00-100101?00600??00011-??(8
9)0?0?01??0(2 3)0(1 2)1111?1?010-100(1 2)01221012051250071000(1 2)-
0010010????????????????????2000020(0 1)03(1 2)215?1(1 2)00111000(2 3)030?00-0201(0
1)110012(1 2)-01(0 1)1?20?3?0?20330???1??3?20030(0 1)0030100(2 3)20????0102001?2-
00?100321012001101(1 2)10034101010?120111111001??10100(0 2)?????2101111200?100(2
3 4)(1 2 3 4 5 6)0111(1 2)(5 6 7 8)????????????????002010122200101110-

P_littoralis_193 -?0-000-???3000-?00-01?0?60-----020-
?????-?010-10010--21012051250071000--001-010????????????--200002-103--15-
110?111000(2 3)?3?-00-020--110012?-?1(0 1)1?20?3?0?20330???1??3?20030?00-0100(2
3)-0??-----
-----0--1--2--?01011-0-

P_littoralis_931 -??-000-???33100-10?-????0?-----0(2
3)0-1111?-?010-?0020--210120?12501?1000--001-010????????????--200002-003--??-
1100111000(2 3)030-?????--?????2(1 2)-0??1?2??(2 3)?0???(3 4)30?????????????????
???(2 3)-0??-----0
1?10100?????2101111200-----0--1--2--?01?11-0-

P_littoralis_953 -??-000-?(2 3)(3 4)3100-100-0??00(3 4 5 6)00??0-
011-??(8 9)0-0?01??030-1111?-???0-10020--2??20(5 6)1250071000--001-
010????????????--200002-?03--?5-120011100?(2 3)?30-0??020--110012(1 2)-0?(0
1)1?20?3?????330???1??3?20030100-0100?-0?2??010-001?--00?100321012001101--
0034101010?1201--1110-???10100(0 2)0?1002101111200-100(2 3 4)(1 2 3 4 5 6)0111-(5
6 7 8)?????????????????0--1--2-20?101110-

Atocetus_nasalis -?01000205(2 3)2100-100201?00600?0?0011-
??60110010102011011?01000-010201201012041250050(1 2)001-00(0
1)0010????????????????140001021(0 1)025(2 3)14202101000002?30?0?0?0(0 1)2200?(0
1)(1 2)1-0?21?20?3?0??0(0 1 2)30??0??3?1?2?000?30?????????020002101(2 3)1-
011100(2 3)11?02?01101320034101010(3
4)0?0112001??0??1??01?010211011?2?0?????????11?????????????????10(0
1)000211?010000112

A_nas_30093 ----- (4 5) (1 2 3) ----- ? -----
-----2--
-----?

----- (1 2) ---1---?0100001-2

A_nas_26635 ----- ?? ----- ? -----
-----2--
-----?

-----?---0---?(0 1)10?00?--

A_cf_nas_123872 -?0-0?0-05(2 3)2100-100-
01?0060?????????????????????02?-1011--1?(0 1)0-??020--0101?0212(4 5)0051200--001-
010????????????????1400010?-102--1(4 5)-?210??000????????????????????????????
1)1020?3?????(0 1)
2)30??
??1--?--?01?00?1-

Atocetus_iquensis -?01000(0 1)0(4 5)(1 2 3)2100-100101?00(5
6)00?010011-?070110011002011011?110(1 2)0-1101022010120312510(4 5)02001-
0010010????????????????0-00?00?00024??(2 3)(2 3)02000100002?30?(0 1)0002011200(0
1)02100(1 2)111202310020(0 1 2 3)3021(0 1)00?3?20(1 2)3000(1 3)30?00(0 2
3)1012020002(0 1)0(0 1)?1-00100031(0 1)00(1 2)00(0 1)01(0 1)(2 3)(1 2)0034(0
1)0100041000(1 2)100110010101001?0011211011?200?0004?011117(2
3)??0011112?????20(0 1)01001?2010000112

A_iquensis_113 -?0-0??-0?(1 2 3)2100-100-0??00(5 6)00??-011-
?????????????020-1011?-???0-?1010--010120312(4 5)1050200--001-010????????????????--

2) 012??0002101?2?011?00311002001010330032101010?01003100?????????????????????????
????0??000000000?120102101

M_morani_V_15 -?0-00--0(4 5)(2 3)2100-100-00?00401????001-
?????????????0-0-1111?-?0?0-10010--01011052250071100--000-010?????????????1601?102-
001--15-110?1100003?30-000020--2000021-1?21020?3?0?(1 2)?33????0?3?20?200?3-
0100?-012--000-101?--011?00311002001010--003-101010?0100--
00???0--0--00?120102101

M_morani_299694 -????000-??32100-100-01?0?(1 2 3 4 5
6)0?????????????????????????0-0-11??-?0?0-?0010--010110(4 5 6)12(3 4 5)00(6 7 8)0??(0
1)--000-010??????????????1(5 6 7)01?10?-101--1(3 4 5)-11?0?100??3?30-(0
1)????????????????????(0
1)102??3????330???
???--0--
??120102??-

Stenasodelphis_russellae -?????1?2????300-
1?????????????????????????????????????0?010?1?1?100-??10(1 2)2221?10(3 4 5 6)12(3 4
5)1?(5 6 7 8)10101-001?010?????????????????0-00010?-0021(2 3)1(2 3 4 5)-
0210??00??0?0-(0 1)?????????????????????1?(1 2)??(2
3)????3??
???11111?1????2?010?1-

Auroracetus_bakerae -?????0?(1 2)?????00-
?????????????????????????????????????0?01?????????-110??022101104(1 2)2(4 5)00600?01-
001?010?????????????????0-00000?01021(2 3)?(4 5)?????0?0000??30-(0 1
2)?????????????????????1?(1
2)0?2????30?????????????????????????????0?2????????????????????????????????????
???02110013????0110
?0-

Edelphinus_kabatensis -?????00(1 2)??(4 5)(1 2)?0?-?00(1
2)01?????0?0?????????????????0?011(0 1)0??(0 1)?????20-11020(0 1)2010110(3
4)225006120(0 1)(1 2)?000101?????????????????0-01??02??0????(4 5)(2 3)??0??000?(2
3)?300(0 1)0-0220120001????(0 1)10202(2 3)100(2 3)033021(2 3)0(0 2)?3?20(1
2)30001(1 2)1?000201??0002001(2 3)(1 2)-011??031101201(0 1)1002(1 2)00(2 3)(2
3)00(1 2)000?100?2000100010100?010??10(1
2)1111111?????????????????????????????????????1?000????????2010?1?1

Hemisyntachelus_pisanus -?0100020332200-000(0 1)01?00(3 4)00?100011-??(5
6)001011?001001011?1??0-(0 1)1(0 1)(1 2)01?????0?12510?????-
00??1?????????????????????0?????????????????0?1000?(2 3)?3??(0
1)?????????????2?????10(1
2)??2?????3?????????????????????????????????0002101?1?010100012012010?00220032001020
?10001100?????1?????????2????111200?????????????????????????????????--?--
3?11?????1?-

Hemisyntachelus_cortesii -?01000203(2 3)2(1 2)00-000(0 1)01?(0 1)0(3
4)00?000011-??50010110?010(0 1)1011?11010-(0 1)10(0 1 2)0120(1 2)01(0 1)05125(0
1)(0 1)710012-0000011?????????????????0-0(0 1)?102??032??(4 5)?000?0(0 1)000?(2
3)?3??00?00(1 2)102000(0 1)21-02110202(2 3)?0??3(0 1 2)0(2 3)1(1
2)?0?3????3?0?331?0(0 1)0201?????(1 2)001?????0??02?(1 2)0?????????0?00(2 3)(3
4)?0??(1 2)0????(1 2)?001101?????0????1?2?11?????-011340010?(4
5)?0000012111?????(1 2)01000?311220100?01

H_cortesii_holotype_cast -?0-000-0(2 3)32200-?0?-??00300?10-011-??50-1011-
?010-?0???-??0-11010--01011051251071?01--00?-011?????????????--00?102-?0?--?4-
?0???100??(2 3)?3?-00?001--2000121-0211????2?0????3????????3????(3 4)????-1?10?-
0??
?????????????????????????????????????1---0--3-122?0?0??1

H_cortesii_spec_A -----00-----

-----1-----

-----11-----

H_cortesii_spec_B -?0-0?0-0(1 2)(1 2)2100-000-01?10(3 4)00???-011-
??0?????-?010-1011?-10?0-010(0 2)0--0201(0 1)051250071001--000-011?????????????-

-0(0 1)??02??0?-??5??0??00000?(2 3)??0??002??200002??0?1?0202(2 3)?0??3(0 1
2)0(2 3)1(1 2)?0?3??3?0?3-1?010-01????(1 2)001??0??02?(1 2)0?????0??00(2
3)(3 4)?0??(1 2)0????(1 2)?001101?????0??1??2?11????-0115(3 4)0010?(4
5)?0?0??121??????2---0--2-(1 2)220?0??1

H_cortesii_13882 -?0-?00-0432200-000-01?1040?????????0?????020-
10?1?-?010-0102?--02?100(3 4 5 6)12(4 5)11(5 6 7 8)????--00?-
?11?????????????????0?-103--1(3 4 5)-0-0?00000-(2 3)?3??(0
1)??2?????0?2??0111020?3?????3(0 1)
2)0???
????????????????????????-0116(4 5)?0?0?(4 5)?0000012111????????-----
3?22?100?01

Piscolithax_longirostris -?01000203(3 4)2(0 1)00-100101?00700??00011-?0(8
9)001011?101021011?212(0 1)0-100(1 2)0122121203(1 2)2500510001-
0010010?????????????0-01?002112-2114-210021000-(1 2 3)?30?20?001(0
1)0200011?101111202(2 3)1002053030100?3?100(3 4)(0 1)000(1 2)11002(1
2)012010002101?1-001?0031(1 2)01200010121003(2 3 4)002(0 1)00?0101(0
1)10010001011100(0 2)1?00(0 1)2111111000?000(0 1 2 3 4 5)??10?(2 3 4 5 6 7 8
9)?000????????????(0 1)1100?2(2 3)2012111010-

P_longirostris_933 -?0-0?0-0332(0 1)00-100-01?00700??-011-?0(8 9)0-
1011-1020-10?1?-1200-10020--2121103(1 2)2500510?0--001-010?????????????--01?002-
12---14-210021000-(1 2 3)?30-20-001--20011?1011?1202(2 3)(0
1)002053030100?3?100410?0-11002-012-----
-----00-----?????0---0--(2 3)-?12(0
1)110-0-

P_longirostris_934 -?0-0?0-0(3 4)42-00-?00-??0??00??-011-??80-1011-
1010-1??1--1??0-?00(1 2)0--21?1203(1 2)2?00?1?00--00?-010?????????????--01?0??-
?????????????0??0??0??0??001--2000??????1?2?2(2 3)1?0??530301?0?3????31??-
?100(2 3)-?12--000-101?--001?0031(1 2)012000101--0034002(0 1)00?0101--0010-01011-
0?(0 2)?000211111000-000(0 1 2 3 4 5)??10-(2 3 4 5 6 7 8 9)-000-----?????1-
--0--?-?121?1?1?-

P_longirostris_940 -?0-000-0??210?-?00-01?0070---0-----??-
101?--1210-??20--?121?0(2 3 4 5 6)?(1 2)(1 2 3 4 5)??????--
0?????????????????????????0??12?????????????0?????0??0??1--200??????111202(2
3)10020(3 4 5)?30?00?3?1004000?-1100?-?????-----
-----0-01010100?1?001211111?000-000??????-?-?-----??????-?-?-
0??????-?-

Australithax_intermedia -????002??40000-10010?00(6 7
8)0?????????????????????0(1 2)031011?2?000-?001002210120412500711101-
0001010?????????????0-01?(0 1)020103211(4 5)(2 3)220?10000-(2 3)?30?00-
002012000?22-01(0 1)1?20?3?0?20530??1?3?10?30003(1
2)110001012???
??02100023??121010?0-

Lomacetus_ginsburgi -?010?020432100-000200?0?(6 7
8)0?????????????????????01031(0 1)11?21020-0001002210120312500511?01-
0000010?????????????0-010002??112213(2 3)210?10000-(2 3)?30?(0 1)00????????(1
2)1?0111?20?3?1?204(0 1)0?0??0???(1 2)0?3??0??1000(1
2)012???
??011011(1 2)31?121010?0-

Pterophocoena_nishinoi -????002???(1 2)000-?00001?00(2 3 4 5 6 7
8)0?????????????????????000(1 2)1011?31(0 1 2)?0-110201?01?110(4 5 6)22500(5 6 7
8)12??-00?101?????????????????1????????????(2 3 4 5)?????0?1000?3?30?(0 1
2)0??210(1 2)20001?20?111020?3?0?(1 2 3)0330200??3?2?(0 1)300?(1 3)(1 2
3)110002012??0002?01?(0 1)?0(1 2)1100(2 3)120??00?100(2 3)(1 2)00(2 3)(2
3)?010?(0 1)?100?(1 2)(0
1)001000??00?0?1?0102111????????000?????????????????????????????????0??2???(1
2)?0?1??

Haborophocoena_toyoshimai -????002??(3 4)(1 2)100-100(0
1)01?????????????????????1?01011011?11220-110(0 1)01221012?412500710?11-
0000010?????????????0-00?102??????05????(0 1)10000(2 3)?30-00?1211120000(1
2)??01(0 1)?0200(2 3)(1 2)10?0?30??10??2?(1 2)??300?331100000?2??0002101(2 3)1-
0111002120120101002100321020103100110001?111?11100(0
2)??01021101111?0????????????????????????????????011000?3??12101?1?1

Haborophocoena minutus -????002??4(1 2)000-000(0
1)01????????????????????????????????0?021011?11(0 1 2)20-010(1 2)0(0
1)20101204125007?0?01-0010010????????????????0-01?102(0 1)12?1204?210?11000?(2
3)?3??000000(0 1)(2 3)2000112-11(0 1)?02003?1?10(2 3)30???1?3?1?030?03(3
4)11000(0 1
2)012??
??00100013??121000?01

Meherrinia isoni -????102???(1 2 3)?00-?00101?1?(1 2 3 4 5 6 7
8)0????????????????????????????0(2 3)0-?(0 1)????????0-10020(1 2)2210120(3 4)12(4 5)(0
1)0(6 7)10001-0010010????????????????000(0 1)01-103121(4 5)-120001?00?(2 3)?30-(0
1)????????????0??0?(0 1)1020?(2 3)????(0 1 2)(0 1
2)??
??020101(1 2)????0?10?0-

M_isoni_4052 -?????-????00-???-????????????????????????????????0?0-
1011?(1 2)????-100??--21?120(3 4)12(4 5)00(6 7)???0--?01-010??????????????--
00?10?-103--1(4 5)-120001?00?(2 3)?30-(0 1)????????????0?0?0????????????(0 1 2)(0
1
2)??
??0-??0?10?0-

M_isoni_4051 -?????1?-?????0?-???-01????????????????????????????????0?0?-
1011?(1 2)????-100??--2??120(3 4)12(4 5)10(6 7)1000--001-010??????????????--
000101-103--1(4 5)-1200??00?(2 3)?30-(0 1)????????????0?????1020?(2 3)????(0 1
2)(0
2)??
??0---0--??0?10?0-

M_isoni_4060 -?????10-???(1 2 3)?00-?00-0??1?(1 2 3 4 5 6 7
8)0????????????????????????0(2 3)?-?(0 1)????????0-??020--210?20(3 4)12(4 5)??(6
7)1000--001-010????????????--00000?-103--1(4 5)-1?00??000?(2 3)?30-(0
1)????????????0????(0
1)1??
??0---0--
????0?10?0-

M_isoni_2013 -----?--??0?-???-?????????????????????????????????--

Protophocoena minima ??0000020--
2100?00?01?0????????????????????????0?0????????(0 1)(0
1)0????0?02210110????????00??1?00?0010????????????????0?01??0-
1?1???2?00????????????????????????????????(0 1)1?20?3??????????????????-
??
??0-010-?1??? (1 2)2?010?01

Ischyrorhynchus vanbenedeni ??0?00020113100??00101?00(5 6)0(1 2)?????1???(5 6
7 8)02010???2402????????????0(1 2)0122????10(4
5)225?2710001?0000010????????????0-00??02?01-211(4
5)?200000100?2130?0?10001???010210??(0 1)1?20?3??????????????????????-
??
??001?200?1????0?01

Rudicetus squalodontoides ?00100020--2100-
?00100?0060????????????????????0102?1?????????0?100?0120101104?2500700001?0000010??
?????????????1(4 5)01?101?00-
21142010?01000?213?00001001?000010?0??1020?3????30????????0?312??-
000?2010002012??
??00101001??120100?01

Pithanodelphis cornutus -
??0?02????????????0?100??2?????05125007
??0?000?010????????????0-01?002(0 1)0023115?021001000?(2
3)130?000020111?00002?02?????????1?033?????????3???1?????31101?012???????????????

ANEXO 2

Estimación tamaño corporal

Cálculos Biométricos con PLS para estimación Largo Corporal Total (LCT)

Medidas Proxys Craneales(cm)

<i>OCB</i>	<i>13</i>
<i>BIZYG</i>	<i>26</i>
<i>EXOCC</i>	<i>27</i>
<i>AON</i>	<i>22</i>
<i>CBL</i>	<i>103</i>

stem Odontoceti

PLS:

$$\log(\text{LCT}) = 0.22 * \log(\text{OCB}) + 0.19 * \log(\text{BIZYG}) + 0.18 * \log(\text{EXOCC}) + 0.16 * \log(\text{AON}) + 0.18 * \log(\text{CBL}) + 1.21$$

$$\log(\text{LCT}) = 0.22 * \log(13) + 0.19 * \log(26) + 0.18 * \log(27) + 0.16 * \log(22) + 0.18 * \log(103) + 1.21$$

$$\log(\text{TL}) = 0.22 * 1.1 + 0.19 * 1.4 + 0.18 * 1.43 + 0.16 * 1.34 + 0.18 * 2.01 + 1.21$$

$$\log(\text{LCT}) = 2.559 \text{ TL} = 362 = 3,62 \text{ m}$$

stem Physterioidea

PLS:

$$\log(\text{TL}) = 0.22 * \log(\text{OCB}) + 0.19 * \log(\text{BIZYG}) + 0.18 * \log(\text{EXOCC}) + 0.16 * \log(\text{AON}) + 0.18 * \log(\text{CBL}) + 1.19$$

$$\log(\text{TL}) = 0.22 * \log(13) + 0.19 * \log(26) + 0.18 * \log(27) + 0.16 * \log(22) + 0.18 * \log(103) + 1.19$$

$$\log(\text{TL}) = 2.54 \text{ TL} = 345.67 = 3,46 \text{ m}$$

stem Ziphiidae

PLS:

$$\log(\text{TL}) = 0.22 * \log(\text{OCB}) + 0.19 * \log(\text{BIZYG}) + 0.18 * \log(\text{EXOCC}) + 0.16 * \log(\text{AON}) + 0.18 * \log(\text{CBL}) + 1.26$$

$$\log(\text{TL}) = 0.22 * \log(13) + 0.19 * \log(26) + 0.18 * \log(27) + 0.16 * \log(22) + 0.18 * \log(103) + 1.26$$

$$\log(\text{TL}) = 2.61 \quad \text{TL} = 406.12 = 4,06\text{m}$$

Cálculos Biométricos de Largo Corporal Total (LCT)

Clado	Variable	Formula regresión	LCT
<i>stem Odontocetii</i>	PLS	$\log(\text{TLC}) = 0.22 * \log(\text{OCB}) + 0.19 * \log(\text{BIZYG}) + 0.18 * \log(\text{EXOCC}) + 0.16 * \log(\text{AON}) + 0.18 * \log(\text{CBL}) + 1.21$	3,62 m
<i>stem Physeteroidea</i>	PLS	$\log(\text{TLC}) = 0.22 * \log(\text{OCB}) + 0.19 * \log(\text{BIZYG}) + 0.18 * \log(\text{EXOCC}) + 0.16 * \log(\text{AON}) + 0.18 * \log(\text{CBL}) + 1.19$	3,46 m
<i>stem Ziphiidae</i>	PLS	$\log(\text{TLC}) = 0.22 * \log(\text{OCB}) + 0.19 * \log(\text{BIZYG}) + 0.18 * \log(\text{EXOCC}) + 0.16 * \log(\text{AON}) + 0.18 * \log(\text{CBL}) + 1.26$	4,06 m
Promedio	<i>stem Odontocetii</i> + <i>stem Physeteroidea</i>		3,54 m
