

Pan-Physeteroidea (Cetacea: Odontoceti) del Mioceno de Patagonia: diversidad, filogenia y paleobiología

Lic. Florencia
Paolucci

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctora en Ciencias Naturales
Dirigido por las Dras. Marta S. Fernández y Mónica R. Buono



“Si he visto más lejos es porque estoy sentado sobre hombros de gigantes”

Isaac Newton

AGRADECIMIENTOS

Tengo un agradecimiento inmenso y eterno, un gracias más grande que cualquier cachalote que haya existido o esté por existir, a todas aquellas personas que se encargaron y se preocuparon por mantenerme alegre cuando decaía, firme cuando fluctuaba, con confianza cuando me frustraba, acompañada cuando me sentía sola, activa cuando creía que ya no podía hacer nada. A aquellas personas que me contuvieron, me ayudaron, me consolaron, me soportaron (en el sentido más amplio de la palabra), me alegraron y muchos etcéteras más.

Mamá, Papá y Gian, son la base de todo esto, son mi hogar. Son el motor que a diario me dio y da fuerzas para seguir en la carrera que elegí y que amo. Nada de esto hubiera sido posible sin su apoyo y contención. Quizás no entiendan muy bien a qué me dedico o qué es lo que hago, pero siempre se mostraron interesados en escucharme y han puesto todo de sí para ayudarme y entenderme. **Pa**, gracias especiales por poner tus pulmones y fumarte gran parte del Mioceno al ayudarme a cortar unos dientes de cachalotes fósiles.

Facu, que puedo decirte a vos que te bancaste todo. Mis viajes largos con mis ausencias en casa, mis llantos explosivos porque no me quería ir, mis ataques de ira, mis desesperaciones, mis quejas, mis frustraciones, mi verborragia cuando me invade la alegría o la bronca. Esta tesis es tuya. La escribiste conmigo, codo a codo, la sufriste conmigo, la disfrutaste conmigo. Quiero que sepas que estoy inmensamente feliz de que seas mi compañero de vida y que te elijo día a día. No me imagino mi vida sin tu amor, tu sostén y tu apoyo. Te amo inmensamente. Gracias, por tanto.

Abuelos Beba y Yayo, Ana y Jorge han sido para mí un refugio toda la vida y lo han seguido siendo siempre. Me han dado ese amor que está en lo más profundo de uno, como una llama que no se apagará jamás. Se han preocupado porque nunca me faltara nada nunca en mi vida. Les debo todo. De más está decir que quisiera tenerlos a todos conmigo para darles un abrazo enorme, sin embargo, las circunstancias de la vida los han hecho partir. Siempre estuvieron presentes en todo este camino, produciendo mini milagros que me salvan los días.

Tío Edu, gracias por estar siempre y ser incondicional, por estar dispuesto a ayudar y dar una mano sin importar qué pase. Una parte de esta tesis también es tuya dado que por comprometerte vos en ayudar he tenido yo el tiempo de realizar este trabajo.

Claudio y Silvia, no quiero dejar de agradecerles inmensamente a ambos el ofrecimiento desinteresado para que yo pueda viajar a Europa. Son personas muy importantes para mí y mi familia, y me han enseñado mucho de la vida.

Caro, Tato y Fanta, mis incondicionales. Me han dado unas de las mejores cosas que podrían darme: felicidad, amistad, confianza y complicidad. Todos me han dado una gran mano, ayudándome en cosas como traducciones y escrituras de mails, hasta dándome buenas energías ante la difícil situación de la ciencia en nuestro país,

enseñándome que nunca hay que bajar los brazos, y empujándome siempre para adelante. Gracias por confiar en mí. Los adoro, no me falten nunca.

Lu Martin, Eli Ordoqui, Mari Mendiburu y Thamy Fariñas. Son una gran compañía y un cable a tierra para mí. Cada vez que nos juntamos el tiempo no pasa. Le doy gracias a la vida haberlas puesto en mi camino y por hacer que sigamos teniendo esa amistad y complicidad que comenzó allá por el primer o segundo año de facultad. Siempre están para mí y yo siempre estaré para ustedes. Las quiero mucho.

Mechi Nicolosi Gelis, Santi Kelly, Juli Castro, Sofi Romero, Santi Heguilor, Juli Millan, quiero darles gracias por recorrer este camino elegido conmigo. Por entender que no hay otra forma para alcanzar nuestros objetivos más que trabajar en equipo y contar con el apoyo mutuo. Los quiero montones.

Euge Pereyra, Lu Fernández Dumont, Marian Militello, Lis Campos, Pablito Ramello y Victoria Fernández Blanco, son la razón por la que cada día iba con alegría hacia el Anexo. Me alegraron siempre los días malos, me enseñaron un montón de cosas académicas y de la vida. Los quiero mucho y les agradezco enormemente que me hayan permitido entrar en sus vidas y la enorme mano que cada uno me ha dado para que finalice esta tesis. Quiero agradecer particularmente a **Euge**, por ser la persona que recorrió desde el día cero este camino conmigo, por convertirse en mi amiga del alma antes que lo notara y evitarme caídas, o caerse conmigo. Sos lo mejor que me pasó en la carrera de posgrado. **Lu, Lis y Marian**, son los amigos que vinieron de yapa en esta difícil tarea del doctorado, gracias por estar siempre y hacerme sentir querida y contenida. Llevarme su amistad de todo este lío es un souvenir increíble.

Ine Aramendía, sos una persona sumamente especial para mí. Me abriste las puertas de tu casa sin conocerme. Valoro muchísimo lo que hiciste por mí.

Agus Pérez Moreno, con total desinterés me alojaste en tu casa en Trelew para que pudiera ahorrar unos pesos. Nos conocimos por casualidad y creo que a pesar de que nos vemos poco, nuestro compañerismo atraviesa distancias tan grandes como la Patagonia. Gracias por hacerme más fácil ese viaje. Sos otro de mis grandes colegas paleontológicos con los que sé que puedo contar.

Mari Viglino, gracias por ser mi compañera de aventuras en el primer viaje fuera del país que realicé, por ser tan comprensiva conmigo y por haberme ayudado con mis dificultades para sociabilizar y para expresarme en el idioma inglés. También quiero agradecerle por brindarme tus conocimientos sobre odontocetos, sobre R y TNT, y por tu compañía y la de **Feli** en mis tiempos en Madryn. ¡Por más ciencia juntas!

Maxi Gaetán, gracias por ser un gran compañero cetólogo, por siempre tener buena onda conmigo y una excelente predisposición para ayudarme, aconsejarme y trabajar a la par en los proyectos locos que se nos ocurren ¡Gracias por tu tiempo en reconstruir los oídos de los cachas! ¡Por más trabajos en conjunto!

Al resto del clan de cetaceólogos, **Lu Alzugaray, Vivi Milano y Azu Solis**, gracias por el apoyo de siempre, por compartirme cosas de cachas y por su calidez y buena onda. Son personas increíbles.

Marta Fernández, gracias por confiar en mi desde el primer momento, por alentarme y mejorar mis trabajos notoriamente. Gracias por guiarme todos estos años, por abrirme las puertas del Anexo para que pueda desarrollar esta tesis y por ser siempre tan atenta ante mis problemas personales. Esta tesis no hubiera sido posible sin tu ayuda y tu apoyo.

Moni Buono, gracias por guiarme en este camino de la tierra hacia el mar, por ayudarme en todo momento a pesar de estar siempre tapada de cosas. Por ser tan confidente conmigo y permitirme tenerte una gran confianza. Cuando trabajamos juntas me explota la cabeza de conocimientos y de hipótesis posibles. Gracias por llenarme de energía y ayudarme a corroborar que amo lo que hago.

Susi Bargo y **Sergio Vizcaino** gracias por abrirme las puertas a la Paleontología de Vertebrados, por darme acceso a la División de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata y por permitirme conocer a Marta y Mónica. Han sido muy importantes para mí en mis primeros pasos hacia la investigación.

José Cuitiño, gracias por ayudarme siempre a resolver los problemas de procedencia geográfica y estratigráfica de los cachas de Patagonia, por haberme dado bibliografía importante y haber corregido el capítulo de geología de esta tesis.

Hugo Ruiz, Tomy, Mati y por supuesto **Moni**, gracias por recibirme en su hogar como si fuera un miembro más de su familia. Por ser siempre tan buena onda conmigo y recibirme con los brazos abiertos cada vez que viajo a Madryn. Y **Hugo**, gracias especiales por tus asados.

Santi Besone (IPGP, CCT CONICET CENPAT), Leo Acosta, Juanjo Moly, Marce Reguero, Martín de los Reyes, Alejo Scarano, Agustín Ruella, Mauri Bigurrarena (Museo de La Plata), Dudu Ruigómez, Pati Pérez y Diego Pol (MEF), son los responsables de permitirme el acceso a los materiales utilizados en esta tesis, de hacer todo lo posible por que pueda contar con ellos en tiempo y forma, con las dificultades logísticas que conlleva mover cráneos de cachalotes. Gracias por ayudarme a hacer fuerza o esforzarse conmigo... ya sabrán a lo que me refiero. Siempre me han atendido con una sonrisa y con la mejor predisposición, haciéndome chistes y hasta dándome consejos. De más está decir que esta tesis no hubiera sido posible sin su inmensa ayuda. También Gracias a **Pablo Teta** y **Sergio Lucero** por permitirme el acceso a los materiales del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Un agradecimiento especial a **Pablo Puerta**, quien me guio y me enseñó durante mi primera campaña paleontológica.

Néstor Toledo, Nahuel Muñoz, Ceci Deschamps, Álvaro Mones, José Cuitiño, Martín Ezcurra, Diego Pol, Leandro Pérez, Paula Bona, Pela Otero, Sole Gouiric, Damián Pérez gracias por ayudarme con distintas técnicas y metodologías, datos históricos, o simplemente brindando información y conocimientos que me han servido mucho para poder desarrollar esta tesis. Gracias por su buena predisposición, su buena onda y sus consejos. A **Leandro** gracias especiales por brindarme valiosos materiales y permitirme conocer a Aldo.

Marian Militello, Facu Porcel de Peralta, Andrés Jäkel y Walter Ferrari por ayudarme con la toma de fotografías de algunos materiales descritos en este trabajo, por actuar de trípodes, fotógrafos, escáners, etc. ¡¡Muchas gracias chicos!! **Marian**, gracias especiales por el laburo que te mandaste para llevar al 3D el cráneo de “Olivia” ¡Quedó genial!

Ceci Morgan, Itatí Olivares, Diego Versi y Caro Vieytes de la División de Mastozoología del Museo de La Plata, **Néstor García** del CCT CONICET CENPAT, y **Olivier Pauwels** del Royal Belgian Institute of Natural Sciences por permitirme mi primer contacto con restos de cetáceos actuales, por enseñarme a manejar me con las colecciones de los Museos, por su buena predisposición y sus buenos deseos hacia mí, y por siempre estar atentos ante cualquier cosa que necesite.

Al **personal de la Biblioteca Florentino Ameghino, el Archivo Histórico, Publicaciones del Museo de La Plata y a Máximo Farro** por su enorme ayuda y predisposición, por orientarme e introducirme en el fantástico mundo de la Historia de la Paleontología Argentina, por su dedicación y cuidado hacia obras históricas, y por permitirme tomar información de ellas.

Olivier Lambert, Felix Marx, Carolina Gutstein, Pavel Gol'din, Rachel Racicot, Christian de Muizon, Jorge Velez-Juarbe, Ewan Fordyce, Yoshihiro Tanaka, Pernille Tonnesen, William Ary, Giovanni Bianucci y Oliver Hampe, gracias por su gran aporte en cuanto a revisiones, bibliografía y/o fotografías que me han brindado desde el primer momento con total desinterés. A **Olivier Lambert**, por realizar enormes contribuciones en mis trabajos, y por su gran amabilidad y humildad.

Aldo Benites Palomino, gracias por ser mi gran colega, por la confianza desde el minuto cero y por tu gran desinterés al compartir información valiosa. Gracias por hacerme sentir incluida y por formar parte de un hermoso proyecto de trabajo como son los cachalotes latinoamericanos.

Mario Cozzuol, gracias por sentar parte de las bases de la paleontología de cetáceos sobre las cuales me he apoyado para desarrollar este trabajo de tesis. Quiero agradecerle principalmente por su atención y buena predisposición ante mis consultas y pedidos de imágenes.

Flor Grandi, gracias por tu ayuda totalmente desinteresada al enseñarme a contar y contar a la par las líneas de crecimiento de los cachas, por estar siempre dispuesta a atender a mis consultas y por brindarme fotos y bibliografía muy valiosa.

Teresa Dozo, gracias por permitirme trabajar en las instalaciones del IPGP, CCT-CONICET-CENPAT y por su amabilidad.

Felipe, gracias por tu atención, buena predisposición, amabilidad, contención, ocupación y preocupación al recibirme todos estos años en las casitas del CENPAT.

Gabi Guardia y Vero Match, gracias por corregir la mayoría de mi producción en inglés, por interesarse tanto en mi trabajo y por preocuparse por entenderlo.

A **Elena Oneill y Carl Buell** por brindarme desinteresadamente sus ilustraciones de

cachalotes y cetáceos respectivamente, las cuales han embellecido notoriamente este trabajo.

Un agradecimiento especial para **Alexandra Elbakyan**, creadora de la página Sci-Hub, al grupo de Facebook Wikipaleo y a Researchgate por ser importantes proveedores de bibliografía de manera gratuita. ¡Por un mundo sin barreras en la ciencia y porque el conocimiento esté al acceso de todas y todos!

Por último, pero no menos importante, gracias al **Estado de la República Argentina** por crear, permitir y garantizar una educación pública y gratuita, gracias a la cual tuve la posibilidad de formarme en todos sus niveles, y me da actualmente, el privilegio de estar realizando un doctorado en uno de los temas que me fascinan desde chiquita. Gracias a las políticas de algunos gobiernos por darle importancia al área de Ciencia y Tecnología. Quiero agradecer también a las siguientes instituciones, las cuales han sido pilares para esta tesis: al **Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)** y a **The Society of Marine Mammalogy (SMM)**, por su apoyo financiero, sin el cual no hubiera sido posible desarrollar este trabajo ni aspirar al título de Doctora. A **Y-TEC** gracias por el acceso a una técnica tan útil de manera gratuita, como es la microtomografía, y por su excelente resultado. A la **Universidad Nacional de La Plata (UNLP)**, a la **Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM)** y a la **Asociación Paleontológica Argentina (APA)**, gracias por su soporte, su contención y su comprensión sobre la vida estudiantil. Es un privilegio formar parte de sus instituciones. A la **FCNyM** gracias por formarme y permitirme trabajar en sus instalaciones, por permitirme conocer a personas fantásticas que hoy tengo la suerte de tener de amigos, y por brindarme excelentes experiencias de vida.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	I
ÍNDICE	VI
RESUMEN	X
ABSTRACT.....	XIV
CAPÍTULO 1: INTRODUCCION	1
1.1. Los cetáceos	2
1.2. Los odontocetos	6
1.3. Los Fiseteroideos.....	8
1.4. Registro fósil de los fiseteroideos.....	11
CAPÍTULO 2: MATERIALES Y METODOS	14
2.1. Abreviaturas institucionales	15
2.2. Materiales de Estudio.....	16
2.2.1. Materiales de odontocetos	16
2.2.2. Materiales de Physeteroidea.....	17
2.2.2.1. Observados de primera mano	17
2.2.2.2. Estudiados a partir de la literatura o fotos provistas.....	18
2.3. Metodología	19
2.3.1. Estudios osteológicos	19
2.3.1.1. Terminología osteológica.....	19
2.3.1.2. Orientación	21
2.3.1.3. Medidas	21
2.3.1.4. Fotografías y Modelos 3D	22
2.3.2. Métodos filogenéticos	22
2.3.2.1. Ajuste estratigráfico y Análisis de la señal filogenética.....	24
2.3.3. Análisis de Diversidad y Estudios Paleobiológicos	24
2.3.3.1. Tamaño corporal.....	26
2.3.3.2. Madurez somática	26
2.3.3.3. Reconstrucción del oído interno.....	28
CAPÍTULO 3: MARCO GEOLÓGICO	29
3.1. Formación Gaiman	31
3.2. Formación Gran Bajo del Gualicho	33
CAPÍTULO 4: OSTEOLOGÍA, TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	37
4.1. Fiseteroideos del Mioceno de Patagonia.....	40
4.1.1. Fiseteroideos de la Formación Gaiman (Chubut).....	40

4.1.1.1.	<i>Diaphorocetus poucheti</i> (Moreno 1892)	40
4.1.1.2.	<i>Idiorophus patagonicus</i> (Lydekker 1893)	48
4.1.1.3.	Physeteroidea indet.	55
4.1.2.	Fiseteroideo de la Formación Puerto Madryn (Chubut)	57
4.1.2.1.	Physeteroidea indet.	57
4.1.3.	Fiseteroideos de la Formación Gran Bajo del Gualicho (Rio Negro)	58
4.1.3.1.	<i>"Aulophyseter" rionegrensis</i> Gondar 1975.....	58
4.1.3.2.	Physeteroidea indet.	70
4.2.	Comparaciones anatómicas y comentarios finales del capítulo	72
4.2.1.	Comparaciones anatómicas entre los perióticos	72
4.2.2.	Comparaciones anatómicas entre los cráneos	73
4.2.3.	Comentarios finales del capítulo	75
CAPÍTULO 5: ANÁLISIS FILOGENÉTICOS.....		77
5.1.	Resultados	80
5.1.1.	Primera ronda de análisis filogenéticos	80
5.1.1.1.	Señal filogenética de los caracteres morfológicos del complejo tímpano-periótico de los fiseteroideos	81
5.1.1.2.	Mapeo de los caracteres morfológicos del complejo tímpano-periótico de los fiseteroideos	81
5.1.2.	Segunda ronda de análisis filogenéticos	82
5.2.	Discusión	86
CAPÍTULO 6: DIVERSIDAD Y ASPECTOS PALEOBIOLÓGICOS DE LOS FISETEROIDEOS DEL MIOCENO DE PATAGONIA.....		93
6.1.	Diversidad.....	94
6.1.1.	Introducción	94
6.1.2.	Materiales y métodos específicos.....	96
6.1.2.1.	Diversidad taxonómica	96
6.1.2.2.	Diversidad filogenética	97
6.1.3.	Resultados	97
6.2.	Largo corporal	100
6.2.1.	Introducción	100
6.2.2.	Materiales y Métodos específicos	102
6.2.3.	Resultados	103
6.3.	Estimación de la madurez física.....	104
6.3.1.	Introducción	105
6.3.2.	Materiales y métodos específicos.....	107
6.3.3.	Resultados	108

6.3.3.1.	Método comparativo del grado de cierre de suturas craneales y de fusión de las epífisis vertebrales	108
6.3.3.2.	Método de conteo de GLGs	109
6.4.	Reconstrucción del oído interno	110
6.4.1.	Introducción	110
6.4.2.	Materiales y Métodos específicos	114
6.4.3.	Resultados	114
6.5.	El órgano del espermaceti	116
6.5.1.	Introducción	116
6.5.2.	Materiales y métodos específicos.....	118
6.5.3.	Resultados	119
6.6.	Anatomía cráneo-mandibular-dentaria: estrategias de alimentación.....	120
6.6.1.	Introducción	120
6.6.2.	Materiales y métodos	123
6.6.3.	Resultados	124
6.7.	Discusión	126
6.7.1.	Cambios en la diversidad de los Physeteroidea.....	126
6.7.2.	Evolución del tamaño corporal	129
6.7.3.	Estimación de la madurez física en los fiseteroideos.....	131
6.7.4.	Estimación de las capacidades auditivas de los fiseteroideos miocenos de Patagonia	133
6.7.5.	El órgano del espermaceti	134
6.7.6.	Estrategias de alimentación de los fiseteroideos miocenos	136
6.8.	Evolución de los Physeteroidea de Patagonia y sus aportes a la caracterización paleoecológica de la comunidad de cetáceos miocenos	137
CAPÍTULO 7: CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS		143
BIBLIOGRAFÍA.....		151
APÉNDICE		178
Tabla 1.1 Medidas craneales de los ejemplares de fiseteroideos miocenos analizados en esta tesis (en mm).....		178
Tabla 1.2. Medidas mandibulares de los ejemplares de fiseteroideos miocenos analizados en esta tesis (en mm)		180
Tabla 1.3. Medidas de los huesos óticos de los ejemplares de fiseteroideos miocenos analizados en esta tesis (en mm)		181
1. Listado de caracteres morfológicos utilizados en la matriz		183
Tabla 1.4. Biocrones de los taxones utilizados en los análisis		187
Tabla 1.5. Resumen con los estadísticos obtenidos en la primera ronda de análisis filogenéticos.....		188

Tabla 1.6. Resultados de los análisis de señal filogenética	188
2. Matriz de caracteres morfológicos	190
Tabla 1.7. Ocurrencias de taxones por rango temporal (PBDB)	190
Tabla 1.8. Datos utilizados en el análisis de diversidad taxonómica donde se especifican la frecuencia de los taxones por edad. (Datos tomados de la PBDB)	191
Tabla 1.9. Diversidad taxonómica discriminada por clados	191
Tabla 1.10. Diversidad taxonómica discriminada por regiones	192
Tabla 1.11. Datos utilizados en el análisis de diversidad filogenética, indicando el número de especies (incluyendo linajes fantasmas y extensiones de rango) por edad.....	192
Tabla 1.12. Diversidad filogenética discriminada por clados	192
Tabla 1.13. Medidas del oído interno de los fiseteroideos y sus respectivas estimaciones de límite de baja frecuencia auditiva Tabla de medidas del oído interno de los fiseteroideos y sus respectivas estimaciones de límite de baja frecuencia auditiva.....	193
Tabla 1.14. Rasgos paleobiológicos de los fiseteroideos patagónicos.....	193

RESUMEN

Los Physeteroidea (o Pan-Physeteroidea *sensu* Velez-Juarbe et al. 2015) o cachalotes representan el linaje más basal de cetáceos odontocetos con representantes actuales. Este grupo se caracterizan principalmente por presentar una gran asimetría en el cráneo y una depresión en su parte dorsal llamada cuenca supracranial que aloja, entre otras estructuras relacionadas a la producción y transmisión del sonido, dos cuerpos lipídicos de gran tamaño que son únicos entre los odontocetos: el *junk* y el órgano del espermaceti. Actualmente, este grupo está formado por 3 especies, el cachalote pigmeo (*Kogia breviceps*), enano (*Kogia sima*) y gigante (*Physeter macrocephalus*), que se distribuyen en dos familias: Kogiidae y Physeteridae, respectivamente. El origen de los fiseteroideos habría ocurrido en el Oligoceno tardío con el registro fósil más antiguo para este grupo: *Ferecetotherium kelloggi*. Durante el Mioceno la diversidad del grupo alcanzó su máxima expresión con al menos 20 especies distribuidas en 16 géneros. Esta gran diversidad taxonómica estuvo acoplada a una gran disparidad de tamaños corporales y de estrategias de alimentación diferentes a las observadas en las formas actuales. El registro fósil más importante de América del Sur proviene del Pacífico Suroriental (Perú) y es seguido por el registro del Atlántico Suroccidental (Argentina). En este último, el noreste de la Patagonia argentina es una de las pocas regiones exploradas en donde se encuentra un rico registro de cetáceos miocenos. En el caso de los fiseteroideos el registro patagónico incluye al menos 5 especies: *Diaphorocetus poucheti* (Moreno 1892) e *Idiorophus patagonicus* (Lydekker 1893) que provienen de la Formación Gaiman (Mioceno temprano de Chubut), "*Aulophyseter*" *rionegrensis* Gondar 1975, *Preaulophyseter gualichensis* Caviglia y Jorge 1980, y *Livyatan* sp. (Piazza et al. 2018), las tres especies provenientes del Mioceno de la Formación Gran Bajo del Gualicho (Río Negro). Con excepción de *Livyatan*, que representa el primer registro de un fiseteroideo superdepredador o *macroraptor* para Argentina y cuyos restos (dos dientes fragmentarios) fueron recientemente descritos y analizados, el resto de las especies de cachalotes miocenos no han sido re-estudiadas desde sus descripciones originales y sus materiales tipo (que conforman parte de las colecciones históricas del Museo de La Plata) no han sido revisados desde los siglos XIX y XX. Los cachalotes miocenos de Patagonia son particularmente importantes e interesantes dado que brindan información sobre las etapas más tempranas de la historia evolutiva del grupo. *Diaphorocetus* e *Idiorophus* son los fiseteroideos más antiguos conocidos a partir de materiales craneanos en buen estado de preservación; "*A.*" *rionegrensis* es un taxón representado por dos cráneos excepcionalmente preservados cuyo estatus taxonómico ha sido cuestionado; y *Preaulophyseter gualichensis* ha sido descrito con base en un hueso del oído (los cuales son elementos altamente diagnósticos para los odontocetos) y dos dientes fragmentarios que presentan una capa fina de esmalte y conforman el primer registro de fiseteroideos con esmalte para el país. Dada la importancia del registro fósil patagónico de cachalotes y considerando que los materiales objeto de estudio de esta tesis constituyen los ejemplares más completos del Mioceno del Océano Atlántico Sudoccidental se plantea como **objetivo general** de este proyecto realizar una revisión anatómica, taxonómica y filogenética de los taxones patagónicos para determinar su diversidad, analizar sus relaciones de parentesco para/con los demás fiseteroideos y aportar datos sobre su paleobiología con el objetivo de adquirir un conocimiento más profundo acerca de la radiación miocena de estos odontocetos. Para ello se realizaron estudios anatómicos de detalle de cada uno de los taxones basados en

la información osteológica y blanda de los cachalotes actuales y de otros odontocetos, se codificaron o re-codificaron distintos caracteres morfológicos utilizados en los análisis filogenéticos, se analizó el potencial filogenético de los huesos tímpano-perióticos (de gran importancia filogenética en los cetáceos) y se exploraron correlatos óseos en los ejemplares fósiles con base en la interpretación anatómica de los taxones actuales para reconstruir estructuras blandas y, a partir de ellas, inferir algunas de sus características paleobiológicas.

El análisis anatómico de los ejemplares referidos a las especies patagónicas dio como resultado descripciones modernas y detalladas. Se realizó la diagnosis emendada de *Diaphorocetus*, la primera diagnosis de la especie *Idiorophus patagonicus* y se puntualizaron numerosas diferencias anatómicas entre las especies *Aulophyseter morricei* (especie tipo del género) y "*Aulophyseter*" *rionegrensis* que ya habían sido señaladas por otros autores. Dadas las diferencias anatómicas entre ambos taxones, se reasignó a la especie patagónica a un nuevo nombre genérico: *Cozzuoliphyseter*. Se realizaron estudios anatómicos comparativos entre el periótico de *Preaulophyseter gualichensis* y los perióticos de otros fiseteroideos conocidos e indeterminados, los cuales arrojaron muy pocas diferencias entre estos ejemplares que podrían vincularse a procesos tafonómicos y/o variaciones intraespecíficas. Por este motivo se propuso considerar a esta especie como *nomen dubium* y reasignar estos materiales junto a otros perióticos aislados como Physeteroidea gen. et sp. Indet. Por último, se revisó la historia taxonómica de todas las especies analizadas en esta tesis; como resultado se estableció como *nomen protectum* al nombre genérico *Diaphorocetus* y como *nomina oblita* a los nombres *Mesocetus*, *Hypocetus* y *Paracetus*. Los nombres genéricos *Physodon*, *Scaldicetus* y *Apenophyseter* se consideraron como sinónimos de *Idiorophus*.

Los análisis filogenéticos de pesos implicados y pesos iguales desarrollados en esta tesis recuperaron consistentemente tres clados principales dentro de Physeteroidea: (i) uno que agrupa a los taxones interpretados como superdepredadores o *macroraptores* (ii) otro correspondiente a Physeteridae, que incluye a *Physeter* y varios taxones extintos; y (iii) Kogiidae, que agrupa a las especies actuales del género *Kogia* y taxones extintos estrechamente emparentados. Se recuperó a *Diaphorocetus* como un *stem* Physeteroidea cercanamente emparentado con el *crown* Physeteroidea. Las relaciones de *Diaphorocetus* dentro de los Physeteroidea no están completamente resueltas ya que presenta posiciones alternativas en los diferentes análisis y en varios de ellos se recupera como un taxón inestable. *Idiorophus* y *Cozzuoliphyseter* se ubican dentro de los Physeteridae. A pesar de que sus relaciones de parentesco cambian a lo largo de los análisis, se los ha recuperado formando un subclado dentro de Physeteridae. Por otro lado, los resultados obtenidos no soportan una relación cercana entre *Cozzuoliphyseter* y *Aulophyseter morricei* reforzando la propuesta de asignar a un nuevo género al taxón patagónico. Las relaciones filogenéticas del Physeteroidea indet. MLP 76-IX-5-1 resultaron irresueltas en todos los análisis. La calibración temporal de la filogenia indicó que el origen de los tres clados principales de fiseteroideos se produjo durante el Mioceno temprano: Physeteridae y Kogiidae se habrían originado durante el Aquitaniano y principios del Burdigaliano, respectivamente, mientras que los *macroraptores* tendrían su origen hacia finales del Mioceno temprano. En esta calibración temporal se identifican tres principales linajes fantasmas: uno formado por el clado *macroraptor*; otro que comprende al *crown* Physeteridae; y el último que separa a *Thalassocetus* (cuya datación y anatomía requieren una revisión) del resto de la familia Kogiidae. Asimismo, esta calibración temporal muestra algunas extensiones de rango de importancia, como son las de *Physeter* y

Cozzuoliphyseter. Esta última está posiblemente vinculada a la falta de información cronológica precisa de la Formación Gran Bajo del Gualicho de la cual proviene este taxón.

Los análisis de señal filogenética sobre los caracteres del tímpano-periótico sugieren que estos caracteres son independientes de las relaciones filogenéticas, reforzando la idea que dentro de Physeteroidea los huesos óticos no son diagnósticos a nivel de género o especie. En este grupo, el tímpano-periótico retiene muchos caracteres plesiomórficos y, por lo tanto, un valor diagnóstico en niveles taxonómicos de mayor jerarquía (por ejemplo, a nivel familia: Kogiidae y Physeteridae). La falta de información diagnóstica en el material tipo de "*Preaulophyseter gualichensis*" confirmó su reasignación y la de todos los perióticos aislados del Mioceno de Patagonia como Physeteroidea indet.

El análisis de los cambios en la diversidad taxonómica y filogenética de los fiseteroideos permitió definir dos picos de máxima riqueza en la historia evolutiva del grupo. El primer pico, ocurrido en el Mioceno temprano (Langhiano), implicó una primera radiación del grupo en donde se registran los tres clados principales de fiseteroideos (*macroraptores*, fiseteridos y kógidos) como así también los taxones *stem* (e.g. *Placoziphius*, *Eudelphis*), caracterizados por diferentes morfologías cráneo-dentarias. El segundo pico de diversidad se produjo hacia el Mioceno medio-tardío (Tortoniano) y coincide con el Óptimo Climático del Mioceno Medio que favoreció el desarrollo de nuevas formas de fiseteroideos y de cetáceos en general. Hacia fines del Mioceno medio y principios del Mioceno tardío la diversidad global de cetáceos comenzó a decaer producto de cambios físicos en las condiciones paleoceanográficas que habrían impactado principalmente en los ambientes someros/poca profundidad donde habitaban las formas de pequeño/mediano tamaño corporal.

Los aspectos paleobiológicos de los fiseteridos miocenos indagados en esta tesis comprendieron los siguientes tópicos: estimación del largo corporal, la madurez física, la frecuencia auditiva, la extensión y el desarrollo del órgano del espermaceti y las estrategias de alimentación.

El registro fósil de los fiseteroideos miocenos de Patagonia está conformado por un grupo diverso en cuanto a sus largos corporales. La mayoría de estas especies de cachalotes miocenos son de pequeño a mediano tamaño (*Diaphorocetus* 3,46 m, *Cozzuoliphyseter* 4,37 m, *Idiorophus* 6,07 m) pero recientemente se ha publicado el primer registro de un fiseteroideo de gran tamaño (i.e. mayor a 8 m) para la región (*Livyatan*, Piazza et al. 2018). Los grandes tamaños corporales se registran en el grupo de los *macroraptores* (con *Livyatan*) y en los Physeteridae (con *Physeter*). Como se observa en otros cetáceos, la evolución del tamaño corporal sigue un patrón complejo y en los cachalotes la adquisición del gigantismo no siguió un patrón lineal, sino que fue adquirido de manera convergente en diferentes linajes (*macroraptores* y Physeteridae) a partir del Mioceno medio-tardío.

La estimación de la madurez física de los fiseteroideos de Patagonia se realizó utilizando dos metodologías: el conteo de líneas de dentina (GLGs) y el grado de cierre de las suturas craneales y/o de fusión de las epífisis vertebrales. Con base en el conteo de GLGs, el holotipo de *Cozzuoliphyseter* es el ejemplar de mayor edad (34 años) dentro de los analizados en esta tesis, seguido por el holotipo de *Idiorophus* (21 años), mientras que el ejemplar más joven es el paratipo de *Cozzuoliphyseter* (10 años). Si se asume que la historia de vida de los cachalotes del Mioceno de Patagonia es similar a la de *Physeter*, todos los cachalotes analizados en esta tesis habrían alcanzado la madurez sexual y solo el holotipo de *Cozzuoliphyseter* podría haber alcanzado la madurez física. Con base en la osteología ninguno de los ejemplares patagónicos

habría alcanzado la madurez física ya que muchas suturas craneales permanecen sin cerrarse (como la fronto-maxilar, exoccipito-escamosal, parieto-escamosal).

La reconstrucción 3D del oído interno (cóclea y canales semicirculares) de dos ejemplares de fiseteroideos miocenos (MLP 76-IX-5-1 y MPEF-PV-6074), así como también las mediciones e índices calculados sobre estos modelos, permitieron realizar estudios comparativos con otros cachalotes extintos y actuales. Las mediciones e índices estimados sobre la cóclea sugieren valores intermedios entre *Physeter* y *Kogia*. Sin embargo, la morfología del oído interno y las frecuencias auditivas estimadas comparten mayores similitudes con *Physeter* que con *Kogia*. Esta situación concuerda con las diferencias observadas en la morfología del complejo tímpano-periótico entre kógidos y fisetéridos, o incluso entre fiseteroideos kógidos y no-kógidos. Esto podría sugerir que el patrón morfofuncional del complejo auditivo de los Physeteroidea se habría adquirido tempranamente en su historia evolutiva y habría permanecido sin mayores cambios a lo largo de 20 millones de años (estasis evolutiva).

El análisis de la cuenca supracranial en los fiseteroideos de Patagonia muestra que la misma alojaba un órgano del espermaceti bien desarrollado. El tamaño relativo de este órgano difiere entre las especies analizadas. Sin embargo, en ningún caso el desarrollo del mismo ocupaba el rostro. Se estima que tanto el órgano del espermaceti como el *junk* habrían tenido una forma semiesférica dándole a estos especímenes una apariencia externa con un rostro elongado.

La morfología cráneo mandibular-dentaria de los fiseteroideos de Patagonia analizados en esta tesis, presenta características intermedias entre un fiseteroideo superdepredador o *macroraptor* y uno suctor. Por lo tanto, se propone que los fiseteroideos patagónicos podrían haber empleado una estrategia de alimentación *raptorial* combinada utilizando el método *raptorial* para atrapar a sus presas con sus dientes y luego utilizar la succión para transportarlas hacia la cavidad oral.

ABSTRACT

The Physeteroidea (or Pan-Physeteroidea *sensu* Velez-Juarbe et al. 2015) or sperm whales represent the most basal lineage of odontocetes cetaceans with extant representatives. This group is characterized mainly by presenting a great asymmetry in the skull and a depression in its dorsal surface named the supracranial basin. This supracranial basin houses, among other structures related to production and transmission of sound, two large fat bodies that are unique among odontocetes: the junk and the spermaceti organ. Currently, this group consists of 3 species, the pygmy sperm whale (*Kogia breviceps*), dwarf (*Kogia sima*) and giant (*Physeter macrocephalus*), which are distributed in two families: Kogiidae and Physeteridae, respectively. The origin of the physeteroids was in the late Oligocene with the oldest fossil record for this group: *Ferecetotherium kelloggi*. During the Miocene, the diversity of the group reached its maximum expression with at least 20 species distributed in 16 genera. This great taxonomic diversity was coupled with a great disparity in body sizes and feeding strategies that are far from those observed in extant forms. The most important fossil record in South America comes from the Southeast Pacific (Peru) and is followed by the Southwest Atlantic record (Argentina). In the latter, the northeast of Argentine Patagonia is one of the few explored regions where there is a rich record of Miocene cetaceans. In the case of physeteroids, the Patagonian record includes at least 5 species: *Diaphorocetus poucheti* (Moreno 1892) and *Idiorophus patagonicus* (Lydekker 1893) that come from the Gaiman Formation (early Miocene of Chubut), "*Aulophyseter*" *rionegrensis* Gondar 1975, *Preaulophyseter gualichensis* 1975 Caviglia and Jorge 1980, and *Livyatan* sp. (Piazza et al. 2018) from the Miocene of the Gran Bajo del Gualicho Formation (Río Negro). With the exception of *Livyatan*, which represents the first record of a macroraptor physeteroid for Argentina and whose materials (two fragmentary teeth) were recently described and analyzed, the rest of the Miocene sperm whale species have not been re-studied since their original descriptions. Moreover, its type materials (which make up part of the historical collections of the Museo de La Plata) have not been revised since the 19th and 20th centuries. The Miocene sperm whales of Patagonia are particularly important and interesting as they provide information on the earliest stages of the group's evolutionary history. *Diaphorocetus* and *Idiorophus* are the oldest known physeteroids from cranial materials in a good state of preservation; "*A.*" *rionegrensis* is represented by two exceptionally preserved skulls whose taxonomic status has been questioned; and *Preaulophyseter gualichensis* has been described based on an ear bone (which are highly diagnostic elements for odontocetes) and two fragmentary teeth that present a thin layer of enamel being the first record of an enamel crown for the country. Given the importance of the Patagonian sperm whale fossil record and considering that the materials studied in this thesis constitute the most complete specimens from the Miocene of the Southwest Atlantic Ocean, the **general objective** of this project is to carry out an anatomical, taxonomic and phylogenetic review of the patagonian taxa to determine their diversity, analyze their phylogenetic relationships and provide data about their paleobiology with the aim of acquiring a deeper knowledge about the Miocene radiation of these odontocetes. For this, detailed anatomical studies of each taxa were carried out based on the osteological and soft tissue information of extant sperm whales and other odontocetes. Different morphological characters used in phylogenetic analyses were coded or re-coded, and the phylogenetic signal of the tympano-periotic bones (of great phylogenetic importance in cetaceans) was analyzed. Bone correlates

were explored in the fossil specimens based on the anatomical interpretation of extant taxa to reconstruct soft structures and, from them, infer some of their paleobiological features.

The anatomical analysis of the Patagonian species resulted in modern and detailed descriptions. It was made the emended diagnosis of *Diaphorocetus poucheti* and the first diagnosis of *Idiorophus patagonicus*. Several anatomical differences were pointed out between the *Aulophyseter morricei* species (type species of the genus) and “*Aulophyseter*” *rionegrensis* that had already been highlighted by other authors. Given the anatomical differences between both taxa, the Patagonian species was reassigned to a new generic name: *Cozzuoliphyseter*. Comparative anatomical studies were performed between the periotic of *Preaulophyseter gualichensis* and the periotics of other known and indeterminate physeteroids, which yielded very few differences between these specimens that could be linked to taphonomic processes and / or intraspecific variations. For this reason, it was proposed to consider this species as *nomen dubium* and to reassign these materials together with other isolated periotics, such as, *Physeteroidea* gen. et sp. Indet. Finally, the taxonomic history of all the species analyzed in this thesis was reviewed. As a result, the generic name *Diaphorocetus* was established as *nomen protectum* and the names *Mesocetus*, *Hypocetus* and *Paracetus* as *nomina oblita*. The generic names *Physodon*, *Scaldicetus* and *Apenophyseter* were considered synonymous of *Idiorophus*.

The phylogenetic analyses of implied weights and equal weights developed in this thesis consistently recovered three main clades within *Physeteroidea*: (i) one that groups the taxa interpreted as macroraptors; (ii) another corresponding to *Physeteridae*, which includes *Physeter* and several extinct taxa; and (iii) *Kogiidae*, which groups the current species of the genus *Kogia* and closely related extinct taxa. *Diaphorocetus* was recovered as a stem *Physeteroidea* closely related to the crown *Physeteroidea*. The relationships of *Diaphorocetus* within the *Physeteroidea* are not completely resolved since it presents alternative positions in the different analyses and in several of them it is recovered as an unstable taxon. *Idiorophus* and *Cozzuoliphyseter* are located within the *Physeteridae*. Although their relationships change throughout the analyses, they have been recovered forming a subclade within *Physeteridae*. On the other hand, the results obtained do not support a close relationship between *Cozzuoliphyseter* and *Aulophyseter morricei*, reinforcing the proposal to assign the Patagonian taxon to a new genus. The phylogenetic relationships of the *Physeteroidea* Indet. MLP 76-IX-5-1 were unsolved in all analyses. The temporal calibration of the phylogeny indicated that the origin of the three main clades of physeteroids occurred during the early Miocene: *Physeteridae* and *Kogiidae* would have originated during the Aquitaine and early Burdigalian, respectively, while the macroraptors would have their origin towards the end of the early Miocene. In this temporal calibration, three main ghost lineages are identified: one formed by the macroraptor clade; another comprising the crown *Physeteridae*; and the last one that separates *Thalassocetus* (whose dating and anatomy require revision) from the rest of the *Kogiidae* family. Likewise, this temporal calibration shows some important range extensions, such as those of *Physeter* and *Cozzuoliphyseter*. The latter is possibly linked to the lack of precise chronological information on the Gran Bajo del Gualicho Formation from which this taxon comes.

Phylogenetic signal analyses on tympano-periotic characters suggest that these characters are independent of phylogenetic relationships, reinforcing the idea that within *Physeteroidea* the otic bones are not diagnostics at the genus or species level. In this group, the tympano-periotic retains many plesiomorphic characters and, therefore, a diagnostic value at higher

taxonomic levels (for example, at the family level: Kogiidae and Physeteridae). The lack of diagnostic information in the type material of "*Preaulophyseter gualichensis*" confirmed its reassignment and that of all isolated periotics from the Miocene of Patagonia as Physeteroidea indet.

The analysis of the changes in the taxonomic and phylogenetic diversity of the physeteroids allowed to define two peaks of maximum richness in the evolutionary history of the group. The first peak, occurred in the early Miocene (Langhian), involved a first radiation of the group where the three main clades of physeteroids are recorded (macroraptors, physeterids and kogids) as well as the stem taxa (e.g. *Placoziphius*, *Eudelphis*), characterized by different skull-dental morphologies. The second peak of diversity occurred towards the middle-late Miocene (Tortonian) and coincides with the Climate Optimum of the Middle Miocene, which favoured the development of new forms of physeteroids and cetaceans in general. Towards the end of the middle Miocene and the beginning of the late Miocene, the global diversity of cetaceans began to decline as a result of physical changes in paleoceanographic conditions that would have mainly impacted on shallow environments where small / medium-sized forms inhabited.

The paleobiological aspects of the Miocene physeteroids investigated in this thesis included the following topics: estimation of body length, physical maturity, auditory frequency, extension and development of the spermaceti organ and feeding strategies.

The fossil record of the Miocene physeteroids of Patagonia is represented by a diverse group in terms of their body lengths. Most of these Miocene sperm whale species are small to medium-sized (*Diaphorocetus* 3.46 m, *Cozzuoliphyseter* 4.37 m, *Idiorophus* 6.07 m) but recently the first record of a large physeteroid (i.e. greater than 8 m) for the region has recently been published (*Livyatan*, Piazza et al. 2018). Large body sizes are found in the macroraptors group (with *Livyatan*) and in the Physeteridae (with *Physeter*). As observed in other cetaceans, the evolution of body size follows a complex pattern and in sperm whales the acquisition of gigantism did not follow a linear pattern, because was acquired in a convergent way in different lineages (macroraptors and Physeteridae) from the middle-late Miocene.

The estimation of the physical maturity of the Patagonian physeteroids was carried out using two methodologies: the count of dentin lines (GLGs) and the degree of closure of the cranial sutures and / or fusion of the vertebral epiphyses. Based on the GLG count, the *Cozzuoliphyseter* holotype is the oldest specimen (34 years) within those analysed in this thesis, followed by the *Idiorophus* holotype (21 years), while the youngest specimen is the paratype from *Cozzuoliphyseter* (10 years). If it is assumed that the life history of sperm whales from the Miocene of Patagonia is similar to that of *Physeter*, all the sperm whales analysed in this thesis would have reached sexual maturity and only the *Cozzuoliphyseter* holotype could have reached physical maturity. Based on osteology, none of the Patagonian specimens would have reached physical maturity since many cranial sutures remain opened (such as the fronto-maxilla, exoccipito-squamosal, parietosquamosal).

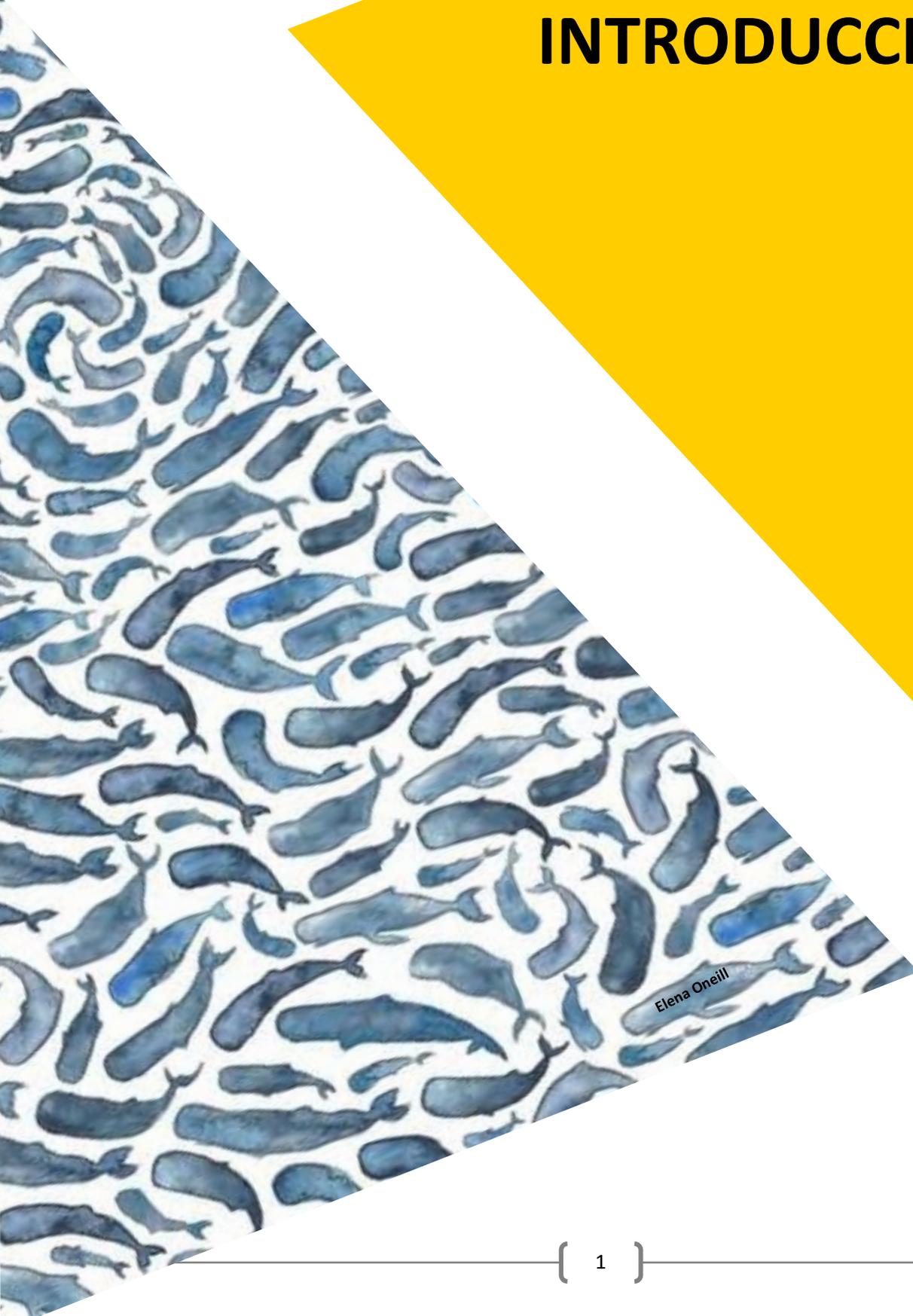
The 3D reconstruction of the inner ear (cochlea and semicircular canals) of two specimens of Miocene physeteroids, as well as the measurements and ratios calculated on these models, allowed comparative studies with other extinct and current sperm whales. Estimated measurements and ratios on the cochlea suggest intermediate values between *Physeter* and *Kogia*. However, the morphology of the inner ear and the estimated auditory frequencies share greater similarities with *Physeter* than with *Kogia*. This situation is consistent with the differences observed in the morphology of the tympano-periotic complex between kogid and

physeterids, or even between kogid and non-kogid physeteroids. This could suggest that the morphofunctional pattern of the Physeteroidea auditory complex was acquired early in their evolutionary history and remained unchanged over 20 million years (evolutionary stasis).

Analysis of the supracranial basin in Patagonian physeteroids shows that it housed a well-developed spermaceti organ. The relative size of this organ differs between the species analysed. However, in no case did its development occupy the *rostrum*. It is estimated that both the spermaceti organ and the junk would have had a hemispherical shape giving these specimens an external appearance with an elongated *rostrum*.

The cranio-mandibular-dental morphology of the Patagonian physeteroids analysed in this thesis presents intermediate characteristics between a macroraptor physeteroid and a suction physeteroid. Therefore, it is proposed that the Patagonian sperm whales could have employed a combined raptorial feeding strategy using the raptorial method to catch their prey with their teeth and then to use suction to transport them into the oral cavity.

CAPÍTULO 1: INTRODUCCION



Elena O'Neill

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

1.1. Los cetáceos

Los cetáceos son el grupo más diverso de mamíferos totalmente adaptados a la vida marina. Su plan corporal actual consiste en un cuerpo fusiforme, sin miembros posteriores, con miembros anteriores convertidos en aletas que utilizan para direccionarse y con una aleta caudal horizontal formada por dos lóbulos laterales que se encarga de brindarles la propulsión durante el nado. Los cetáceos forman parte esencial de los ecosistemas marinos oficiando como predadores tope o superdepredadores, distribuidores de nutrientes a gran escala o como fuente de alimento para los organismos que viven en las profundidades del océano (Croll et al. 2006; Nicol et al. 2010; Smith y Baco 2003; Willis 2014; Wing et al. 2014). Actualmente, los cetáceos alcanzan tamaños corporales que van desde 1 metro hasta más de 30 metros, habitan en todos los mares y océanos del mundo y han desarrollado interacciones sociales muy complejas, producto de su gran capacidad cognitiva y de un elaborado sistema de comunicación.

Los cetáceos representan la “vuelta al mar” más reciente de los tetrápodos (Uhen 2007) y fueron precedidos por varios grupos en diferentes momentos de la historia de la Tierra, como es el caso de los placodontes (245 m.a.), ictiosaurios (245 m.a.; Shikama et al. 1978), tortugas (220 m.a.; Li et al. 2008), plesiosaurios (199 m.a.; O’Keefe 2001), mosasaurios (99 m.a.; Polcyn et al. 1999), pingüinos (62 m.a.; Slack et al. 2006), sirénidos (49 m.a.; Domning 2001), pinnípedos (28 m.a.; Berta 1991), entre otros. Esto significa que tanto los cetáceos como todos los grupos mencionados anteriormente han tenido que adaptar su anatomía y su fisiología, originalmente terrestre, a un medio acuático provocando así grandes cambios en sus estructuras sensoriales y esqueléticas. Dadas las diferencias en cuanto al plan corporal de los cetáceos más primitivos y los que conocemos hoy en día, es que resulta un tanto dificultoso responder a la pregunta ¿qué es un cetáceo? Ya que su definición variará según contemplemos solo a los representantes actuales o también a sus antepasados extintos.

En el pasado el plan corporal de los cetáceos era muy distinto al que presentan actualmente, siendo bastante similar al de cualquier mamífero cuadrúpedo terrestre. El primer grupo de mamíferos en mostrar características de cetáceos vivió hace 52,5 millones de años (Eoceno temprano) en Indo-Pakistán, antigua zona tropical en donde se encontraba el mar de Tetis. Estos mamíferos (e.g. *Pakicetus*) eran principalmente terrestres, pero tenían ciertas adaptaciones para alimentarse (Uhen 2007), oír (Gingerich y Russell 1981; Luo y Gingerich 1999) y trasladarse en ambientes acuáticos someros (Madar 2007). Según el sedimento hallado junto con sus restos fósiles, estos animales habrían vivido en ambientes dulceacuícolas en comunicación con ambientes marinos, como ríos o estuarios. Gracias a algunas características de su tobillo se pudo determinar que estos cetáceos ancestrales estaban estrechamente emparentados con los Artiodáctilos (Thewissen et al. 2001;

Gingerich et al. 2001). Dentro de los Artiodáctilos actuales, los Cetáceos estarían más cercanamente emparentados con la familia Hippopotamidae según datos moleculares (Gatesy 1998; Milinkovitch et al. 1998; Gatesy et al. 1999; Geisler y Uhen 2005; Montgerald et al. 2007), definiendo de esta manera al clado Whippomorpha (Hippopotamidae+Cetacea, Waddell et al. 1999; Fig. 1.1A). El descubrimiento de nuevos materiales fósiles de un grupo particular de artiodáctilos extintos llamado Raoellidae (Thewissen et al. 2007) demostró que los mismos poseían una característica que compartían con los cetáceos: el aumento en grosor y densidad (paquiesclerosis) de la pared medial de la bulla timpánica (i.e. *involucrum*), uno de los dos huesos ubicados en el basicráneo que rodean al oído medio e interno. Según los últimos análisis filogenéticos, basados tanto en datos moleculares como morfológicos, los raoellidos estarían más emparentados con los cetáceos que con cualquier otro grupo de Artiodáctilos actual o extinto y, a su vez, la familia Hippopotamidae sería la más cercanamente emparentada al grupo formado por los raoellidos y los cetáceos (Thewissen et al. 2007; Geisler y Theodor 2009; Fig. 1.1. B).

Tradicionalmente, los cetáceos se dividen en dos grandes grupos: los Arqueoceti o cetáceos ancestrales y los Neoceti o cetáceos modernos (Fordyce 2009a). A su vez, los neocetos se dividen en dos clados: las ballenas portadoras de barbas o Mysticeti y las ballenas portadoras de dientes u Odontoceti. Los arqueocetos se definen por retener caracteres arcaicos como los miembros posteriores bien desarrollados, una dentición heterodonta (i.e. diferenciada en grupos funcionales y con diferentes morfologías) y difiodonta (i.e. tener dos generaciones dentarias) y una cierta dependencia con el ambiente terrestre ya que son el grupo de transición de la tierra al mar. Por su parte, tanto los mysticetos como los odontocetos son completamente acuáticos, han perdido en su totalidad los miembros posteriores y son incapaces de moverse o soportar su propio peso en tierra. Además, estos dos grupos han sufrido una fuerte reorganización de los huesos del cráneo (un proceso conocido como telescopización; Miller 1923; Fig. 1.2) que les ha permitido optimizar la respiración, ecolocalización (en odontocetos) y filtración (en mysticetos) en un ambiente completamente acuático (Oelschlager 1990; Berta et al. 2014).

Los arqueocetos son un grupo parafilético que apareció en el Eoceno temprano y reúne a formas semiacuáticas y completamente acuáticas. Su diversificación es el primer evento de radiación registrado en la historia evolutiva de los cetáceos (Fordyce 2009b). Dentro de los arqueocetos se encuentran los primeros cetáceos que conforman la familia Pakicetidae incluyendo, entre otros, al género *Pakicetus*. Esta familia se restringe al Eoceno temprano de la región de Indo-Pakistán y presentan características observadas en los artiodáctilos terrestres entre las que se pueden mencionar vértebras cervicales alargadas, cuatro miembros gráciles y alargados, un metapodio también alargado, entre otras (Thewissen et al. 2001). A su vez, los miembros de esta familia presentan características como una bulla

timpánica paquiesclerótica (Gingerich y Russell 1981), dientes molares modificados para cortar en cizalla (O'Leary y Uhen 1999), una dentición anterior alineada con los dientes molares (Uhen 2007), entre otras que los asocian a los cetáceos. Los pakicétidos son reconocibles por su cráneo angosto y por sus ojos orientados dorsalmente y poco espaciados entre sí (Nummela et al. 2006), lo que se asocia a un estilo de vida bastante acuático, en el que eran nadadores frecuentes (Madar 2007), pasando gran parte de su tiempo en los ríos en donde buscaban su alimento (Roe et al. 1998; Clementz et al. 2006).

Con un plan corporal intermedio entre los pakicétidos y los cetáceos completamente acuáticos, encontramos a la familia Ambulocetidae dentro de la cual el género *Ambulocetus* es el mejor conocido. El ejemplar tipo de este género fue hallado en depósitos marinos marginales del Eoceno medio de Indo-Pakistán (46-48 M.a.). *Ambulocetus* presentaba un tamaño mayor a *Pakicetus* y estaba mejor adaptado a la vida anfibia dado que presentaba una cola robusta, unos miembros anteriores con forma de paletas y un fémur pequeño. Sin embargo, tenía los miembros posteriores bien desarrollados, capaces de soportar su peso en tierra (Thewissen et al. 1996; Madar et al. 2002). Similar a *Pakicetus*, *Ambulocetus* también presentaba un cráneo angosto, con ojos de posición dorsal y se le atribuye un estilo de vida similar al de un cocodrilo, dado que comería tanto presas acuáticas como terrestres (Thewissen et al. 1996).

Paralelamente a la aparición de los ambulocétidos, se registra la familia Remingtonocetidae que vivió hasta el Eoceno tardío (41 M.a.). Los representantes de este grupo también provienen de Indo-Pakistán y algunos de ellos en Egipto (Bebej et al. 2012). Los remingtonocétidos fueron los primeros cetáceos verdaderamente marinos que se alimentaban cerca de la costa (Clementz et al. 2006) y presentaban un cuerpo alargado con miembros cortos, un cráneo alargado con una sínfisis mandibular alargada, los molares con forma de cúspides alineadas y un foramen mandibular grande (carácter compartido con los cetáceos modernos). Estas características hacen a los remingtonocétidos mucho más similares a cocodrilos que los ambulocétidos. Sus miembros y su esqueleto axial indican que podrían haber caminado en tierra y que serían buenos nadadores (Gingerich et al. 1995; Thewissen y Hussain 2000; Bajpai y Thewissen 2000).

La familia Protocetidae también se originó en Indo-Pakistán durante el Eoceno medio (48 M. a.). Es el primer grupo de arqueocetos que expande su distribución fuera de la región de Indo-Pakistán hacia el norte de África, Europa, el norte y el suroeste de América, y sobrevivió hasta los 37 M. a. Todos los protocéticos provienen de depósitos marinos costeros, donde podrían haber pasado gran parte de su tiempo en busca de presas (Clementz et al. 2006; Fahlke et al. 2013). Esta familia presenta una diversidad morfológica mayor a las demás familias de arqueocetos sobre todo en la región del sacro. Se estima que todos los protocéticos podrían caminar sobre la tierra o al menos podrían mantener su peso con sus miembros anteriores bien desarrollados y que, además, eran muy buenos

nadadores que habrían incorporado movimientos ondulatorios (Bianucci y Gingerich 2011).

El clado Pelagiceti (Uhen 2008; Fig. 1.1 A) está formado por cetáceos completamente acuáticos pelágicos que incluyen a los neocetos y a dos familias de arqueocetos: Basilosauridae y Kekenodontidae. Los pelagicetos se caracterizan por presentar una pelvis muy pequeña, una marcada reducción o ausencia de miembros posteriores, más de 10 vértebras lumbares y vértebras caudales rectangulares. Tanto los basilosáuridos como los kekenodóntidos difieren de los arqueocetos en la presencia de múltiples cúspides accesorias en sus dientes, un carácter que se perderá posteriormente en los neocetos. Los kekenodóntidos se registran desde el Oligoceno y poco se conoce sobre esta familia dado que sus restos son muy fragmentarios (Uhen 2010). Sin embargo, éstos estarían más relacionados a los neocetos que a cualquier otro grupo de arqueocetos, incluyendo los basilosáuridos (Clementz et al. 2014; Marx et al. 2016).

Los basilosáuridos se conocen desde el Eoceno medio hasta el Eoceno tardío y se encuentran distribuidos por todo el mundo. Este grupo muestra varias características que indican que eran totalmente acuáticos e incapaces de caminar o soportar su peso en tierra, sugiriendo que estos cetáceos desarrollaban toda su vida en el agua (Gingerich et al. 1990). Algunas de estas características son: un sistema de senos pterigoideos bien desarrollados, que en los neocetos ayuda a aislar al oído acústicamente; un cuello corto en relación a los demás arqueocetos; miembros anteriores transformados en aletas; y miembros posteriores muy reducidos, con una pelvis pequeña y desarticulada de la columna vertebral (Uhen 2004, 2010). Además, son los primeros cetáceos en presentar una clara migración posterior de las narinas externas y presentan evidencias de haber tenido aleta caudal (Buchholtz 1998). Su columna vertebral habría permitido los movimientos ondulatorios del nado que observamos hoy en los neocetos.

Como se mencionó anteriormente, los Neoceti comprenden a los dos clados de cetáceos vivos, Mysticeti y Odontoceti, con sus representantes actuales y extintos. El origen y la diversificación de los neocetos comprende el segundo gran evento de radiación de los cetáceos (Fordyce 2009a). La separación total de Gondwana junto con la apertura de los océanos en el hemisferio sur (principalmente el surgimiento de la Corriente Circumpolar Antártica) y un enfriamiento de la temperatura global, habrían cambiado la productividad y los ecosistemas oceánicos, dando lugar a nuevos nichos ecológicos que habrían ayudado a esta radiación de formas modernas (Lindberg y Pyenson 2007; Marx y Fordyce 2015; Marx et al. 2016).

Los misticetos y los odontocetos comparten características únicas como son: la parte posterior de la maxila cóncava y perforada por varios forámenes infraorbitarios que abren dorsalmente; rostro con un canal mesorostral abierto que hace que las premaxilas no entren en contacto en la línea media; dientes posteriores ubicados anteriormente a la muesca anterorbital; proceso cigomático

del escamoso más robusto que en los arqueocetos; y el proceso posterior del periótico (proceso mastoideo) no expuesto lateralmente en la pared del cráneo (Fordyce 2009a; Uhen 2010). Tanto odontocetos como misticetos presentan cierto grado de telescopización, en la cual los huesos del cráneo se reorganizan dando una configuración única dentro de los mamíferos (Miller 1923), en donde las narinas externas abren dorsal y posteriormente favoreciendo un modo de vida completamente acuático (Fig. 1.2; Reidenberg y Laitman 2008; Marx et al. 2016).

La tercera y última radiación de los cetáceos, se da con la diversificación funcional, ecológica y taxonómica de los clados modernos de Odontoceti y Mysticeti (Fordyce y de Muizon 2001; Fordyce 2009b; Slater et al. 2010).

Los misticetos actualmente comprenden las familias Balaenidae (ballenas francas), Neobalaenidae (ballenas francas pigmeas), Balaenopteridae (rorcuales) y Eschrichtiidae (ballenas grises). Se encuentran ampliamente distribuidos en los océanos y conforman los animales más grandes que han existido, midiendo más de 30 metros y alcanzando las 190 toneladas. Todos los misticetos presentan un proceso de telescopización dominado por la extensión anterior de los huesos occipitales (principalmente el supraoccipital) y, en menor medida, la extensión posterior de los huesos del rostro (premaxila, maxila, nasales; *prograde cranial telescoping*; Churchill et al. 2018; Fig. 1.2). En la actualidad estos cetáceos son fácilmente reconocibles por portar barbas (estructuras queratinosas que cuelgan del paladar), las cuales utilizan para filtrar enormes cantidades de alimento del agua. Sin embargo, muchos misticetos basales eran de tamaños más pequeños, portaban dientes bien desarrollados y tenían una gran diversidad de modos de alimentación (e.g. familias Llanocetidae, Mammalodontidae, Aetiocetidae; Marx y Fordyce 2015; Marx et al. 2016). Los misticetos aparecieron durante el Eoceno tardío (34 m. a. aproximadamente), y durante el Oligoceno temprano evolucionaron en varias formas que incluyen a las dentadas recién mencionadas, y a formas sin dientes (e.g. Chaemysticeti, Eomysticetidae). A diferencia de su grupo hermano, los odontocetos, los misticetos presentan un espiráculo o abertura nasal con dos orificios, un cráneo simétrico y carecen de la capacidad de ecolocalizar.

1.2. Los odontocetos

Los odontocetos son el grupo más diverso de mamíferos marinos, comprendiendo el 84% de las especies de cetáceos actuales, e incluyendo cerca de 74 especies vivientes, distribuidas en 10 familias (Hooker 2018): Platanistidae (con el delfín de río *Platanista gangetica* como único representante actual); Physeteridae (compuesta por la especie de cachalote gigante actual *Physeter macrocephalus*, quien es el odontoceto buceador de mayor tamaño); Kogiidae (comprende a las especies de cachalote enano y pigmeo del género *Kogia*); Ziphiidae (con al menos 21 especies, los zífidos son animales poco conocidos,

buceadores y cosmopolitas como los cachalotes); Lipotidae (incluye al delfín de río *Lipotes vexilifer* considerado actualmente extinto); Iniidae (comprende a la especie de delfín rosado *Inia geoffrensis*, que habita el río Amazonas); Pontoporiidae (compuesta por el delfín franciscana *Pontoporia blainvillei*, endémico de los estuarios de América Sudoccidental que se encuentra en peligro de extinción); Phocoenidae (incluye a todas las especies de marsopas); Monodontidae (comprende dos especies de gran diversidad morfológica que habitan aguas polares árticas: la beluga -*Delphinapterus leucas*- y el narval -*Monodon monoceros*-); y Delphinidae (es la familia más diversa de odontocetos formada por lo que comúnmente llamamos delfines que presentan una gran variabilidad de formas y tamaños).

El tamaño corporal de los odontocetos varía desde un poco más de 1 metro en el delfín Franciscana hasta un poco más de los 18 metros en los machos del cachalote gigante. Suelen ser animales gregarios, formando grupos que en muchas ocasiones son matrilineales (liderados por generaciones de hembras) como en el caso de los cachalotes gigantes, las orcas (*Orcinus orca*) y las ballenas piloto (*Globicephala* sp.). Habitan todos los mares y océanos del planeta, desde los polos hasta el ecuador, entrando y en ocasiones viviendo en ríos y estuarios (Marx et al. 2016). Todos los odontocetos actuales son homodontes (no presentan diferencias morfológicas entre sus dientes) y polodontes (presentan más cantidad de dientes que cualquier otro mamífero, incluso que sus formas más basales) y presentan un espiráculo con una sola abertura. Como la mayoría de los cetáceos, han reducido el sentido del olfato, siendo en ocasiones nulo (Kellogg 1928; Ediger 1955).

Una de las características más notorias de los odontocetos es la capacidad de ecolocalizar. Para lograr emitir y receptor sonidos de altas frecuencias y captar alteraciones en el medio acuático, los odontocetos han desarrollado un complejo sistema de biosonar ubicado en sus cráneos. Este biosonar es generado por una serie de especializaciones en las estructuras blandas y óseas de la región nasal de cráneo entre las que se encuentran: una estructura lipídica, de baja densidad, localizada por delante de las narinas llamada melón, músculos faciales hipertrofiados, modificaciones en los huesos del rostro (e.g. un área facial cóncava, corrimiento posterior de las maxilas cubriendo gran parte de los frontales, asimetría facial generalmente dirigida hacia el lado izquierdo) y un complejo sistema de sacos aéreos y cuerpos grasos relacionados a los conductos nasales (Heyning 1989; Cranford 1996; Berta et al. 2014). La producción del sonido sucede en el complejo nasal, donde el aire es forzado a pasar por una estructura llamada “labios de mono” o labios fónicos. El aire que pasa a alta presión hace vibrar estos “labios de mono” y a todas las estructuras cercanas a ellos como la bolsa dorsal (de tejido graso), un par de cartílagos asociados a los labios y los ligamentos del espiráculo (Cranford et al. 1996; Fig. 1.3A). Los sacos aéreos premaxilar, vestibular y accesorio dan soporte neumático a todo este complejo y conducen el sonido hacia el melón. Este último, actúa como una lente que amplifica y focaliza el sonido

(Au y Hastings 2008) para luego propagarlo hacia el ambiente. Una vez que el sonido encuentra un objeto, es reflejado y retorna hacia el animal donde es captado por una estructura lipídica localizada en la porción posterior de la mandíbula (i.e. en el forámen mandibular). Las características de la mandíbula y del oído reflejan la capacidad de los odontocetos de oír altas frecuencias (Castellini y Mellish 2016). El complejo tímpano-periótico se encuentra aislado del resto del cráneo gracias a un sistema de senos pterigoideos, cuyo interior está relleno de una sustancia mucosa, lípidos y aire (Oelschläger 1986; Nummela et al. 2004). El sonido pasa desde la estructura lipídica de la mandíbula al complejo de senos pterigoideos. Desde allí hace vibrar el complejo tímpano-periótico, y esta vibración se transmite a la cadena de osículos que conforman el oído medio para luego pasar a la cóclea, dentro del oído interno. Este eco del sonido es analizado posteriormente en el cerebro el cual se encarga de producir una “imagen” del objeto (Jones 2005).

Los primeros odontocetos provienen del Oligoceno temprano (Gatesy et al. 2013; Sanders y Geisler 2015) y hasta el Mioceno temprano se registran formas capaces de ecolocalizar pero que retenían ciertas características ancestrales como la presencia de una dentición heterodonta, un sistema de senos pterigoideos poco desarrollado y narinas ubicadas anteriormente. Entre estas formas *stem* Odontoceti se encuentran los Xenorophidae, Agorophiidae, Patriocetidae y Simocetidae (Fig. 1.3 B). Otras familias más próximas al *crown* Odontoceti son Squalodontidae, Waipatiidae, entre otras. Sin embargo, la posición de estas familias ha sido objeto de debate dado que muchos autores las consideran miembros de la superfamilia Platanistoidea (e.g. Fordyce 1994; Barnes 2006; Barnes et al. 2010; Tanaka y Fordyce 2014; Boerma y Pyenson 2016; Viglino et al. 2018). Durante el Mioceno temprano, aparecen y comienzan a diversificarse los primeros grupos del *crown* Odontoceti: Physeteroidea (que incluye a todos los cachalotes extintos y actuales), Platanistoidea (taxones relacionados con *Platanista*) y Ziphiidae (comprende a todos los zífidos). Durante el Mioceno medio (12 M.a.) la diversidad del *crown* Odontoceti siguió en aumento, la cual incluyó una mayor variación de formas para los tres grupos antes mencionados y la aparición y radiación de los Delphinida (Delphinoidea, Inoidea y Lipotidae; McGowen et al. 2009; Bianucci 2013; Fig. 1.4 A) la cual se incrementa hacia el Mioceno tardío y el Plioceno (2.5-5.3 M.a.). Estas formas modernas colonizaron todos los mares y océanos mientras que, paralelamente, las formas más ancestrales desaparecían (e.g. Eurhinodelphinidae y Squalodontidae).

1.3. Los Fiseteroideos

Los Physeteroidea, o cachalotes, son considerados el linaje más basal de los odontocetos (e.g. Heyning y Mead 1990; Barnes 1990; Messenger y McGuire 1998; McGowen et al. 2009) como grupo hermano de los zífidos (e.g. Muizon 1990, 1994;

Fordyce 1994; Geisler y Sanders 2003) o como grupo hermano de los zífidos y todos los restantes odontocetos (Synrhina; Geisler et al. 2011). Este grupo se caracteriza, principalmente, por presentar una gran asimetría en el cráneo y una depresión en su parte dorsal llamada cuenca supracranial (Fig. 1.4 B). Dicha cuenca aloja, entre otras estructuras relacionadas a la producción y transmisión del sonido, dos cuerpos lipídicos de gran tamaño que son únicos entre los odontocetos: el *junk*, homólogo al melón, y el órgano del espermaceti (Cranford 1999). Otras de las características que reúnen a los fiseteroideos son: la presencia de raíces dentales de gran tamaño que se cierran tardíamente en la vida del animal y con una deposición continua de cemento que genera una capa gruesa del mismo en la superficie externa de los dientes; la presencia de un complejo lacrimo-yugal robusto, un osículo accesorio grande y ovalado adherido al periótico, una bulla timpánica con el *involucrum* bilobado, un proceso posterior de la bulla timpánica alargado y pérdida de al menos un hueso nasal (Flower 1868; Kasuya 1973; de Muizon 1991). Otra característica que separa a los cachalotes del resto de los odontocetos actuales es que presentan sus conductos nasales izquierdo y derecho separados en casi toda su longitud. Esta es una condición ancestral para los odontocetos, que es compartida con el resto de los mamíferos, y que reafirma la posición basal de los fiseteroideos dentro de los Odontoceti (Geisler et al. 2011; Marx et al. 2016).

Los cachalotes están entre los cetáceos más peculiares. Actualmente, este grupo está formado por el cachalote pigmeo (*Kogia breviceps* de Blainville, 1838), enano (*Kogia sima* Owen, 1866) y gigante (*Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758) que se distribuyen en dos familias: Kogiidae y Physeteridae, respectivamente. A pesar de estar emparentados, los representantes actuales de Physeteridae y Kogiidae difieren marcadamente. Por un lado, *Physeter* presenta un cráneo de enormes dimensiones, que llega a ocupar un tercio de su longitud corporal, en el que se encuentra una gran cuenca supracranial que ocupa casi toda la longitud del cráneo. Por otro lado, los representantes del género *Kogia*, presentan un cráneo de menor tamaño, con una cuenca supracranial reducida y un rostro corto (el más corto dentro de los odontocetos actuales; Werth 2006; McCurry et al. 2017; Fig. 1.5). *Physeter* es el odontoceto de mayor tamaño conocido, alcanzando una longitud corporal de 11 metros en las hembras adultas y de 18 metros en los machos adultos (Rice 1989) evidenciando un marcado dimorfismo sexual. Por otro lado, las especies de *Kogia* presentan rangos de tamaño muchos menores con *Kogia breviceps* que llega a los 4.3 metros y *K. sima* a los 2.7 metros (McAlpine 2014) Fig. 1.6. Las especies del género *Kogia* poseen el espiráculo o abertura nasal en una posición mucho más posterior que en *Physeter*, en donde abre anteriormente y del lado izquierdo. Las proporciones de la cabeza en un embrión de *Physeter* son muy similares a un *Kogia* spp. adulto, lo que sugiere una estrecha relación entre ellos (Beddard 1915). Otras características que reúnen a estos géneros son una dieta principalmente teutófaga (i.e. basada en cefalópodos), la

capacidad de bucear en profundidad, un modo de alimentación por succión con la ausencia de dientes superiores funcionales y una distribución cosmopolita.

Gracias a la histórica y conflictiva relación que ha tenido el hombre con *Physeter macrocephalus* es que se conocen varios aspectos ecológicos, fisiológicos y anatómicos de esta especie. Durante el siglo XVIII miles de cachalotes fueron cazados anualmente dado que eran considerados una importante fuente de aceite y grasa. Esta situación continuó durante la primera mitad del siglo XIX, momento en que la caza comercial de cetáceos comenzó a declinar por la aparición de la industria petrolera. Sin embargo, en el siglo XX se reanudó su persecución luego de la Segunda Guerra Mundial, llegándose a cazar alrededor de 30.000 ejemplares por año. La mayor parte de esta actividad era regulada por la Comisión Ballenera Internacional (International Whaling Commission – IWC -) quien empezó a reducir la caza hacia 1980. Muchos trabajos científicos de gran valor han sido realizados durante estas épocas, como es el caso de la descripción osteológica de la especie (e.g. Flower 1868; Omura et al. 1962; James y Soundararajan 1981), descripciones anatómicas (e.g. Beddard 1915, 1919; Raven y Gregory 1933; Norris y Harvey 1972; Schenckan y Purves 1973) y los primeros trabajos sobre estimación de su madurez sexual y física (e.g. Nishiwaki et al. 1958; Ohsumi et al. 1963). La anatomía craneana de *Physeter macrocephalus* fue ampliamente estudiada y analizada. El órgano del espermaceti, del cual los balleneros obtenían enormes cantidades de aceite, es una estructura hipertrofiada, fusiforme y llena de lípidos, que está rodeada por una capa gruesa de tejido conectivo. En cada uno de sus extremos (anterior y posterior) se encuentra un saco aéreo (i.e. saco distal anteriormente y saco frontal posteriormente; Raven y Gregory 1933; Mead 1975; Heyning 1989; Cranford 1999; Huggenberger et al. 2016). Por debajo del órgano del espermaceti y apoyado en el cráneo, se encuentra el *junk* que está formado por lípidos, dispuestos en forma de lentes perpendiculares al cuerpo del animal (Mohl 2001) y tejido conjuntivo. Entre estos dos órganos grasos se encuentra el conducto nasal derecho, el cual es delgado y corre de manera subhorizontal desde la narina externa derecha hasta el saco distal. En la unión entre el conducto nasal derecho y el saco distal se encuentran los “labios de mono” formados por tejido conectivo denso. Hacia el lado izquierdo, el saco distal se conecta con el vestíbulo nasal que lleva al espiráculo. Una capa muscular gruesa y fuerte, rodea a todas estas estructuras (e.g. Raven y Gregory 1933; Huggenberger et al. 2016). Los tendones y las fibras musculares corren longitudinalmente desde el margen dorsal del hueso occipital hasta los “labios de mono” que son fuertes y resistentes. El conducto nasal izquierdo es de mayor diámetro y corre más superficialmente que el derecho. Su recorrido se inicia en la narina externa izquierda y termina en el vestíbulo nasal (Fig. 1.7). Muchas hipótesis han surgido acerca de la funcionalidad del complejo nasal hipertrofiado presente en los cachalotes, pero podrían resumirse en dos categorías: regulación de la flotabilidad (Raven y Gregory 1933; Clarke 1970, 1978) y generación y propagación del sonido (Norris y Harvey 1972; Norris y Mohl 1983).

La última de estas es la más aceptada en la actualidad (e.g. Cranford et al. 1996; Cranford 1999; Mohl 2001; Madsen 2002; Madsen et al. 2003; Mohl et al. 2003; Madsen y Surlykke 2013). Dentro de la caja craneana, se encuentra uno de los cerebros más grandes del reino animal (llegando a pesar 7.8 kg en los machos adultos; Ridgway y Hanson 2014). A pesar de no tener información directa sobre las capacidades cognitivas de esta especie, se sabe que forman grupos sociales con un sistema complejo de comunicación entre los miembros. La mayoría de los grupos sociales están formados por hembras y sus crías, mientras que los machos son más solitarios (Whitehead 2003).

1.4. Registro fósil de los fiseteroideos

Los datos de divergencia molecular muestran que el origen de los fiseteroideos habría sido en el Oligoceno tardío (e.g. McGowen et al. 2009; Steeman et al. 2009), lo cual coincide con el registro fósil más antiguo para este grupo: *Ferecetherium kelloggi* (Mchedlidze 1970). Este ejemplar fue recuperado del Oligoceno tardío (23 M.a. aproximadamente) de Azerbaijan. *Ferecetherium* sería de pequeño tamaño (cerca de 5 metros), tendría una cabeza también pequeña con un rostro angosto y ya presentaría una marcada asimetría, principalmente en las premaxilas y los nasales (Mchedlidze 2009). Durante el Mioceno la diversidad del grupo alcanza su máxima expresión con al menos 20 especies registradas (e.g. Moreno 1892; Lydekker 1893; Kellogg 1925, 1927, 1965; Gondar 1975; Hirota y Barnes 1994; Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2008, 2010, 2016; Boersma y Pyenson 2015; Velez Juarbe et al. 2015; Collareta et al. 2017, 2019, 2020; Benites-Palomino et al. 2020, 2021). Es durante el Mioceno que se documenta, dentro de los cachalotes, una variedad de tamaños corporales con formas pequeñas (*Acrophyseter* 4–4,5 m), medianas (*Brygmophyseter* y *Zygophyseter* 6,5–7m) y grandes (*Livyatan* 13,5–17,5 m), diferentes especializaciones en el cráneo, la mandíbula y los dientes asociadas a estrategias de alimentación muy diferentes a las observadas en las formas actuales (Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2010, 2014, 2016). Este patrón presenta una clara diferencia con aquel que caracteriza a las formas actuales *Physeter* y *Kogia* spp., como es la ausencia de dentición superior funcional, ausencia de esmalte dentario, mandíbulas esbeltas, una fosa temporal pequeña y musculatura temporal reducida, que ha sido vinculado a un modo de alimentación teutófago y por succión (e.g. Werth 2004; Bloodworth y Marshall 2005). Hacia el Mioceno tardío- Plioceno temprano la diversidad de fiseteroideos decae notoriamente. Esto se evidencia en el escaso registro fósil documentado para este momento que comprende materiales fragmentarios, en general dientes con esmalte dentario en sus coronas (Fitzgerald 2004, 2005, 2011; Hampe 2006). Por este motivo Fitzgerald (2011) ha propuesto que durante el Plioceno las especies actuales habrían convivido con *stem* Physeteroideos. El cachalote gigante actual y los cachalotes enano y pigmeo aparecen en el registro fósil hacia el Plioceno

(Paleobiology Database) y han sobrevivido hasta la actualidad.

El registro fósil Mioceno de fiseteroideos proviene principalmente del Océano Atlántico Norte (Estados Unidos, e.g. Cope 1895), del Pacífico Norte (Estados Unidos y Japón, e.g. Boersma y Pyenson 2015; Hirota y Barnes 1994; Kellogg 1927; Kimura et al. 2006), del mar Mediterráneo (Italia, e.g. Bianucci y Landini 2006), del mar del Norte (Bélgica, e.g. Lambert 2008), del Pacífico Suroriental (Perú, e.g. Lambert et al. 2016, 2020; Collareta et al. 2017, 2020; Benites-Palomino et al. 2020; Chile, e.g. Canto 2007) y del Atlántico Suroccidental (Argentina, e.g. Moreno 1892; Lydekker 1893; Caviglia y Jorge 1980; Cozzuol 1993; Piazza et al. 2018; Fig. 1.8). En este último, el noreste de la Patagonia argentina es una de las pocas regiones exploradas en donde se encuentra un rico registro de cetáceos miocenos (e.g. Lydekker 1893; Cozzuol 1996; Buono y Cozzuol 2013; Buono et al. 2014, 2017; Viglino et al. 2018a, b, 2020; Gaetán et al. 2019; Paolucci et al. 2019). Las formaciones Gaiman (Chubut), Puerto Madryn (Chubut) y Gran Bajo del Gualicho (Río Negro) son ampliamente conocidas por la cantidad y preservación de numerosos cetáceos fósiles miocenos en general. En el caso de los fiseteroideos el registro patagónico incluye al menos 5 especies: *Diaphorocetus poucheti* (Moreno 1892) e *Idiorophus patagonicus* (Lydekker 1893) que provienen de la Formación Gaiman (Mioceno temprano), "*Aulophyseter*" *rionegrensis* Gondar 1975, *Preaulophyseter gualichensis* Caviglia y Jorge 1980, y *Livyatan* sp. (Piazza et al. 2018), las tres especies provenientes del Mioceno de la Formación Gran Bajo del Gualicho. Con excepción de *Livyatan*, que representa el primer registro de un fiseteroideo superdepredador o *macroraptor* para Argentina y cuyos materiales (dos dientes fragmentarios) fueron recientemente descritos y analizados por Piazza et al. (2018), el resto de las especies de cachalotes miocenos no han sido re-estudiadas desde sus descripciones originales y sus materiales tipo (que conforman parte de las colecciones históricas del Museo de La Plata) no han sido revisados desde los siglos XIX y XX. Los cachalotes miocenos de Patagonia son particularmente importantes e interesantes dado que en el caso de *Diaphorocetus* e *Idiorophus* son los fiseteroideos más antiguos conocidos a partir de materiales craneanos en relativamente buen estado de preservación, "*A.*" *rionegrensis* es una especie representada por dos cráneos excepcionalmente preservados que ha causado grandes controversias a cerca de su estatus taxonómico dado que muchos autores han sugerido que debe ser cambiada de género (e.g. Cozzuol 1986, 1993, 1996; Kazár 2002; Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2016) y, por último, *Preaulophyseter gualichensis* ha sido descrita con base en un hueso del oído (los cuales son elementos altamente diagnósticos para los odontocetos; e.g. Kasuya 1973; Luo y Marsh 1996; Geisler y Sanders 2003; Geisler et al. 2011; Tanaka y Fordyce 2016; Viglino et al. 2018a, b) y dos dientes fragmentarios que presentan una capa fina de esmalte y conforman, de este modo, el primer registro de fiseteroideos con esmalte para el país.

Dada la importancia del registro fósil patagónico de cachalotes, el cual promete

ayudar a dilucidar la historia evolutiva de los fiseteroideos, y considerando que los materiales, objeto de estudio de esta tesis, constituyen los ejemplares más completos del Mioceno del Océano Atlántico Sur se plantea como objetivo general de este proyecto realizar una revisión taxonómica, anatómica y filogenética de los taxones patagónicos para determinar su diversidad, analizar sus relaciones de parentesco para/con los demás fiseteroideos y aportar datos sobre su paleobiología con el fin de adquirir un conocimiento más profundo acerca de la radiación miocena de estos odontocetos.

Los capítulos subsiguientes de esta tesis están organizados de la siguiente forma:

Cap.2: Materiales y Métodos

Cap. 3: Marco geológico

Cap. 4: Osteología, Taxonomía y Sistemática Paleontológica

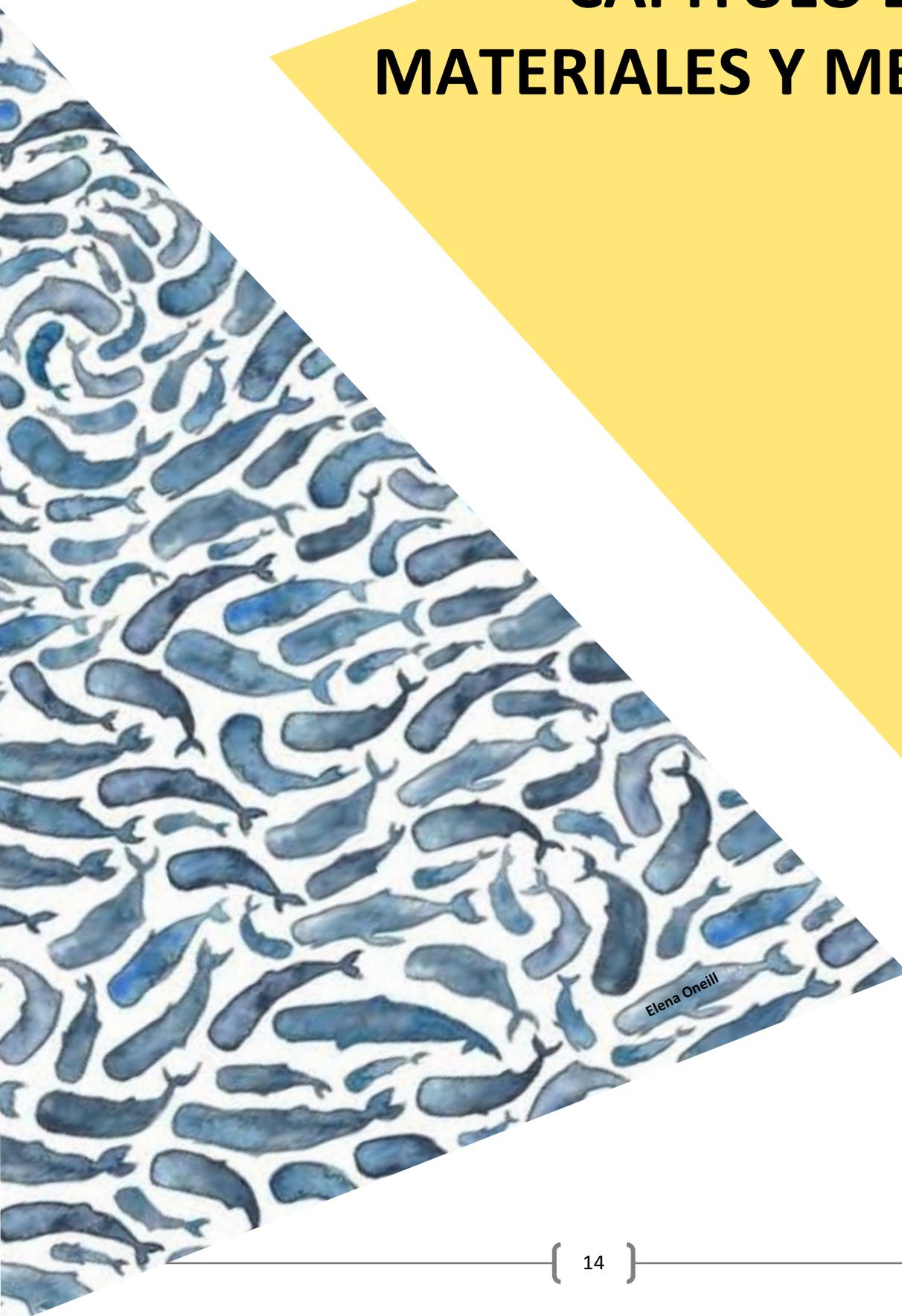
Cap. 5: Análisis filogenéticos

Cap. 6: Diversidad y Aspectos Paleobiológicos de los Fiseteroideos del Mioceno de Patagonia

Cap.7.: Conclusiones

Los objetivos, hipótesis de trabajo y metodologías específicas, así como la discusión de los resultados se detallan en cada capítulo. Todas las tablas utilizadas en este trabajo de tesis están reunidas dentro del Apéndice que se encuentra luego de la Bibliografía. En el Tomo II se incluyen todas las figuras.

CAPÍTULO 2: MATERIALES Y METODOS



Elena Oneill

CAPÍTULO 2: MATERIALES Y MÉTODOS

En este capítulo se detallarán todos los materiales y toda la metodología utilizados durante el desarrollo completo de esta tesis.

Los estudios de la anatomía cráneo-mandibular incluyeron, además de ejemplares fósiles y actuales de fiseteroideos, otros grupos de odontocetos con fines comparativos depositados en colecciones tanto nacionales como extranjeras. Los estudios anatómicos de los especímenes, realizados de primera mano, fueron complementados con la consulta de bibliografía específica y, cuando fue posible, la digitalización y el modelado en 3D de algunos de los ejemplares patagónicos (o parte de ellos). El detalle de los mismos se indica en la sección 2.3.1.4

2.1. Abreviaturas institucionales

AMNH: American Museum of Natural History, Manhattan, Nueva York, Estados Unidos

BVM: Buena Vista Museum of Natural History, Bakersfield, California, Estados Unidos

CNP-MAM: Colección de Mamíferos Marinos, Centro Nacional Patagónico (CENPAT), Puerto Madryn, Argentina

IGF: Museo di Paleontologia dell'Università di Firenze, Italia

IMGUP: Istituto e Museo di Geologia dell'Università di Padova, Italia

IRSNB: Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Ixelles, Bruselas, Bélgica

LACM: Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, California, Estados Unidos

LAMAMA: Laboratorio de Mamíferos Marinos, Centro Nacional Patagónico (CENPAT), Puerto Madryn, Argentina

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Argentina

MAUL: Museo dell'Ambiente, Università di Lecce, Italia

MCZ: Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts, Estados Unidos

MLP: Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina

MNHN: Museum national d'Histoire naturelle, Paris, Francia

MPEF: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Chubut, Argentina

MSNUP: Museo di Storia Naturale dell'Università di Pisa, Calci, Italia

MUSM: Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marco, Lima, Perú

SFM: Shiga-mura Fossil Museum, Shiga-mura, Nagano Prefectura, Japón

UCMP: University of California Museum of Paleontology, Estados Unidos

UF: Florida Museum of Natural History, Estados Unidos

USNM: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, Estados Unidos

2.2. Materiales de Estudio

2.2.1. Materiales de odontocetos

Para los estudios anatómicos comparativos, se analizó la osteología general de algunos representantes de distintas familias de este gran grupo de cetáceos según el siguiente detalle:

Familia Monodontidae: *Monodon monoceros*: IRSNB 42339, cráneo y mandíbula; *Delphinapterus leucas*: IRSNB 1508, cráneo y mandíbula.

Familia Delphinidae: *Globicephala* sp.: MLP 1116, cráneo y mandíbula; LAMAMA AS 013, cráneo y mandíbula; *Lagenorhynchus acutus*: IRSNB 33385, esqueleto completo; *Lagenorhynchus obscurus*: MLP 1560, periótico derecho; *Orcinus orca*: IRSNB 1511, cráneo y mandíbula; MLP 1189, cráneo y mandíbula; LAMAMMA 13, periótico y bulla derecha; *Tursiops truncatus*: MLP 1489, cráneo; MLP 1817, cráneo y mandíbula; IRSNB 20138, periótico y bulla derecha; *Delphinus delphis*: MLP 1559, cráneo y mandíbula; *Cephalorhynchus commersonii*: MLP 1535, periótico y bulla izquierda; MLP 24-4-98-2, periótico y bulla derecha; *Lagenodelphis hosei*: MLP 2.IV.02.2, periótico izquierdo; *Sotalia fluviatilis*: IRSNB 20137, cráneo y mandíbula.

Familia Phocoenidae: *Phocoena phocoena*: IRSNB 1528, dos cráneos con el complejo tímpano-periótico *in situ*; IRSNB 33384, periótico y bulla derecha.

Familia Ziphiidae: *Hyperoodon ampullatus*: IRSNB 1503, cráneo; *Mesoplodon bidens*: IRSNB 39517, cráneo y mandíbula; IRSNB 16232, perióticos izquierdo y derecho; *Mesoplodon grayi*: CNP-MAM 100662, periótico y bulla derecha; *Ziphius cavirostris*: IRSNB 1504, cráneo; MLP 2208, cráneo con el extremo del rostro incompleto; LAMAMMA 001, periótico y bulla izquierda.

Familia Platanistidae: *Platanista gangetica*: IRSNB 1507, cráneo y mandíbula.

Familia Pontoporiidae: *Pontoporia blainvillei*: MLP 1200, esqueleto completo; MLP 305, periótico izquierdo; LAMAMA 0003, cráneo y mandíbula.

También se consultó bibliografía osteológica específica, puntualmente el trabajo de Mead y Fordyce (2009) en donde los autores realizan un exhaustivo análisis de la osteología de *T. truncatus*, comparándolo con otros odontocetos. También se utilizaron las láminas de van Beneden y Gervais (1880) con fines comparativos.

2.2.2. Materiales de Physeteroidea

Se tuvo acceso a gran cantidad de ejemplares de la superfamilia Physeteroidea, especialmente a varias especies extintas. Otra gran parte de los especímenes que componen este grupo fueron estudiados a través de fotos aportadas por colegas y de literatura de referencia.

2.2.2.1. Observados de primera mano

Materiales objetos de estudio de esta tesis:

Diaphorocetus poucheti: MLP 5-6 (tipo), cráneo incompleto;

Idiorophus patagonicus: MLP 5-2 (tipo), cráneo incompleto con mandíbula, dientes y una vértebra torácica;

“*Aulophyseter*” *rionegrensis*: MLP 62-XII-19-1 (tipo), cráneo completo con mandíbula y vértebras cervicales; MLP 62-XII-18-1, cráneo incompleto y dientes;

Preaulophyseter gualichensis: MLP 76-IX-5-1, periótico izquierdo y dos dientes aislados (tipo); MLP 76-IX-2-3, periótico derecho; MLP 76-IX-2-4, periótico derecho;

Physeteroidea Indet.: MLP 52-X-2-8, periótico derecho; MLP 76-IX-2-7, porción de *pars cochlearis*; MLP 80-VII-30, dos perióticos derechos; MPEF-PV-651, periótico derecho; MPEF-PV-605, periótico derecho; MPEF-PV-6098, periótico izquierdo;

Nuevo taxón: MPEF-PV-6074, cráneo con periótico derecho asociado.

Materiales para comparaciones anatómicas:

Physeter macrocephalus: MLP 2207, mandíbula; MACN-Ma 29768, cráneo (individuo adulto); MACN-Ma 20518, cráneo incompleto (individuo juvenil)

Acrophyseter deinodon: MNHN SAS 1626 (tipo), cráneo incompleto con mandíbula y dientes, periótico y bulla derechos; MNHN F-PPI 272, periótico derecho;

Physeterula dubusi: IRSNB M.527/3192 (tipo), cráneo incompleto, mandíbula con dientes y elementos del postcráneo;

Eudelphis mortezelensis: IRSNB M.523 (tipo), cráneo incompleto;

Placoziphius duboisi: IRSNB M.530/1718 (tipo), cráneo incompleto y atlas;

Thalassocetus antwerpiensis: IRSNB M.525 (tipo), porciones del cráneo;

Scaphokogia cochlearis: MNHN PPI229 (tipo) cráneo casi completo; MNHN PPI240 periótico derecho;

Orycterocetus crocodilinus: IRSNB M.1936 cráneo incompleto.

2.2.2.2. Estudiados a partir de la literatura o fotos provistas

Physeter macrocephalus: USNM 35315, cráneo (individuo adulto); USNM 49488, cráneo (individuo juvenil);

Zygophyseter varolai: MAUL 229/1 (tipo), cráneo incompleto, mandíbulas, dientes, periótico y bulla izquierdos y elementos del postcráneo (Bianucci y Landini 2006);

Aulophyseter morricei: USNM 11230 (tipo), cráneo y periótico derecho (individuo adulto); USNM 11313 cráneo (individuo juvenil); UNSM 10853, periótico derecho; USNM 2794, periótico derecho; USNM 2795, periótico derecho; USNM 2796, periótico izquierdo; USNM 2797, periótico derecho (Kellogg 1927); UCMP 81661, cráneo (hembra adulta); LACM 42816, dentario izquierdo; LACM 21184, 127712 y 21247, tres húmeros derechos (Kimura et al. 2006); LACM 21194 y 74061, dos radios izquierdos; LACM 50825, un radio derecho; LACM 103398, una porción proximal de ulna izquierda; LACM 151243, un radio y ulna fusionados y un hueso carpal proximal (Thomas et al. 2008); BVM 10737, cráneo (macho adulto); LACM 154100 y 154106, un ejemplar juvenil “compuesto”(Thomas y Barnes 2015);

Orycterocetus crocodilinus: USNM 22953, periótico y bulla derechos; USNM 22952, periótico izquierdo; USNM 22926, cráneo completo, periótico izquierdo y dientes; USNM 11234, periótico derecho; USNM 14730, cráneo incompleto; USNM 22931, porción de rostro y de basicráneo (Kellogg, 1965);

Livyatan melvillei: MUSM 1676 (tipo), cráneo incompleto, con dientes y fracciones de mandíbula (Lambert et al. 2010; 2016);

Brygmophyseter shigensis: SFM 00001 (tipo), cráneo incompleto, mandíbula, huesos hioideos y elementos postcraneales (Hirota y Barnes 1994);

“*Aulophyseter*” *mediatlanticus*: MCZ 15751, porción sinficial de la mandíbula y una porción anterior de rostro con sus mandíbulas; MCZ 15787, un fragmento de los cóndilos occipitales (Cope 1895; Allen 1921);

Acrophyseter robustus: MUSM 1399 (tipo), cráneo incompleto con mandíbula, dientes, algunas vértebras cervicales y huesos hioideos (Lambert et al. 2016);

“*Aulophyseter*” *rionegrensis*: MLP 62-XII-19-1 (tipo), periótico y bulla izquierdos (Gondar 1975; Cozzuol 1993);

Aprixokogia kelloggi: USNM 187015 (tipo), cráneo incompleto (Vélez-Juarbe et al. 2015);

Praekogia cedrosensis: UCMP 315229 (tipo), cráneo incompleto (Vélez-Juarbe et al. 2015);

Nanokogia isthmia: UF 280000 (tipo), cráneo casi completo con mandíbula; UF 273554, cráneo incompleto (Vélez-Juarbe et al. 2015);

Kogia pusilla: IGF1540V (tipo), cráneo incompleto (Bianucci y Landini 1999);

Koristocetus pescei: MUSM 888 (tipo), cráneo incompleto (Collareta et al. 2017);

Pliokogia apenninica: MSNUP I-17603 (tipo), cráneo incompleto y algunos elementos postcraneales (Collareta et al. 2019);

Kogia breviceps: AMNH 34867, cráneo; LACM 95745, cráneo (Schulte 1917; Bloodworth y Odell 2008; Vélez-Juarbe et al. 2015);

Kogia sima: LACM 47142, cráneo (Vélez-Juarbe et al. 2015).

2.3. Metodología

2.3.1. Estudios osteológicos

Los estudios anatómicos se basaron principalmente en los ejemplares tipo depositados en el Museo de La Plata. Los mismos fueron preparados y acondicionados por el personal técnico de la División de Paleontología de Vertebrados (MLP) y por la tesisista, mientras que algunos de los materiales referidos e indeterminados fueron preparados por el cuerpo técnico del MEF.

2.3.1.1. Terminología osteológica

La terminología osteológica seguida corresponde en gran medida a la propuesta por Mead y Fordyce (2009). En este trabajo ambos autores unificaron las terminologías tradicionalmente utilizadas en la anatomía del cráneo, mandíbula, huesos del oído y hioideos en odontocetos e hicieron una actualización de todos los términos y sus significados. Para la terminología osteológica cráneo-mandibular específica de cachalotes se siguió principalmente a Flower (1868) y se tomaron algunos términos de Lambert et al. (2016). Para los huesos timpano-perioticos se utilizó además la propuesta de Kasuya (1973) en algunos casos específicos.

Teniendo en cuenta que la anatomía cráneo-mandibular de los cetáceos es muy diferente a la de otros mamíferos, se detallan a continuación algunos de los términos anatómicos (o interpretaciones) específicos utilizados en las descripciones de esta tesis:

Cranium/Caja craneal: es la zona del cráneo compuesta por huesos que protegen al cerebro. Para los fiseteroideos estos huesos son: supraoccipital, exoccipital, basioccipital, parietal, escamoso, frontal, etmoides, basiesfenoides, alisfenoides, palatino, pterigoideo, y porciones de maxilar y premaxilar.

Rostro: es la zona anterior del cráneo ubicada por delante del *cranium*. Su límite suele estar marcado al nivel de las muescas anterorbitales. En fiseteroideos los huesos que conforman el rostro son: maxilar, premaxilar, vómer y en ocasiones el palatino.

Canal mesorostral: es un surco ubicado dorsalmente al vómer, medialmente a las maxilas y premaxilas, y anteriormente al preesfenoides (Kernan 1918; Rommel 1990;

Fordyce 1994). En la mayoría de los cachalotes este surco permanece abierto, impidiendo que las premaxilas entren en contacto en la línea media. Sin embargo, si consideramos todos los fiseteroideos, encontramos una gran variedad de alternativas respecto al cierre de este canal.

Basicráneo: es la zona ventral y posterior del *cranium*, que aloja la región auditiva. La misma presenta una morfología conservadora en los fiseteroideos, y está formada por los siguientes huesos: basioccipital, exoccipital, basiesfenoides, alisfenoides, escamoso, pterigoides y los huesos tímpano-perióticos.

Cuenca supracranial: es una depresión en la superficie antero-dorsal del *cranium*. Esta estructura es característica de los fiseteroideos y suele estar delimitada por los siguientes huesos: maxilar, premaxilar, nasal, preesfenoides y frontal.

Rama mandibular/Hemimandíbula: hace referencia a un dentario, ya sea el derecho o el izquierdo.

Mandíbula: se refiere a ambas ramas mandibulares en su conjunto.

Línea alveolar: hace referencia a la zona de la mandíbula, maxila o premaxila en donde van insertos los dientes ya sea en alvéolos (separados por septos interalveolares tanto bien desarrollados como pobremente desarrollados) o en un surco denominado surco alveolar (cuando la línea alveolar no presenta septos interalveolares).

Tímpano-periótico: también puede encontrarse como complejo tímpano-periótico, huesos óticos, huesos del oído. Hace referencia a los dos componentes óseos que protegen al oído interno y medio. Estos huesos óticos son: la bulla timpánica que deriva del hueso timpánico de los mamíferos terrestres y comprende el extremo distal de la membrana timpánica y parte del martillo; el periótico que deriva de una porción del petroso de los mamíferos terrestres, e incluye el oído interno (cóclea y canales semicirculares) y el yunque y el estribo. Este complejo de huesos, está alojado en el basicráneo y en la mayoría de los odontocetos se encuentra aislado del cráneo, y solo se relaciona con él mediante uniones ligamentosas. El periótico se compone por un proceso anterior, un proceso posterior y una porción coclear (o *pars cochlearis*), mientras que la bulla timpánica se divide en un cuerpo y un proceso anterior y posterior. Estas dos estructuras se encuentran conectadas a través de sus procesos posteriores.

Cuerpo del periótico: en esta tesis se utiliza este término haciendo referencia a la suma de proceso anterior y *pars cochlearis* (las cuales se hallan en el mismo plano).

Escudo occipital: se refiere a la región posterior del cráneo que en cachalotes está formada por los huesos exoccipital y supraoccipital, incluyendo a los cóndilos occipitales.

2.3.1.2. Orientación

Los términos utilizados en esta tesis que refieren a la orientación de determinadas estructuras anatómicas son los siguientes (Fig. 2.1):

Plano Sagital/ Longitudinal: hace referencia a un plano vertical que se ubica en la línea media de un cuerpo de manera longitudinal y lo separa en una porción derecha y una porción izquierda.

Plano Horizontal: Se refiere a un plano que se ubica perpendicular al plano sagital y separa al cuerpo en una mitad dorsal y una mitad ventral.

Plano Transversal: Hace referencia a un plano vertical que divide a un cuerpo en una porción anterior y una posterior.

Eje Longitudinal: se refiere al eje de mayor longitud que corre por el centro de un cuerpo

Dorsal/ Ventral: Porciones en las que el plano horizontal divide a un cuerpo: una orientada hacia el lomo o hacia arriba (dorsal) y la otra orientada hacia el vientre o hacia abajo (ventral).

Anterior/ Posterior: porciones en las que el plano transversal divide a un cuerpo. La porción anterior se dirige hacia la cabeza o hacia el rostro, y la porción posterior se dirige hacia la cola o hacia la región occipital del cráneo.

Lateral/ Labial: hace referencia a una línea longitudinal que se aleja del plano sagital hacia los extremos derecho e izquierdo. Cuando se habla de la cavidad bucal, se denomina labial.

Medial/ Lingual: se refiere a una línea longitudinal que está próxima o corre por encima del plano sagital de un cuerpo. Cuando se habla de la cavidad bucal, se denomina lingual.

Distal/Proximal: porciones que se encuentran más alejadas del cuerpo en cuestión (distal) o más próximas al mismo (proximal).

2.3.1.3. Medidas

Las medidas craneales tomadas en esta tesis siguen los criterios de Perrin (1975) con algunas modificaciones inherentes a la morfología peculiar del cráneo de cachalotes que se tomaron de Kellogg (1927), Nakamura et al. (2013) y Lambert et al. (2016). Estas medidas fueron tomadas con una cinta métrica y están expresadas en milímetros (Fig. 2.2 y Apéndice: Tablas 1.1-1.3, Capítulo 4). Por su parte, las medidas de los perióticos se tomaron con un calibre siguiendo las propuestas de Kellogg (1927), Kasuya (1973) y Lambert et al. (2016; Fig. 2.2).

2.3.1.4. Fotografías y Modelos 3D

Las fotografías utilizadas en esta tesis fueron tomadas por la tesista con colaboración de algunos colegas debido al tamaño de los ejemplares. Se utilizaron distintos equipos fotográficos de la marca Nikon (D3200, D3100, D7200 y D5300) con dos tipos de objetivos: 18-140 mm Nikkor vr2 lens y 18-55mm. Las fotografías fueron editadas utilizando el software Adobe Photoshop 2015 y las láminas de esta tesis fueron creadas en el software Adobe Illustrator 2017.

Para la digitalización y el modelado 3D de los materiales MLP 52-X-2-8, MLP 76-IX-2-3, MLP 76-IX-24, MLP 80-VIII-30-33, MPEF-PV-605, MPEF-PV-651, MPEF-PV-6098, MLP 76-IX-5-1 y MPEF-PV-6074 (todos perióticos) se utilizó el escáner láser NextEngine que emplea el software ScanStudio. Estos modelos 3D fueron utilizados en algunas láminas de esta tesis para brindar una reproducción del hueso lo más exacta posible, complementar a las fotografías tradicionales y lograr el reconocimiento inequívoco de estructuras anatómicas (ver Capítulo 4). Asimismo, se realizaron tomografías computadas de los materiales mencionados anteriormente en el equipo de Micro Tomografías Computadas SkyScan1173 de la empresa Y-TEC, las cuales fueron utilizadas para la confección de modelos 3D y el reconocimiento de estructuras anatómicas del oído interno (ver Capítulo 6). Por otro lado, el cráneo del holotipo de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-19-1) se digitalizó, a fin de generar un modelo 3D, utilizando la técnica de fotogrametría la cual toma puntos en común de un set de fotografías que poseen un alto grado de solapamiento entre sí (e.g. Otero et al. 2020). Las fotos para esta técnica fueron tomadas con un smartphone Huawei Mate 9 Lite en 4 bloques distintos. La cantidad de fotos tomadas por bloque fue directamente proporcional a la complejidad de la región craneal a digitalizar, llegando a un total de 394 fotos. Estas imágenes se procesaron con el software Agisoft Metashape, utilizando la versión de prueba del mismo. El modelo 3D generado permitió una visualización y manipulación más rápida y sencilla de este material, debido a su tamaño y peso, y fue utilizado para obtener una mejor interpretación de las descripciones osteológicas (Militello y Paolucci 2019).

2.3.2. Métodos filogenéticos

Muestreo de caracteres y taxones: los análisis filogenéticos se desarrollaron tomando como base la matriz morfológica de Lambert et al. (2016) que incluye un total de 53 caracteres y 24 taxones, entre los cuales se encuentran dos especies de arqueocetos basilosauridos (*Zygorhiza* y *Cynthiacetus*), una especie de odontoceto basal (*Agorophius*) a modo de grupos externos y varias especies de cachalotes actuales y fósiles como grupo de interés. Dicha matriz fue modificada de la siguiente manera:

1) las codificaciones de los taxones patagónicos fueron revisadas y corregidas (en los casos en los que fue necesario) mediante la observación directa de los especímenes por parte de la tesista (ver Apéndice: Listado de caracteres de la matriz);

2) los caracteres 13 (ancho de la premaxila derecha en la base supracranial) y 20 (ancho de la base supracranial en el lado derecho) fueron combinados en un único carácter (carácter 14: ancho de la premaxila derecha);

3) se agregaron tres nuevos caracteres tomados de Boersma y Pyenson (2015; carácter 6: canal mesorostral) y Velez-Juarbe et al. (2015; carácter 30: eje longitudinal del cráneo) y uno fue modificado de Bianucci (2005; carácter 55: forma del margen lateral de la maxila anterior a la muesca anterorbitaria; ver Apéndice);

4) se modificaron los enunciados del carácter y de los estados de carácter en los siguientes casos: carácter 7 (hilera de dientes superiores), carácter 12 (número y tamaño de los forámenes infraorbitarios dorsales derechos), carácter 20 (huesos nasales), carácter 27 (proceso cigomático del escamoso en vista lateral), carácter 34 (extensión posterior del proceso posterior del periótico en vista lateral) y carácter 41 (cóndilo mandibular; ver Apéndice);

5) se agregaron las siguientes especies para ampliar el muestreo de taxones: *Squalodon calvertensis* como grupo externo, *Kogia pusilla*, *Koristocetus pescei*, *Pliokogia apenninica*, *Nanokogia isthmia*, *Albiceus oxymyxterus*, y *Preaulophyseter gualichensis* como miembros del grupo de estudio. Por su parte, los taxones *Scaphokogia totajpe* Benites-Palomino et al. (2020), *Platyscaphokogia landinii* Collareta et al. (2020), *Rhaphicetus valenciae* Lambert et al. (2020) y *Kogia danomurai* Benites-Palomino et al. (2021) no fueron incluidos en la matriz filogenética dado que fueron descritos y publicados muy recientemente y durante el desarrollo de esta tesis.

La matriz resultante cuenta con un total de 32 taxa y 55 caracteres, 47 de los cuales pertenecen al cráneo (incluyendo mandíbulas y dientes), 6 al tímpano-periótico y 2 al postcráneo. El porcentaje de caracteres faltantes de los taxones patagónicos es el siguiente: para *Idiorophus* 58,2%, para *Diaphorocetus* 52,7%, y para *Cozzuoliphyseter* 3,6 %. Todo el trabajo de edición de la matriz se realizó en el programa Mesquite 2.75 (Maddison y Maddison 2011).

Análisis cladísticos: los análisis filogenéticos se llevaron a cabo siguiendo la metodología de la sistemática filogenética o cladismo (Henning 1966; Farris 1983). Se realizaron estrategias de búsquedas heurísticas (dado el tamaño de la matriz) bajo parsimonia, utilizando tanto pesos iguales como pesos implicados con distintos valores de concavidades ($K = 3, 10$ y 20). Los análisis fueron llevados a cabo en el programa de acceso libre TNT versión 1.5 (Goloboff y Catalano 2016), con 2000 réplicas de árboles de Wagner, aplicando las secuencias de adición al azar (*Random Addition Sequences*, RAS), seguido por el algoritmo de recorte de árboles *Tree Bisection Reconnection* (TBR), y reteniendo 10 árboles por réplica. Los análisis se hicieron utilizando los caracteres de dos maneras: tratando algunos caracteres ordenados siguiendo la propuesta de Lambert et al. (2010; ver Apéndice); y tratando todos los caracteres

como desordenados. Para todos los Árboles Más Parsimoniosos (AMPs) resultantes se calcularon los índices de consistencia (IC, que evalúa la cantidad relativa de homoplasia en la matriz) y el índice de retención (IR, identifica las sinapomorfías verdaderas del análisis). La información contenida en los AMPs fue resumida en árboles de consenso estricto para facilitar su representación gráfica, realizados bajo la regla de colapso de largo mínimo cero (o regla 1 de Coddington y Scharff 1994). El soporte de ramas se calculó utilizando el índice de decaimiento o Bremer (Bremer 1994) y soporte por remuestreo de *bootstrap* (con 1000 pseudoréplicas). Se aplicó el procedimiento IterPCR (Pol y Escapa 2009; Escapa y Pol 2011) para identificar taxones inestables o “saltarines” (es decir, aquellos que no poseen una posición definida en los distintos AMPs, a lo largo de los análisis filogenéticos) e identificar si dicha inestabilidad se debe a un conflicto de caracteres o a entradas faltantes.

2.3.2.1. Ajuste estratigráfico y Análisis de la señal filogenética

La calibración estratigráfica del AMP elegido se realizó utilizando la función *timePaleoPhy* del paquete *Paleotree* (Bapst 2012) del software R versión 3.4.4. (R Core Team 2017). Para ello se utilizó el método de calibración *mbl* (*minimum branch length*; Laurin 2004; Brusatte et al. 2008) con un largo de rama de 0.1 millones de años. Los rangos de la primera y última aparición de cada taxón (FAD y LAD, de sus siglas en inglés *First Appearance Date* y *Last Appearance Date*) se encuentra en el Apéndice (Tabla 1.4).

Para determinar la señal filogenética del complejo tímpano-periótico de los fiseteroideos, se utilizó el paquete de R versión 3.4.4. (R Core Team 2017) *PhyloSignal* (Keck et al. 2016). Los datos utilizados por este paquete incluyen a todos los caracteres morfológicos del tímpano-periótico de la matriz (caracteres 33, 34, 35, 36, 49, 50, ver detalles en el Apéndice), un AMP y el biocrón de cada taxón (ver Apéndice: Tabla 1.4). Se seleccionó el primer AMP de cada análisis filogenético (pesos iguales y pesos implicados con $k=3$, usando tanto caracteres ordenados como desordenados, ver Apéndice: Tabla 1.6), por lo que la señal filogenética de los huesos tímpano-perióticos se evaluó usando diferentes hipótesis filogenéticas. El paquete *PhyloSignal* (*phyloSignal* (*carácter*, *árbol calibrado*, *reps=1000*, *checkdata=T*)) usa un algoritmo que asume un modelo evolutivo de *Brownian Motion* (i.e. azaroso *-Random Walk-*) y calcula un índice estadístico llamado “K” (Blomberg et al. 2003). Si K toma valores por encima de 1, significa que los caracteres evaluados tienen una alta señal filogenética ya que su distribución se aparta de la esperada bajo el modelo de *Brownian Motion* y, por lo tanto, son dependientes de la filogenia. Por el contrario, si K toma valores por debajo de 1, los caracteres tienen una baja señal filogenética dado que su distribución es indistinguible de la esperada para un modelo evolutivo de *Brownian Motion* y, por lo tanto, son independientes de la filogenia.

2.3.3. Análisis de Diversidad y Estudios Paleobiológicos

Análisis de Diversidad: Los análisis de diversidad ayudan a comprender ciertos

patrones macroevolutivos que ocurren a lo largo del tiempo. La alta diversidad de cachalotes durante el Mioceno está muy bien documentada en el registro fósil y cuenta con una amplia cantidad de inferencias sobre ella. Sin embargo, hasta el momento no se ha realizado ningún análisis de diversidad sobre este grupo. Es por eso que en esta tesis se presenta un análisis preliminar de diversidad de fiseteroideos a fin de lograr una mejor comprensión sobre la historia evolutiva de los mismos. Para ello, se descargaron los datos disponibles hasta el año 2020 de la base de datos de acceso gratuito *Paleobiology DataBase* (PBDB). El set de datos fue minuciosamente analizado y discriminado en diferentes tablas. Este tipo de datos fue utilizado para calcular la Diversidad Taxonómica de fiseteroideos. Paralelamente, y a fin de reducir los posibles sesgos del registro fósil, se realizó una corrección filogenética sobre la diversidad taxonómica. La misma fue calculada contando manualmente las ramas de uno de los árboles más parsimoniosos calibrados, obtenido en esta tesis como resultado de los análisis filogenéticos para cada piso geológico (e.g. Norell y Novacek 1992 a, b; Pol & Leardi 2015). Con estos conteos se realizaron nuevas tablas (N° de taxones x tiempo) sobre las que se organizó la información. Por último, se realizaron las curvas de diversidad (cantidad de especies vs. tiempo) y posteriormente las mismas se discriminaron por región geográfica y por grupos taxonómicos. Tanto las tablas como las curvas de diversidad fueron realizadas y analizadas en el software Microsoft Excel.

Estudios Paleobiológicos: Los estudios paleobiológicos son utilizados para inferir adaptaciones y modos de vida en las especies extintas partiendo de comparaciones con homólogos vivientes (designados en un marco filogenético) o análogos vivientes (biológicos o mecánicos) (Vizcaíno et al. 2016). Para ello se estudia en detalle la forma y las posibles funciones de una estructura biológica. Con el objetivo de reconstruir estructuras o atributos vinculados con la alimentación y audición de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia, en este trabajo de tesis, se utilizará la siguiente aproximación metodológica para la elección del modelo neontológico:

- Análogos vivientes: teniendo en cuenta que la especie viviente *P. macrocephalus* difiere en gran medida de los fiseteroideos extintos (e.g. ausencia de dientes superiores funcionales, hipertrofia del complejo nasal, cuenca supracranial muy bien desarrollada ocupando todo el rostro, cráneo ocupando un tercio de la longitud del animal, adaptaciones al buceo y a una alimentación teutófaga y por succión), se utilizaron también análogos funcionales, como es el caso de otros odontocetos actuales (e.g. zífidos, platanistoideos y delfínidos). En este caso la información osteológica se obtuvo mediante comparación sobre los cráneos de odontocetos observados y la información de la anatomía blanda de cada grupo fue obtenida de fuentes bibliográficas (e.g. Fraser y Purves 1960; Schenckan 1971; Heyning 1989; Ketten 1992; Cranford et al. 1996; Werth 2006; Gutstein et al. 2014; Park et al. 2019).

Se evaluó la trazabilidad de las estructuras blandas en los huesos (marcas) para su posterior aplicación a los especímenes fósiles.

2.3.3.1. Tamaño corporal

El tamaño corporal de los fiseteroideos miocenos de Patagonia se estimó a partir de la variable más ampliamente utilizada en cetáceos, es decir, el largo corporal total (Pyenson y Sponberg 2011), dado que otros parámetros como el peso y la masa son difíciles de estimar en este grupo ya que fluctúan siguiendo aspectos biológicos de cada especie (e.g. variaciones estacionales de alimento disponible, temperatura del agua, edad, estadio reproductivo, etc)

Para estimar el largo corporal se utilizaron las siguientes medidas del cráneo (principalmente de la caja craneana):

1. Ancho bicigomático (BIZYG): ancho máximo del cráneo medido a través de los procesos cigomáticos de los escamosos
2. Largo cóndilo-basal (LCB): longitud desde la punta del rostro hasta la faceta articular de los cóndilos occipitales
3. Ancho del cráneo a través de las muescas anterorbitales (MAO)

Estas medidas fueron incorporadas a las ecuaciones de regresión de Lambert et al. (2010) que utiliza tanto la LCB como el BIZYG, y la de Pyenson y Sponberg (2011) que utiliza solo el BIZYG. Ambas ecuaciones fueron usadas para estimar el largo corporal en *Diaphorocetus poucheti* y *Cozzuoliphyseter rionegrensis*. Sin embargo, para el caso puntual de *Idiorophus patagonicus* que presenta un cráneo incompleto se utilizaron las ecuaciones de Boersma y Pyenson (2015) que utilizan el MAO para estimar la LCB y, a partir de este, el largo corporal total.

2.3.3.2 Madurez somática

En los cetáceos la madurez somática ha sido tradicionalmente determinada por el grado de cierre de suturas tanto del cráneo como de determinadas zonas del postcráneo (Galatius 2009; Perrin 1975; Walsh y Berta 2011). En el caso de los fiseteroideos no hay estudios ontogenéticos disponibles sobre el cierre de suturas craneales en las formas actuales. Esto se debe, en gran medida, a la imposibilidad de contar con una muestra representativa de las especies actuales dado su hábito oceánico y buceador. En el caso puntual de *P. macrocephalus* otro de los impedimentos y/o sesgos en cuanto al muestreo de ejemplares de diferentes edades y tamaños son los varamientos de, principalmente, machos adultos solitarios y el gran tamaño que éstos presentan. En el caso de las especies del género *Kogia*, toda la información que se sabe sobre ellas es gracias a los escasos varamientos de las mismas, los cuales también suelen tratarse de ejemplares adultos. Además, observaciones llevadas adelante por la tesista indican que suelen retener las suturas del cráneo sin una fusión completa (i.e. claramente distinguibles) hasta edades adultas,

con lo cual el patrón de cierre de las suturas no parece ser, en este grupo, un parámetro confiable (ver discusión del Capítulo 6).

Por estos motivos, para determinar la edad de los fiseteroideos actuales (en particular en *Physeter macrocephalus*) se utiliza ampliamente el conteo de las líneas de dentina de los dientes, producidas al depositarse una capa de este material sobre otra (Laws 1952). Nishiwaki et al. (1958) identificaron estas capas de dentina como grupos de capas de crecimiento (GLGs, de sus siglas en inglés *Growth Layers Groups*) y sugirieron que dos GLGs corresponden a un año de crecimiento. Sin embargo, Ohsumi et al. (1963) sugirieron que un GLG se corresponde con un año de crecimiento. Además de este problema en la calibración de los GLGs, otros factores pueden alterar el conteo correcto de estas bandas tales como: una pobre definición de los mismos en la dentina, la presencia de bandas accesorias que representan períodos de crecimiento distintos del anual y problemas de mineralización de estas capas (Klevezal 1980; Pierce y Kajimura 1980; Mikhalev 1982; Lockyer 1993, 1995).

En este contexto y dado que no existe un criterio único para determinar la madurez somática de los especímenes objetos de estudio, se aplicaron las dos metodologías expuestas:

- 1) por un lado, se analizó el grado de cierre de suturas siguiendo los criterios propuestos por Perrin (1975) y Galatius (2009) para los delfínidos *Cephalorhynchus*, *Lagenorhynchus* y *Stenella* según el grado de cierre que tengan las suturas craneales (basioccipito-basiesfenoides, parieto-escamosal, fronto-parietal, fronto-maxilar, maxilar-premaxilar) y el grado de fusión de las epífisis vertebrales; Perrin (1975) establece seis estadios que serán tomados como referencia en esta tesis: I fetal, II neonato, III juvenil, IV sexualmente inmaduro, V sexualmente maduro pero físicamente inmaduro, y VI físicamente maduro. Tanto el estadio IV como el V serán considerados aquí como correspondientes a un estadio ontogenético de subadulto.
- 2) por el otro lado, se contabilizaron los GLGs siguiendo la propuesta de Ohsumi et al. (1963) dado que es la más utilizada en mamíferos marinos (e.g. Hamilton y Evans 2018). La preparación de las muestras se llevó a cabo por la tesista con base en una modificación del protocolo propuesto por Evans y Robertson (2001) en el cual los dientes son cortados de manera longitudinal utilizando un mini torno con disco diamantado tratando de que la línea de corte pase por la mitad exacta del diente. Luego, la mejor mitad es pulida con polvos o papeles de lija que van de una granulometría mayor hacia una menor para evitar rayones en la superficie cortada del diente. Dado que los GLGs eran fácilmente visibles en todas las muestras dentarias no fue necesario agregar ácido a las mismas, como sí se suele hacer en los dientes de los odontocetos actuales (Myrick et al. 1983; Evans y Robertson 2001). Los GLGs fueron identificados como una banda oscura seguida por una banda clara, con una terminación visible en el margen lateral del corte del diente que pueden seguirse a lo ancho

de la dentina. Para ayudar con su identificación, los GLGs de los fiseteroideos fósiles fueron comparados con los GLGs de *P. macrocephalus* (e.g. Ramos et al. 2001; Degradi et al. 2011; Pagh et al. 2016). Finalmente, los GLGs fueron contadas bajo una lupa binocular dos veces: una vez por la tesista y una vez por la Dra. Florencia Grandi (CCT-CONICET-CENPAT) quien es especialista en estudios de edad con conteo de GLGs en mamíferos marinos actuales. En caso de haber diferencia en los conteos, se realizó un promedio entre ellos y el resultado obtenido se consideró la edad mínima que pudieron haber alcanzado los ejemplares de estudio.

2.3.3.3 Reconstrucción del oído interno

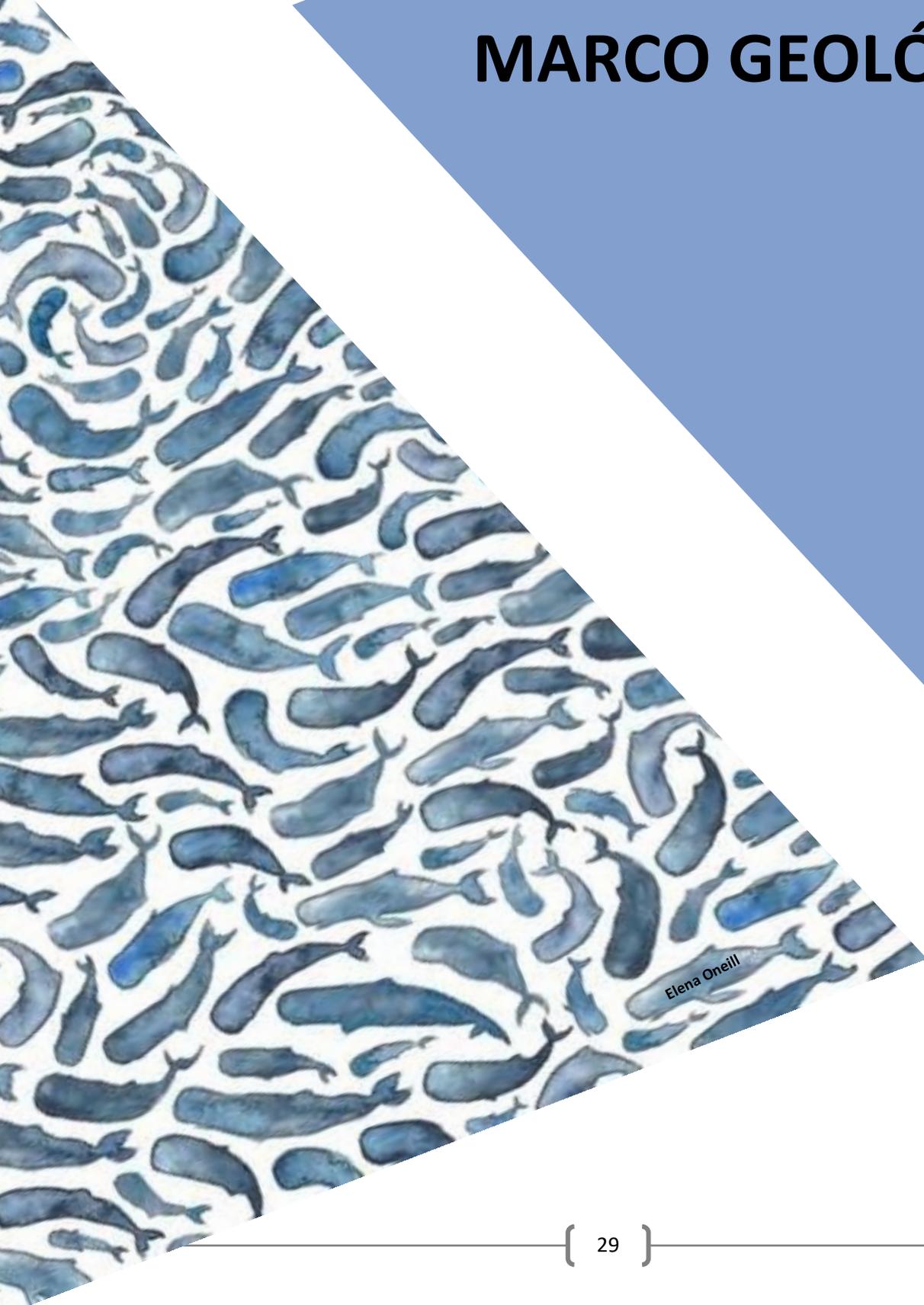
Materiales específicos y reconstrucción de modelos 3D: a fin de generar un modelo 3D del oído interno (cóclea y canales semicirculares) de los fiseteroideos miocenos de Patagonia y analizar aspectos vinculados con sus capacidades auditivas, se utilizaron las tomografías computadas de los ejemplares MPEF-PV-6074 y MLP 76-IX-5-1 (0,05 mm de Slice Thickness, y 450 y 900 tomogramas, respectivamente), cuyo grado de preservación era óptimo para llevar adelante estos estudios.

Las medidas básicas sobre las estructuras internas de la cóclea fueron tomadas utilizando el Software Mimics 10.01 y siguiendo los protocolos de Fleischer (1976) que incluyen las siguientes mediciones: altura de la cóclea, ancho de la cóclea, número de vueltas, longitud del canal coclear, y extensión de la lámina espiral ósea secundaria.

En base a estas medidas se calcularon relaciones e índices, como por ejemplo el paso axial, la razón basal, la inclinación de la cóclea, y la razón entre el radio basal y el radio apical. Geisler y Luo (1996) descubrieron que los valores del radio basal variaron a lo largo de diferentes estudios, dependiendo de cómo se midiera el diámetro de la primera vuelta. En esta tesis se siguieron los métodos de Ekdale (2013) y Ekdale y Racicot (2015) para medir el diámetro coclear y la altura.

Por último, para estimar el límite de audición de bajas frecuencias, se aplicó una ecuación derivada de Manoussaki et al. (2008) en la que se utiliza la razón entre radios para calcular este límite auditivo bajo el agua a 120 dB y una presión de 1 μ Pa.

CAPÍTULO 3: MARCO GEOLÓGICO



Elena O'Neill

CAPÍTULO 3: MARCO GEOLÓGICO

Los fuertes cambios climáticos globales que ocurrieron durante el Paleógeno y el Neógeno se vieron evidenciados por drásticas variaciones en la temperatura de los océanos (alternancia de períodos fríos y cálidos) que modificaron la extensión de los hielos polares. Estos cambios ambientales ocurridos, principalmente en el nivel del mar y la temperatura global, se han relacionado a eventos de alta diversificación de la fauna, así como también a recambios faunísticos durante el Cenozoico (Kennett 1977; Zachos et al. 2001; Bianucci y Landini 2002; Cione et al. 2011). La dinámica oceánica también se vio influenciada por el surgimiento de la Corriente Circumpolar Antártica (Oligoceno/Mioceno temprano) que a su vez produjo cambios en el clima global (Zachos et al. 2001; Barker et al. 2007; Katz et al. 2011; Hill et al. 2013).

Particularmente en la Patagonia argentina, ocurrieron cuatro ciclos de transgresiones marinas producto de diversos factores, incluyendo estos grandes cambios climáticos globales. Estas “transgresiones” comprenden el proceso de sedimentación completo, es decir que incluye tanto la transgresión propiamente dicha como la regresión. Los ciclos de transgresión en la Patagonia argentina sucedieron durante el Maastrichtiano-Daniano, Eoceno Medio tardío, Oligoceno tardío-Mioceno temprano y Mioceno tardío. La extensión de estas transgresiones estuvo delimitada por las áreas positivas de la región. En la porción Norte, estas áreas comprenden al macizo de Somún Curá y el del Deseado, y la Dorsal Oriental Patagónica o la Dorsal Atlántica Patagónica, mientras que, en la porción Sur están representadas por la cordillera Patagónica Austral y el Oroclino Fueguino (al menos desde el Eoceno; Maffione et al. 2010). La transgresión del Mioceno temprano o “Patagoniense”, que se caracteriza por ser de aguas poco profundas en la región centro norte de Patagonia, es la segunda más importante en cuanto a alcance regional y una de las mayores registradas durante el Cenozoico en Sudamérica (Parras y Cuitiño, 2021; Fig. 3.1A). Por su parte, la transgresión del Mioceno tardío o “Entrerriense” es la de menor extensión en Patagonia, e incluye depósitos marinos de aguas poco profundas y estuariales que están ampliamente distribuidos principalmente en la región Chaco-Paranaense. En Patagonia, los depósitos de esta última transgresión se encuentran restringidos al noreste de la provincia de Chubut y al este de la provincia de Río Negro (Scasso y del Río 1987; Malumián y Náñez 2011 Fig. 3.1B).

Los materiales de fiseteroideos estudiados en esta tesis fueron recuperados principalmente de dos formaciones miocenas de Patagonia. Una de ellas es la Formación Gaiman (Haller y Mendía 1980), de la provincia de Chubut, que representa a la transgresión del Mioceno temprano o “Patagoniense”, y la otra corresponde a la Formación Gran Bajo del Gualicho (Lizúain y Sepúlveda 1978), de la provincia de Río Negro, cuyo ciclo depositacional no ha sido claro y sobre la cual hay poca información disponible. De los materiales estudiados en esta tesis, sólo uno representa un registro de fiseteroideo para la Formación Puerto Madryn (Cozzuol 2022 com. Pers.), la cual representa la última transgresión del Mioceno tardío o “Entrerriense”.

El objetivo de este capítulo es brindar un marco teórico geológico para ampliar la comprensión sobre los materiales fósiles extraídos de las Formaciones Gaiman y Gran Bajo del Gualicho, en un sentido holístico y multidisciplinario. Para ello se detallan a continuación determinadas características sobre estas formaciones que comprenden la extensión de las mismas, la fauna hallada en sus sedimentos, el tipo de ambiente donde se habrían formado y la edad estimada de cada una.

3.1. Formación Gaiman

La Formación Gaiman aflora en el noreste de Chubut, principalmente a lo largo del valle inferior del río Chubut y en los acantilados costeros, desde el límite con la provincia de Río Negro en el norte, hasta Punta Tombo en el sur (Haller y Mendía 1980). Esta Formación está compuesta por piroclastitas y sedimentitas de color blanquecino, entre las que se encuentran tobas finas, areniscas finas y pelitas marinas. Sus sedimentos presentan un gran contenido en fosfatos, formados durante una diagénesis temprana, y suelen estar bioturbados (Scasso y Castro 1999; Fazio et al. 2007). Las sedimentitas de la Formación Gaiman recibieron un aporte continuo de elementos piroclásticos finos, producto de una actividad volcánica explosiva frecuente. La intercalación de estratos pelíticos con areniscas con estratificación entrecruzada, y la presencia de tempestitas o bancos de exoesqueletos rotos, sugiere la influencia de tormentas (Clifton 2006), y estarían indicando un ambiente con variaciones del nivel del mar que podría corresponder a un ambiente de plataforma poco profunda o de intersección hacia un ambiente de aguas más abiertas. Cuitiño et al. (2019) interpretaron el ambiente como un sector de plataforma interna con conexión al mar abierto, como una bahía ancha de baja energía, que permitiría que las olas de tormenta influyan sobre los sedimentos del fondo, incluso en los sectores más profundos. Las concreciones fosfáticas *in situ* también sugieren un ambiente de plataforma en el que habían predominado los eventos de baja tasa de depositación, sumado a la influencia de aguas antárticas ricas en nutrientes (Scasso y Castro 1999; Fazio et al. 2007).

La Formación Gaiman está apoyada en concordancia aparente sobre las tobas finas del Miembro Trelew de la Formación Sarmiento, de edad Miocena temprana. Su contacto superior es por una discordancia de erosión con las psamitas de la Formación Puerto Madryn, del Mioceno tardío. Hasta el momento no se ha determinado la edad absoluta de la Formación Gaiman. La edad máxima estimada en base a vertebrados fósiles del Miembro Trelew de la Formación Sarmiento es la edad de Mamíferos Sudamericanos Colhuehuapense (Mioceno temprano; Goin et al. 2007; Dunn et al. 2013). En base a correlaciones estratigráficas y comparaciones de sucesiones mejores datadas, también se estima una edad de Mioceno temprano (Burdigaliano; Cuitiño et al. 2015, 2017). Además, Palazzesi et al. (2006) propusieron una edad máxima para la Formación Gaiman de Mioceno Temprano temprano, basándose en granos de polen que se recuperaron del Istmo Carlos Ameghino. Estos granos de polen también

permitieron confirmar que el paleoclima presentaba altos niveles de humedad. La edad mínima de la Formación Gaiman está limitada por la superposición de la Formación Puerto Madryn del Mioceno tardío.

La fauna representada en la Formación Gaiman consiste en diatomeas, espículas de esponjas, ostras articuladas y moldes internos y externos de otros bivalvos (*Ostrea* sp., *Balanus* sp., *Neovenericor* sp., *Glycimerita* sp), gastrerópodos (*Gibbula philippi*, *Turritella iheringhi* y *T. ambulacrum*), decápodos y equinoideos, muchos de los cuales no presentan signos de haber sufrido transporte (Haller y Mendía 1980; Scasso y Castro 1999). Las trazas fósiles son la fuente principal de la información paleoambiental, y las más comunes son *Ophiomorpha*, *Teichichnus*, *Rosselia*, *Thalassinoides*, *Planolites*, *Chondrites*, *Asterosoma* y *Helicodromites* (Lech et al. 2000; Scasso y Bellosi 2004; Scasso et al. 2010), que son interpretados como representantes de la icnofacies de *Cruziana* (MacEachern et al. 2007). Esta icnofauna es comparable a la que se encuentra registrada para los depósitos marinos de la Formación Chenque en la región del Golfo San Jorge, de una edad equivalente a la Formación Gaiman (Carmona et al. 2008), caracterizada por una gran bioturbación y alto contenido de fosfato, lo que sugiere bajas tasas de sedimentación.

Los vertebrados fósiles presentes en la Formación Gaiman, por su parte, corresponden a registros de peces elasmobranquios (e.g. *Carcharocles chubutensis*, *C. totuserratus*, *C. caticus*, *Echinorhinus pozii*, *Squalus* sp., *Myliobatis* sp.; Cione y Expósito 1980; Arratia y Cione 1996; Cione et al. 2011) y osteíctios (e.g. *Oplegnathus* sp.; Cione y Azpelicueta 2002), tortugas (e.g. *Dermochelys coriácea*; de la Fuente y Vucetich 1998), aves puntualmente pingüinos (como el esqueleto articulado de *Palaeospheniscus biloculata*, Acosta Hospitaleche 2007) y anseriformes (e.g. *Cayaoa bruneti*), y cetáceos. Todos los cetáceos recuperados de esta formación pertenecen a los Neoceti (Misticeti y Odontoceti). Entre los misticetos, tanto las familias Balaenidae como Balaenopteridae se encuentran representadas. Dentro de los Balaenidae, *Morenocetus parvus* (Buono et al. 2017) se distingue por ser la especie más antigua del clado. Entre los balaenoptéridos encontramos a *Aglaoctetus moreni* y "*Plesiocetus*" *dyticus* (Lydekker 1893; Cabrera 1926; Marx y Fordyce 2015). Por su parte, dentro de los odontocetos recuperados de la Formación Gaiman se encuentran en abundancia los Platanistoidea (i.e. *Notocetus vanbenedeni* y *Aondelphis talen*, Moreno 1892; Viglino 2019; Viglino et al. 2018a), a *Phoberodon arctirostris*, *Prosqualodon australis* (Viglino et al. 2018b; Gaetán et al. 2019), a los Eurhinodelphinidae (e.g. *Argyroctetus patagonicus*, Lydekker 1893; Lambert et al. 2015), a los Kentriodontidae (e.g. *Kentriodon* sp.; Cione y Cozzuol 1990; Cione et al. 2011) y a los Physeteroidea. Un estudio reciente que ha integrado información sedimentológica y paleontológica sobre la Formación Gaiman (Cuitiño et al. 2019), sugirió que se habrían establecido dos comunidades de faunas de cetáceos: por un lado, odontocetos de menor tamaño, como platanistoideos, asociados a un ambiente de plataforma interna; y por el otro misticetos y odontocetos de gran tamaño, como los fiseteroideos, asociados a un ambiente de plataforma abierta.

Los fiseteroideos están representados en la Formación Gaiman por dos cráneos incompletos, objetos de estudio de esta tesis: (i) el material tipo de *Diaphorocetus poucheti* (Moreno, 1892), que fue extraído de “Bahía Nueva”, una pequeña bahía ubicada al oeste del Golfo Nuevo, la cuál es la locación de la ciudad de Puerto Madryn; (ii) el material tipo de *Idiorophus patagonicus* (Lydekker, 1893) proveniente de Cerro Castillo, una localidad que se encuentra 10 km hacia el sur de la ciudad de Trelew, dentro del valle inferior del Río Chubut. Desafortunadamente, en las descripciones originales de estas especies, no se brindan datos precisos sobre la geografía o la estratigrafía del lugar donde han sido colectados. En el caso de *Idiorophus*, el Cerro Castillo propiamente dicho representa los estratos basales de la Formación Gaiman, los cuales presentan huesos y dientes de otros vertebrados marinos. Los sedimentos marinos de este estrato están compuestos por pelitas blanquecinas, tobáceas y bioturbadas con horizontes ocasionales de ostras, depositados en un ambiente de plataforma poco profunda. A diferencia de los estratos superiores de la Formación Gaiman, en este estrato basal suelen recuperarse restos de cetáceos desarticulados. Esto, sumado a la preservación del material tipo de *Idiorophus* sugiere que este ejemplar fue colectado de esta unidad. Por otra parte, *Diaphorocetus* fue recuperado “...del terreno terciario del Chubut, Bahía Nueva, Lat. 42° 30’ sud...” (Moreno 1892, p.395). El hecho de que Moreno mencionara Bahía Nueva, en lugar de Bajo de Madryn (una depresión al oeste del golfo) sugiere que el material tipo de *Diaphorocetus* proviene de la zona costera, en donde aflora la Formación Gaiman sobre los acantilados. En esta zona predominan las tufitas blanquecinas bioturbadas. También se observan intercalaciones de grano más grueso, lo que podría indicar un ambiente de deposición de una plataforma marina afectada por las olas.

Por último, varios perióicos aislados analizados en esta tesis (MPEF-PV-605, MPEF-PV-651, MPEF-PV-6098 y MLP 80-VIII-30-133a, b) fueron recuperados de Bryn Gwyn (Loma Blanca), una localidad ubicada frente a la localidad de Gaiman en el margen sur del valle del Río Chubut, donde afloran los sedimentos marinos de la Formación Gaiman y de la cual se han extraído gran cantidad de restos de cetáceos fósiles (Cuitiño et al. 2017, 2019).

3.2. Formación Gran Bajo del Gualicho

La depresión conocida como Gran Bajo del Gualicho presenta una superficie mayor a 3.000 km² y una profundidad fluctuante entre los 200 y 250 metros. Dentro del bajo se destaca el cuerpo salino de unos 300 km² que ocupa la parte más baja de dicho bajo. Lizuain y Sepúlveda (1978) propusieron el nombre Formación Gran Bajo del Gualicho para caracterizar un conjunto de sedimentitas marinas dispuestas de forma subhorizontal en las laderas del bajo homónimo. Entre las sedimentitas se distinguen fangolitas, fangolitas arenosas, areniscas de grano fino y mediano y abundancia de yeso. Estos depósitos se distribuyen de forma periférica con respecto al fondo de la depresión del Bajo del Gualicho, y afloran en numerosas localidades de sus

alrededores, principalmente en zonas aledañas a la Ruta Provincial N°2 que une San Antonio Oeste con Pomona. Su espesor máximo varía entre 30 y 60 metros, yaciendo con una pseudoconcordancia sobre las sedimentitas marinas danianas de la Formación Arroyo Barbudo. La coloración predominante de la formación es castaña, con estratificación entrecruzada y bioturbación. Esto podría estar indicando un ambiente depositacional marino somero, no mayor a los 40 m de profundidad (Reichler y Camacho 1991). La fauna asociada a estos sedimentos comprende restos de ostras y otros bivalvos, gasterópodos, briozoarios, braquiópodos y equinodermos. En la arenisca tobácea se identifican los foraminíferos *Elphidium*, *Spiroloculina*, *Cibicides* y ostrácodos (*Wichmanella*). En el caso de los vertebrados, los elementos más frecuentes de hallar son dientes de seláceos y restos de mamíferos marinos. Por encima de la Formación Gran Bajo del Gualicho se apoyan en discordancia erosiva los depósitos columnares de la Formación Río Negro, asignada al Mioceno tardío dada su relación con la Formación Puerto Madryn (del Río 1989).

Debido a diferencias litológicas y paleontológicas, Reichler (2010) propuso dos miembros para la Formación Gran Bajo del Gualicho, separados por una paraconcordancia. Por un lado, el Miembro Saladar está compuesto por sedimentitas de origen marino comprendidas entre el techo de la Formación Arroyo Barbudo y la base del otro miembro de la Formación Gran Bajo del Gualicho (i.e. Miembro Arriola). La localidad tipo de este miembro es el área de las Salinas del Gualicho, en la que predominan areniscas bioclásticas, pelitas y yeso con pequeñas discontinuidades estratigráficas y elevada bioturbación. Pueden encontrarse estructuras de estratificación planar o laminación. Este tipo de sedimentos sugerirían un ambiente depositacional de aguas someras, con una evolución de facies desde depósitos de plataforma hasta típicos depósitos de playa. Sin embargo, esta evolución no sería continua debido a las discontinuidades estratigráficas encontradas que sugerirían variaciones rápidas del nivel del mar debido a los movimientos eustáticos. La presencia de *Arenicolites* y *Thalassinoides* indicaría la existencia de la icnofacies *Glossifungites*, que en ambientes marinos someros representa superficies formadas por procesos de retroceso erosivo. La fauna asociada consiste en gasterópodos (e.g. *Valdesia* aff. *seudocollaris*, *Torcula magna*, *Perissodonta ameghinoi*, *Austroimbricaria brugii*, *Adelomelon posei*), bivalvos (e.g. *Venericor* -*Neovenericor*- *austroplata*, *Iheringinucla* sp., *Glycymerita* sp., *Nodipecten salis*), escafópodos (i.e. *Dentalium* sp.), equinodermos (*Abertella gualichensis*, *Monophoraster darwini*) y dientes de seláceos. Respecto a la edad de este miembro, Malumian y Náñez (1988) en función de la presencia del foraminífero *Transversigerina*, propusieron el sincronismo de esta unidad con las formaciones Chenque, Centinela, Gaiman y Monte León. Asimismo, del Río (2004) propuso una edad de Mioceno temprano alto-Mioceno medio bajo para este miembro.

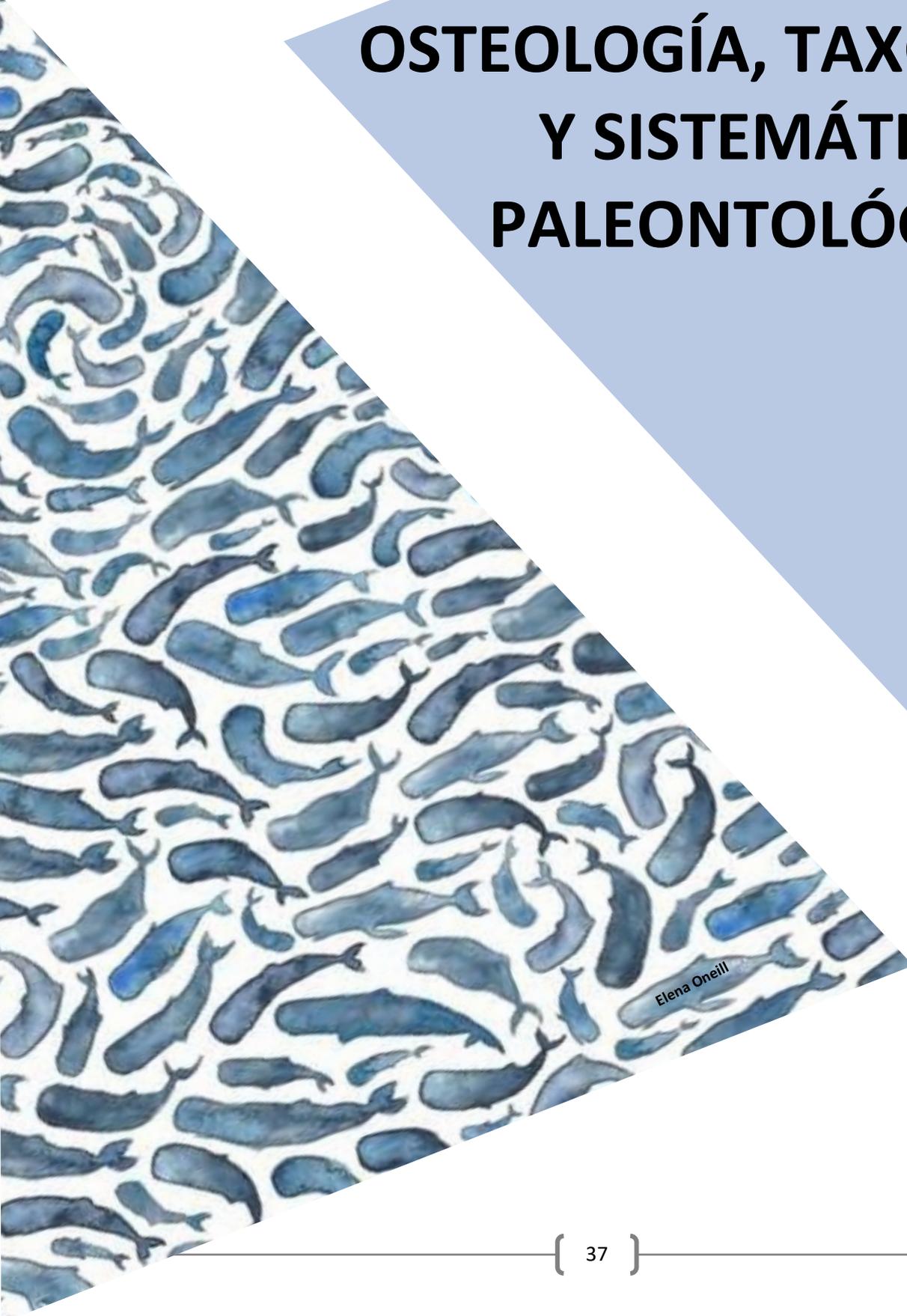
Por otro lado, el Miembro Arriola se caracteriza por sedimentitas de origen marino con elevado aporte piroclástico, y está comprendido entre el techo del Miembro Saladar y la base de la Formación Río Negro. Su localidad tipo son los niveles

superiores del área de las Salinas del Gualicho, sus sedimentos conforman la parte más alta de las barrancas que rodean las depresiones. Abundan las areniscas tobáceas friables, las pelitas y la tosca. Esta sucesión litológica estaría indicando un ambiente somero afectado frecuentemente por lluvias de cenizas volcánicas, y correspondería a una albúfera salobre de planicie costera basándose en la presencia de ostras en posición de vida (*Crassostrea patagonica*) y la baja diversidad de especies. Entre su fauna podemos encontrar bivalvos (principalmente del grupo Crassostreinae), braquiópodos y gasterópodos (e.g. *Dosinia salarensis*, *Pholadidea* aff. *patagonica*, *Cubitostrea delrioi*, *Brachidontes ortmanni*). Se correlaciona a este miembro con el “Enterriense”, representado por la Formación Puerto Madryn (Haller 1979) del Mioceno superior basal (Tortoniano medio c. 10 M.a.).

A diferencia de la Formación Gaiman, los vertebrados fósiles de la Formación Gran Bajo del Gualicho han sido pobremente estudiados, y si bien se cuenta con información litológica de la misma, la geología del Gran Bajo del Gualicho no ha sido estudiada en profundidad. Esta situación, a su vez, se condice con las escasas campañas exploratorias geo-paleontológicas que se han dirigido en esta región. Dentro de los mamíferos marinos recuperados de esta formación, se destaca el grupo de los Physeteroidea por su asombroso estado de preservación y su gran diversidad fosilífera. Recientemente se ha dado a conocer el primer registro para Argentina de un fiseteroideo superdepredador o *macroraptor*, representado por dos dientes aislados de gran tamaño referidos al género *Livyatan* (Piazza et al. 2018). Otros cachalotes recuperados de la Formación Gran Bajo del Gualicho, son “*Aulophyseter*” *rionegrensis* (Gondar 1975) y *Preaulophyseter gualichensis* (Caviglia y Jorge 1980), especies históricas descritas entre 1970 y 1980, las cuales son objetos de estudio de esta tesis. La especie “*Aulophyseter*” *rionegrensis* está representada por dos cráneos en excelente estado de preservación, destacándose principalmente el material tipo (MLP 62-XII-19-1), que fueron recuperados de la zona comprendida entre la depresión del Gran Bajo del Gualicho y la ciudad San Antonio Oeste. El material tipo (MLP 62-XII-19-1) fue colectado de la “Estancia El Sótano, 30 km al suroeste de San Antonio Oeste”, mientras que el paratipo (MLP 62-XII-18-1) se recuperó de la localidad “Fuerte Ameghino, 3 km al sudeste de San Antonio Oeste” (Gondar 1975, p.352). Sin embargo, no existe ninguna localidad llamada de esa manera en las inmediaciones de San Antonio Oeste por lo que se supone que la autora original de esta especie (Gondar 1975) quiso hacer referencia a una localidad de nombre muy similar, Fuerte Argentino, situada a 45 km hacia el sur de San Antonio Oeste, en donde también afloran sedimentitas similares. Gondar indicó una edad miocena temprana para estos ejemplares. Por su parte, la especie *Preaulophyseter gualichensis* está representada por dos dientes fragmentarios y un hueso ótico (periótico izquierdo) aislados. Estos materiales fueron colectados en las cercanías de Puesto Echávez, 38 km al norte de San Antonio Oeste. Al carecer de información precisa acerca de la procedencia de los materiales de las especies “A.” *rionegrensis* y *Preaulophyseter gualichensis* y debido a

que los miembros de la extensa Formación Gran Bajo del Gualicho presentarían diferentes edades, en esta tesis se prefiere utilizar una edad conservadora de Mioceno para toda la Formación.

CAPÍTULO 4: OSTEOLOGÍA, TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA



Elena O'Neill

CAPÍTULO 4: OSTEOLOGÍA, TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Los cachalotes son animales muy particulares con una anatomía craneana única, que los convierte en un grupo muy diferente al resto de los odontocetos. Dentro de sus características anatómicas particulares sobresalen la gran cuenca supracranial que poseen en la superficie dorsal del cráneo (vinculada a un gran desarrollo del órgano del espermaceti), una marcada asimetría craneal y la reducción o ausencia de sus dientes superiores funcionales. El registro más antiguo de este grupo data del Oligoceno tardío, con la especie *Ferecetotherium kelloggi* (Mchedlidze 1970), llegando al máximo de su diversidad durante el Mioceno con al menos 20 especies (e.g. Moreno 1892; Lydekker 1893; Kellogg 1925, 1927, 1965; Gondar 1975; Hirota y Barnes 1994; Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2008, 2010, 2016, 2020; Boersma y Pyenson 2015; Velez Juarbe et al. 2015, 2016; Collareta et al. 2017, 2019, 2020; Benites-Palomino et al. 2020, 2021). Sin embargo, solo tres especies de este grupo llegaron hasta la actualidad agrupadas en dos familias: Physeteridae con una única especie, el cachalote gigante (*Physeter macrocephalus*), y Kogiidae con dos especies, los cachalotes enano y pigmeo (*Kogia sima* y *Kogia breviceps*, respectivamente).

En la Patagonia argentina, el registro fósil de cachalotes miocenos es el más importante del Atlántico sudoccidental. Entre los materiales que se han recuperado de sedimentos patagónicos miocenos, podemos encontrar las siguientes especies: *Diaphorocetus poucheti* (Moreno 1892) e *Idiorophus patagonicus* (Lydekker 1893) provenientes de la Formación Gaiman (Mioceno temprano) de Chubut; y tres especies de la Formación Gran Bajo del Gualicho, de edad miocena, en la provincia de Río Negro: “*Aulophyseter*” *rionegrensis* Gondar (1975), *Preaulophyseter gualichensis* Caviglia y Jorge (1980), y *Livyatan* sp. (Piazza et al. 2018). La especie *Diaphorocetus poucheti* es conocida por el ejemplar tipo (MLP 5-6), un cráneo fragmentario que fue descrito originalmente por Moreno (1892) como *Mesocetus poucheti* y fue revisado por Lydekker (1893) y Ameghino (1894a). Por su parte, *Idiorophus patagonicus* fue descrito por Lydekker (1893), bajo el nombre de *Physodon patagonicus*, con base en un cráneo parcialmente completo con presencia de ambas ramas mandibulares, dientes y algunas vértebras. Tanto *Diaphorocetus poucheti* como *Idiorophus patagonicus* forman parte de los cachalotes fósiles más antiguos conocidos, representados por materiales craneanos en buen estado de preservación. A pesar de su importancia a nivel mundial, estos taxones no han sido revisados en detalle desde sus descripciones originales, excepto *Diaphorocetus* que ha sido incluido en análisis filogenéticos recientes (e.g. Bianucci y Landini 1999, 2006; Lambert 2008; Lambert et al. 2008, 2016). “*Aulophyseter*” *rionegrensis* fue descrito por Gondar (1975) con base en dos cráneos excepcionalmente preservados, una mandíbula, algunas vértebras y dientes, representando el primer y único registro del género *Aulophyseter* para el hemisferio Sur. Sin embargo, la asignación genérica de la especie patagónica fue extensamente cuestionada por varios autores (Cozzuol 1986, 1993, 1996; Kazár 2002;

Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2016). Además, ningún análisis filogenético pudo recuperar al género *Aulophyseter* como monofilético, ya que la especie de América del Norte, *Aulophyseter morricei*, no se encontró cercanamente emparentada con “*A.*” *rionegrensis*.

Caviglia y Jorge (1980) describieron la especie patagónica *Preaulophyseter gualichensis*, basados en dos dientes aislados y fragmentarios y un periótico izquierdo también aislado (MLP 76-IX-5-1). En el mismo trabajo los autores refirieron a esta especie nueva dos perióticos derechos (MLP 76-IX-2-3 y MLP 76-IX-2-4), remarcando que ambos carecían de información geográfica y/o estratigráfica. La especie *Preaulophyseter gualichensis* fue incluida en la subfamilia Hoplocetinae por Cabrera (1926), la cual comprendía formas del Mioceno con presencia de dientes maxilares como *Scaldicetus*, *Hoplocetus*, *Idiorophus*, *Aulophyseter*, y *Diaphorocetus*, y se caracterizaba por la presencia de esmalte en las coronas de los dientes (de Muizon 1991; Fordyce y de Muizon 2001). Sin embargo, Hampe (2006) remarcó la incertidumbre sobre la posición filogenética de *Preaulophyseter gualichensis* debido a que esta especie nunca había sido incluida en análisis filogenéticos. Además, los caracteres del complejo tímpano-periótico se encuentran pobremente representados en las matrices morfológicas de fiseteroideos (ocupando solo un 11% de la misma, ver Capítulo 5), lo cual dificulta la resolución de las relaciones filogenética de los ejemplares aislados. Por último, dos dientes aislados también colectados de la Formación Gran Bajo del Gualicho han sido identificados como aff. *Livyatan* sp. por Piazza et al. (2018) dado el gran tamaño que presentan estas piezas dentarias.

Si se considera que: (i) los taxones patagónicos son los más completos del Mioceno registrados para el Atlántico Sudoccidental; (ii) que algunos de ellos comprenden los materiales más antiguos conocidos a partir de cráneos casi completos; (iii) que estos taxones no han sido re-descriptos ni revisados desde sus descripciones originales en el siglo XIX; y (iv) que existe una controversia con respecto al estatus taxonómico de algunos de ellos (i.e. *Preaulophyseter* y “*A.*” *rionegrensis*), es que resulta más que necesaria una revisión anatómica, taxonómica y filogenética de estos taxones. Por lo tanto, los objetivos específicos e hipótesis a testear en este capítulo son:

- 1) Realizar una descripción anatómica detallada y un análisis de la taxonomía alfa de los Physeteroidea del Mioceno temprano de Chubut (Fm. Gaiman) que incluye a las especies *Diaphorocetus poucheti* (Moreno, 1892) e *Idiorophus patagonicus* (Lydekker, 1893).

Hipótesis de trabajo: *Diaphorocetus poucheti* e *Idiorophus patagonicus* son taxones válidos.

- 2) Analizar la anatomía y taxonomía alfa de los Physeteroidea del Mioceno de Río Negro (Fm. Gran Bajo del Gualicho), incluyendo a “*Aulophyseter*” *rionegrensis* Gondar, 1975 y a *Preaulophyseter gualichensis* Caviglia y Jorge, 1980.

Hipótesis de trabajo 1: “*Aulophyseter*” *rionegrensis* Gondar 1975 no es asignable al género *Aulophyseter* Kellogg 1927.

Hipótesis de trabajo 2: *Preaulophyseter gualichensis* Caviglia y Jorge 1980 no es un taxón válido.

4.1. Fiseteroideos del Mioceno de Patagonia

4.1.1. Fiseteroideos de la Formación Gaiman (Chubut)

4.1.1.1. *Diaphorocetus poucheti* (Moreno 1892)

Historia taxonómica

En 1892 Francisco Pascasio Moreno describió un cráneo incompleto sin dientes bajo el nombre de *Mesocetus poucheti* (MLP 5-6; Moreno 1892, pl. X; Fig. 4.1 A), procedente de formaciones miocenas de Chubut, Argentina. Moreno consideró a este individuo como un “cetodonte” (i.e. cetáceo odontoceto) y señaló que, a pesar de diferenciarse de los cachalotes modernos por presentar dientes en los maxilares, se asemejaba a ellos por la presencia de una gran “excavación suprafacial” (i.e. cuenca supracranial). Posteriormente, haciendo uso de sus facultades como director del Museo de La Plata, Moreno invitó a Richard Lydekker a estudiar los materiales de cetáceos fósiles depositados en la creciente colección de paleovertebrados, entre los cuales se encontraban los materiales referidos a *Mesocetus poucheti*. Los resultados de estos estudios fueron publicados por Lydekker en los Anales del Museo de La Plata, bajo el título “*Contributions to knowledge of the fossil vertebrates of Argentina: (II). Cetacean skulls from Patagonia*”. La fecha de publicación de esta contribución, tal como figura impresa en la carátula y en el prólogo firmado por Lydekker, es noviembre de 1893 (Fig. 4.1 B). Sin embargo, esta fecha ha sido cuestionada por varios autores (Ameghino 1894 b; Kellogg 1925; Cabrera 1926), quienes consideraron que este trabajo fue publicado en 1894. En esta obra, Lydekker notó que el nombre *Mesocetus* había sido usado por Van Beneden en 1880 para nombrar un taxón extinto de cetáceo misticeto del terciario de Bélgica y propuso, en la página 7 de esta contribución, el nombre *Hypocetus* para reemplazarlo. Sin embargo, en la página siguiente, Lydekker menciona que quizás este ejemplar pertenece al género *Hoplocetus*, del cual no se conocen restos craneanos, y propuso asignarle el nombre genérico provisorio de *Paracetus*, dando así dos nombres genéricos al mismo ejemplar, convirtiéndolos en sinónimos objetivos. En la misma obra, Lydekker creó la familia “Physodontidae”, la cual incluía a todos los cachalotes con dientes en la maxila. En un trabajo posterior, Lydekker (1894, p. 125) mencionó al ejemplar patagónico como *Hypocetus*, reafirmando así a éste como nombre genérico. Sin embargo, Cope (1895, p.135) desadvirtió el error de Lydekker (1893) [1894] y aceptó el nombre *Paracetus* para el ejemplar patagónico. Además, asignó por primera vez este taxón a la familia Physeteridae.

Paralelamente y desconociendo el trabajo de Lydekker (1893) [1894], Florentino Ameghino también reconoció la homonimia de *Mesocetus* (Moreno 1892) y, en su contribución del año 1894, propuso el nombre genérico *Diaphorocetus* para sustituirlo. Además, asignó este taxón a la familia “Pontoplanodidae” (que definía a delfines de rostro semicilíndrico y excesivamente largo, con dientes de corona cónica comprimida, con una gran raíz también comprimida lateralmente y que terminaba en dos puntas distintas, una anterior y otra posterior). Sin embargo, posteriormente Ameghino (1921) reconoció que *Diaphorocetus* no tendría relación alguna con esta familia de odontocetos, si no con los Physeteridae, tal como lo reconoció previamente Cope (1895). A diferencia de Lydekker (1893) [1894], Ameghino no consideró la presencia de dientes en la maxila como carácter suficiente para justificar la creación de una nueva familia.

En 1925, Remington Kellogg realizó una puesta al día de la situación taxonómica de este fiseteroideo patagónico (p. 3), el cual contaba hasta ese momento con cuatro nombres genéricos: *Mesocetus*, *Hypocetus*, *Paracetus* y *Diaphorocetus*. Kellogg (1925) citó la contribución de Lydekker (1893) como “*Anales del Museo de La Plata, vol. 2, for 1893, p. 8. April, 1894*” y, creyendo que el trabajo de Ameghino (1894) fue publicado dos meses antes que el de Lydekker, propuso *Diaphorocetus* Ameghino (1894a) como la autoría correcta del nombre. Esta opinión fue seguida por Ángel Cabrera en 1926, y todos los autores siguientes (e.g. de Muizon 1991; Cozzuol 1993, 1996; Hirota y Barnes 1994; Bianucci y Landini 1999, 2006; Hampe 2006; Fordyce 2009b; Lambert et al. 2008, 2016, Collareta et al. 2017).

Después de una intensa búsqueda bibliográfica en la Biblioteca Florentino Ameghino y en el Archivo Histórico del Museo de La Plata, no se pudo obtener ninguna evidencia sobre si la obra de Lydekker fue publicada en 1894 como fuera mencionado por Ameghino (1894b), Kellogg (1925) y Cabrera (1926). Por lo tanto, aquí se considerará la fecha impresa en la carátula y el prólogo (1893) como la fecha real de publicación de esta contribución. Por otra parte, *Hypocetus* y *Paracetus* no han sido nombres usados desde 1899 y, aunque son disponibles, deben ser considerados como *nomina oblita* según los Artículos 23.9.1.1 y 23.9.2 del Código Internacional para la Nomenclatura Zoológica (CINZ o ICZN por sus siglas en inglés). Por el contrario, *Diaphorocetus* ha sido usado en más de 25 publicaciones por más de 10 autores desde 1894 hasta 2016, satisfaciendo los requerimientos para considerarlo *nomen protectum* según los Artículos 23.9.1.2 y 23.9.2 (CINZ).

Sistemática Paleontológica

Cetacea Brisson, 1762

Pelagiceti Uhen, 2008

Neoceti Fordyce y de Muizon 2001

Odontoceti Flower, 1867

Physeteroidea Gray, 1821

Diaphorocetus Ameghino, 1894a *nomen protectum*

Especie tipo: *Diaphorocetus poucheti*

Diagnosis: la misma que para el tipo y única especie conocida

Diaphorocetus poucheti (Moreno, 1892)

1892 *Mesocetus poucheti* Moreno: 395–397, pl. X (*non* Van Beneden, 1880).

1893 *Hypocetus poucheti* (Moreno) Lydeker: 7, pl. III *nomen oblitum*.

1893 *Paracetus poucheti* (Moreno) Lydeker: 8; Cope 1895: 135 *nomen oblitum*.

1894 *Diaphorocetus poucheti* (Moreno) Ameghino: 1894a; Allen 1921: 155; Ameghino 1921: 2; Kellogg 1925: 2–17; 1928: 34, 176–178; 1965: 49; Cabrera 1926: 408–409; de Muizon 1991: 298; Raven & Gregory 1933: 6, 14; Cozzuol 1993: 21, 33; 1996: 324; Hirota & Barnes 1994: 453–455, 468; Heyning 1997: 599; Bianucci & Landini 1999: 450–451; 2006: 105, 120, 123, 125–126, 130–131; Kazár 2002: 151–152, 158–163; Fordyce 2009b: 212; Hampe 2006: 61, 62, 64, 65, 76, 80, 82; Canto 2007: 10; Lambert 2008: 279, 282, 284, 287, 288, 291, 292, 300, 302, 306–309, 315; Lambert et al. 2008: 362, 366, 369; 2016: 4, 10, 11, 13, 14, 47, 58, 60, 61; 2020: 1711, 1714, 1717, 1721, 1723, 1734, 1735, 1737; Mchedlidze 2009: 1097–1098; Pérez et al. 2011: 648–649; Cione et al. 2011: 428; Toscano et al. 2013: 440; Buono 2014: 33; Boersma & Pyenson 2015: 7, 26; Collareta et al. 2017: 273; 2019: 621; 2020: 83, 91, 94; Gaetán et al 2019: 1; Paolucci et al. 2019: 335–355; 2020: 2,3, 5–8, 23, 27, 28; 2021: 64; Benites-Palomino et al. 2020: 3, 12; 2021: 3.

Holotipo: MLP 5-6, consiste en un cráneo incompleto, sin dientes, mandíbulas o complejo tímpano-perióticos. (Fig. 4.1-4.9)

Procedencia geográfica: Según Moreno (1892, p. 395), el holotipo fue recuperado de “estratos terciarios de Bahía Nueva (Lat. 42°30' Sur), Chubut”. Bahía Nueva es una bahía pequeña ubicada al oeste del Golfo Nuevo (costa noreste de Chubut), y donde actualmente está emplazada la ciudad de Puerto Madryn. (Fig. 4.2 A)

Procedencia estratigráfica: en esta área afloran los depósitos marinos miocenos de la formación Gaiman del Mioceno Temprano (Burdigaliano, aprox. 20-18 m.a.) y la formación Puerto Madryn del Mioceno Tardío (Serravaliano-Tortoniano, 10-9 m.a.; del Río et al. 2018; Fuentes et al. 2019). Ambas unidades son subhorizontales, con la Formación Gaiman aflorando a lo largo de la costa en acantilados y colinas bajas, y la Formación Puerto Madryn, suprayacente, expuesta en posiciones topográficas más altas y más continentales. El hecho de que Moreno (1892) mencionara Bahía nueva, sugiere que el holotipo de *Diaphorocetus poucheti* proviene de una zona costera, en la cual aflora la Formación Gaiman. Además, esto se sustenta con la presencia de pelitas en ciertas cavidades del holotipo, las cuales son consistentes con la litología de la

Formación Gaiman. Si estas interpretaciones son correctas, *Diaphorocetus* tiene una edad aproximada de 18-20 m.a. (Mioceno Temprano).

Diagnosis enmendada: Fiseteroideo de pequeño tamaño corporal (ver Capítulo 6) caracterizado por la siguiente combinación única de caracteres: cráneo dorsoventralmente aplanado con el escudo occipital oblicuo; forma del rostro parecida en forma al cuello de una botella y ocupando un largo de aproximadamente el 50% de la longitud condilobasal (LCB); al menos 10 alvéolos profundos en la maxila separados por septos interalveolares anchos; cuenca supracranial baja y no extendida sobre el rostro o sobre la órbita derecha; fosa temporal ancha y corta. Difiere de todos los restantes fiseteroideos en tener el proceso cigomático del escamoso con el ápice inclinado ventralmente; de los fisetéridos en tener el proceso postorbital del frontal orientado ventralmente. Difiere de "*Aulophyseter*" *rionegrensis* en tener un cráneo más pequeño (11% basado en el ancho bicigomático, BIZYG), septos interalveolares maxilares anchos y bien desarrollados, un escudo occipital oblicuo, un cráneo dorsoventralmente aplanado, una fosa temporal más corta con una exposición más angosta del parietal en dicha fosa; de *Idiorophus patagonicus* en tener un cráneo más pequeño (aproximadamente un 50% basado en la LCB), un canal mesorostral abierto, un cráneo aplanado dorsoventralmente y forámenes infraorbitales dorsales más pequeños; de *Aulophyseter morricei* en tener el ápice del rostro más angosto, un canal mesorostral abierto, un proceso cigomático más largo (relación entre la longitud anteroposterior del proceso cigomático y la LCB=0.29), una fosa temporal anteroposteriormente más larga y cóndilos occipitales menos protruidos posteriormente; de *Placoziphius* en tener alvéolos maxilares profundos, una mayor exposición palatal del vómer y una muesca yugular más abierta; de *Eudelphis* en tener septos interalveolares maxilares anchos, el rostro en forma de cuello de botella y un proceso postglenoideo dorsoventralmente más corto; de *Physeterula* en tener un cráneo más chico (en un 30% aprox.) y más deprimido dorsoventralmente, y un escudo occipital convexo en vista lateral; de *Orycterocetus crocodilinus* en tener un escudo occipital convexo, una cuenca supracranial baja, alvéolos maxilares profundos, y septos alveolares maxilares anchos; de *Idiophyseter* en tener cóndilos occipitales menos protruidos, el foramen premaxilar derecho ubicado más lateralmente y un cráneo más deprimido dorsoventralmente; de *Physeter* en tener un cráneo más pequeño (un 70% aprox.), una cuenca supracranial que no se extiende sobre el rostro, alvéolos maxilares profundos, un escudo occipital convexo, una cuenca supracranial baja y el rostro con forma de cuello de botella; de los kógidos en tener un rostro más largo, y en carecer de cresta sagital; y de *Livyatan*, *Zygophyseter* y *Acrophyseter* en tener una fosa temporal proporcionalmente más pequeña, dientes más pequeños (mayor diámetro transversal de la raíz menor al 5% del BIZYG) y un cráneo más aplanado.

Preservación del material: El cráneo MLP 5-6 está erosionado y carece del complejo tímpano-periótico, mandíbulas, dientes y la porción del vértex. El espécimen presenta parte del rostro preservado hasta el nivel de la muesca anterorbital, sin bordes de fractura claros, lo que hace casi imposible la articulación con el *cranium*. El extremo

más anterior del rostro está perdido por lo que no puede determinarse qué elementos alcanzan el extremo anterior. En vista dorsal, la mayor parte de los huesos del rostro no poseen la capa más superficial de hueso, por lo que no pueden delimitarse correctamente las suturas, cómo así tampoco el ancho del canal mesorostral. Además, el rostro está partido sagitalmente y el lado izquierdo se encuentra deformado tafonómicamente. Debido a esto, y al hecho de que la reconstrucción original del fósil fue realizada hace más de un siglo, es probable que algunos huesos no se encuentren en su correcta posición anatómica. Asimismo, el estado de preservación del espécimen se ha degradado notablemente desde su descripción original (Fig. 4.1 A), y la región orbital del mismo no ha podido recuperarse. Como resultado, algunas observaciones se han basado en las ilustraciones originales realizadas por G. del Bauer en los talleres del Museo de la Plata, las cuales fueron publicadas en el trabajo de Moreno (1892, pl.X) y replicadas en el trabajo de Lydekker (1893, pl. III), y en las fotos tomadas por C. de Muizon en la década de los '80 y gentilmente compartidas con la tesista (Fig. 4.2 B).

Descripción general: El cráneo de *Diaphorocetus poucheti* presenta los maxilares y los premaxilares extendidos hacia la zona occipital formando la cuenca supracranial, característica de los Physeteroidea. Es un cráneo de contorno pentagonal en vista dorsal y aplanado dorsoventralmente. Su LCB es de aproximadamente 820 mm, ubicando a esta especie dentro de los cachalotes de pequeño a mediano tamaño (junto con *Orycterocetus crocodilinus*, *Eudelphis*, *Idiophyseter*, *Placoziphius* y *Acrophyseter deinodon*). El rostro ocupa aproximadamente la mitad de la longitud total del cráneo y tiene forma de cuello de botella, con bordes laterales cóncavos, una punta muy angosta (84 mm) y un ensanchamiento posterior que llega a su ancho máximo a la altura de las muescas anterorbitales (388mm; Tabla 1.1). Esta forma del rostro la comparte con *Placoziphius*, *Orycterocetus crocodilinus*, *Aulophyseter morricei* y "*Aulophyseter*" *rionegrensis*, y contrasta fuertemente con el rostro de forma más triangular presente en otros cachalotes, como por ejemplo *Physeter* o *Livyatan*. En cada maxila presenta entre 8 y 10 alvéolos bien definidos, y otros que no pueden delinearse debido a su condición fragmentaria. La fosa temporal es ovalada en sentido dorsoventral y en vista lateral, bastante grande en relación al BIZYG (la relación entre la distancia mínima a través de las fosas temporales y el BIZYG es 0.43, similar a *Acrophyseter robustus*, 0.44) La región occipital se encuentra en una posición oblicua respecto al plano horizontal.

Premaxila: En vista dorsal, a nivel del rostro, la premaxila es angosta anteriormente y se ensancha posteriormente a nivel de las muescas anterorbitales (Tabla 1.1). No se observa ninguna constricción anterior como la que se encuentra en *Livyatan*. El foramen premaxilar derecho está roto y se ubica medialmente a la muesca anterorbital. La posición del foramen premaxilar izquierdo se infiere por canales ubicados a 145 mm de la muesca anterorbital, a la altura de la sutura maxilar-premaxilar. La premaxila derecha se extiende más posteriormente que la maxila izquierda, y se ensancha posteriormente hasta sobrepasar el plano sagital, formando parte de la delimitación posteroventral de la cuenca supracranial (Fig. 4.3). Dentro de esta base, las premaxilas están muy erosionadas, impidiendo observar cualquier

detalle morfológico. No hay evidencia de que la cuenca supracranial se extienda hacia el rostro (ver Capítulo 6). Parte de la narina externa derecha está preservada y muy desplazada hacia el lado izquierdo, lo que sugiere una gran asimetría (Fig. 4.4). En vista lateral, la porción rostral de la premaxila forma una proyección convexa ubicada dorsalmente a la maxila, que sobresale en el canal mesorostral. La premaxila contacta con la maxila a lo largo de una sutura recta y aproximadamente horizontal. La presencia de varios forámenes a lo largo de la superficie de articulación entre la maxila y la premaxila izquierda podría indicar la existencia de un saco premaxilar bien desarrollado (Lambert 2008). En vista ventral, la exposición de la premaxila en el rostro es mucho menor que en vista dorsal, quedando expuesta la premaxila izquierda en la punta del rostro. La premaxila contacta medialmente con el vómer a través de una sutura subparalela al eje longitudinal del rostro.

Maxila: La porción rostral de la maxila izquierda se encuentra rota y deformada. En vista dorsal, las maxilas sufren un ensanchamiento lateral abrupto con dirección posterior. Las muescas anterorbitales son profundas y están figuradas por Moreno (1892, pl. X; Fig. 4.1 A) como angostas y asimétricas. Ambas maxilas se extienden posteriormente formando los límites laterales de la cuenca supracraneal. A pesar de su poca preservación, sobre estos bordes laterales pueden distinguirse al menos dos forámenes infraorbitarios dorsales de distinto tamaño a cada lado (el más anterior presenta el mayor tamaño). La posición de estos forámenes es asimétrica, ubicándose posteriormente el par derecho (Fig. 4.4). Dentro de la cuenca supracranial, sobre el margen interno de la maxila izquierda, hay una serie de surcos que podrían corresponder a forámenes infraorbitarios dorsales adicionales que no se han preservado. Estos surcos, además, delimitan una porción de hueso plana y delgada que probablemente sea parte de la premaxila izquierda. Los procesos anterorbitales, tanto el izquierdo como el derecho, están representados pero desarticulados del cráneo (Fig. 4.5). Están compuestos por una pequeña porción de maxila unida al lagrimal por una sutura bien marcada. En vista ventral, la maxila es mucho más ancha que la premaxila, y forma la mayor parte de la superficie palatal. Hay al menos 8 alvéolos bien definidos en la maxila izquierda y 5 en la maxila derecha. El número total de alvéolos no puede determinarse dado que los alvéolos más posteriores presentan los septos interalveolares fragmentados/rotos y, por lo tanto, no pueden delimitarse los límites entre ellos (Fig. 4.6). Los alvéolos son profundos, de aproximadamente el mismo tamaño (Tabla 1.1) y su interior es oblicuo, lo que implica que los dientes superiores estaban orientados anteriormente. La línea alveolar termina posteriormente a unos 200 mm por delante de las muescas anterorbitales. Los septos interalveolares son anchos y bien definidos. Los septos más anteriores se encuentran más próximos entre sí (7 mm) que los más posteriores (11 mm). Medialmente a los alvéolos más posteriores, se encuentran dos depresiones superficiales, circulares, que probablemente representan las depresiones generadas por el contacto de los dientes inferiores con el paladar.

Vómer: En vista dorsal, el vómer tiene la clásica forma lanceolada, con un extremo anterior aguzado que se ensancha posteriormente entre las dos premaxilas. Tapiza el

fondo del canal mesorostral en la parte posterior del rostro. Del lado derecho, la sutura entre la premaxila y el vómer se curva lateralmente, siguiendo el ensanchamiento de la premaxila derecha. Posteriormente la sutura no puede seguirse debido a la erosión de la superficie del hueso (Fig. 4.4). El canal mesorostral tiene los bordes fracturados, sin embargo, puede observarse que es ancho, profundo y que estaba abierto dorsalmente. En vista ventral, la porción preservada del vómer está expuesta en el paladar, contacta con la premaxila a través de una sutura curva, con la maxila a través de una sutura parasagital y con el palatino mediante una sutura convexa anteriormente (Fig. 4.6).

Lacrimoyugal: Se encuentran preservadas pequeñas porciones de los lacrimoyugales, las cuales forman la porción ventral de los procesos anterorbitales. En vista dorsal, el proceso anterorbital derecho de la maxila presenta dos protuberancias laterales que se conectan mediante una cresta poco marcada: una protuberancia se ubica en la esquina anterolateral, mientras que la otra se encuentra a 4 cm posteromedialmente de la primera, en línea recta (Fig. 4.5 A). La sutura entre la maxila y el lacrimoyugal es horizontal y sigmoidal en vista anterolateral (Fig. 4.5 B, C), con la maxila sobrepasando lateralmente el lacrimoyugal. El lacrimoyugal izquierdo se encuentra deformado por procesos tafonómicos (Fig. 4.5 D-F).

Frontal y parietal: Solo pequeñas porciones de frontal se han preservado en el cráneo. En vista dorsal no se observan los frontales dado que se encuentran cubiertos por los maxilares que están elevados formando los márgenes laterales de la cuenca supracraneal. En vista lateral, el frontal delimita la porción anterior de la fosa temporal. La sutura entre el parietal y el frontal es subvertical y relativamente recta, mientras que por el contrario la sutura con la maxila forma un ángulo de aproximadamente 25° con el plano horizontal del cráneo. Con base en las fotografías aportadas por de Muizon, el proceso postorbital es ancho, triangular, está orientado ventralmente y es tan largo como el diámetro de la órbita (65 mm). El borde orbital del frontal aparenta ser robusto, con un proceso preorbitario redondeado y alineado con el margen lateral del rostro. En vista ventral, el canal óptico forma un ángulo de aproximadamente 50° con el plano sagital (Fig. 4.6). Los parietales están sólo preservados en la porción central y más profunda de la fosa temporal, su parte más dorsal no se encuentra presente. La exposición del parietal en la fosa temporal es relativamente rectangular; posteriormente con el escamoso a través de una sutura vertical. No existe contacto entre el parietal y el alisfenoides.

Palatino y pterigoides: En vista ventral, los palatinos forman un triángulo ancho (82mm aproximados de ancho tanto del lado izquierdo como del derecho) y anteriormente redondeado, y se extienden 70 mm por delante del nivel de la muesca anterorbital (Fig. 4.6). No se observan forámenes palatinos. La sutura entre el maxilar y el palatino es recta y está orientada oblicuamente con respecto al plano sagital. Los pterigoides son angostos anteriormente y se solapan con los palatinos a través de una sutura rectangular (Fig. 4.7 A, B). Anteromedialmente, los pterigoides se separan entre sí por una extensión posterior de los palatinos. La lámina posterior de los pterigoides está externamente ahuecada por el seno pterigoideo y es relativamente elongada. La

sutura pterigo-basioccipital es más evidente del lado derecho (Fig. 4.7 C, D). El proceso hamular tiene un margen posterior redondeado y se extiende posteriormente hasta el nivel del ápex del proceso cigomático.

Escamosos: El escamoso está mejor preservado del lado derecho, dado que en el lado izquierdo falta el proceso cigomático. En vista lateral, el proceso cigomático es triangular, más largo que ancho, y su extremo es romo e inclinado ventralmente (Fig. 4.8 A). Esta orientación es inusual y podría estar alterada parcialmente (pero no por completo) por la deformación *post-mortem* y algunos errores en la reconstrucción original del cráneo. El proceso postglenoideo es relativamente delgado y está orientado posteriormente. Dos fosas profundas se encuentran posterodorsalmente a este proceso, que podrían indicar la inserción de los músculos *esternocefalicus* y *braquicefalicus*. En la pared medial de la fosa temporal, el escamoso contacta con el alisfenoides a través de una sutura irregular y dorsoventralmente convexa (Fig. 4.8.A). En vista dorsal, el proceso cigomático está orientado anteriormente y delimita lateralmente los 2/3 posteriores de la fosa temporal. La cresta supramastoidea está bien desarrollada. En vista ventral, la fosa glenoidea es levemente cóncava y está posteriormente delimitada por el proceso postglenoideo (Fig. 4.8 B). El meato acústico externo es más ancho que largo y está poco definido. Los procesos falciforme y espinoso están rotos en ambos lados.

Alisfenoides: En vista ventral, los alisfenoides están bien preservados, son anchos, cuadrangulares y ocupan gran parte del basicráneo (Fig. 4.6). El foramen oval está pobremente preservado y está obstruido por sedimento, sin embargo, aparenta ser pequeño. Del mismo sale un surco poco notorio en forma semicircular que corresponde a la salida de la rama mandibular del nervio trigémino (V3; Fig. 4.8 B). El alisfenoides contacta anteromedialmente con el frontal mediante una sutura con forma de "S", con el escamoso posterolateralmente, a través de una sutura aproximadamente recta, con la lámina posterior del pterigoides posteromedialmente y con el exoccipital y, probablemente, con el basioccipital posteriormente. En vista lateral, una pequeña porción del alisfenoides se expone ventromedialmente en la fosa temporal, donde contacta con el escamoso (Fig. 4.8 A).

Basioccipital: Se encuentra fusionado con el basiesfenoides y tiene una porción basilar ancha anteroposteriormente desarrollada. Solo está preservada la cresta basioccipital izquierda, la cual es robusta y redondeada, está orientada posterolateralmente, y es aproximadamente del mismo ancho anteroposterior del hueso (Fig. 4.6). En vista posterior, la porción basilar es aplanada y las crestas basioccipitales están orientadas ventrolateralmente, formando un ángulo agudo (45°) con el plano sagital (Fig. 4.9).

Exoccipital: Los exoccipitales están preservados pero muy erosionados, el izquierdo se encuentra en mejor estado que el derecho. En vista posterior, son anchos, robustos, se desplazan lateralmente y contribuyen a la parte posterodorsal del escudo occipital (Fig. 4.9). Los cóndilos occipitales son macizos y su superficie articular es lisa. La muesca intercondilar es ancha (33 mm) y tiene forma de "U". El foramen magnum es aproximadamente circular. La muesca yugular también es ancha y posee forma de "U",

y está orientada ventrolateralmente. El proceso paraoccipital es pequeño, triangular y está orientado posteromedialmente. En vista lateral, los exoccipitales están orientados oblicuamente respecto al plano horizontal. Los cóndilos occipitales son convexos y están ubicados sobre un cuello corto y orientados posterodorsalmente. En vista dorsal, los exoccipitales contactan con el escamoso a través de una sutura semicircular.

Supraoccipital: se encuentran poco preservado, solo se observa una pequeña parte en vista dorsal (Fig. 4.4). En vista lateral, está inclinado oblicuamente respecto al plano horizontal, formando un ángulo de aproximadamente 60° (Fig. 4.8 A).

4.1.1.2. *Idiorophus patagonicus* (Lydekker 1893)

Historia taxonómica

En 1893, Richard Lydekker realizó una revisión de los cetáceos fósiles de Patagonia como parte de su obra en los “*Anales del Museo de La Plata: Contributions to the knowledge of fossil vertebrates from Argentina*”. En esta obra, Lydekker describió un nuevo cráneo parcialmente completo, con mandíbulas, dientes y algunas vértebras (Fig. 4.10 A). Lydekker destacó las similitudes entre los dientes del ejemplar patagónico y aquellos del género *Hoplocetus* y sugirió que el mismo podría ser referido a este género. Sin embargo, lo diferenció del mismo por presentar una corona más larga, y por carecer de una constricción o cuello que separara la corona de la raíz. Según Lydekker, estas últimas características y su mayor longitud en la corona aproximaban al ejemplar patagónico al género europeo *Physodon*, por lo que propuso nombrar al ejemplar patagónico como *Physodon patagonicus*. En la misma contribución, Lydekker señaló que esta especie estaría relacionada con el cachalote gigante, *Physeter macrocephalus*, dado que ambos compartían la presencia de una gran depresión dorsal en el cráneo (i.e. cuenca supracranial). Sin embargo, lo diferenció de *Physeter* por presentar dientes en las maxilas y, por lo tanto, postuló la creación de una nueva familia para incluir a todos los cachalotes con dientes maxilares: “*Physodontidae*”. Abel (1905) fue el primero en notar que el nombre *Physodon* ya había sido utilizado previamente por Gervais (1872) para nombrar un taxón extinto basado en dientes aislados del Mioceno de Italia. Asimismo, este nombre también fue utilizado por Müller y Henle (1839) para nombrar un subgénero de tiburón. Abel (1905) además consideró al género *Physodon* como sinónimo de *Scaldicetus*, y por lo tanto renombró a la especie patagónica como *Scaldicetus patagonicus*. Kellogg (1925) también señaló que el nombre genérico *Physodon* había sido previamente utilizado y que, por lo tanto, era necesario un nuevo nombre genérico para la especie patagónica, proponiendo así el nombre *Idiorophus* en reemplazo de *Physodon*. Paralelamente, Cabrera (1926), desconociendo el trabajo de Kellogg (1925), reconoció la homonimia de *Physodon* (Lydekker 1893) y propuso *Apenophyseter* para reemplazarlo. Según el Principio de Prioridad (Cap. 6, Art.23) del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ), el nombre propuesto por Kellogg (1925), *Idiorophus*, y utilizado por todos los autores siguientes es el nombre genérico válido para esta especie patagónica.

Sistemática paleontológica

Cetacea Brisson, 1762

Pelagiceti Uhen, 2008

Neoceti Fordyce & de Muizon, 2001

Odontoceti Flower, 1867

Physeteroidea Gray, 1821

Idiorophus Kellogg 1925

Especie tipo: *Idiorophus patagonicus*.

Diagnosis: la misma que para el tipo y única especie conocida

Idiorophus patagonicus (Lydekker 1893)

1893 *Physodon patagonicus* Lydekker: 4 - 7, pl. non Gervais 1872 nec Müller y Henle 1839; Trouessart 1898: 1054; 1904: 773; Ameghino 1901: 80.

1905 *Scaldicetus patagonicus* Abel: 39, 52.

1925 *Idiorophus patagonicus* Kellogg: Kellogg 1928: 177, 179; Kellogg 1942: 448, 449, 451; Romero-Herrera et al. 1973: 391; Carroll 1988: 644; de Muizon 1991: 298; Cozzuol 1993: 21; Cozzuol 1996: 324; Fordyce y Barnes 1994: 436; Hirota y Barnes 1994: 454, 468; Fordyce y de Muizon 2001: 179, 198; Kazár 2002:151, 158; Sepkoski 2002: 321; Bianucci y Landini 2006: 105, 120; Hampe 2006: 61, 62, 65, 69, 75, 76, 80-82; Canto 2007: 10, 15, 16, 18; Lambert 2008: 279, 280, 282, 286, 287, 294; 2011: 17; Lambert et al 2008: 363, 366; 2016: 7, 11, 12, 22, 53, 58, 60-62, 64; 2020: 1711, 1714, 1730, 1731, 1737; Fordyce 2009b: 212; Perez et al. 2011: 648-650; Cione et al. 2011:428; Gol'din y Marareskul 2013: 25; Toscano et al. 2013: 440; Boersma y Pyenson 2015: 7, 26; Bhatnagar 2016: 60; Collareta et al 2017: 273; 2019: 621; 2020: 4, 94; Berta 2017: 49, 50, 195; Bianucci et al. 2018: 274; Gaetán et al. 2019: 1; Paolucci et al. 2019: 1, 2, 4-6, 16, 17; 2020: 2, 5-8, 23-25, 27, 28; 2021: 2, 8, 10.

1926 *Apenophyseter patagonicus* Cabrera: 406 – 408; Romero-Herrera et al. 1973, 391; Carroll 1988: 643; Sepkoski 2002, 321

Holotipo: MLP 5-2, cráneo incompleto, con mandíbulas, dientes y una vértebra lumbar. Sin huesos tímpano-perióticos. (Fig. 4.10- 4.14)

Procedencia geográfica y estratigráfica: En su contribución, Lydekker (1893) no especificó la procedencia geográfica ni estratigráfica del material. Sin embargo, la tarjeta de identificación del material tipo, depositado en el Museo de La Plata contiene la siguiente información: “Cerro Castillo, Frente a Trelew, Chubut. Formación patagónica marina”. Cerro Castillo es una localidad que se encuentra 10 km hacia el sur de la ciudad de Trelew, dentro del valle del Río Chubut en donde aflora la

Formación Gaiman (Fig. 4.10 B), formada por la transgresión “Patagónica” (ver Capítulo 3). Varios restos de mamíferos marinos han sido recuperados de esta localidad (e.g. Buono et al. 2017; Viglino et al. 2018a), por lo que se asume a la misma como el área de procedencia del holotipo. Por consiguiente, los sedimentos de los que proviene corresponden a la Formación Gaiman, Mioceno temprano (20 M.a.).

Diagnosis enmendada: Fiseteroideo de mediano a gran tamaño (6-7 m de longitud corporal; ver Capítulo 6) que presenta una autapomorfía: canal mesorostral cerrado todo a lo largo del rostro. *Idiorophus patagonicus* es, además, caracterizado por la siguiente combinación única de caracteres: rostro alargado (Tabla 1.1; relación entre la longitud del rostro y el ancho del cráneo > 1.2), con forma de cuello de botella, dos forámenes infraorbitarios dorsales de gran tamaño del lado derecho, proceso postorbitario del frontal con forma cuadrangular y dirigido posteroventralmente, una cuenca supracranial que no se extiende hacia el rostro, un margen lateral de la maxila dorsoventralmente alto que se eleva posterodorsalmente delimitando lateralmente la cuenca supracranial, dientes cónicos superiores e inferiores funcionales, un margen ventral de la mandíbula convexo y premaxilas superpuestas en toda la longitud del rostro. Difiere de *Diaphorocetus poucheti* en presentar un cráneo de mayor tamaño (aproximadamente un 50% basado en LCB), un canal mesorostral cerrado, un cráneo alto dorsoventralmente y forámenes infraorbitarios dorsales de gran tamaño; de “*Aulophyseter*” *rionegrensis* en tener un proceso postorbitario del frontal cuadrangular, un canal mesorostral cerrado y un surco alveolar con septos interalveolares bien definidos; de *Placoziphius* y de *Eudelphis* en presentar un cráneo de mayor tamaño (aproximadamente un 52% basado en la LCB), un canal mesorostral completamente cerrado y en carecer de foramen premaxilar derecho; de *Physeterula* en tener la superficie de las premaxilas convexa; de *Orycterocetus crocodilinus* en presentar el proceso postorbitario del frontal con forma cuadrangular y en tener el cráneo de mayor tamaño (aproximadamente un 44% basado en LCB); de *Idiophyseter* en carecer de un foramen premaxilar derecho y en presentar un cráneo de mayor tamaño (diferencia similar a la encontrada con *Orycterocetus*); de *Aulophyseter* en presentar la superficie de las premaxilas convexa, una línea alveolar con septos interalveolares bien definidos y un cráneo dorsoventralmente alto; de *Physeter* en presentar un rostro angosto, con forma de cuello de botella, con la superficie de las premaxilas convexa, dientes superiores funcionales con una línea alveolar con septos interalveolares bien desarrollados, y una cuenca supracranial que no se extiende anteroposteriormente sobre el rostro. Difiere de *Zygophyseter*, *Acrophyseter* spp., *Brygmophyseter*, *Albicetus* y *Livyatan* en tener dientes más pequeños (diámetro transversal mayor de la raíz $< 5\%$ del BIZYG) y un canal mesorostral cerrado en toda la longitud del rostro. Difiere de todos los kógididos en presentar un rostro alargado (relación entre la longitud del rostro y el ancho del cráneo > 1.2), un cráneo de mayor tamaño y en carecer de cresta sagital.

Comentarios sobre la asignación taxonómica de materiales referidos a *Idiorophus*: Hay disponibles otros materiales referidos a la especie patagónica *Idiorophus patagonicus* que consisten en dientes aislados (MLP 76-VI-9-1/6) recuperados de la provincia de

Chubut sin información precisa de la localidad ni de su procedencia estratigráfica. Por otro lado, Hampe (2006) re-asignó materiales fragmentarios recuperados del Mioceno temprano del norte de Italia a la especie *Idiorophus bolzanensis* (Dal Piaz 1916). El holotipo (IMGUP N 26205) consiste en una porción parcial de rostro con las maxilas preservadas y diez dientes *in situ*. A su vez, Gutstein et al. (2015) también re-asignó al género *Idiorophus* una porción de rostro con mandíbulas y dientes articulados (SGO.PV.250) provenientes de la localidad Sur del Río Rapel. El carácter diagnóstico de los dientes y de porciones tan fragmentarias y aisladas del rostro ha sido extensamente cuestionado (e.g. Kellogg 1925, Bianucci y Landini 2006; Reumer et al. 2017). Actualmente hay un gran consenso sobre la escasez de información diagnóstica que presentan las piezas dentarias a la hora de definir géneros o especies (ver Capítulo 5 para una mayor discusión). Por este motivo, en este trabajo de tesis se considera a los materiales MLP 76-VI-9-1/6 y SGO.PV.250 como Physeteroidea gen. et sp. indet. y se propone conservar la asignación original del ejemplar IMGUP N 26205 como *Scaldicetus* (Dal Piaz 1916) hasta tanto se realicen análisis morfológicos comparativos de detalle sobre estos materiales

Preservación del material: el holotipo MLP 5-2 es un cráneo parcialmente completo con ambas ramas mandibulares y una vértebra lumbar. El cráneo carece de la mayor parte del *cranium* (basicráneo, escudo occipital, gran parte de la cuenca supracranial) y de ambos procesos anterorbitales. El proceso postorbital del frontal derecho, y los forámenes infraorbitarios dorsales derechos están preservados al igual que una porción posterior de maxila. El palatino y el pterigoides están pobremente preservados. El rostro se encuentra completo hasta su extremo y pueden encontrarse nueve dientes maxilares en sus respectivos alveolos. La porción más posterior de las mandíbulas está ausente, preservándose aproximadamente desde el extremo anterior hasta la mitad del foramen mandibular. Los procesos transversos y la espina neural de la vértebra lumbar se encuentran parcialmente preservados.

Comentario: Debido a las medidas de aislamiento social y restricciones vinculadas con la pandemia producida por la enfermedad Covid-19, el acceso y estudio de estos materiales estuvo limitado. Como consecuencia, la descripción, codificación e ilustración se completaron con base en las descripciones e ilustraciones originales que se encuentran en el trabajo de Lydekker (1893).

Descripción general: El cráneo de *Idiorophus patagonicus* es de mediano a gran tamaño (LCB = 1.60-1.70 m; ver Capítulo 6), presenta un rostro elongado, comprimido lateralmente y con forma de cuello de botella, característica compartida con *Diaphorocetus*, *Placoziphius*, *Orycterocetus crocodilinus*, *Aulophyseter morricei* y "*Aulophyseter*" *rionegrensis*. La maxila derecha se extiende posterodorsalmente formando el margen lateral derecho de la cuenca supracranial, cuya extensión anteroposterior apenas supera el nivel de las muescas anterorbitales. En el rostro, las premaxilas poseen una superficie dorsal convexa, montándose la premaxila izquierda sobre la derecha y cerrando, de este modo, por completo el canal mesorostral. Presenta, aproximadamente, 17 alvéolos superiores bien preservados de cada lado, 14 de los cuales se encuentran en la maxila y 3 en la premaxila. El proceso postorbitario

del frontal tiene una forma cuadrangular, es ancho y está dirigido posteroventralmente. Las ramas mandibulares están notoriamente curvadas, presentando el margen ventral convexo a nivel de la línea alveolar y una cresta ventral bien marcada. Presenta alrededor de 23 alvéolos mandibulares. La vértebra lumbar es robusta, más larga que ancha. Posee las epífisis vertebrales no fusionadas y tanto los procesos transversos como la parte basal del canal neural se encuentran preservados.

Premaxila: Las premaxilas se encuentran preservadas en toda la longitud del rostro. En vista ventral, la premaxila forma el extremo anterior del rostro en donde se alojan tres alvéolos de cada lado, lo que indica que *Idiorophus* presentaba dientes premaxilares (Fig. 4.11). Solo un diente premaxilar del lado derecho se encuentra casi totalmente preservado. Posteriormente la premaxila posee una exposición muy angosta en la porción palatal del rostro, extendiéndose hasta $1/3$ de la longitud del mismo. El contacto con el vómer no pudo ser trazado debido a varias líneas de fractura que se encuentran en esa zona. En vista dorsal, las premaxilas son angostas y poseen aproximadamente el mismo ancho en toda la longitud del rostro (Fig. 4.12 A). La premaxila izquierda está solapada sobre la derecha, definiendo de esta manera que el margen dorsal del rostro sea convexo en vista anterior. Esta superposición de ambas premaxilas determina que el canal mesorostral se encuentre cerrado en toda la longitud del rostro. No se observan forámenes premaxilares en ninguna de las dos premaxilas. En vista lateral, la premaxila se ubica dorsal a la maxila, siendo más alta en el extremo anterior del rostro y volviéndose horizontal e incluso ubicándose por debajo de la maxila hacia la parte más posterior del mismo (Fig. 4.12 B). La sutura maxilar-premaxilar es recta y forma un canal bien definido.

Maxila: Las maxilas son los huesos más conspicuos en el rostro. Las mismas presentan un extremo anterior delgado y se ensanchan posteriormente definiendo una forma de cuello de botella en todo el rostro. La maxila derecha es la más completa, y en ella puede observarse la elevación correspondiente al borde lateral de la cuenca supracranial. En vista ventral, las maxilas forman la mayor parte de la superficie palatal. A cada lado puede observarse un único foramen infraorbitario ventral, siendo el del lado derecho el más completo (Fig. 4.11). El mismo se encuentra delimitado por la maxila en su borde anteromedial y por el frontal en su borde posterolateral. Se observa una línea alveolar con septos interalveolares bien definidos y al menos 14 alvéolos a cada lado. Se preservaron sólo 5 dientes del lado derecho y 4 del lado izquierdo *in situ*, mientras que el resto fueron pegados durante la preparación del material. En la extensa superficie palatal, medialmente a la línea alveolar y a cada lado, se encuentran al menos 3 depresiones circulares que corresponderían al contacto de los dientes inferiores. La muesca anterorbital también se encuentra mejor preservada del lado derecho, pero únicamente se conservó su margen medial debido a la pérdida de los procesos anterorbitales. Esta muesca se ubica posteriormente al último de los alvéolos, dejando una amplia región del paladar sin presencia de dientes (Fig. 4.11). En vista dorsal, la maxila derecha presenta 4 forámenes infraorbitarios dorsales, observándose dos de mayor tamaño posteriores y dos de menor tamaño anteriores (Fig. 4.12 A). Ambas maxilas se elevan posterodorsalmente por detrás del nivel de la

muesca anterorbital. La maxila derecha se curva medialmente y se angosta, delimitando una cavidad medial circular que correspondería a la cuenca supracranial. En vista lateral, la maxila es anteroposteriormente más corta que la premaxila en el rostro y al nivel de los últimos alvéolos, el borde maxilar se curva dorsalmente hasta la muesca anterorbital, formando un borde convexo: el reborde maxilar (*maxillary flange*) (Fig. 4.12 A). Esta curvatura del reborde maxilar expone la línea alveolar tanto en vista ventral como en vista lateral. En vista lateral se observa que el límite lateral derecho de la cuenca supracranial está formado por la maxila y es de un ancho considerable (Fig. 4.12 B). Posterodorsalmente la maxila contacta con el frontal a través de una sutura que forma un ángulo de aproximadamente 50° con el plano horizontal del cráneo.

Vómer: puede observarse solo en vista ventral debido a que el canal mesorostral se encuentra totalmente cerrado en toda la longitud del rostro. El vómer posee una exposición angosta en la superficie palatal, ubicándose medialmente a las dos maxilas y ocupando aproximadamente la mitad del rostro (largo= 320mm; ancho=35mm). Posee una forma lanceolada con una cresta vomerina muy bien desarrollada en toda su longitud (Fig. 4.11).

Frontal: se encuentra preservado solo del lado derecho. En vista lateral, el proceso postorbital está dirigido posteroventralmente, es ancho y de forma cuadrangular (Fig. 4.12 B). Su superficie externa es rugosa lo que podría indicar una zona de inserción u origen muscular. Anterodorsalmente contacta con la maxila a través de una sutura bien marcada y profunda. En vista ventral, el frontal delimita posterolateralmente el foramen infraorbitario ventral e inmediatamente posterior a él se encuentra el canal óptico, el cual está bien marcado a pesar de que sus límites sufrieron erosión (Fig. 4.11). Este canal óptico forma un ángulo de aproximadamente 50° con el plano longitudinal del cráneo.

Palatinos y pterigoides: tanto los palatinos como los pterigoides se encuentran pobremente preservados, siendo los últimos difícil de identificar debido a que la capa más superficial de hueso se halla muy erosionada en esa zona. En vista ventral, la sutura palatino-maxilar no está bien definida, sin embargo, pueden apreciarse dos surcos palatinos a cada lado del cráneo (Fig. 4.11). El límite anterior de los palatinos es posterior al nivel de las muescas anterorbitales. Solo la porción más anterior de los pterigoides esta preservada sobre los palatinos y presenta su margen anterior redondeado.

Mandíbula y dientes: La rama mandibular derecha está mejor preservada (1100 mm de longitud) que la izquierda (980 mm) ya que conserva su extremo anterior. Ambas ramas mandibulares carecen de la porción más posterior y gran parte de la porción donde se aloja el foramen mandibular está reconstruida. En vista dorsal, el surco alveolar angosta abruptamente hacia la región posterior, terminando en forma de "V". Los alvéolos son más anchos y más largos que los dientes, lo que indicaría un desarrollo importante de las encías. La unión a través de la sínfisis le da a la mandíbula una forma de "Y", con cada rama mandibular separándose del eje sagital a un ángulo

de aproximadamente 25°-30° (Fig. 4.13 A). En la rama mandibular derecha, el surco alveolar (890 mm de largo; Tabla 1.2) tiene los septos interalveolares pobremente preservados, principalmente los más anteriores, sin embargo, se pueden identificar al menos 23 alvéolos. Sólo 8 de ellos poseen dientes que fueron pegados durante la preparación de este ejemplar, respetando su posición anatómica. Los cuatro dientes que se ubica aproximadamente en la mitad de la rama mandibular son los más completos, careciendo únicamente del ápice (Fig. 1.13 B). En la mitad posterior los bordes que delimitan el surco alveolar sobresalen por encima de los septos interalveolares formando dos crestas (una labial y una lingual). En vista medial, la sínfisis se extiende posteriormente hasta 640 mm aproximadamente y su superficie posee surcos y crestas que forman la superficie de articulación con la otra mandíbula (Fig. 4.13 B). En la porción posterior de la sínfisis mandibular y dorsal a ella, se observa una cresta poco marcada, y un canal que bordea a la sínfisis dorsal y ventralmente. Sólo se encuentran preservados 160 mm aproximadamente del foramen mandibular. En vista lateral, el margen ventral de la rama mandibular derecha es marcadamente convexo y aproximadamente en su porción media se encuentra una cresta ventral bien marcada que se ubica entre el primer y el sexto diente preservado y se ensancha posteriormente (Fig. 4.13 C). Esta cresta podría corresponder a la inserción del músculo digástrico. En la superficie lateral de esta rama mandibular se observan al menos 7 forámenes mentonianos. La rama mandibular izquierda carece del extremo más anterior. La línea alveolar se encuentra rota en su extremo anterior y posterior, sin embargo, pueden identificarse al menos 18 alvéolos. Ocho dientes se encuentran ubicados *in situ*, siendo pegados durante la preparación de este material. De ellos sólo tres dientes están completamente preservados. En vista medial, la sínfisis mandibular se extiende unos 520 mm y en su superficie posee surcos y crestas. La cresta ubicada posterodorsalmente a la sínfisis es mucho más notoria en esta rama mandibular y se extiende más anteriormente (Fig. 4.13 D). Solo se encuentra preservada aproximadamente una mitad anterior del foramen mandibular (110mm), sin embargo, puede observarse que su margen anterior presenta forma de "U". En vista lateral, el margen ventral también se curva anterodorsalmente pero esta curvatura es menos marcada. La cresta ventral se observa más claramente iniciando al nivel del tercer diente preservado y finalizando al nivel del diente más posteriormente preservado (Fig. 4.13 E). Al menos cuatro forámenes mentonianos fueron identificados.

Los dientes poseen una forma cónica, sin una clara distinción entre la corona y la raíz, por lo cual estos términos son aplicados arbitrariamente para indicar la porción más distal y más proximal del diente respectivamente. El ápice de la corona está curvado posteriormente y es redondeado (Fig. 4.13). Estos dientes presentan una sección transversal ovalada y no poseen esmalte en sus coronas. Su superficie se compone por cemento, el cual es mayormente liso, con estrías cercanas a la raíz del diente. No se observan facetas oclusales.

Vértebra: Al menos una vértebra lumbar se encuentra preservada. La misma presenta un contorno rectangular, siendo a penas más larga (148 mm) que ancha (144 mm) y tiene aproximadamente 122 mm de alto. Presenta las epífisis no fusionadas. En vista

anterior, la superficie del cuerpo vertebral es circular y rugosa, levemente cóncava, mientras que en vista posterior la superficie es lisa y levemente convexa (Fig. 4.14 A, B). Los procesos transversos se proyectan aproximadamente desde el plano horizontal (i.e. desde la mitad del cuerpo vertebral aproximadamente en vista anterior o posterior) en dirección posteroventral y están parcialmente preservados: el del lado derecho se encuentra mejor preservado que el del lado izquierdo, del cual solo se conserva la base del mismo. La base de los procesos transversos es ancha, plana y, como se observa en el lado derecho, se angostan distalmente. Dorsalmente solo la base del canal neural se encuentra preservada y mide unos 29 mm de ancho (Fig. 4.14 C). Ventralmente, la vértebra presenta una quilla o cresta que la recorre en toda su longitud por su línea media (Fig. 4.14D).

4.1.1.3. Physeteroidea indet.

Sistemática Paleontológica

Cetacea Brisson, 1762

Pelagiceti Uhen, 2008

Neoceti Fordyce and de Muizon, 2001

Odontoceti Flower, 1868

Physeteroidea Gray, 1821

Physeteroidea indet.

Materiales referidos: MPEF-PV-651, un periótico derecho aislado; MPEF-PV-6098, un periótico izquierdo aislado; MLP 80-VIII-30-133, dos perióticos derechos aislados; MLP 52-X-2-8, un periótico derecho aislado; MLP 76-IX-2-7, un periótico fragmentario (Fig. 4.15 A; 4.16).

Procedencia estratigráfica y geográfica: MPEF-PV-651 proviene de Bryn Gwyn (=Loma Blanca), una localidad ubicada sobre la margen sur del río Chubut a 8 km de la ciudad de Gaiman; MPEF-PV-6098 proviene de Cerro Castillo (ver Capítulo 3 y sección 4.1.2 de este capítulo); MLP 80-VII-30-133 proviene de la localidad de Gaiman ubicada en parte baja del valle del río Chubut. Todas estas localidades pertenecen a la provincia de Chubut, y a la Formación Gaiman, Mioceno temprano (ver Capítulo 3). Los materiales MLP 52-X-2-8 y MLP 76-IX-2-7 carecen de información precisa respecto de su procedencia geográfica por lo que solo fueron incluidos con fines anatómicos comparativos (Fig.1.15 B).

Comentarios sobre la asignación taxonómica de los materiales: los especímenes descriptos previamente (MPEF-PV-651, MPEF-PV-6098, MLP 80-VIII-30-133, MLP 52-X-2-8 y MLP 76-IX-2-7) son identificados como Physeteroidea por presentar la siguiente combinación de caracteres: un proceso anterior aguzado puntiagudo, un proceso superior grueso, una faceta bullar posterior cóncava, un meato auditivo interno (MAI) proyectado en forma cónica, una *pars cochlearis* inclinada anteriormente, un proceso

posterior inclinado posteroventralmente formando un ángulo recto con el resto del cuerpo del periótico, un contacto entre el proceso posterior del periótico y el de la bulla a través de crestas y surcos, y un osículo accesorio grande, generalmente fusionado con el proceso anterior del periótico (Kasuya 1973; Luo y Marsh 1996; Fig. 4.17).

Descripciones: Dado que se realizarán descripciones de perióticos más detalladas en la sección siguiente, aquí solo se puntualizarán las diferencias principales que se encuentren entre los materiales aislados MPEF-PV-651, MPEF-PV-6098, MLP 80-VIII-30-133, MLP 52-X-2-8 y MLP 76-IX-2-7 (Fig. 4.15 A, 4.16, Tabla 1.3).

El proceso anterior y la parte ventral de la *pars cochlearis* del MPEF-PV-651 están muy erosionados, por lo que los márgenes de la fóvea epitubaria no están preservados (Fig. 4.15 A, 4.16 A). La *pars cochlearis* está inclinada sobre el proceso anterior. En vista dorsal, la apertura para el acueducto coclear es circular y es más grande que la apertura para el acueducto vestibular, la cual es anteroposteriormente comprimida. En vista ventral, la *fenestra ovalis* presenta los márgenes rotos.

En vista dorsal del MPEF-PV-6098, la apertura para el acueducto coclear y vestibular presentan el mismo tamaño aproximadamente (Fig. 4.15 A, 4.16 B). En vista ventral, la fóvea epitubaria es ovalada. La faceta bullar anterior es redondeada mientras que la faceta bullar posterior está lateralmente inclinada y presenta crestas y surcos. En vista medial, la *pars cochlearis* es ovalada y la *fenestra rotunda* tiene forma de "D".

Los dos perióticos derechos correspondientes a MLP 80-VIII-30-133 presentan la superficie erosionada y rodada. El ejemplar mejor preservado carece de su proceso posterior (Fig. 4.15 A, 4.16 C). En vista medial, la *pars cochlearis* es ovalada anteroposteriormente, y la *fenestra rotunda* presenta una forma de "D" al igual que en MPEF-PV-6098 y MPEF-PV-651. En vista dorsal, la apertura para el acueducto vestibular es más grande que la apertura para el acueducto coclear. El segundo periótico (Fig. 4.16 D) está pobremente preservado y carece de la mayor parte de la *pars cochlearis*. El proceso posterior está reducido a una proyección delgada y los márgenes del proceso anterior están redondeados debido a la erosión. Ambos procesos se encuentran formando un ángulo recto, dando al periótico una forma de "L" en vista lateral. El surco facial se ubica posterior a la *fenestra ovalis* la cual es circular. Posteriormente al proceso anterior, se puede observar una notoria tuberosidad lateral bien desarrollada.

El MLP 52-X-2-8 es un periótico derecho muy erosionado que carece del proceso anterior (Fig. 4.15 A, 4.16 E). En vista medial, la *fenestra rotunda* tiene forma de "D" y su *pars cochlearis* es ovalada como en los ejemplares anteriores. En vista dorsal, la apertura para el acueducto vestibular está comprimida anteroposteriormente y es más grande que la apertura para el acueducto coclear. El

MLP 76-IX-2-7 (Fig. 4.16 F) se compone por una porción de *pars cochlearis*, en la cual se han preservado el tracto espiral cribiforme y el margen medial del formen singular. El tracto espiral cribiforme es circular y se encuentra delimitado por márgenes bien marcados.

4.1.2. Fiseteroideo de la Formación Puerto Madryn (Chubut)

4.1.2.1. Physeteroidea indet.

Sistemática Paleontológica

Cetacea Brisson, 1762

Pelagiceti Uhen, 2008

Neoceti Fordyce and de Muizon, 2001

Odontoceti Flower, 1868

Physeteroidea Gray, 1821

Physeteroidea indet.

Materiales referidos: MPEF-PV-605, un periótico derecho aislado

Procedencia estratigráfica y geográfica: MPEF-PV-605 provienen de Bryn Gwyn (=Loma Blanca), una localidad ubicada sobre la margen sur del río Chubut a 8 km de la ciudad de Gaiman.

Comentarios sobre la asignación taxonómica de los materiales: el espécimen MPEF-PV-605 es identificado como Physeteroidea por presentar la siguiente combinación de caracteres: un proceso anterior aguzado puntiagudo, un proceso superior grueso, una faceta bullar posterior cóncava, un meato auditivo interno (MAI) proyectado en forma cónica, una *pars cochlearis* inclinada anteriormente, un proceso posterior inclinado posteroventralmente formando un ángulo recto con el resto del cuerpo del periótico, un contacto entre el proceso posterior del periótico y el de la bulla a través de crestas y surcos, y un osículo accesorio grande, generalmente fusionado con el proceso anterior del periótico (Kasuya 1973; Luo y Marsh 1996; Fig. 4.17). Si bien Cozzuol (1993; p.22) refirió este ejemplar a la especie "*Aulophyseter rionegrensis*", no se han encontrado caracteres diagnósticos que permitan asignar en forma confiable perióticos aislados a algún taxón conocido o nuevo; por este motivo estos especímenes son identificados aquí como Physeteroidea gen. et sp. indet. (ver Capítulo 5 para una mayor discusión sobre el valor taxonómico de los perióticos).

Recientemente, el Dr. Cozzuol (com. pers.) ha aportado nuevos datos sobre la procedencia de este material, convirtiéndolo de este modo en el primer registro de un fiseteroideo para el Mioceno tardío de Argentina. Esto refuerza las intenciones de seguir explorando y prospectando nuevas regiones de Patagonia, principalmente los afloramientos miocenos de Chubut y Río Negro.

Descripción: El MPEF-PV-605 (Fig. 4.15 A, 4.16 G) corresponde a un periótico derecho casi completo con un cierto grado de erosión. En vista medial, la *pars cochlearis* tiene un contorno en forma de “D”, con su margen dorsal derecho y su margen ventral convexo. Posteriormente, se encuentra la *fenestra rotunda* que también posee forma de “D”. En vista ventral, la *fenestra ovalis* es circular mientras que la *fenestra incudis* es ovalada. La faceta bullar posterior es cóncava y presenta algunas crestas y surcos orientados lateralmente. La *pars cochlearis* está inclinada sobre el proceso anterior. En vista dorsal, la apertura para el acueducto coclear es circular y es más grande que la apertura para el acueducto vestibular, la cual es anteroposteriormente comprimida. El tracto espiral cribiforme es grande y circular, y se ubica medial a la apertura proximal del canal facial, la cual es ovalada. El foramen singulare es pequeño y mediolateralmente angosto, mientras que la cresta transversa está poco marcada.

4.1.3. Fiseteroideos de la Formación Gran Bajo del Gualicho (Rio Negro)

4.1.3.1. “*Aulophyseter*” *rionegrensis* Gondar 1975

Historia taxonómica del género *Aulophyseter*

El género *Aulophyseter* Kellogg, 1927 tiene una historia taxonómica larga y confusa, que se ve reflejada en los últimos análisis filogenéticos, en los cuales las especies de este género no se encuentran cercanamente emparentadas (e.g. Lambert et al. 2016; Collareta et al. 2017, 2019; Paolucci et al. 2019; Benites Palomino et al. 2020). Gran parte de la problemática de este género, radica en que la diagnosis formal del mismo no estuvo disponible hasta el trabajo de Kazár (2002), la cual fue formulada a partir de la especie tipo y única conocida hasta el momento: *Aulophyseter morricei*. Actualmente, otras dos especies fueron referidas a este género: *Aulophyseter mediatlanticus* (Cope, 1895) y *Aulophyseter rionegrensis* Gondar, 1975.

La descripción original de *Aulophyseter morricei* Kellogg 1927 estuvo basada en dos cráneos muy bien preservados (un adulto - USNM 11230 - y un juvenil - USNM 11313 – respectivamente) y once perióticos aislados (ocho derechos y tres izquierdos) provenientes del Mioceno medio de la Formación *Temblor* (Carolina del sur, Estados Unidos). Kimura et al. (2006) describieron otro cráneo muy bien preservado de un adulto (UCMP 81661), una rama mandibular izquierda (LACM 42816), y tres húmeros derechos (LACM 21184, 127712 y 21247), recuperados de los mismos yacimientos que los materiales tipo (*Sharktooth Hill Bonebed*) y los refirieron a la especie *A. morricei*. En este trabajo los autores proponen que el ejemplar UCMP 81661 correspondería a un espécimen femenino, basándose en la presencia de un cráneo pequeño y grácil. Por otro lado, Thomas et al. (2008), en un trabajo amplio sobre paleopatologías de cetáceos fósiles del Pacífico Norte, refirieron otros especímenes a *A. morricei*: dos radios izquierdos (LACM 21294 y LACM 74061), un radio derecho (LACM 50825) una porción proximal de una ulna izquierda (LACM 103398), y un radio, una ulna y huesos carpales proximales (LACM 151243). Más tarde, Thomas y Barnes (2015) describieron y

refirieron otros ejemplares a esta misma especie: el primero corresponde a un cráneo bien preservado de un ejemplar adulto (BVM 10737) y el segundo incluye un “espécimen compuesto” de un juvenil, basado principalmente en el material LACM 154100 con algunos elementos de LACM 154106. Todos estos materiales también fueron recolectados de *Sharktooth Hill Bonebed* en California del sur.

Aulophyseter mediatlanticus también posee una historia taxonómica compleja. Esta especie fue descrita por Cope (1895) como “*Paracetus*” *mediatlanticus*, sobre la base de un cráneo parcialmente completo (USNM 9463) proveniente de la Formación *Saint Mary*, del Mioceno medio de Estados Unidos. La asignación de estos ejemplares al género “*Paracetus*” estuvo basada en la presencia de alveolos con septos interalveolares en los maxilares, característica compartida con “*Paracetus*” *poucheti* (Lydekker 1893) del Mioceno temprano de Patagonia. Posteriormente esta especie fue reasignada a *Diaphorocetus mediatlanticus* por Trouessart (1898) y esta combinación fue utilizada por Trouessart (1904), Sellard (1916) y Allen (1921). Este último autor notó algunas diferencias entre “*Diaphorocetus*” *mediatlanticus*, quien presenta alvéolos maxilares poco profundos y septos interalveolares angostos, y *D. poucheti* cuyos alvéolos son profundos y sus septos anchos. La especie *D. mediatlanticus* fue recombinada por Hay (1902) a *Hypocetus mediatlanticus* y por Case (1904) a *Hypocetus atlanticus*. Kellogg (1925) renombró una vez más a esta especie como *Orycterocetus mediatlanticus* y, por último, la misma fue reasignada por Kazár (2002) al género *Aulophyseter*. En esa misma contribución, Kazár aportó por primera vez una diagnosis de este género y elaboró una diagnosis emendada para la especie *Aulophyseter mediatlanticus*. También fundó la subfamilia Aulophyseterinae, donde incluyó a todas las especies del género *Aulophyseter*.

La última especie asignada a este género fue *A. rionegrensis*. La misma fue nombrada por Gondar (1975) con base en dos cráneos excelentemente preservados (MLP 62-XII-19-1 y MLP 62-XII-18-1) provenientes de los estratos miocenos de Gran Bajo del Gualicho (Rio Negro, Argentina). Gondar remarcó que existían varias diferencias entre esta especie patagónica y *A. morricei*. Algunas de estas diferencias consisten en la presencia de un forámen infraorbitario dorsal en la maxila izquierda (aparentemente dos en *A. morricei*), un canal mesorostral ancho (claramente angosto en *A. morricei*), una premaxila derecha más angosta que la maxila derecha a la altura de la muesca anterorbital (lo contrario en *A. morricei*) y un forámen infraorbitario ventral a cada lado (aparentemente dos en *A. morricei*). Cozzuol (1986, 1993) también notó estas diferencias y propuso un nuevo nombre genérico para la especie descrita por Gondar: *Patagophyseter rionegrensis*. Sin embargo, este nombre nunca fue publicado formalmente, convirtiéndose en un *nomen nudum*. Después de realizar análisis morfológicos comparativos, tanto Kazár (2002) como Bianucci y Landini (2006) también cuestionaron la asignación genérica de “*A.*” *rionegrensis*. Estos cuestionamientos se vieron reforzados por los análisis filogenéticos más recientes (Lambert et al. 2016; Collareta et al. 2017, 2019; Paolucci et al. 2019; Benites-Palomino

et al. 2020), en los cuales la especie patagónica no se encuentra cercanamente emparentada con *Aulophyseter morricei* (ver Capítulo 5).

En base a la nueva información aportada por Paolucci et al. (2020) y teniendo en cuenta las características puntualizadas por Gondar (1975), Kázar (2002) y Lambert et al. (2016), se propone una diagnosis para el género *Aulophyseter*: rostro con forma de cuello de botella; premaxilas anchas y planas en el rostro; ambas premaxilas con aproximadamente el mismo ancho a lo largo de todo el cráneo, excepto en la cuenca supracranial, donde la premaxila derecha se ensancha medialmente hacia el lado izquierdo; canal mesorostral parcialmente cerrado; surco alveolar poco profundo; carencia del foramen premaxilar izquierdo; premaxila derecha más ancha que la maxila al nivel de la muesca anterorbital; gran exposición dorsal de las premaxilas en el rostro en vista lateral; muescas anterorbitales con forma de “V”; una fosa temporal anteroposteriormente corta; un parietal anteroposteriormente angosto presente en la pared medial de la fosa temporal; dos forámenes infraorbitarios dorsales a cada lado; cóndilos occipitales protruidos posteriormente; y un escudo occipital formando un ángulo menor a 90° con el eje anteroposterior del cráneo.

Sistemática Paleontológica

Cetacea Brisson, 1762

Pelagiceti Uhen, 2008

Neoceti Fordyce & de Muizon, 2001

Odontoceti Flower, 1868

Physeteroidea Gray, 1821

Cozzuoliphyseter gen. nov. (Paolucci et al. 2020)

Registro en Zoobank: 3A8C6E69-2F22-44D3-9F4E-623FD5B3DB23

Especie tipo: *Cozzuoliphyseter rionegrensis*

Etimología: El nombre del género es en honor al paleontólogo argentino Dr. Mario A. Cozzuol, por sus contribuciones pioneras en el estudio de los mamíferos marinos fósiles de Sudamérica, especialmente de Argentina.

Diagnosis: la misma para el tipo y única especie conocida.

Cozzuoliphyseter rionegrensis (Gondar, 1975)

1975 *Aulophyseter rionegrensis* Gondar: 349-356, figs. 1 y 2; Cozzuol 1986; 1993: 21, 22, 30, 130; Kázar 2002: 158, 163; Hampe 2006: 80; Canto 2007: 10; Bianucci y Landini 2006: 105, 119, 120, 131; Lambert 2008: 279, 287, 288, 290, 291; Lambert et al. 2008: 362, 363, 366; 2016: 22, 58; 2020: 1711, 1714, 1717, 1721-1724, 1735; Pérez et al. 2011: 648- 650, 652; Cione et al. 2011: 433; Boersma y Pyenson 2015: 7, 26; Bhatnagar 2016: 60; Collareta et al. 2017: 269, 273; 2019: 621; 2020: 91, 94; Paolucci et al. 2019: 2, 5, 6, 16; 2021: 2, 6, 8-10

Holotipo: MLP 62-XII-19-1, cráneo casi completo, con ambas ramas mandibulares, dientes asociados, huesos óticos izquierdos, y todas las vértebras cervicales.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Estancia El Sótano (Gondar 1975), a 30 km al sudoeste de San Antonio Oeste, Río Negro; Formación Gran Bajo del Gualicho, Mioceno. (Fig. 4.18)

Paratipo: MLP 62-XII-18-1, cráneo incompleto y dientes aislados

Procedencia geográfica y estratigráfica: “Fuerte Argentino”, localizado a 45 km al sur de San Antonio Oeste, Río Negro; Formación Gran Bajo del Gualicho, Mioceno. (Fig. 4.18)

Diagnosis: Fiseteroideo de mediano tamaño (aproximadamente 4 m; ver Capítulo 6) que presenta dos autapomorfías: alvéolos maxilares profundos con septos rudimentarios y ausencia de un nasal. *Cozzuliphyseter rionegrensis* presenta la siguiente combinación única de caracteres: rostro con forma de cuello de botella, escudo occipital inclinado oblicuamente con respecto al plano transversal del cráneo, dos forámenes infraorbitarios dorsales del lado derecho, un foramen premaxilar izquierdo de gran tamaño (aproximadamente del mismo tamaño que el derecho), un canal mesorostral abierto en toda su longitud, un proceso postorbitario del frontal, ahusado y orientado ventralmente, una órbita grande (aproximadamente la mitad de la longitud del *cranium*), un proceso cigomático largo (casi la misma longitud que la órbita), una fosa temporal grande que ocupa aproximadamente el 50% del *cranium* en vista lateral, y una cuenca supracranial que no se extiende por el rostro. Difiere de *Aulophyseter morricei* en tener un proceso cigomático del escamoso más largo (relación entre la longitud del proceso cigomático y la LCB es de 0.15 contra 0.18), un proceso postorbital del frontal delgado y triangular, menor exposición de la maxila en el rostro en vista dorsal, cóndilos occipitales no visibles en vista lateral, dos forámenes infraorbitarios dorsales del lado derecho, en la presencia de un foramen premaxilar izquierdo, un surco alveolar con septos rudimentarios, premaxilas delgadas y no aplanadas en el rostro y un canal mesorostral abierto. Difiere de *Diaphorocetus* en tener un escudo occipital menos oblicuo, un proceso cigomático no dirigido ventralmente, un surco alveolar sin septos alveolares, en tener menos forámenes infraorbitarios dorsales. De *Idiorophus* difiere en tener un margen lateral de la cuenca supracranial (formado por la maxila) más delgado, un proceso postorbitario triangular, un canal mesorostral abierto y un surco alveolar sin septos definidos. Difiere de *Placoziphius* en tener una mayor exposición ventral del vómer, y una terminación posterior del canal mesorostral con forma de “V”. Difiere de *Eudelphis* en tener un rostro con forma de cuello de botella, y un proceso postglenoideo dorsoventralmente más corto. De *Physeterula* difiere en tener unas premaxilas no aplanadas y un margen ventral de la mandíbula recto. Difiere de *Orycterocetus crocodilinus* en tener un foramen premaxilar izquierdo, y un escudo occipital más oblicuo. De *Idiophyseter* difiere en tener unos cóndilos occipitales menos protruidos posteriormente y una fosa temporal cuadrangular. Difiere de *Physeter* en tener un cráneo de menor tamaño (27% más chico considerando el BIZYG), una cuenca supracranial que no se extiende en el

rostro, un escudo occipital más oblicuo, y un rostro con forma de cuello de botella. Difiere de Kogiidae en presentar un cráneo de mayor tamaño (BIZYG > 40 cm) y en carecer de la cresta sagital. De *Zygophyseter*, *Acrophyseter* spp., *Brygmophyseter*, *Albicetus* y *Livyatan* difiere en tener dientes más pequeños (diámetro transversal mayor de la raíz < 5% del BIZYG).

Comentarios sobre la asignación taxonómica: Teniendo en cuenta la descripción anatómica detallada de la especie patagónica y sus claras diferencias con la especie *Aulophyseter morricei* expuestas en esta sección, es que se propuso un nuevo nombre genérico para la misma: *Cozzuoliphyseter* Paolucci et al. (2020). Este cambio de género no solo encuentra sustento en las diferencias morfológicas observadas entre ambos taxones, sino también en la posición filogenética que se recupera en este trabajo de tesis, en donde no se encuentran cercanamente emparentados en ninguno de los análisis realizados (ver Capítulo 5).

Preservación: El holotipo está casi totalmente preservado, solo carece de los yugales, los márgenes mediales del canal mesorostral, la punta del rostro y algunas partes del escudo occipital. No hay dientes maxilares preservados, pero se pueden encontrar seis en la rama mandibular izquierda. Ambos dentarios están desarticulados y tienen la parte más anterior reconstruida. La rama mandibular derecha está completa, mientras que la izquierda carece de la porción más posterior (parte del foramen mandibular y el cóndilo). Las vértebras cervicales están relativamente bien preservadas. El paratipo carece de una gran proporción del rostro, los procesos pre y postorbitales de cada lado, una gran parte de la maxila izquierda, los frontales, ambos procesos cigomáticos (excepto la parte posterior del izquierdo), la mayor parte del supraoccipital y la parte izquierda de la cuenca supracranial. En el rostro las premaxilas están rotas y sobre el lado derecho se encuentra un foramen premaxilar con la parte anterior reconstruida, así como también la mayor parte de la maxila derecha (incluso uno de los forámenes infraorbitarios dorsales).

Descripción general: *Cozzuoliphyseter rionegrensis* presenta un contorno pentagonal en vista dorsal y ventral. El rostro es angosto hacia la punta y se vuelve ancho posterolateralmente. En vista lateral, en la porción anterior del rostro, la premaxila se encuentra dorsal a la maxila, y el surco alveolar es visible posteroventralmente. Este último tiene septos interalveolares rudimentarios en el holotipo, pero es un canal simple en el paratipo. La cuenca supracranial se extiende anteriormente hasta el nivel de las muescas anterorbitales. La órbita es relativamente grande, siendo casi tan larga como el proceso cigomático del escamoso (Tabla 1.1). En vista posterior y lateral, las crestas temporales formadas por el escamoso, el exoccipital y, probablemente, el supraoccipital están presentes en ambos ejemplares, pero están más desarrolladas en el paratipo. En vista lateral el cráneo tiene un contorno triangular debido a la posición oblicua del escudo occipital y a la elevación posterodorsal de la pared lateral de la maxila que delimita la cuenca supracranial.

Premaxila: En vista dorsal, las premaxilas están rotas en el ápice del rostro (Fig. 4.19, 4.20), y en algunas partes del margen medial del canal mesorostral. Anteriormente, la

premaxila es muy angosta, con una exposición muy delgada en el extremo del rostro y posterolateralmente se vuelve más ancha (Tabla 1.1). La premaxila derecha se extiende más posteriormente que la izquierda y se ensancha e inclina hacia el lado izquierdo, formando la mayor parte del piso de la cuenca supracranial (Fig. 4.21). La premaxila derecha delimita el borde lateral de la narina derecha (Fig. 4.19), el cual es más pequeño que el izquierdo (Tabla 1.1) y está desplazado hacia el lado izquierdo remarcando la asimetría presente en el cráneo. La porción posterodorsal de esta premaxila tiene una superficie rugosa que puede estar relacionada con la presencia de algún tejido blando que se fijara en esa zona (Fig. 4.19, 4.21), como por ejemplo el saco frontal (Huggenberger et al. 2016). En el rostro, la premaxila cubre parcialmente el canal mesorostral dorsalmente, permitiendo que este quede abierto en toda su longitud (Fig. 4.19 – 4.21). El foramen premaxilar derecho se encuentra a la altura de las muescas anterorbitales, tiene forma de gota y se conecta posteriormente con una depresión oval que podría corresponder con la fosa del saco premaxilar derecho (Fig. 4.19). El foramen premaxilar izquierdo (12mm de ancho y 29 mm de largo, Tabla 1.1) está localizado más anteromedialmente que el derecho, es ovalado y también se continua posteriormente con una depresión en forma de gota, que podría corresponder a la zona de anclaje del saco premaxilar izquierdo (Fig. 4.19). En vista ventral, las premaxilas tienen una exposición palatal moderada entre medio de las maxilas, y contactan posteriormente con el vómer (Fig. 4.22, 4.23). El surco alveolar se continúa a través de las premaxilas hasta el extremo anterior del rostro, lo que indicaría que *Cozzuoliphyseter* tenía dientes premaxilares (Fig. 4.22 – 4.24). En vista lateral, la premaxila tiene una ubicación vertical en la porción más anterior del rostro, ubicándose dorsal a la maxila y contactándose con ella a través de una sutura recta. Posteriormente la premaxila se vuelve más horizontal, estando al mismo nivel que la maxila. Anterodorsalmente, se identifican dos forámenes a cada lado de la premaxila en el holotipo y sólo uno en el paratipo, los cuales se ubican de manera asimétrica (Fig. 4.24). Estos forámenes podrían estar relacionados con el saco premaxilar (como sugiere Lambert 2008) o podrían tener alguna participación en la nutrición de las encías.

Maxila: En el rostro la maxila es el hueso más predominante tanto en vista ventral como en dorsal. En vista dorsal, la maxila alcanza el extremo anterior del rostro preservado, donde es angosta y se ensancha posterolateralmente hasta su base (Tabla 1.1) definiendo la forma de cuello de botella del rostro. En el *cranium*, se extiende posterodorsalmente, formando los límites laterales de la cuenca supracranial (Fig. 4.21, 4.24, 4.25). La maxila presenta un foramen infraorbitario dorsal del lado izquierdo y dos del lado derecho (Fig. 4.19). La muesca anterorbital está formada por la maxila dorsalmente y el lacrimoyugal ventralmente. Esta muesca es angosta (13,18 mm) y simétrica a ambos lados del cráneo. En vista ventral, la maxila forma un surco alveolar con septos interalveolares muy cortos, o directamente ausentes (como en el caso del paratipo; Fig. 4.22). La orientación de los septos indica que los dientes estaban dirigidos anteriormente. Se pudieron identificar al menos 13 alvéolos rudimentarios, los cuales se ensanchan posteriormente en sentido transversal (29 mm los más anteriores y 35 mm los posteriores). Posteromedialmente, la maxila contacta con el

palatino mediante una sutura irregular y subcircular, mientras que medialmente contacta con el vómer. En vista lateral, entre el último de los alvéolos y la muesca anterorbital, la maxila presenta una curvatura ventralmente cóncava (*maxillary flange*) que deja expuesta la porción posterior del surco alveolar. También en vista lateral, la sutura entre la maxila y el frontal forma un ángulo de 50° aproximadamente con el plano horizontal del cráneo (Fig. 4.24, 4.25 A).

Nasal: Solo el nasal izquierdo está preservado, ubicado posteriormente a las narinas externas. El mismo está parcialmente cubierto por la premaxila derecha, pero hacia el lado izquierdo el nasal cubre parte de la premaxila izquierda y el frontal (Fig. 4.19, 4.21). Es más alto que ancho y tiene forma de medialuna.

Frontal: En vista lateral, el frontal contacta anterodorsalmente con la maxila a través de una sutura profunda, y posteriormente contacta con el parietal mediante una sutura con forma sinusoidal (Fig. 4.25 B). El margen dorsal de la órbita se compone por una porción anterior, redondeada y dirigida anteroventralmente, que conforma el proceso preorbitario, mientras que el proceso postorbitario se encuentra ventralmente orientado, es largo y con forma triangular (Fig. 4.24). En el margen dorsal de la órbita y posterodorsalmente al proceso preorbitario se observa una muesca profunda que se continúa ventralmente con el canal óptico (Fig. 4.22, 4.26). En vista ventral, al nivel de la fosa temporal, el frontal forma parte de la cresta infratemporal, la cual está muy bien definida, y delimita anterolateralmente el canal óptico. Este último tiene una orientación anterolateral y forma un ángulo de entre 40° y 45° con el plano longitudinal del cráneo y corresponde al canal de salida del nervio óptico y vasos sanguíneos. El frontal contacta anteroventralmente con el lacrimoyugal mediante una sutura irregular, y junto a éste delimitan el margen izquierdo del foramen infraorbitario ventral izquierdo. En vista dorsal, es posible que parte del frontal aparezca en la pared posterior de la cuenca supracranial del lado izquierdo, pero su determinación se dificulta debido a que las suturas en esta región del cráneo no se pueden identificar.

Lacrimoyugal: algunas porciones de este hueso se encuentran preservadas en el holotipo. El yugal no está preservado, pero su presencia puede estimarse mediante la presencia de un área circular en el extremo anterior del proceso cigomático. Asimismo, se infiere que contactaba con el escamoso. En vista lateral, el lacrimal se sutura con la maxila formando la parte ventral de la muesca anterorbital (Fig. 4.24). En vista ventral, el lacrimal es grande y se extiende medialmente entre el frontal y la maxila, hasta la apertura del foramen infraorbitario ventral (Fig. 4.22).

Parietal: El parietal tiene forma rectangular, es más alto que ancho y forma la mayor parte de la pared medial de la fosa temporal. Anteriormente contacta con el frontal mediante una sutura en forma de "L", mientras que anterodorsalmente contacta con el escamoso a través de una sutura vertical relativamente recta. No hay contacto aparente con el alisfenoides (Fig. 4.24, 4.25 B). Dorsalmente el parietal no forma parte de las crestas temporales.

Alisfenoides: Es uno de los huesos más conspicuos del basicráneo. En vista lateral, el alisfenoides está expuesto posteroventralmente en la pared medial de la fosa temporal (Fig. 4.24, 4.25). El mismo contacta anteriormente con el parietal mediante una sutura dorsalmente convexa, anteriormente contacta con el frontal y posteriormente con el escamoso. En vista ventral, el alisfenoides tiene una forma cuadrangular y está perforado posteromedialmente por el foramen oval, el cual es grande y profundo (Fig. 4.22, 4.23). El pasaje del nervio mandibular (V3) se puede inferir por un canal poco profundo, evidente al tacto, que corre desde el foramen oval en dirección anterolateral hasta el margen posteromedial de la fosa temporal (Fig. 4.26).

Supraoccipital: En ambos especímenes el supraoccipital está pobremente preservado, y su mejor estado se observa en el lado derecho del paratipo. En vista lateral, el supraoccipital se inclina oblicuamente con respecto al plano horizontal del cráneo (60° aproximadamente; Fig. 4.24, 4.25). En vista posterior, se encuentran dos depresiones inmediatamente posteriores a las crestas temporales, en la superficie dorsolateral del supraoccipital, las cuales son más evidentes en el paratipo y podrían corresponder a zonas de inserción muscular (Fig. 4.27).

Exoccipital: En vista posterior, los exoccipitales son más altos que anchos y forman la pared posterolateral del escudo occipital. Los cóndilos occipitales son robustos, con una superficie de articulación lisa, un cuello corto que los separa del resto del cráneo (Fig. 4.27). En el paratipo, dorsalmente a los cóndilos occipitales, pueden identificarse las fosas condiloideas dorsales, que son poco profundas y circulares. En vista lateral, las caras articulares de los cóndilos occipitales, poseen una orientación posteroventral con respecto al plano horizontal del cráneo. La muesca intercondilar es relativamente angosta y tiene forma de "U", mientras que el foramen magnum es ovalado lateromedialmente. Los procesos paraoccipitales son anchos y sólo está completamente preservado el del lado derecho del holotipo (Fig. 4.26). El mismo se compone por dos partes: una anterior que se ubica ventralmente y es robusta con forma piramidal; una posterior, de forma triangular, pero con sus puntas redondeadas. El margen externo se aproxima a las crestas basioccipitales, formando una muesca yugular angosta, profunda y con forma de gota. La porción anterior se encuentra muy cerca del proceso posterior timpánico del escamoso, y presenta una muesca orientada posteromedialmente. En vista posterior, los procesos paraoccipitales se extienden ventromedialmente hasta el nivel de las crestas basioccipitales.

Basioccipital: En vista ventral, la porción basilar del basioccipital es corta anteroposteriormente (105 mm) pero es muy ancha trasversalmente y tiene forma rectangular. El basioccipital contacta anteriormente con el basiesfenoides mediante una sutura visible de forma cóncava posteriormente. Anterolateralmente, el basioccipital contacta con los pterigoides a través de una sutura oblicua, y posterolateralmente contacta con el exoccipital mediante una sutura transversal relativamente recta. Las crestas basioccipitales son robustas y cuadrangulares, y se orientan posterolateralmente formando un ángulo de 90° aproximadamente con el plano sagital del cráneo (Fig. 4.22, 4.23). En vista posterior, las crestas basioccipitales

tienen un contorno redondeado y están ventrolateralmente orientadas formando un ángulo de 45° con el plano sagital del cráneo (Fig. 4.27).

Vómer y Preesfenoides: En vista dorsal, el vómer forma el piso del canal mesorostral y contacta con la premaxila mediante una sutura relativamente recta (Fig. 4.19, 4.20). Al nivel de las narinas externas, el vómer contacta con el preesfenoides pero esta sutura no puede ser identificada correctamente. En vista ventral, el vómer está expuesto en la superficie palatal y su longitud ocupa al menos la mitad del rostro. El vómer tiene una forma lanceolada con ambos extremos puntiagudos y presenta una cresta vomerina poco marcada; anteriormente con las premaxilas (Fig. 4.22, 4.23). El preesfenoides (Ichishima 2016) puede observarse anteriormente a las narinas externas, entre ambas premaxilas y, posteriormente a estas, forma una cresta (septo nasal) entre medio de la premaxila derecha y el nasal (Fig. 4.19). El preesfenoides se orienta hacia el lado izquierdo, siguiendo la asimetría del resto de los huesos de esa región. El septo nasal también está desplazado hacia la izquierda y forma un ángulo de aproximadamente 70° con el plano transversal del cráneo.

Palatino: Ambos palatinos tienen forma semicircular. Se extienden anteriormente 30 mm por delante del nivel de la muesca anterorbital sin alcanzar los últimos alvéolos. Al nivel de la sutura palatino-maxilar, se observa el surco palatino que se extiende anteriormente (Fig. 4.22). En el paratipo, se puede observar un foramen palatino sobre el lado derecho (Fig. 4.23). Los palatinos no delimitan ningún foramen infraorbitario ventral.

Pterigoides: Los pterigoides están casi totalmente preservados en ambos cráneos. La porción anterior se solapa con el palatino y se extiende anteriormente hasta el nivel de la muesca anterorbital. En el holotipo, la parte más anterior del pterigoides forma una proyección angosta y delgada (Fig. 4.22) que determina una sutura palatino-pterigoidea inusual, es decir, que describe un contorno sinusoidal como resultando del solapamiento reducido entre ambos huesos. Sin embargo, en el paratipo, la sutura palatino-pterigoidea es de contorno redondeado (Fig. 4.23). Ventromedialmente, ambos pterigoides están separados por los palatinos, pero posteriormente entran en contacto en la línea media a través de los procesos hamulares. Lateralmente, cerca de la sutura palatino-pterigoidea, hay una concavidad subcircular y poco profunda, la cual es más profunda en el paratipo donde sólo del lado derecho está preservada (Fig. 4.25 A). Estas concavidades se corresponderían con la fosa del seno pterigoideo, donde se desarrollan estos senos aéreos. El proceso hamular se extiende posteriormente por encima de la muesca de Eustaquio por 13 mm aproximadamente. Ventrolateralmente, el proceso hamular es robusto y posee unas crestas laterales (Fig. 4.26) que podrían estar relacionadas con la inserción del músculo pterigoideo (Lambert et al. 2016). El margen posterior del proceso hamular es aproximadamente recto y está orientado transversalmente con respecto al plano sagital del cráneo, formando un ángulo de 90°. La lámina posterior del pterigoides (lámina medial de Fraser y Purves 1960) se extiende 150 mm desde la muesca de Eustaquio hasta las crestas basioccipitales. Esta lámina es anteriormente delgada y se engrosa posteriormente. La sutura entre el pterigoides y el basioccipital es notoria y delimita un área triangular (Fig. 4.26).

Escamoso: En vista lateral, el proceso cigomático es más largo (155mm) que alto (53 mm). Su extremo anterior es aguzado y en vista dorsal se desarrolla en forma paralela al eje longitudinal del cráneo (Fig. 4.24). No hay contacto entre el proceso cigomático y el proceso postorbitario del frontal. La fosa temporal es larga anteroposteriormente (Tabla 1.1) y tiene forma cuadrangular en vista lateral, el proceso postglenoideo no sobrepasa ventralmente al exoccipital. En la pared medial de la fosa temporal, el escamoso contacta anteriormente con el parietal a través de una sutura visible y ventralmente con el alisfenoides (Fig. 4.24, 4.25). Posteroventralmente, por delante de la sutura con el exoccipital, existen dos fosas de inserción para los músculos del cuello (Fordyce 1981) que tienen forma oval, siendo la ventral la más profunda y la dorsal la de mayor tamaño. En vista ventral, el proceso cigomático está dirigido anterolateralmente, la fosa glenoidea es poco profunda y está delimitada posteriormente por el proceso postglenoideo (Fig. 4.26). Este último es largo lateromedialmente y tiene una posición oblicua respecto al plano sagital del cráneo. El meato auditivo externo es angosto y poco profundo, está orientado lateralmente y está delimitado por las crestas meatales anterior y posterior. El proceso post-timpánico se ubica posteriormente al meato auditivo externo; su superficie ventral es rugosa y tiene una orientación oblicua. El receso tímpano-escamosal está poco definido, es más ancho que largo, poco profundo y su superficie es lisa. El proceso falciforme es triangular y se encuentra reducido (Fig. 4.26), mientras que el proceso espinoso está pobremente desarrollado y solo está preservado en el lado izquierdo del paratipo.

Basiesfenoides: el basiesfenoides contacta posteriormente con el basioccipital mediante una sutura transversal. En el holotipo, esta sutura es más notoria que en el paratipo. Lateralmente, el basiesfenoides contacta con la lámina medial del pterigoides (Fig. 4.22, 4.23).

Periótico: el periótico izquierdo del holotipo es el único que se ha preservado casi por completo. En vista dorsal (Fig. 4.28 A), la superficie medial de la *pars cochlearis* es convexa. La apertura del acueducto coclear es más grande que la apertura del acueducto vestibular. El primero de éstos, es subcircular mientras que el segundo está comprimido anteroposteriormente. El meato auditivo interno (MAI) presenta la clásica forma piriforme, con una apertura proximal del canal facial circular y una cresta transversa bien notoria que la separa del área vestibular dorsal (de mayor tamaño y que incluye al foramen singulare y al tracto espiral cribiforme). El foramen singulare es pequeño, angosto mediolateralmente y está ubicado sobre la cresta transversa. El tracto espiral cribiforme (lugar de salida del nervio coclear) también es grande y circular y se encuentra separado del foramen singulare por otra cresta menos notoria. El proceso dorsal tiene una cresta visible que comienza al nivel del margen posterior del MAI y se extiende por detrás del nivel de la apertura del acueducto coclear, remarcando el ángulo recto que forman el proceso posterior y el cuerpo del periótico. En vista ventral (Fig. 4.28 B), el proceso anterior posee su extremo anterior aguzado e inclinado medialmente. La faceta anterior de articulación con la bulla timpánica es pequeña y se encuentra ubicada anteriormente al osículo accesorio. Este último es

grande (9 mm, Tabla 1.3), anteroposteriormente ovalado y está fusionado con el proceso anterior, ocupando completamente la fovea epitubaria. Parte del margen externo de la bulla timpánica se encuentra fusionado al osículo accesorio. La fosa del martillo es profunda y tiene forma ovalada. La *fenestra ovalis* es grande y circular. La tuberosidad lateral es muy notoria y deja a la vista un hiato epitimpánico ancho y poco profundo que la separa del proceso posterior. En vista medial (Fig. 4.28 C), el proceso anterior tiene una protuberancia redondeada, ubicada dorsalmente al osículo accesorio y anteriormente a la *pars cochlearis*. Esta protuberancia tiene el mismo tamaño que el osículo accesorio y también es visible en vista dorsal. La faceta posterior de la bulla timpánica no puede observarse dado que el proceso posterior del periótico se encuentra articulado con el proceso posterior de la bulla timpánica. El surco facial, el cual es profundo y ancho, se ubica en el margen medial del proceso posterior del periótico. La *pars cochlearis* es ovalada y se inclina sobre el proceso anterior, su margen dorsal es relativamente recto mientras que su margen ventral es redondeado. En la superficie posteromedial de la *pars cochlearis* puede observarse un surco bien definido que conecta la *fenestra rotunda* con la apertura para el acueducto coclear. La *fenestra rotunda* es grande y tiene forma de “D” y está separada de la fosa del estribo por un reborde prominente. El proceso caudal timpánico está ausente. En vista lateral (Fig. 4.28 D), el periótico presenta una forma de “L”, con el proceso posterior formando un ángulo recto con el resto del cuerpo del periótico. En la superficie lateral del proceso posterior hay un surco profundo, longitudinal, delimitado por dos crestas laterales a cada lado. En esta vista, la tuberosidad lateral es muy prominente y se inclina anteriormente.

Bulla timpánica: La bulla timpánica izquierda se encuentra casi totalmente completa, faltando una pequeña porción del margen posteroventral de la prominencia externa posterior. En vista ventral (Fig. 4.28 E), el proceso cónico es pequeño y se ubica entre el proceso posterior (que se encuentra roto) y el proceso sigmoideo. Este último está orientado verticalmente; es alto y macizo. Entre el proceso sigmoideo y la base del proceso posterior se observa una muesca timpánica angosta. En vista dorsal (Fig. 4.28 F), la superficie dorsal del involucro presenta algunas crestas. Una gran muesca separa la bulla timpánica en una porción posterior y una anterior, siendo la posterior de mayor tamaño. Solo se preservó la base del proceso posterior (dado que el resto del proceso se encuentra articulado con el proceso posterior del periótico). Una marcada muesca interprominencial separa a la prominencia interior, muy bien desarrollada, de la prominencia exterior. En vista medial (Fig. 4.28 G), la prominencia interior es convexa, y en esta vista se evidencia la gran muesca que separa el involucro en dos porciones. La superficie ventral de la bulla varía de plana a convexa. El surco medial está poco desarrollado. En vista lateral (Fig. 4.28 H), el surco para la *chorda tympani* es visiblemente largo y el surco lateral está muy poco marcado. El margen externo y el involucro se encuentran aproximadamente al mismo nivel. La cavidad timpánica es angosta, profunda y tiene forma de “U” y la cresta anterodorsal es ancha. El foramen elíptico está ausente.

Mandíbula y dientes: La rama mandibular derecha está más completa que la izquierda dado que preserva el cóndilo articular. Tanto la rama izquierda como la derecha carecen de partes del foramen mandibular. La rama mandibular derecha tiene 16 alvéolos sin dientes (Fig. 4.29 A), mientras que la izquierda presenta 19 alvéolos con 6 dientes *in situ*, de los cuales solo uno está completo (Fig. 4.29 B). El ancho de los alvéolos decrece posteriormente, alcanzando su ancho máximo a la mitad de la rama mandibular (30 mm). La sínfisis tiene 260 mm de longitud, y termina al nivel del noveno alvéolo de la rama mandibular derecha (Fig. 4.29 C). En vista lateral, el margen ventral de la rama mandibular es casi recto, con algunas protuberancias y rugosidades que podrían indicar la inserción del músculo digástrico. La parte más anterior de la rama mandibular está dirigida dorsalmente. El proceso coronoides es bajo y tiene forma de domo, con suaves pendientes a cada lado. El cóndilo mandibular es más alto que largo y se orienta posteriormente. El proceso angular se reduce a un borde delgado, ubicado al mismo nivel que el proceso coronoides (Fig. 4.29 A). En la rama mandibular derecha hay al menos cuatro forámenes mentonianos, mientras que del lado izquierdo hay al menos tres. Del lado izquierdo estos forámenes son más notorios y están más cerca de la línea alveolar. En vista ventral, el foramen mandibular ocupa aproximadamente 1/3 de la longitud total de la rama mandibular (Tabla 1.2). Su extremo anterior tiene forma de “V”, y se extiende anteriormente hasta el nivel del último alvéolo (Fig. 4.29 D). Posteriormente, el foramen mandibular ocupa toda la altura dorsoventral de la rama mandibular. En vista dorsal (Fig. 4.30 A), ambas ramas mandibulares se juntan a través de la sínfisis dándole a la mandíbula una forma de “Y”.

Se preservó un único diente *in situ* en el holotipo, el cual tiene forma cónica, con el ápice orientado posteriormente. Su sección transversal tiene forma ovalada. La corona carece de esmalte, el cemento es liso y presenta una cresta poco marcada, longitudinal en la cara anterior (Fig. 4.29 B). Se preservaron algunos dientes aislados, fragmentarios tanto en el holotipo (2) como en el paratipo (21), los cuales también presentan una forma cónica y una sección transversal ovalada. Estos dientes también carecen de esmalte y algunos de ellos presentan una superficie rugosa, con crestas y surcos longitudinales, y algunas protuberancias pequeñas. Debido a la condición tan fragmentaria de la mayoría de los dientes, no se pudo observar superficies de desgaste, y tampoco determinar su posición en el cráneo. Además, dada la superficie homogénea de todos estos dientes, no fue posible diferenciar claramente el límite entre corona y raíz, como tampoco qué porción del diente emergía de las encías.

Vértebras: las siete vértebras cervicales se preservaron en distinto grado. El atlas se encuentra libre, mientras el axis está fusionado a las otras cinco vértebras cervicales. El atlas está parcialmente preservado, faltándole la mayor parte de la cara articular derecha (Fig. 4.30 B, C). El atlas tiene forma romboidal y en vista anterior presenta caras articulares grandes, semicirculares y superficiales. El margen dorsal de estas facetas sobresale del resto de la vértebra y forma un canal visible en vista lateral que se continúa hasta el proceso transversal (surco del arco neural según Flower 1868). El canal neural tiene forma de gota invertida, con su parte ventral más angosta que la dorsal (Fig. 4.30 B, C). El borde dorsal es ventralmente cóncavo y el borde ventral se

encuentra roto, por lo tanto, no se pudo determinar si el mismo posee la constricción observada en *Physeter*. La espina neural también se encuentra rota, pero aparenta ser baja. El proceso transversal superior es robusto, redondeado y corto. El proceso inferior del lado izquierdo es el mejor preservado (Fig. 4.30 B, C). En vista posterior, el atlas presenta dos procesos de articulación con el axis (Fig. 4.30 C). El axis posee forma de arco y presenta en el centro de su cara anterior, un proceso odontoide poco marcado (Fig. 4.30 D). Los procesos transversales del axis son más cortos que los del atlas y están orientados ventralmente. El resto de las vértebras cervicales sólo tienen preservado parte del último arco neural, en las cuales no se distinguen los procesos transversales, y su individualidad se puede identificar solo a nivel de los arcos neurales (Fig. 4.30 E). La superficie posterior de la séptima vértebra cervical tiene forma cóncava y en ella puede observarse un desarrollo relativo de los procesos transversales (Fig. 4.30 F).

4.1.3.2. Physeteroidea indet.

Sistemática Paleontológica

Cetacea Brisson, 1762

Pelagiceti Uhen, 2008

Neoceti Fordyce and de Muizon, 2001

Odontoceti Flower, 1868

Physeteroidea Gray, 1821

Physeteroidea indet.

1980 *Preaulophyseter gualichensis* Caviglia y Jorge: 363- 368, pls. I-II; de Muizon 1991: 298; Cozzuol 1996: 324; Fordyce y de Muizon 2001: 179; Kazár 2002: 163; Hampe 2006: 77; Pérez et al. 2011: 648-650, 652; Bhatnagar 2016: 60; Paolucci et al. 2020: 2.

Material referido: MLP 76-IX-5-1, periótico izquierdo y dos dientes fragmentarios; MLP 76-IX-2-3, periótico derecho; y MLP 76-IX-2-4, periótico derecho (Caviglia y Jorge 1980)

Procedencia geográfica y estratigráfica: MLP 76-IX-5-1 proviene de Puesto Echávez, a 38 km al norte de San Antonio Oeste, ciudad que se encuentra dentro de la depresión Gran Bajo del Gualicho, Rio Negro, Argentina (Caviglia y Jorge 1980; Fig. 4.31).

Formación Gran Bajo del Gualicho, Mioceno. MLP 76-IX-2-3 y MLP 76-IX-2-4 no poseen procedencia geográfica precisa y por lo tanto tampoco estratigráfica, sin embargo, ambos provienen de Patagonia, Mioceno.

Comentarios sobre la asignación taxonómica: La morfología de los perióticos (MLP 76-IX-5-1, MLP 76-IX-2-3 y MLP 76-IX-2-4) referidos a *Preaulophyseter gualichensis* por Caviglia y Jorge (1980) es consistente con aquella descrita para otros fisetéridos, ya que comparte con ellos la siguiente combinación de caracteres: un proceso anterior puntiagudo, un proceso superior grueso, una faceta bullar posterior cóncava, un MAI con forma cónica, una *pars cochlearis* inclinada anteriormente, un proceso posterior inclinado posteroventralmente formando un ángulo recto con el resto del cuerpo del

periótico, un contacto entre el proceso posterior del periótico y el de la bulla a través de crestas y surcos, y un osículo accesorio grande, generalmente fusionado con el proceso anterior del periótico (Kasuya 1973; Luo y Marsh 1996; Fig. 4.17). Del análisis anatómico comparativo efectuado entre estos ejemplares y los perióticos de otros fiseteroideos conocidos, se concluye que no hay características particulares que permitan realizar una asignación genérica o específica confiable de los mismos, ya que las pequeñas diferencias que se observan entre ellos podrían estar relacionadas con variaciones intraespecíficas como el dimorfismo sexual y/o la variación ontogenética. Por otra parte, la capacidad de diferenciar taxones en base a los caracteres morfológicos de los dientes dentro de los fiseteroideos ha sido fuente de controversias (e.g. Kellogg 1925; Bianucci y Landini 2006; Hampe 2006; Reumer et al. 2017). En este sentido, actualmente hay un gran consenso sobre la escasez de caracteres diagnósticos en los dientes (ver Capítulo 5), que impedirían definir taxones a niveles genéricos o específicos. Por lo tanto, en este trabajo de tesis todos los materiales referidos a la especie "*Preaulophyseter gualichensis*" (MLP 76-IX-5-1, MLP 76-IX-2-3 y MLP 76-IX-2-4) se identifican como Physeteroidea gen. et sp. indet. (ver Capítulo 5).

Descripción

Dientes: Los dientes aislados de MLP 76-IX-5-1 están rotos y erosionados. Son cónicos con una sección transversal ovalada y presentan una capa fina de esmalte estriado en sus coronas. Debido a que son dientes aislados no se pudo determinar ni su posición ni su localización en el cráneo (maxila o mandíbula). El diente mejor preservado (Fig. 4.32 A-D I) es largo (150 mm) y delgado (diámetro transversal máximo de 21 mm). En cada margen lateral hay una cresta poco marcada que es más notoria del lado lingual (Fig. 4.32 D). Sobre este mismo lado y ventral a la cresta se encuentra una faceta oclusal dorsoventralmente larga que se extiende por unos 47 mm entre la corona y la raíz. Esta faceta se desarrolla a lo largo del eje longitudinal del diente y se orienta oblicuamente en su región proximal. La presencia de esta faceta refuerza la hipótesis de que este espécimen contaba con dientes inferiores y superiores, y que los mismos tenían una porción de la raíz que sobresalía por encima de las encías (Lambert et al. 2016). La corona es corta, ocupando 1/4 de la longitud total del diente (31 mm). En la base de la corona, hay un cíngulo poco notorio, el cual es más marcado del lado labial. La raíz es larga (83 mm) y fusiforme, con anillos de cemento en su porción proximal. La cavidad pulpar está cubierta por sedimento y ocupa aproximadamente 1/3 de la longitud total del diente (38 mm). En ambos dientes, debido a su condición fragmentaria, pueden observarse algunas capas de dentina.

Periótico: el periótico MLP 76-IX-5-1 está casi completamente preservado (Fig. 4.33). Sin embargo, la *fenestra rotunda*, la *fenestra ovalis*, la fosa para el músculo estapedial y algunas partes de la superficie ventral del periótico están rellenas de sedimento consolidado. En vista dorsal (Fig. 4.33 A), la apertura del acueducto coclear es circular y más pequeña que la apertura para el acueducto vestibular, la cual es anteroposteriormente comprimida. El MAI es lateromedialmente piriforme y presenta una cresta transversal muy bien desarrollada, junto con un foramen singular con forma de gota. Dentro del MAI también se encuentra el tracto espiral cribiforme, el

cual es de gran tamaño y también presenta forma de gota. La apertura proximal del canal facial es también de gran tamaño y posee forma de gota, con su parte redondeada orientada posteriormente. Lateralmente al MAI hay algunas protuberancias que le dan al periótico una superficie irregular. En vista ventral (Fig. 4.33 B), la *pars cochlearis* está inclinada sobre el proceso anterior y es mediolateralmente alta con una superficie medial convexa. El osículo accesorio es grande, ovalado y se encuentra fusionado al proceso anterior del periótico y con una pequeña porción del margen externo de la bulla timpánica, dejando visible una faceta bullar anterior pequeña y circular. La fosa malar es profunda y circular; la *fenestra ovalis* es ovalada. La tuberosidad lateral es bien notoria y se ubica en posición anterior al hiato epitimpánico, el cual es ancho y profundo. Posteriormente, la faceta bullar posterior es cóncava, y presenta algunos surcos y líneas de fracturas. En vista medial y dorsal, puede observarse una prominencia dorsal al osículo accesorio. El surco facial es ancho y profundo. En vista medial (Fig. 4.33 C), la *pars cochlearis* es subcircular, la *fenestra rotunda* es ovalada dorsoventralmente y se conecta con la apertura para el acueducto coclear mediante un surco poco marcado. El proceso anterior del periótico es pequeño y aguzado. En vista lateral (Fig. 4.33 D), el cuerpo del periótico está ubicado perpendicularmente al proceso posterior, dándole una forma de “L” a todo el periótico. El proceso posterior presenta un surco profundo en su porción posteroventral.

Los ejemplares MLP 76-IX-2-3 y MLP 76-IX-2-4 presentan las mismas características generales que MLP 76-IX-5-1. Al comparar todos los perióticos, MLP 76-IX-2-3 (Fig. 4.33 E) resulta más pequeño que MLP 76-IX-2-4 y MLP 76-IX-5-1. Su proceso posterior está roto y el osículo accesorio no está preservado, por lo que la fovea epitubaria puede verse claramente. En vista medial, el MLP 76-IX-2-3 tiene una forma triangular debido a que posee la porción dorsal de la *pars cochlearis* erosionada. El MLP 76-IX-2-4 (Fig. 4.33 F) tiene un tamaño similar a MLP 76-IX-5-1. En vista ventral, la *pars cochlearis* de MLP 76-IX-2-3 y de MLP 76-IX-2-4 es más corta que en MLP 76-IX-5-1, y también están inclinadas sobre el proceso anterior. Finalmente, la *fenestra rotunda* de MLP 76-IX-2-3 y de MLP 76-IX-2-4 tiene forma de “D”, mientras que en MLP 76-IX-5-1 es ovalada.

4.2. Comparaciones anatómicas y comentarios finales del capítulo

4.2.1. Comparaciones anatómicas entre los perióticos

El análisis comparativo entre los perióticos de los ejemplares patagónicos descritos en este capítulo y otros fiseteroideos no kógididos, muestra variaciones en relación con tres aspectos principales: (i) con el tamaño; (ii) con la forma de la *pars cochlearis*; y (iii) con el tamaño de las aperturas para los acueductos vestibular y coclear. El periótico de MLP 76-IX-5-1 difiere del periótico de *Cozzuliphyseter rionegrensis* en tener un mayor tamaño, una mayor altura mediolateral, con una *pars cochlearis* más circular con una menor inclinación hacia el proceso anterior, y en tener una *fenestra rotunda* ovalada. El periótico de *Cozzuliphyseter* y MLP 76-IX-2-3 se diferencian en el tamaño de la *pars cochlearis* en vista medial. El MLP 76-IX-2-4 y el

MLP 52-X-2-8 se diferencian del periótico de *Cozzuliphyseter* en presentar un mayor tamaño. Por otro lado, no se encontraron diferencias entre *Cozzuliphyseter*, MPEF-PV-650 y MLP 80-VIII-30-133. El MPEF-PV-651 difiere de *Cozzuliphyseter* en tener una *pars cochlearis* más alta en vista ventral, mientras que el MPEF-PV-6098 difiere en presentar un mayor tamaño (Tabla 1.3) y en tener pequeñas protuberancias en el borde posteromedial de la *pars cochlearis*, por encima de la *fenestra rotunda*. El periótico de *Acrophyseter* se diferencia de todos los demás fiseteroideos en tener una *pars cochlearis* de contorno cuadrangular en vista medial (ver Fig. 5.8, Capítulo 5). Sin embargo, al igual que en MLP 76-IX-5-1, *Acrophyseter* tiene una *fenestra rotunda* ovalada, mientras que en el resto de los especímenes estudiados presenta una forma de “D”. El periótico de MLP 76-IX-5-1 se diferencia del de *Zygophyseter* en presentar una *pars cochlearis* más pequeña. *Zygophyseter*, por su lado, difiere del resto de los especímenes estudiados en presentar una fóvea epitubaria rectangular. El MLP 76-XI-5-1 se diferencia de *Aulophyseter* en tener una *pars cochlearis* más alta en vista ventral, además este género difiere de los demás especímenes aquí analizados en presentar un MAI y una apertura para el acueducto coclear y vestibular más circular. *Orycterocetus* se diferencia del resto de los materiales analizados en presentar un tracto espiral cribiforme más grande y circular. En vista ventral, *Orycterocetus* presenta las mismas protuberancias en el borde posteromedial que MPEF-PV-6098. Finalmente, la principal diferencia entre *Physeter* y los perióticos de los fiseteroideos analizados es el ángulo agudo que forma el proceso posterior con el resto del cuerpo del periótico, mientras que en los cachalotes miocenos este ángulo es de aproximadamente 90°. Todos los huesos óticos de los taxones patagónicos difieren de los huesos óticos de los kógididos en presentar un proceso posterior orientado ventralmente (y no posteriormente) y una superficie ventral del proceso posterior, que articula con el proceso posterior de la bulla, con crestas y surcos (y no lisa).

4.2.2. Comparaciones anatómicas entre los cráneos

Los cráneos de los fiseteroideos patagónicos presentan ciertas características anatómicas que los diferencian claramente de los demás fiseteroideos. La cuenca supracranial en todos los ejemplares patagónicos es más pequeña, en su extensión anteroposterior, que la de *Livyatan* y *Physeter*. A diferencia de *Acrophyseter deinodon*, la cuenca supracranial no ocupa la porción dorsal de la órbita derecha en ninguna de las especies patagónicas. Esta misma cuenca es pequeña en *Diaphorocetus poucheti*, condición similar a la observada en *Eudelphis* y *Placoziphius* debido a la presencia de un cráneo aplanado y a un escudo occipital oblicuo. En *Cozzuliphyseter*, el escudo occipital presenta una posición menos oblicua respecto al eje longitudinal del cráneo que en *Diaphorocetus*, lo que indicaría un mayor desarrollo dorsoventral de la cuenca supracranial (ver Capítulo 6). *Idiorophus* presenta una pared maxilar lateral con una importante extensión posterodorsal, condición que también se correspondería con un buen desarrollo dorsoventral de esta cuenca. En *Idiorophus* esta pared lateral presenta un mayor grosor dorsoventral que en *Cozzuliphyseter*, de manera similar a *Aulophyseter morricei*, *Idiophyseter*, *Kogia* spp., *Nanokogia*, *Pliokogia* y *Scaphokogia*. Los fiseteroideos patagónicos presentan una menor asimetría facial que la observada

en *Acrophyseter*, *Idiophyseter*, *Orycterocetus*, *Zygophyseter* y en kógidos, y su desarrollo es comparable con, por ejemplo, *Aulophyseter*. Las especies patagónicas, a su vez, comparten con *Acrophyseter*, *Aulophyseter*, *Orycterocetus*, *Placoziphius* y *Zygophyseter* una forma del rostro de cuello de botella que consiste en un rostro angosto en su extremo anterior que se ensancha abruptamente posterolateralmente. Tanto *Cozzuoliphyseter* como *Diaphorocetus* presentan un escudo occipital más oblicuo que el observado en otros fiseteroideos como *Orycterocetus* y *Physeter*. La inclinación del escudo occipital en *Cozzuoliphyseter* es similar a *Acrophyseter*, *Aulophyseter* y los kógidos, con excepción de *Scaphokogia* cuyo escudo occipital forma un ángulo mayor a 90°. Como la mayoría de los fiseteroideos, *Cozzuoliphyseter* y *Diaphorocetus* presentan el canal mesorostral abierto en toda su longitud a diferencia de *Idiorophus*, cuyo canal está completamente cerrado en toda su longitud, y de *Aulophyseter* que presenta el canal mesorostral parcialmente abierto. El proceso cigomático del escamoso de *Cozzuoliphyseter* y de *Diaphorocetus* es más largo que alto, similar a *Zygophyseter* y *Acrophyseter robustus* pero diferente del de *Aulophyseter*, *Brygmophyseter*, *Orycterocetus*, *Physeter*, *Physeterula* y los kógidos, cuyos procesos cigomáticos presentan aproximadamente el mismo alto que largo. El proceso postorbital del frontal es triangular y orientado posteroventralmente en *Cozzuoliphyseter*, similar a *Orycterocetus* pero a diferencia de *Idiorophus*, cuyo proceso postorbital es cuadrangular, y de *Aulophyseter*, *Brygmophyseter*, *Zygophyseter* y los kógidos quienes presentan un proceso postorbital redondeado. La fosa temporal en *Diaphorocetus* es proporcionalmente grande respecto a la longitud del cráneo (ver Tabla XX) y tiene un desarrollo similar a *Eudelphis* y *Placoziphius*. En *Cozzuoliphyseter* la fosa temporal ocupa más del 50% de la longitud del *cranium* y aproximadamente un 25% de la LCB en vista lateral, diferenciándose de *Physeter*, *Aulophyseter* y de la mayoría de los kógidos. La forma de la fosa temporal en *Cozzuoliphyseter* es cuadrangular en vista lateral, mientras que en *Acrophyseter*, *Aprixokogia*, *Livyatan* y *Zygophyseter* es redondeada.

Cozzuoliphyseter presenta una línea alveolar con septos interalveolares rudimentarios, lo que podría interpretarse como una condición intermedia entre las formas que presentan una línea alveolar con septos bien desarrollados como *Diaphorocetus*, *Idiorophus* y *Orycterocetus*, y formas cuya línea alveolar es un surco sin septos como en *Aulophyseter*, *Kogia* spp., y *Physeter*. Los dientes de *Cozzuoliphyseter*, *Idiorophus* y MLP 76-IX-5-1 son similares en tamaño y forma a los de *Orycterocetus* y *Physeterula*, con la excepción del ejemplar MLP 76-IX-5-1, el cual presenta una capa de esmalte en su corona. Estos dientes son más pequeños que en *Acrophyseter* spp., *Albicetus*, *Brygmophyseter*, *Livyatan* y *Zygophyseter* (diámetro transversal mayor de la raíz menor al 5% del BIZYG del cráneo). Las especies patagónicas presentan dientes funcionales tanto superiores como inferiores, condición que difiere marcadamente de las formas actuales *Kogia* spp. y *Physeter*, quienes han perdido parcial o totalmente los dientes superiores.

Las vértebras cervicales de *Cozzuoliphyseter* presentan el mismo patrón de fusión que en *Physeter* (atlas libre y axis fusionado con las restantes 5 vértebras

cervicales) y se diferencia de *Kogia* spp. en donde todas las vértebras cervicales están fusionadas. El atlas de *Cozzuoliphyseter* se diferencia de la forma cuadrangular que presenta *Physeter*, y se asemeja más a *Zygophyseter* y *Acrophyseter robustus*, cuyos procesos transversos están bien desarrollados. La vértebra lumbar de *Idiorophus* se asemeja a la de *Physeter* en presentar una quilla ventral y tener una forma rectangular, siendo más larga que alta, sin embargo, difiere de *Zygophyseter* quien no presenta quilla ventral en sus vértebras lumbares y de *Brygmophyseter* porque el mismo presenta los procesos transversos dirigidos ventralmente, mientras que en *Idiorophus* éstos se ubican perpendiculares al eje longitudinal de la vértebra.

Por último, las mandíbulas de *Cozzuoliphyseter* se asemejan a las de *Physeter* ya que presentan un margen ventral recto, con la porción anterior levemente curvada anterodorsalmente. Esta condición se diferencia claramente de la presente en *Idiorophus*, cuyo margen ventral de las mandíbulas es convexo, similar a *Physeterula*, *Brygmophyseter* y *Zygophyseter*, pero menos marcado que en *Acrophyseter deinodon*, quien presenta tanto el extremo anterior como el posterior curvados dorsalmente.

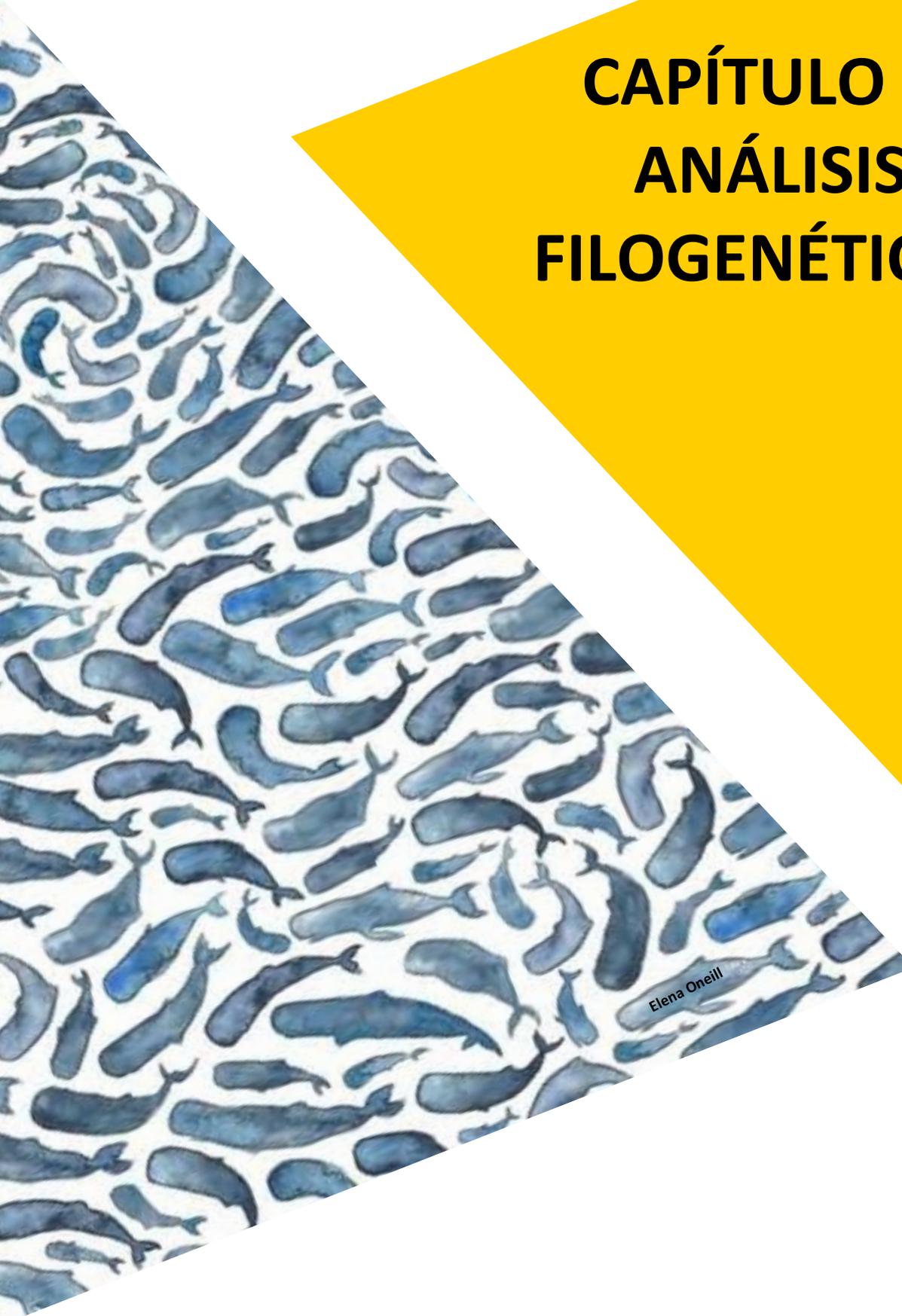
4.2.3. Comentarios finales del capítulo

En este capítulo se realizó una descripción anatómica detallada de cada una de las especies patagónicas que son objeto de estudio de esta tesis. Se revisó la historia taxonómica de la especie *Diaphorocetus poucheti* y se estableció como *nomen protectum* al nombre genérico *Diaphorocetus*. Asimismo, se realizó la primera diagnosis de la especie *Idiorophus patagonicus* y se amplió su descripción anatómica con base en observaciones directas y en información tomada de las láminas originales de Lydekker (1893). Tanto *Diaphorocetus* como *Idiorophus* son los fiseteroideos más antiguos de Patagonia estando también entre los más antiguos del mundo, y cada uno presenta una morfología particular que se evidencia en la anatomía craneal. Con base en estas revisiones y observaciones la hipótesis de trabajo del primer objetivo de este capítulo resulta aceptada.

Se revisaron en detalle las diferencias anatómicas entre *Aulophyseter morricei* y la especie patagónica “A.” *rionegrensis*, las cuales fueron puntualizadas anteriormente por varios autores (e.g. Gondar 1975; Cozzuol 1993; Kazár 2002; Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2016) y con base en ellas se propuso un nuevo nombre genérico: *Cozzuoliphyseter* (Paolucci et al. 2020). Por último, se analizó en detalle la especie *Preaulophyseter gualichesis* que fue descrita por Caviglia y Jorge (1980) basada en un periótico y dos dientes aislados. Dado el valor diagnóstico que suelen tener los huesos óticos dentro de los odontocetos (e.g. Kasuya 1973; Tanaka y Fordyce 2016; Viglino et al. 2018b), se realizaron comparaciones anatómicas cualitativas entre el periótico de esta especie y los perióticos de otros fiseteroideos conocidos e indeterminados. Las diferencias encontradas entre estos ejemplares fueron muy pocas y podrían estar vinculadas a variaciones intraespecíficas. En este contexto se propuso considerar a la especie “*Preaulophyseter gualichesis*” como *nomen dubium* y reasignar estos materiales junto a otros perióticos aislados como Physeteroidea gen. et sp. indet.

Debido a estas características de los perióticos de los fiseteroideos analizados y a las grandes diferencias anatómicas encontradas entre *Cozzuoliphyseter* y *Aulophyseter morricei* es que las hipótesis de trabajo del segundo objetivo de este capítulo resultan aceptadas ya que ambos taxones han sido asignados a otras entidades taxonómicas.

CAPÍTULO 5: ANÁLISIS FILOGENÉTICOS



Elena O'Neill

CAPÍTULO 5: ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

Los Physeteroidea han sido reconocidos tempranamente como miembros de los Odontoceti y su monofilia ha sido soportada en numerosos trabajos (e.g. Heyning 1989; Barnes 1990; Muizon 1991; Milinkovitch et al. 1993; Fordyce 1994; Geisler y Sanders 2003; McGowen et al. 2009; Geisler et al. 2011; Fig. 5.1 A). No obstante, su posición y relaciones dentro de los Odontoceti han sido motivo de controversias. McKenna (1987), Czelusniak et al. (1990) y, posteriormente, Milinkovitch et al. (1993, 1994) basándose en datos moleculares (i.e. mioglobina, hemoglobina y ADN mitocondrial) propusieron que los fiseteroideos serían el grupo hermano de los Mysticeti (Fig. 5.1B), cuestionando de esta manera la monofilia de los Odontoceti. Esta propuesta fue muy criticada por Árnasan y Gullberg (1994) quienes realizaron un nuevo estudio filogenético utilizando secuencias de ADN de la proteína Citocromo B. Estos autores recuperaron a los Odontoceti como un clado que incluía a los fiseteroideos y cuya división con los Mysticeti presentaba un buen soporte de ramas. Las diferencias entre los resultados de estos estudios, podrían haber sido causadas por la utilización de diferentes fuentes de información molecular, de distintos taxones y/o de diferentes aproximaciones metodológicas en cuanto a pesado de caracteres. Numerosos análisis posteriores a estos, que combinaban tanto información morfológica como molecular, reafirmaron la monofilia de los Odontoceti y a los fiseteroideos como miembros de este grupo (e.g. Messenger y McGuire 1998; McGowen et al. 2009; Steeman et al. 2009).

Dentro de los Odontoceti, los fiseteroideos fueron tradicionalmente identificados como un grupo emparentado con la familia Ziphiidae (e.g. Simpson 1945; Kasuya 1973; Mead 1975; Muizon 1991, 1994; Fordyce 1994; Geisler y Sanders 2003; Fig. 5.1C) dado que comparten varias sinapomorfías del cráneo, tales como la pérdida de la lámina lateral del pterigoides, el aumento de tamaño del seno pterigoideo, el gran desarrollo del hueso basioccipital, entre otras. Sin embargo, estudios más recientes los han ubicado en una posición basal dentro de los Odontoceti (e.j. Heyning 1989; Heyning y Mead 1990; Barnes 1990; Messenger y McGuire 1998; Lambert 2005; McGowen et al. 2009) siendo, en algunos análisis, el grupo más basal de todos los odontocetos (e.g. Cassens et al. 2000; Hamilton et al. 2001; Nikaido et al. 2001; Price et al. 2005; Lambert 2005; McGowen et al. 2009; Geisler et al. 2011; Fig. 5.1.D).

En relación con las categorías taxonómicas, usadas para las unidades de mayor rango con representantes actuales dentro de Physeteroidea, hay distintas alternativas: una de ellas consiste en considerar una única familia con dos subfamilias (Physeterinae y Kogiinae; Heyning 1989; Heyning y Mead 1990); la otra alternativa considera a cada uno de estos subgrupos como familias independientes: (Physeteridae, que contiene al género *Physeter* con su especie monotípica *Physeter macrocephalus* y todos los taxones cercanamente emparentados, y Kogiidae, que contiene al género *Kogia*, con sus especies *Kogia sima* y *Kogia breviceps*, y todos los taxones cercanamente relacionados). Sin importar cómo se considere a cada grupo, hay un gran consenso respecto a la monofilia de cada uno. Por lo tanto, en esta tesis, se utiliza el criterio usado en la mayoría de las últimas contribuciones publicadas sobre cachalotes, es

decir que se considerará a los Physeteroidea (o Pan-Physeteroidea *sensu* Velez-juarbe et al. 2015) como una superfamilia y a Physeteridae y Kogiidae con el rango de familias (e.g. Velez-Juarbe et al. 2015; Lambert et al. 2016, 2020; Collareta et al. 2017, 2019, 2020; Benites-Palomino et al. 2020). La familia Kogiidae posee una composición sólida que se ha mantenido a lo largo de los diferentes análisis, con *Thalassocetus* y *Aprixokogia* como sus miembros más basales, y dos subfamilias: Scaphokogiinae que está compuesta por las especies *Scaphokogia cochlearis*, *Scaphokogia totajpe* y *Platyscaphokogia landinii*; y Kogiinae formada por los taxones *Koristicetus pescei*, *Praekogia cedrosensis*, *Nanokogia isthmia*, *Pliokogia apennica*, *Kogia pusilla*, las especies actuales, *Kogia sima* y *Kogia breviceps*, y la recientemente descrita *Kogia danomurai* (Benites-Palomino et al. 2021).

Por su parte, la composición de la familia Physeteridae ha variado entre los distintos análisis. Sin embargo, hay una constante entre los taxones que hacen variar su composición. La especie actual *Physeter macrocephalus* y las especies *Aulophyseter morricei*, *Idiophyseter merriami* y *Physeterula dubusi* son tradicionalmente consideradas dentro de Physeteridae (Lambert 2008; Velez-Juarbe et al. 2015; Lambert et al. 2016). Sin embargo, en otros análisis tanto *Aulophyseter* (Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2008) como *Physeterula* (Benites-Palomino et al. 2020) se han recuperado como stem Physeteroidea. Lo mismo ocurre con las especies *Orycterocetus crocodilinus* y *Placozhiphius duboisi* quienes se han recuperado tanto dentro de Physeteridae (Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2008, 2016; Collareta et al. 2017, 2019, 2020) como fuera, siendo taxones *stem* (Lambert 2008; Velez-Juarbe et al. 2015; Benites-Palomino et al. 2020). Hasta la contribución de Lambert et al. (2016), sólo la especie patagónica *Diaphorocetus poucheti* había sido incluida en los análisis filogenéticos del grupo (Bianucci y Landini 1999, 2006; Lambert 2008; Lambert et al. 2008). En estos análisis *Diaphorocetus* se recuperaba como el taxón más basal de los Physeteroidea (Bianucci y Landini 1999, 2006; Lambert et al. 2008) o formando una politomia con *Placozhiphius*, *Orycterocetus crocodilinus* y el *crown* Physeteroidea (Lambert 2008). En análisis posteriores *Diaphorocetus* se recuperó como miembro de la familia Physeteridae (Lambert et al. 2016; Collareta et al. 2017, 2019, 2020). Sin embargo, en algunos análisis recientes su posición filogenética coincidió nuevamente con la de un *stem* Physeteroidea (Paolucci et al. 2019, 2020; Benites-Palomino et al. 2020). La especie *Cozzuoliphyseter rionegrensis* también ha sido recuperada recientemente dentro de Physeteridae (Paolucci et al. 2019, 2020). Sin embargo, la gran mayoría de los análisis han recuperado a este taxón patagónico como un *stem* Physeteroidea (Lambert et al. 2016; Collareta et al. 2017, 2019, 2020; Benites-Palomino et al. 2020). Por último, *Idiorophus patagonicus* ha sido recuperada consistentemente como miembro de la familia Physeteridae por numerosos análisis (Lambert et al. 2016; Collareta et al. 2017, 2019, 2020; Paolucci et al. 2019, 2020), con una sola excepción donde se posiciona como un *stem* Physeteroidea (Benites-Palomino et al. 2020).

El registro fósil mioceno de los fiseteroideos de la Patagonia argentina es muy importante ya que documenta las etapas más tempranas en la evolución del grupo

(Mioceno temprano) y representa uno de los registros más relevantes de Sudamérica y el más completo del Atlántico Sudoccidental. A pesar de incluir al menos 5 especies nominales publicadas y que la mayoría de ellas contara con materiales craneanos de alto valor taxonómico, recién a partir del año 2016 solo 3 de estas especies fueron incorporadas a los análisis filogenéticos del grupo (i.e. *Diaphorocetus*, *Idiorophus* y *Cozzuoliphyseter rionegrensis*). La carencia de revisiones actualizadas de estas especies llevó a que gran parte del registro de los caracteres de estos taxones se realizara basándose en sus descripciones e ilustraciones originales, realizadas durante el siglo XIX y principios del siglo XX (Paolucci et al. 2018).

En esta tesis, por lo tanto, se llevó a cabo una revisión anatómica de primera mano de todos los ejemplares patagónicos, especialmente en los ejemplares tipo (ver Capítulo 4), a fin de corroborar las codificaciones de los caracteres morfológicos de la matriz de cada taxón y corregir las mismas en los casos en los que fuera necesario. En este capítulo se presenta el análisis de las relaciones filogenéticas de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia a fin de esclarecer sus relaciones de parentesco. Para ello se utilizó como base la matriz de Lambert et al. (2016) y el software libre TNT (Goloboff y Catalano 2016). El detalle de la metodología utilizada aquí se encuentra en el Capítulo 2, sección 2.3.2. La lista completa de caracteres, así como las indicaciones sobre los cambios en la enunciación de algunos de ellos se encuentran indicados en el Apéndice. También allí se podrán encontrar los caracteres y los taxones que se han agregado a la matriz (con la excepción de *Scaphokogia totajpe* Benites-Palomino et al. 2020, *Platyscaphokogia landinii* Collareta et al. 2020, *Rhaphicetus valenciae* Lambert et al. 2020 y *Kogia danomurai* Benites-Palomino et al. 2021 que fueron descritos durante el desarrollo de esta tesis) y los registros de las codificaciones que han sido modificadas.

En este contexto, el objetivo específico de este capítulo es:

- 1) Analizar la posición filogenética de los Physeteroidea del Mioceno de Patagonia.
Hipótesis de trabajo 1: los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia son *stem* Physeteroidea.
- 2) Testear filogenéticamente las re-asignaciones taxonómicas de “*Aulophyseter*” *rionegrensis* y “*Preaulophyseter gualichensis*”

Hipótesis de trabajo 1: *Cozzuoliphyseter rionegrensis* es el taxon hermano de *Aulophyseter morricei*.

Hipótesis de trabajo 2: la información alojada en el tímpano-periótico de los fiseteroideos es independiente de las relaciones filogenéticas y, por lo tanto, no brinda información con valor taxonómico a nivel genérico o específico.

5.1. Resultados

5.1.1. Primera ronda de análisis filogenéticos

Como primer paso se realizó una ronda de análisis filogenéticos bajo pesos iguales e implicados y, en ambos casos los caracteres se trataron de manera ordenada

y desordenada. Los resultados de esta primera ronda de análisis están resumidos en el Apéndice (tabla 1.5), y en la Fig. 5.2. Las topologías de los árboles de consenso estricto obtenidos a partir de ambas estrategias de búsqueda (i.e. pesos iguales e implicados) resultaron en numerosas relaciones irresueltas dentro de Physeteroidea con politomías basales (Fig. 5.2A-D). Uno de los terminales más problemáticos resultó ser MLP 76-IX-5-1 (ex *Preaulophyseter gualichensis*), taxon basado en dos dientes fragmentarios y un único hueso ótico que es actualmente considerado como un *nomen dubium* (Paolucci et al. 2021; ver discusión de este capítulo y Capítulo 4). La posición de MLP 76-IX-5-1 en todos los árboles obtenidos está totalmente irresuelta formando parte de una gran politomía basal dentro de Physeteroidea. El procedimiento IterPCR detectó a MLP 76-IX-5-1 como un taxón inestable en todos los análisis excepto bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados. En fiseteroideos, el valor taxonómico de los caracteres de los dientes como elementos diagnósticos a nivel específico ha sido muy cuestionado (e.g. Kellogg 1925; Bianucci y Landini 2006; Hampe 2006; Reumer et al. 2017). Por otro lado, los caracteres del complejo tímpano-periótico han sido considerados muy informativos en otros grupos de cetáceos para diagnosticar especies (e.g. Kasuya 1973; Luo y Marsh 1996; Geisler y Sanders 2003; Geisler et al. 2011; Tanaka y Fordyce 2016; Viglino et al. 2018b), sin embargo, su valor taxonómico dentro de los fiseteroideos ha sido asumido *ad-hoc* y no ha sido puesto a prueba. Por este motivo, se procedió a inactivar a MLP 76-IX-5-1 de la segunda ronda de análisis filogenéticos y se realizó, complementariamente, un análisis sobre la señal filogenética de los caracteres morfológicos del complejo tímpano-periótico de los fiseteroideos.

5.1.1.1. Señal filogenética de los caracteres morfológicos del complejo tímpano-periótico de los fiseteroideos

El análisis de la señal filogenética de los caracteres morfológicos del complejo tímpano-periótico mostró un valor de K por debajo de 1 para todos estos caracteres (por ejemplo, con caracteres ordenados y pesos implicados se obtuvo: carácter 33, $K=0.043$; carácter 34, $K=0.076$; carácter 35, $K=0.039$; carácter 36, $K=0.059$; carácter 49, $K=0.051$; carácter 50, $K=0.044$; para más detalles ver Apéndice), lo que indica una independencia de estos caracteres respecto de las relaciones filogenéticas (i.e. las variaciones morfológicas observadas presentan baja correlación con la filogenia bajo el supuesto browniano de evolución de los caracteres) y que, por lo tanto, la señal filogenética del tímpano-periótico entre los fiseteroideos es baja. Estos resultados sugieren que la inclusión de especímenes compuestos solo por dientes o huesos óticos aislados, no muestran una buena resolución en las posiciones filogenéticas de los taxones, ni ayudan a resolver las relaciones internas del grupo.

5.1.1.2. Mapeo de los caracteres morfológicos del complejo tímpano-periótico de los fiseteroideos

Como análisis complementario y comparativo de la señal filogenética se mapearon los mismos caracteres morfológicos del complejo tímpano-periótico (caracteres 33, 34, 35, 36, 49 y 50) sobre una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo pesos implicados

(k=3) y caracteres ordenados (Tree 0 del TNT; Fig. 5.3 y 5.4). Cabe destacar que un gran porcentaje de fiseteroideos no presentan datos para estos caracteres ya que su complejo tímpano-periótico no se ha preservado en el registro fósil.

El mapeo del carácter 33 (faceta bullar anterior del periótico; Fig. 5.3 A) y del carácter 36 (concavidad ventral evidente del *involucrum*; Fig. 5.4 A) reúne a los fiseteroideos. Por otro lado, un proceso posterior del periótico paralelo al plano horizontal del hueso (carácter 34; Fig. 5.3 B) caracteriza a todos, mientras que un osículo accesorio de la bulla timpánica parcialmente fusionado al proceso anterior del periótico (carácter 35; Fig. 5.3 C) distingue a las dos especies actuales del género *Kogia*.

El carácter 49 (proceso superior del periótico; Fig. 5.4 B) mostró una distribución particular ya que reúne a los taxones MLP 76-IX-5-1, *Cozzuoliphyseter*, *Orycterocetus*, *Physeter* y *Aulophyseter* dado que poseen un proceso superior extendido más allá del margen medial del MAI, mientras que por otro lado se desarrolla de manera convergente en los taxones *Acrophyseter deinodon*, *Zygophyseter*, *Kogia sima* y *Kogia breviceps* por presentar un proceso superior dorsalmente corto. Por último, el mapeo del carácter 50 (contorno posteromedial de la Pars Cochlearis; Fig. 5.4 C) se desarrolla paralelamente en *Acrophyseter deinodon* y *Aulophyseter* dada la presencia de un contorno posteromedial de la *Pars cochlearis* angular, mientras que MLP 76-IX-5-1, *Cozzuoliphyseter*, *Orycterocetus*, *Physeter* y los actuales *Kogia* presentan un contorno de la *Pars cochlearis* aplanado, continuo con el margen posterior del proceso superior. El mapeo de todos estos caracteres muestra que algunos de ellos son filogenéticamente informativos para diagnosticar al grupo Physeteroidea (caracteres 33, 36), mientras que solo uno de ellos separaría a la familia Kogiidae del resto de los fiseteroideos (carácter 34).

5.1.2. Segunda ronda de análisis filogenéticos

Pesos iguales:

El análisis bajo pesos iguales y caracteres desordenados resultó en 42 árboles más parsimoniosos (AMPs de aquí en adelante) con una longitud de 186 pasos (IC= 0.473; IR= 0.690). Las relaciones filogenéticas, en este caso, están muy poco resueltas (Fig. 5.5 A). No se recuperó a Physeteroidea como un grupo monofilético y solo unos clados menores pudieron identificarse: (*Physeter* + *Aulophyseter*), (*Brygmophyseter* + *Zygophyseter*), (*Acrophyseter* sp. (*A. robustus* + *A. deinodon*)) y los kógidos (excepto *Thalassocetus* y *Kogia pusilla*). La aplicación del procedimiento de IterPCR detectó a *Albicetus*, *Livyatan*, *Cozzuoliphyseter*, *Diaphorocetus*, *Placoziphius*, *Idiophyseter*, *Praekogia* y *Kogia pusilla* como taxones inestables. Asimismo, este procedimiento indicó que la baja resolución se debía a la combinación de información contradictoria y de datos faltantes en todos estos taxones ya que todos ellos poseen caracteres que soportan posiciones alternativas en los diferentes AMPs (excepto *Praekogia* cuya inestabilidad solo es causada por datos faltantes; la Fig. 5.5 B muestra las posiciones alternativas). Se removieron todos los taxones detectados como inestables del árbol de consenso estricto, excepto *Diaphorocetus* y *Cozzuoliphyseter* los cuales son objeto

de estudio de esta tesis. El consenso estricto reducido (Fig. 5.5 C) recupera a las familias Kogiidae y Physeteridae, y a un clado formado por taxones interpretados como superdepredadores o *macroraptores*: *Brygmophyseter*, *Zygophyseter*, *Livyatan*, *Albicetus* y *Acrophyseter* spp. (e.g. Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2010, 2016). Physeteridae está formada por *Physeterula*, *P. macrocephalus* y *A. morricei*. Por su parte, los taxones patagónicos conforman una politomía junto con *Orycterocetus crocodilinus*, Physeteridae y Kogiidae.

Al tratar los caracteres de la matriz como ordenados y realizar el análisis bajo pesos iguales, se obtuvieron 26 AMPs con una longitud de 195 pasos (IC= 0.451 e IR= 0.692). El árbol de consenso estricto muestra a Physeteroidea como un grupo monofilético, con *Eudelphis* como el taxón más basal y una politomía basal compuesta por *Placoziphius*, *Diaphorocetus* y tres subclados: (i) uno formado por Physeteridae (*Orycterocetus*, *Idiophyseter*, *Physeter*, *Aulophyseter*, *Idiorophus*, *Physeterula* y *Cozzuoliphyseter*); (ii) otro compuesto por el grupo de *macroraptores* (*Brygmophyseter*, *Zygophyseter*, *Livyatan*, *Albicetus* y *Acrophyseter* spp.); (iii) y el último compuesto por Kogiidae (es decir, *Thalassocetus*, *Kogia* spp., *Aprixokogia*, *Scaphokogia*, *Koristocetus*, *Pliokogia*, *Nanokogia* y *Praekogia*) (Fig. 5.5 D). Tanto *Idiorophus* como *Cozzuoliphyseter* se recuperan anidados dentro de Physeteridae, sin embargo, las relaciones internas de este clado no están resueltas. La monofilia de Physeteridae se soporta en cuatro sinapomorfías ambiguas: la fosa temporal es del mismo largo aproximado que la distancia entre el proceso anteorbital y la pared anterior de la fosa temporal (ancho/largo=1) (carácter 26); escudo occipital plano o cóncavo formando un ángulo de aproximadamente 90° (carácter 31); más de 14 dientes mandibulares (carácter 39); y proceso superior del periótico anteroposteriormente corto, pero dorsalmente extendido a través del margen medial del MAI (carácter 49). El clado de los superdepredadores o *macroraptores* está definido por las siguientes sinapomorfías: el BIZYG del cráneo entre 60 y 100 cm (carácter 9); dos forámenes infraorbitarios dorsales del lado derecho en el área que va desde la muesca anteorbital y posteriormente (carácter 12); diámetro transversal máximo de la raíz del diente mayor al 5% del ancho máximo del cráneo (carácter 37); y una sinapomorfía ambigua: margen lateral del atlas convexo, con el proceso transversal lateralmente puntiagudo en la mitad del hueso (carácter 53). Las relaciones internas dentro de este clado no están completamente resueltas. Kogiidae está definido por el BIZYG del cráneo menor a 40 cm (carácter 9), presencia de cesta sagital a modo de repisa cubierta por la premaxila derecha (carácter 15); y una sinapomorfía ambigua: proceso postorbital del frontal ventralmente muy extendido, con la correspondiente posición baja del proceso cigomático del escamoso (carácter 44). Es interesante notar que los soportes de ramas presentan valores bajos, con excepción del clado formado por *K. sima* y *K. breviceps*. Finalmente, el IterPCR detectó a *Physeterula* y *Diaphorocetus* como taxones inestables dado que algunos caracteres proponen posiciones alternativas y que presentan información faltante importante (Fig. 5.5 E). Como en el caso anterior, sólo se removió del consenso estricto a *Physeterula*, dado que *Diaphorocetus* es un taxón de interés para este proyecto. El consenso estricto reducido (Fig. 5.5F) muestra a *Diaphorocetus* y *Placoziphius*,

formando una politomía basal con el clado macroraptor, Physeteridae y Kogiidae. Tanto *Cozzuoliphyseter* como *Idiorophus* se encuentran en una posición irresuelta dentro de Physeteridae.

Pesos implicados:

Los resultados bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres desordenados, recuperaron 3 AMPs (fit= 16.18095; IC= 0.473; IR= 0.690). El árbol de consenso estricto (Fig. 5.6 A) muestra a *Eudelphis* como el fiseteroideo más basal. Se definen además dos clados principales: uno compuesto por los taxones *macroraptores*; y el otro incluye una politomía formada por *Diaphorocetus*, *Placoziphius* y un clado que incluye a las formas *crown* Physeteroidea. El clado *macroraptor* muestra mejor resolución que en el análisis anterior y se define por las siguientes sinapomorfías: diámetro transversal máximo de la raíz de los dientes mayor al 5% del ancho máximo del cráneo (carácter 37); más de 14 dientes mandibulares (carácter 39); y margen lateral del atlas convexo con un proceso transversal lateral puntiagudo en la mitad del hueso (carácter 53). A diferencia de los análisis bajo pesos iguales, Physeteridae está formado por *Idiorophus*, *Cozzuoliphyseter*, *Physeterula*, *Idiophyseter*, *Physeter* y *Aulophyseter*, mientras que *Orycterocetus* se encuentra formando un clado con Kogiidae. *Placoziphius*, *Diaphorocetus* y el *crown* Physeteroidea se agrupan por tener una fosa temporal de aproximadamente la misma longitud que la distancia entre el proceso anterorbital y la pared anterior de la fosa temporal (ancho/alto=1) (carácter 26) y por presentar el proceso postorbital ventralmente muy extendido con la correspondiente posición baja del proceso cigomático (carácter 44). Los *crown* Physeteroidea se definen por una sola sinapomorfía: la relación entre el ancho del foramen premaxilar derecho y el ancho de la premaxila al mismo nivel es menor o igual a 0.20 (carácter 17). Physeteridae (sin *Orycterocetus*) se define por tener el foramen premaxilar derecho al mismo nivel o posterior a la muesca anterorbital (carácter 18) y por presentar el eje longitudinal del cráneo proyectado ventralmente (carácter 30). Dentro de este clado, *Cozzuoliphyseter* se recupera como taxón hermano de *Idiorophus*, basado en una sinapomorfía: margen lateral de la maxila anterior a la muesca anterorbital o al nivel del reborde maxilar notoriamente convexo (carácter 55). El clado formado por *Orycterocetus* y Kogiidae se define por dos sinapomorfías: forámenes infraorbitarios dorsales derechos grandes en el área de la muesca anterorbital y posterior a ella (carácter 12) y maxila derecha alcanzando el plano sagital del cráneo en la pared posterior de la cuenca supracraneal (carácter 21). Finalmente, la familia Kogiidae se agrupa por presentar un BIZYG del cráneo menor a 40 cm (carácter 9) y por tener una cresta sagital a modo de repisa cubierta por la premaxila derecha (carácter 15). Las relaciones internas de este grupo están mejor resueltas que en el análisis bajo pesos iguales. El soporte de ramas también es bajo, con valores relativamente altos en dos clados formados por las especies del género *Acrophyseter* y las especies *K. sima* y *K. breviceps*. El procedimiento del IiterPCR identificó a *Praekogia* como un taxón inestable debido a sus caracteres faltantes (consenso reducido con posiciones alternativas de *Praekogia* en la Fig. 5.6 B).

El resultado bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados, recuperó 2

AMPs (fit: 18.92262; IC= 0.451; IR= 0.692). El árbol de consenso estricto muestra una resolución similar a los análisis previos bajo pesos implicados, en cuanto a que recupera al clado *macroraptor*, a Kogiidae, y a Physeteridae (incluyendo en este último también a *Orycterocetus*; Fig. 5.6 C). El grupo *macroraptor* esta soportado por cuatro sinapomorfías: BIZYG del cráneo entre 60 y 100 cm (carácter 9); dos forámenes infraorbitarios dorsales grandes en el área de la muesca anterorbital y posterior a ella (carácter 12); diámetro transverso máximo de la raíz de los dientes mayor a 5% del ancho máximo del cráneo (carácter 37); y margen lateral del atlas convexo con el proceso transversal lateralmente puntiagudo en el centro del hueso (carácter 53). El clado formado por una politomía que incluye a *Diaphorocetus*, *Placoziphius*, Physeteridae y Kogiidae, está definido por tener el proceso falciforme del escamoso reducido o ausente (carácter 32). Physeteridae se define por tres sinapomorfías ambiguas que incluyen: escudo occipital plano o cóncavo formando un ángulo de 90° (carácter 31); más de 14 dientes mandibulares (carácter 39); y proceso superior del periótico anteroposteriormente corto, pero extendido dorsalmente más allá del margen medial del MAI (carácter 49). Al igual que en el análisis bajo pesos iguales con caracteres ordenados y pesos implicados con caracteres desordenados, *Cozzuoliphyseter* se recupera dentro de Physeteridae, pero en una posición resuelta, formando un clado con *Idiorophus*. Este agrupamiento se justifica porque ambos presentan el margen lateral de la maxila convexo, anterior a la muesca anterorbital o al nivel del reborde maxilar (carácter 55). Finalmente, Kogiidae se define por tener un BIZYG del cráneo menor de 40 cm (carácter 9) y por presentar una cresta sagital a modo de repisa cubierta por la premaxila derecha (carácter 15). Esta familia presenta una mejor resolución en sus relaciones internas. El soporte de todas las ramas también es bajo y, al igual que en los análisis previos, el clado formado por *K. sima* y *K. breviceps* presenta los valores más altos seguido, en este caso, por el clado formado por *Aulophyseter* y *Physeter*. El procedimiento IiterPCR identificó a *Diaphorocetus* como un taxón inestable dado que algunos caracteres soportan posiciones alternativas en diferentes árboles y debido a la cantidad de caracteres faltantes (posiciones alternativas Fig. 5.6 D). Estas dos posiciones alternativas que presenta *Diaphorocetus* se evidencian en los 2 AMPs recuperados en este análisis: en una de ellas, *Diaphorocetus* es el taxon hermano al *crown* Physeteroidea mientras que, en la otra, *Diaphorocetus* se recupera dentro de Physeteridae como el taxón más basal de esta familia, siendo *Placoziphius* el taxon hermano al *crown* Physeteroidea.

Bajo pesos implicados (k=10 y k=20) y caracteres desordenados, también se recuperaron 3 AMPs (fit= 7.39799 y 4.20200 respectivamente; IC= 0.454; IR= 0.682) cuyo consenso estricto muestra la misma topología que con un k=3 (Fig. 5.6 E y Fig. 5.6 F). El soporte de ramas es bajo en todos los análisis con la excepción del clado formado por *Kogia sima* y *Kogia breviceps*, seguido por el clado compuesto por *Aulophyseter* y *Physeter*. El procedimiento IiterPCR, al igual que bajo pesos implicados (k=3) detecto a *Praekogia* como taxón inestable.

Los resultados bajo pesos implicados ($k=10$ y $k=20$) y caracteres ordenados también recuperaron 2 AMPs ($\text{fit}= 8.34257$ y 4.67424 respectivamente; $\text{IC}= 0.451$; $\text{IR}= 0.692$). El consenso estricto (Fig. 5.7 A y Fig. 5.7 B) muestra la misma topología que con un $k=3$ y, como en los casos anteriores, el soporte de ramas presenta valores bajos en todos los árboles. La aplicación del procedimiento IterPCR detectó a *Diaphorocetus* como taxón inestable al igual que el análisis bajo pesos iguales y bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados.

5.2. Discusión

Durante los últimos años, nuestro entendimiento sobre la diversidad taxonómica de los fiseteroideos se ha incrementado con la descripción de nuevos taxones, recientemente colectados, y con las re-descripciones de taxones históricos que han aportado nueva información sobre los mismos (e.g. Bianucci y Landini 2006; Lambert 2008; Lambert et al. 2008, 2010, 2016, 2020; Boersma y Pyenson 2015; Velez-Juarbe et al. 2015; Collareta et al. 2017, 2019, 2020; Paolucci et al. 2019, 2020, 2021; Benites-Palomino et al. 2020, 2021). A pesar de estos avances, la falta de consenso sobre la identificación de caracteres diagnósticos a nivel específico, así como la identificación de caracteres morfológicos con una señal filogenética alta, han impedido avanzar en el conocimiento más profundo sobre las relaciones filogenéticas entre los miembros del grupo. Históricamente, el cráneo de los fiseteroideos ha sido considerado como la principal fuente de caracteres tanto para la delimitación de especies como para los análisis de sus relaciones filogenéticas. Si bien el valor diagnóstico de los dientes y del complejo tímpano-periótico ha sido cuestionado por muchos autores (Kellogg 1925, 1927; Caviglia y Jorge 1980; Hirota y Barnes 1994; Luo y Marsh 1996; Bianucci y Landini 2006; Kimura et al. 2006; Hampe 2006; Reumer et al. 2017), especialmente en el caso de materiales aislados, fragmentarios o pertenecientes a cráneos incompletos, ni su valor taxonómico ni la exploración de la señal filogenética contenida en ellos habían sido puestos a prueba. Tanto los resultados de los análisis filogenéticos como el valor diagnóstico de los dientes y del complejo tímpano-periótico serán discutidos en esta sección.

Implicancias de los resultados filogenéticos obtenidos: *Diaphorocetus* es un taxón clave para entender la evolución temprana de los fiseteroideos dado que es uno de los cachalotes más antiguos conocidos. Las características de su cráneo indican la presencia de una marcada asimetría facial y de una cuenca supracranial que se habrían adquirido en las etapas más tempranas de la evolución del grupo (al menos desde el Mioceno temprano, 20 M.a. aproximadamente). Por su parte, *Cozzuoliphyseter rionegrensis* es igualmente significativo para la comprensión de la evolución del grupo, ya que es uno de los fiseteroideos extintos más completos conocidos mundialmente, representado por restos craneales muy bien preservados. Este hecho ha permitido completar gran parte de la codificación de este taxón, así como también revisar y analizar con mayor precisión las codificaciones realizadas por otros autores (e.g. Lambert et al. 2016). El caso de *Idiorophus patagonicus* también es remarcable dado que, al igual que *Diaphorocetus*, es uno de los cachalotes más antiguos conocidos. Su holotipo (y único ejemplar) está representado por un cráneo de gran tamaño,

mandíbulas, dientes y una vértebra lumbar. Este ejemplar presenta características únicas, tales como un proceso postorbitario del frontal cuadrangular, un canal mesorostral cerrado en toda su longitud, premaxilas superpuestas en el rostro, una cuenca supracraneal elevada (Fig. 4.12), entre otras que son bien diferentes a las encontradas en *Diaphorocetus* y en los últimos análisis ha sido recuperado consistentemente dentro de Physeteridae (Lambert et al. 2016, 2020; Collareta et al. 2017, 2019, 2020). Por último, el ejemplar MLP 76-IX-5-1 a pesar de estar conformado por un periótico (hueso altamente diagnóstico dentro de los odontocetos) y dos dientes aislados, jamás había sido incluido en un análisis filogenético. La cantidad de datos faltantes ha sido cuestionada (tanto teórica como empíricamente; Prevosti y Chemisquy 2010; Goloboff y Szumik, 2015) como un criterio válido para excluir a un taxón *a priori* de un análisis filogenético. Por este motivo, aquí se incluyó a MLP 76-IX-5-1 en una primera ronda de análisis, siendo muy inestable su posición filogenética y no contribuyendo a la resolución de las relaciones del grupo.

Los análisis filogenéticos realizados en esta tesis muestran resultados consistentes en recuperar tres clados principales dentro de Physeteroidea: (i) uno que agrupa a los taxones interpretados como superdepredadores o *macroraptores*, indicando un origen evolutivo común a este tipo de alimentación (Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2016); (ii) otro correspondiente a Physeteridae, que incluye a *Physeter* y varios taxones extintos; y (iii) Kogiidae, que agrupa a las especies actuales del género *Kogia* y taxones extintos estrechamente emparentados. Estos resultados están en concordancia con estudios previos (e.g. Collareta et al. 2017, 2019, 2020; Paolucci et al. 2019, 2020). En cuanto a los taxones patagónicos, se recuperó consistentemente a *Diaphorocetus* en una posición más derivada que en trabajos previos en los que representaba al taxón más basal de los Physeteroideos (Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2008). Sin embargo, su posición sigue siendo la de un *stem* Physeteroidea cercanamente emparentado con el *crown* Physeteroidea. Las relaciones de *Diaphorocetus* dentro de los Physeteroidea no están completamente resueltas ya que presenta posiciones alternativas en los diferentes análisis y se recupera como un taxón inestable, principalmente, en aquellos en los que se han ordenado los caracteres multiestado de la matriz (tanto bajo pesos iguales como implicados). Esta inestabilidad se debe a que algunos caracteres soportan posiciones alternativas en diferentes árboles (caracteres conflictivos) y por presentar una gran cantidad de caracteres faltantes. La peculiar combinación entre características derivadas y ancestrales que presenta *Diaphorocetus*, junto con su pobre estado de preservación podrían ser la causa de su posición filogenética irresuelta. Por otro lado, los resultados obtenidos en esta tesis también indican que *Cozzuoliphyseter rionegrensis* es un *crown* Physeteroidea, anidado dentro de la familia Physeteridae, lo cual se contradice con algunos análisis (Lambert et al. 2016; Collareta et al. 2017, 2019, 2020) en los cuales este taxón se recupera en una posición más basal. Por su parte, en concordancia con análisis previos (Lambert et al. 2016, 2020; Collareta et al. 2017, 2019, 2020), *Idiorophus* se ubica dentro de los Physeteridae. A pesar de que sus relaciones de parentesco cambian a lo largo de estos análisis, aquí se lo ha recuperado como taxón hermano de *Cozzuoliphyseter rionegrensis*, formando así un subclado de taxones

patagónicos dentro de Physeteridae. El carácter que los reúne es presentar un reborde maxilar convexo, un rasgo que es especialmente notorio en *Cozzuoliphyseter*. Por otro lado, los resultados no soportan una relación cercana entre *Cozzuoliphyseter* y *Aulophyseter morricei* en acuerdo con lo expresado por Cozzuol (1993), Kazár (2002) y Lambert et al. (2016), reforzando la propuesta de asignar un nuevo género al taxón patagónico (Paolucci et al. 2020). En este contexto, los resultados de los análisis filogenéticos obtenidos en esta tesis rechazan la hipótesis 1 (ob. 1) dado que, por un lado, *Cozzuoliphyseter* e *Idiorophus* son recuperados consistentemente a lo largo de todos los análisis como fiseteroideos fisetéridos (i.e. dentro del *crown* Physeteroidea) y, por el otro lado, *Diaphorocetus* y MLP 76-IX-5-1 ("*Preaulophyseter*") mantienen posiciones inestables o sus relaciones no pudieron resolverse como para esclarecer su pertenencia a las formas *stem* o *crown* Physeteroidea. *Idiorophus* y *Diaphorocetus* presentan una combinación de caracteres que soportan su identificación taxonómica dentro de la filogenia. En el mismo sentido, la hipótesis 1 (ob. 2) es rechazada dado que en ninguno de los análisis filogenéticos realizados aquí se recupera al taxón patagónico *Cozzuoliphyseter rionegrensis* cercanamente emparentado con *Aulophyseter morricei*, reafirmando de esta manera la propuesta de un nuevo nombre genérico para los ejemplares de Patagonia.

Por otro lado, al igual que *Diaphorocetus*, *Placoziphius*, *Albicetus* y en menor medida *Orycterocetus* presentan posiciones alternativas en los diferentes análisis. Un aspecto interesante de destacar es que, si bien *Diaphorocetus* y *Placoziphius* se recuperan en distintas posiciones, suelen encontrarse formando una politomía con los *crown* Physeteroidea; formando una politomía basal dentro de Physeteroidea; o como taxones hermanos del *crown* Physeteroidea. A diferencia de análisis previos (Lambert et al. 2016, 2020; Collareta et al. 2017, 2019, 2020), ninguno de estos taxones se recupera anidado dentro de Physeteridae. Por otro lado, en cada análisis donde los caracteres multiestado de la matriz han sido tratados como ordenados (Fig. 5.5 D, 5.6 C, 5.7 A y Fig. 5.7 B), *Orycterocetus* se recupera como un fisetérido al igual que en análisis previos (e.g. Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2016; Collareta et al. 2017, 2019, 2020). Sin embargo, cuando estos caracteres son tratados como desordenados (Fig. 5.5 A, 5.6 A, 5.6 E y Fig. 5.6 F), *Orycterocetus* se recupera como el taxón hermano de Kogiidae y esto está soportado por dos sinapomorfías relacionadas con el gran tamaño de los forámenes infraorbitarios dorsales y con la extensión posterior de la maxila derecha en la cuenca supracranial, lo que podría reflejar morfologías convergentes entre *Orycterocetus* y los kógidos. Es muy necesaria la revisión exhaustiva de los materiales referidos a *Orycterocetus* para analizar la/s posiciones filogenéticas de este taxón. Kogiidae se recupera siempre como un clado dentro del cual es interesante notar que *Kogia pusilla* no está cercanamente emparentada con los otros miembros del género *Kogia*, lo cual se contrapone con el análisis de Bianucci y Landini 1999. Cabe mencionar que la mayoría de las ramas presentan valores de soporte relativamente bajos (Fig. 5.5, 5.6, 5.7), por lo que no se debe descartar que una futura ampliación del muestreo de caracteres y/o taxones podrá alterar alguna de las relaciones filogenéticas aquí planteadas.

La calibración temporal de los AMPs obtenidos bajo caracteres ordenados y pesos implicados ($k=3$; Fig. 5.8) señala un origen de los Physeteroidea durante el Mioceno temprano (Aquitaniense) siendo *Placoziphius* el primer taxón extinto registrado. Sin embargo, los estudios de divergencia molecular (e.g. McGowen et al. 2009) señalan el origen de los fiseteroideos durante el Oligoceno tardío lo cual coincide con el registro fósil más antiguo del grupo (*Ferecetotherium kelloggi*, Mchedlidze 1970). Junto a *Placoziphius*, *Orycterocetus* y *Thalassocetus*, los taxones patagónicos *Idiorophus* y *Diaphorocetus* son muy importantes ya que completan el registro fósil de fiseteroideos para el Mioceno temprano. Según esta calibración temporal, el origen de los tres clados principales de fiseteroideos se produjo durante el Mioceno temprano: Physeteridae y Kogiidae se habrían originado durante el Aquitaniense y principios del Burdigaliense, respectivamente, mientras que los *macroraptores* tendrían su origen hacia fines del Mioceno temprano. La separación entre Physeteridae y Kogiidae representa la edad estimada con mayor incertidumbre en los análisis de divergencia molecular (McGowen et al. 2009). Es interesante destacar que el tiempo de divergencia molecular de los Kogiidae es de aproximadamente 9 M.a. (McGowen et al. 2009) aunque estudios anteriores ubican esta separación cerca de los 21 M.a. (Cassens et al. 2000). En la filogenia calibrada los Kogiidae se habrían originado entre los 20 y 19 M.a. coincidiendo con las primeras estimaciones de Cassens et al. 2000. Por su parte, los estudios de divergencia molecular señalan que los Physeteridae se habría originado cerca de los 24 M.a. (Árnason et al. 2004; McGowen et al. 2019) lo cual se aproxima al resultado obtenido en esta calibración, en donde el origen de esta familia sería cerca de los 21 M.a.

La filogenia calibrada muestra que la principal diversificación del grupo se produjo durante el Mioceno medio-tardío, en concordancia con lo expresado anteriormente por otros autores (Fordyce y de Muizon 2001; Velez-Juarbe et al. 2015; Lambert et al. 2016; Benites Palomino 2018; Lambert et al. 2020). Esta radiación habría comenzado en el Mioceno temprano (cerca de 16 M.a.) y en ella tienen especial protagonismo los cachalotes *macroraptores*, el subclado dentro de Physeteridae formado por *Aulophyseter*, *Idiophyseter*, *Physeterula* y *Physeter* (crown Physeteridae), y los kógidos quienes presentan una gran diversificación hacia el Tortoniano. Llamativamente durante el Serravaliano, posterior al Óptimo Climático del Mioceno Medio, hay escasos registros de fiseteroideos a nivel mundial, especialmente de formas macroraptoras. La aparición de los linajes actuales *Physeter* y *Kogia* spp. no se verifica hasta comienzos del Plioceno tardío.

En esta calibración temporal se identifican tres principales linajes fantasmas: uno (de 7 M.a. aproximadamente) formado por el clado *macroraptor*; otro (de 4 M.a. aproximadamente) que comprende al crown Physeteridae; y el último, de 8 M.a. que separa a *Thalassocetus* (cuya datación y anatomía requieren una revisión; Lambert 2008) del resto de la familia Kogiidae. Asimismo, la calibración temporal de estos AMPs muestra algunas extensiones de rango de importancia, como son las de *Physeter* y *Cozzuoliphyseter*. Esta última está posiblemente muy vinculada a la falta de información cronológica precisa de la Formación Gran Bajo del Gualicho de la cual

proviene este taxón. Nuevas dataciones sobre los sedimentos de esta formación y nuevos hallazgos de esta especie podrían ayudar a reducir esta extensión de rango. El caso de *Physeter*, por otro lado, quizás pueda vincularse al hábito buceador profundo que presenta, el cual pudo alterar la preservación de restos fósiles anteriores al Plioceno.

Los dientes de los fiseteroideos: la morfología dentaria ha sido históricamente utilizada como una característica diagnóstica entre los cachalotes extintos y se han definido muchos géneros y especies basados en uno o más dientes aislados (e.g. *Hoplocetus* Gervais 1852, *Scaldicetus* Du Bus 1872). Sin embargo, el potencial de los caracteres de los dientes para diagnosticar especies de cachalotes ha sido cuestionado por varios autores (e.g. Kellogg 1925; Bianucci y Landini 2006; Hampe 2006; Reumer et al. 2017). Actualmente, hay un gran consenso en que la morfología dentaria no es suficiente para identificar y/o para diferenciar taxones a nivel genérico o específico. Esto se relaciona directamente con la dificultad de evaluar la dentición homodonta en los odontocetos, pero también con la escasa información disponible sobre las variaciones ontogenéticas y/o de dimorfismo sexual en los dientes de los cachalotes. A esto se suma que la mayoría de los caracteres usados en las filogenias de los fiseteroideos están basados en el tamaño del diente respecto al tamaño del cráneo, la posición de los dientes, o el número de dientes mandibulares, es decir todos rasgos relacionados de una u otra manera con el cráneo; y muy pocos caracteres disponibles pueden ser utilizados para codificar especímenes conformados por dientes aislados (e.g. Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2016; Collareta et al. 2019; Paolucci et al. 2019).

El análisis comparativo de la morfología dentaria entre los dientes de MLP 76-IX-5-1 (*Preaulophyseter gualichensis*) y *Cozzuliphyseter rionegrensis* e *Idiorophus patagonicus*, indicó que MLP 76-IX-5-1 es el único fiseteroideo patagónico que presenta esmalte. Esta condición es compartida con los taxones *macroraptores* (por ejemplo, *Zygophyseter*, *Livyatan*, *Brygmophyseter*, *Acrophyseter* spp.) y ha sido interpretada como una condición plesiomórfica. La morfología dentaria general de MLP 76-IX-5-1 se asemeja a la de *Cozzuliphyseter rionegrensis* e *Idiorophus patagonicus* en ser alargada y cónica sin variaciones bruscas de pendiente entre la raíz y la corona, con una superficie lisa tanto en la raíz como en la corona, pero con algunos surcos longitudinales en la raíz. Estas condiciones también las comparten con los fisetéridos extintos *Orycterocetus*, *Physeterula* y *Aulophyseter*. Sin embargo, MLP 76-IX-5-1 se diferencia de *Orycterocetus*, *Physeterula*, *Physeter* y *Kogia* en presentar esmalte en sus coronas; y de *Physeter* en presentar dientes más delgados, pero más robustos que en *Kogia*. El ejemplar MLP 76-IX-5-1 difiere del morfotipo de diente *macroraptor* en tener una capa delgada de esmalte, por carecer de variaciones abruptas entre la raíz y la corona (como una constricción o una expansión justo por debajo de la corona), y por la ausencia de cambios en la orientación del eje longitudinal del diente (Fig. 5.9). Por lo tanto, el ejemplar MLP 76-IX-5-1 podría corresponder a un *stem* Physeteroidea dado que presenta caracteres plesiomórficos como la presencia del esmalte. Sin embargo, basándonos en la morfología dentaria, no hay información suficiente para mantener la asignación original de Caviglia y Jorge

(1980) como un taxón independiente. La asociación de restos craneales es muy necesaria para confirmar el estado taxonómico de este material.

El periótico de los fiseteroideos: Los huesos petroso y timpánico han sido una fuente importante de información filogenética dentro de los mamíferos (MacPhee 1981; Novacek 1993). En los cetáceos, los huesos tímpano-perióticos conforman una estructura morfológica y funcionalmente compleja que se diferencia de aquella presente en el resto de los euterios (Fordyce 1994), con potencial para resolver relaciones filogenéticas (Kasuya 1973; Ekdale et al. 2011; Tanaka y Fordyce 2016) y realizar análisis morfofuncionales (Ketten 1984; Oelschläger 1986; Gutstein et al. 2014; Ary 2017). Dentro de los odontocetos, la morfología de los huesos tímpano-perióticos ha sido extensamente utilizada para definir familias o incluso para nombrar nuevos géneros o especies (e.g. Kasuya 1973; Ekdale et al. 2011; Tanaka y Fordyce 2016; Viglino et al. 2018b). También ha sido utilizada como fuente de información filogenética y taxonómica permitiendo diferenciar clados de mayor jerarquía taxonómica, como por ejemplo familias (Luo y Marsh 1996; Geisler y Sanders 2003; Geisler et al. 2011; Tanaka y Fordyce 2016; Velez-Juarbe et al. 2016; Viglino et al. 2018b), o incluso delimitar entidades taxonómicas menores como género y especie. Sin embargo, no todos los caracteres del complejo tímpano-periótico son sistemáticamente informativos en todos los linajes de cetáceos (Luo y Marsh 1996).

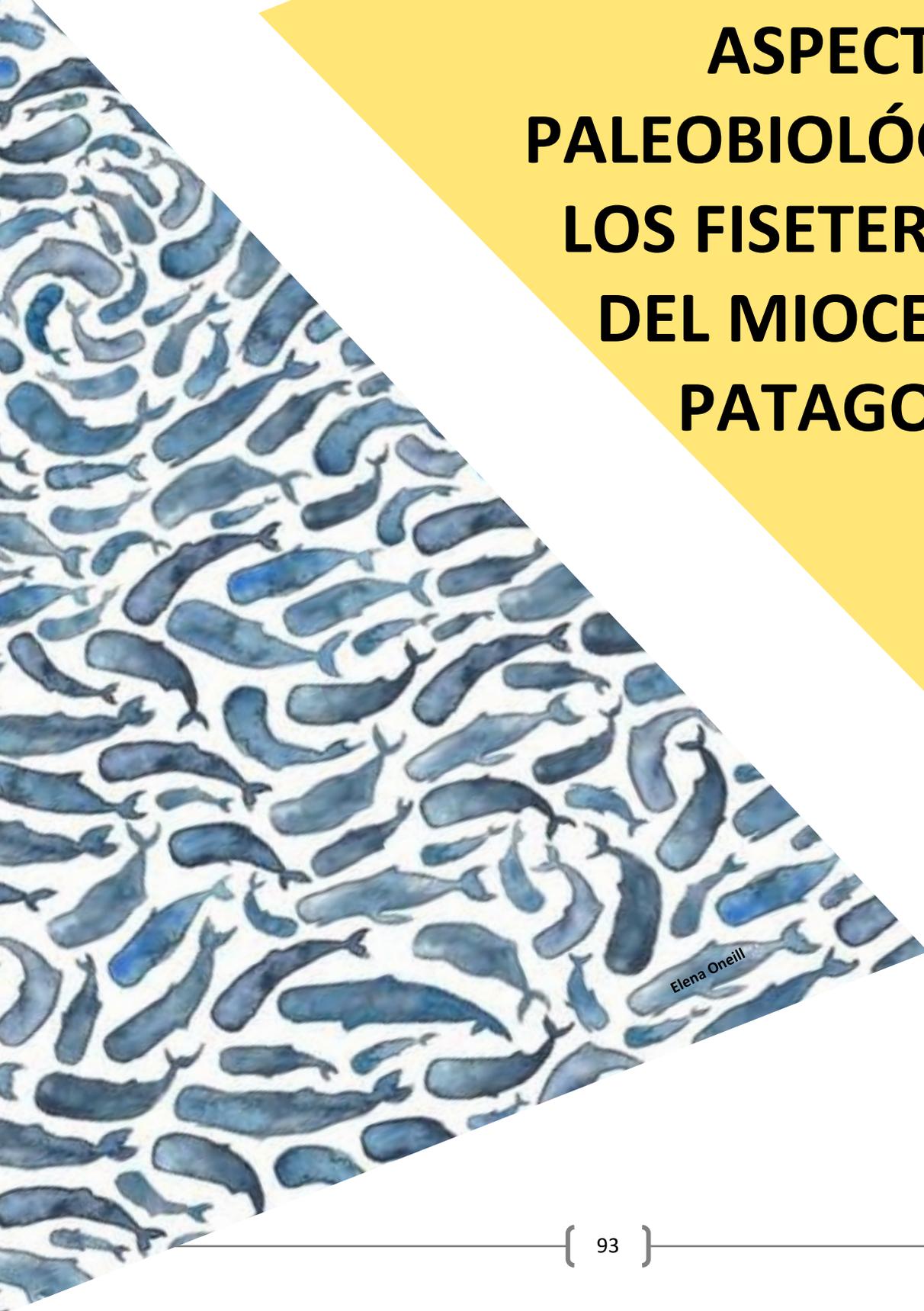
Kasuya (1973) fue el primero en analizar el potencial de la morfología del complejo tímpano-periótico para diferenciar especies de odontocetos actuales. En el caso de los fisetéridos Kasuya (1973) y Luo y Marsh (1996) brindaron algunas características diagnósticas para los especímenes no-kógiidos, como por ejemplo: la masividad del complejo tímpano-periótico, un gran osículo accesorio generalmente fusionado con el proceso anterior del periótico, una superficie de sutura ente los procesos posteriores de la bula y el periótico con crestas y canales, una *pars cochlearis* inclinada anteriormente, un proceso posterior cilíndrico que se hace cónico distalmente, un proceso anterior puntiagudo, una faceta bullar posterior cóncava, un MAI con forma cónica, y un proceso posterior doblado posteroventralmente formando un ángulo recto con el proceso superior (ver Fig. 4.17). Estos autores también remarcaron algunas diferencias entre *Physeter macrocephalus* y las especies del género *Kogia*, pero encontraron muy pocas diferencias entre *Kogia sima* y *Kogia breviceps*.

En el caso de las especies extintas, estudios previos han marcado la falta de variación interespecífica entre la morfología del tímpano-periótico dentro de los fisetéridos. Kellogg fue particularmente claro en este punto: *“It is remarkable how closely, except for minor modifications in the anterior process, this periotic resembles those of the living sperm whale, for the relative proportions and peculiarities of the various structures are essentially the same. (...) Minor variations in the contour of the articular facet on the posterior process are observable in the eleven periotics under consideration, but most of these may be attributed to the effects of erosion. (...) There is a very little variation in the general outlines of the pars cochlearis as seen from a ventral view in these eight periotics. Whatever differences are observable are of*

a minor nature” Kellogg, 1927:18 sic. Kasuya (1973) hizo una breve observación de los perióticos de *Orycterocetus* y *Aulophyseter morricei*, y propuso que ambos difieren sólo en el tamaño del proceso posterior. Estudios más modernos también han dudado sobre el uso de perióticos aislados para la identificación de especies extintas de fiseteroideos (Caviglia y Jorge 1980; Cozzuol 1996; Bianucci y Landini 2006) y también remarcaron que las mayores diferencias morfológicas fueron encontradas a nivel de familia (es decir, Physeteridae y Kogiidae; Luo y Marsh 1996; Velez-Juarbe et al. 2016). Además, la escasa variación intraespecífica de los huesos óticos entre los fiseteroideos (Fig. 5.10) se ve reflejada en la poca cantidad de caracteres morfológicos de estas estructuras en las matrices (representando alrededor de un 11% del total de caracteres; e.g. Lambert et al. 2016; Collareta et al. 2019; Paolucci et al. 2019).

Los análisis de señal filogenética sobre los caracteres del tímpano-periótico desarrollados en este capítulo (sección 5.1.1.1) mostraron valores debajo de 1, lo que sugiere que estos caracteres son independientes de las relaciones filogenéticas, reforzando la idea que dentro de Physeteroidea los huesos óticos no son diagnósticos a nivel de género o especie. En este grupo, el tímpano-periótico retiene muchos caracteres plesiomórficos y, por lo tanto, un valor diagnóstico en niveles taxonómicos de mayor jerarquía (por ejemplo, a nivel familia: Kogiidae y Physeteridae) o incluso entre kógidos y fiseteroideos no-kógidos. Por ejemplo, los perióticos de *Zygophyseter* y *Acrophyseter*, taxones filogenéticamente recuperados por fuera de la familia Physeteridae (e.g. Lambert 2008; Velez-Juarbe et al. 2015; Lambert et al. 2016; Collareta et al. 2017; Collareta et al. 2019; Paolucci et al. 2019), presentan muchas más diferencias anatómicas con los kógidos que con los fiseteridos. Todos los fiseteroideos no-kógidos (e.g. *Cozzuoliphyseter*, *Zygophyseter*, *Acrophyseter deinodon*, *Orycterocetus*) comparten una morfología del periótico muy similar: un MAI piriforme, una *pars cochlearis* globosa, un osículo accesorio grande, una fosa malear profunda y circular, un proceso posterior formando un ángulo recto con el cuerpo del periótico, y una superficie de contacto entre el proceso posterior del periótico y de la bulla timpánica con crestas y surcos (Fig. 5.10). Estas observaciones sugieren que, tal como sucede con los dientes, es poco confiable diagnosticar géneros o especies basados en perióticos aislados. Por lo tanto, hasta que se pueda poner a prueba empíricamente el valor sistemático del complejo tímpano-periótico (i.e. a través de la exploración de cráneos con perióticos asociados) se referirán todos los perióticos aislados del Mioceno de Patagonia como Physeteroidea indet. En este contexto, dada la falta de información diagnóstica en el material tipo de “*Preaulophyseter gualichensis*” (tanto en sus dientes como en su periótico), se acepta la hipótesis 2 (ob. 2), confirmando la identificación de estos materiales realizada en el Cap. 4 como Physeteroidea Indet.

CAPÍTULO 6: DIVERSIDAD Y ASPECTOS PALEOBIOLOGÍCOS DE LOS FISETEROIDEOS DEL MIOCENO DE PATAGONIA



Elena Oneill

CAPÍTULO 6: DIVERSIDAD Y ASPECTOS PALEOBIOLÓGICOS DE LOS FISETEROIDEOS DEL MIOCENO DE PATAGONIA

El análisis de la diversidad es clave para comprender la historia evolutiva de los grupos de organismos extintos (e.g. Slater et al 2010; Marx y Uhen 2010; Pol y Leardi 2015; Fischer et al. 2016; Vlachos et al. 2018; Magallanes et al. 2018; Marx et al. 2019; Bianucci et al. 2020; Pimiento et al. 2020; Sterli et al. 2021). El caso de los cachalotes es particularmente interesante dado que, al igual que los odontocetos platanistoideos, han contado con una gran diversidad pasada (Cozzuol 1993, 1996; Fordyce y de Muizon 2001; Bianucci & Landini 2006; Kimura et al. 2006; Lambert et al. 2008, 2010, 2016; Boersma & Pyenson, 2015; Velez Juarbe et al. 2015, 2016; Collareta et al. 2017, 2019, 2020; Paolucci et al. 2019, 2020; Benites Palomino et al. 2020, 2021) y en la actualidad se encuentran representados por muy pocas especies con hábitos muy específicos. Por otra parte, los estudios paleobiológicos conforman otro de los pilares que ayudan a interpretar cómo fue la evolución de un grupo dado (Vizcaíno et al. 2016). Los estudios paleobiológicos permiten reconstruir el modo de vida y los atributos biológicos (e.g. alimentación, locomoción) de organismos extintos (e.g. Radinsky 1987; Alexander 1989; Fernandez et al. 2000; Vizcaino y Milne 2002; Betz 2006; Vizcaíno et al. 2008, 2016; Bargo et al. 2009; Degrange et al. 2010; Friedman 2012; Pyenson y Vermeij 2016; Slater et al. 2010, 2017; Berta y Lanzetti 2020) y cómo estos han variado, o no, a lo largo del tiempo. Con este fin, se realizan comparaciones entre los taxones extintos y actuales cercanamente emparentados (homólogos vivos; e.g. Witmer 1995) o entre las especies extintas y organismos actuales que, por su tamaño, forma y/o hábitos de vida, sean comparables con ellos (análogos biológicos y/o mecánicos; e.g. Rudwick 1964; Vizcaíno et al. 2016).

Este capítulo, se organiza en apartados en los que se encuentran los objetivos específicos de cada uno y sus respectivas hipótesis de trabajo. El primero de ellos presenta, por primera vez, un análisis sobre la diversidad de los fiseteroideos. En los apartados siguientes se estudian diferentes aspectos paleobiológicos y se detallan las inferencias paleobiológicas realizadas sobre los cachalotes miocenos de Patagonia. Los resultados obtenidos se analizarán dentro de un contexto filogenético a fin de identificar patrones paleobiológicos que pudieron haber influenciado la historia evolutiva de los fiseteroideos.

6.1. Diversidad

6.1.1. Introducción

Uno de los componentes fundamentales de la diversidad es la diversidad taxonómica, entendida como el número de taxones en un lugar y tiempo determinados (Levinton 1988). A lo largo de todo este apartado, se utilizará el término diversidad en el sentido de la riqueza taxonómica.

La diversidad actual de cachalotes está representada por tres especies: dos de ellas pertenecen al género *Kogia* (Kogiidae) y una especie al género *Physeter* (Physeteridae). Estas especies tienen una distribución cosmopolita habitando todos los mares y océanos del mundo (Whitehead 2002; McAlpine 2014). Sin embargo, el registro fósil de los cachalotes documenta una gran cantidad de géneros monoespecíficos que tuvieron su auge durante el Mioceno y que habrían alcanzado su pico máximo de diversidad durante el Mioceno medio a tardío (e.g. Fordyce y de Muizon 2001; Velez-Juarbe et al. 2015; Lambert et al. 2016; Benites Palomino 2018; Lambert et al. 2020). Esta diversidad se encuentra representada en afloramientos miocenos de todo el mundo, principalmente en las costas del Mar Mediterráneo, del Mar del Norte, del Océano Atlántico Occidental, del Océano Pacífico Oriental y Occidental. Si bien existen algunos antecedentes publicados sobre la diversidad de fiseteroideos, como los antes mencionados, no se han realizado hasta el momento análisis en detalle de la misma a lo largo del tiempo y en las diferentes regiones del mundo. Es por este motivo que en esta sección se realizará una primera aproximación para interpretar los cambios en la diversidad de este grupo a lo largo de su historia evolutiva.

La diversidad taxonómica o “cruda” (Levinton 1988) se estima como el número de taxones para un período de tiempo determinado. La diversidad taxonómica depende de las ocurrencias del registro fósil y de los esfuerzos de muestreo que se realizan en los diferentes yacimientos fosilíferos. Diversos factores pueden alterar la preservación de un resto fósil, por ejemplo, los procesos geológicos que afectan a los sedimentos, los procesos tafonómicos, diagenéticos, e incluso erosivos que influyen directamente en el estado de conservación o preservación de los fósiles (Miller 2000). Por este motivo, existen varias aproximaciones metodológicas (e.g. *shareholder quorum*, *subsampling method*, Alroy 2010; corrección por formaciones portadoras, Barret et al. 2009; Pol y Leardi 2015) que pretenden minimizar, a través de correcciones, el sesgo presente en el registro fósil para lograr estimaciones más aproximadas a la diversidad real. Entre estas aproximaciones una de las más utilizadas y consensuadas es la corrección filogenética (diversidad filogenética en la literatura, Novacek & Norell 1982; Norell y Novacek 1992 a, b; Smith 1994; Pol y Leardi 2015; Miller et al. 2018). La diversidad filogenética corrige los recuentos de diversidad basándose en los linajes inferidos por los análisis filogenéticos (i.e. linajes fantasmas y extensiones de rango). Las diferencias halladas entre la diversidad taxonómica (o cruda) y la diversidad filogenética actúa como una estimación de la información que falta en el registro fósil del grupo analizado. En esta sección se estimará la diversidad taxonómica de los fiseteroideos con su corrección filogenética y se discriminará la diversidad por grupos taxonómicos y por regiones geográficas.

Objetivo específico e hipótesis de trabajo:

- 1) Analizar los patrones de diversidad taxonómica de los fiseteroideos desde el Oligoceno hasta la actualidad.

Hipótesis de trabajo: Los fiseteroideos tuvieron su mayor diversidad durante el Mioceno seguido por un brusco descenso. El pico máximo de diversificación coincide con cambios ambientales, principalmente con un aumento en la productividad primaria de los océanos.

6.1.2. Materiales y métodos específicos

6.1.2.1. Diversidad taxonómica

Para realizar los análisis de diversidad se tomaron los datos disponibles de la Paleobiology Database (PBDB) hasta el año 2020 (Fig 6.1.1A). Los mismos fueron minuciosamente analizados, utilizando una planilla de Excel a fin de discriminar en detalle la información contenida en ellos (Fig 6.1.1B). Los datos crudos de la PBDB incluyen 203 ocurrencias (i.e. presencia de las especies en una localidad determinada), de las cuales 74 corresponden a las especies actuales (50 para *P. macrocephalus*, 5 para *K. sima* y 19 para *K. breviceps*), y 67 a especies cuya denominación ha sido objeto de debate dado que han sido nominadas con base en materiales muy fragmentarios o con escaso valor diagnóstico (e.g. dientes aislados). Dentro de estas ocurrencias se encuentran todas las especies de los géneros *Hoplocetus* y *Scaldicetus* y las especies *Kogiopsis floridana* (Kellogg 1929), “*Idiorophus*” *bolzanensis* (Hampe 2006), *Aulophyseter mediatlanticus* (Cope 1895), *Physeter vetus* (Leidy 1869), *Physeter antiquus* (Gervais 1849), *Orycterocetus quadratidens* (Leidy 1853), *Orycterocetus cornutidens* (Leidy 1853), *Physeterula neolassicus* (Veatch y Stephenson 1911). De las 62 ocurrencias restantes, 4 corresponden a especies recientemente descritas, que han sido publicadas durante el desarrollo de esta tesis y que por lo tanto no han sido incluidas en ella. Estas especies son *Rhaphicetus valenciae* (Lambert et al. 2020), *Scaphokogia totajpe* (Benites-Palomino et al. 2020) y *Platyscaphokogia landinii* (Collareta et al. 2020). Las especies patagónicas están representadas por una ocurrencia cada una, con excepción de *Cozzuliphyseter rionegrensis* la cual no está incluida entre los datos tomados de la PBDB. La PBDB no incluye ninguna ocurrencia para esta especie dada la ambigüedad en la edad de la Formación Gran Bajo del Gualicho.

Como segundo paso, se realizó una nueva tabla (Fig 6.1.1C, ver Apéndice: Tablas 1.7-1.12) en la que se removieron todos los taxones cuya asignación ha sido cuestionada y se agregó el taxón patagónico *Cozzuliphyseter rionegrensis*. Por otro lado, para utilizar las mismas unidades temporales al momento de realizar las comparaciones, todas aquellas edades no específicas (i.e. Mioceno, Mioceno temprano, Mioceno medio, Mioceno tardío, Plioceno tardío, etc.) fueron ajustadas a sus pisos siguiendo las edades utilizadas en el análisis de señal filogenética realizado en esta tesis (ver Apéndice: Tabla 1.4). Con base en los ajustes realizados sobre la última tabla obtenida, se reunió la información de las ocurrencias y de la cantidad de especies por piso en dos nuevas tablas (Apéndice: Tablas 1.7-1.12) y se realizaron las curvas de diversidad en tablas de Excel. Por último, las curvas de

diversidad fueron discriminadas por clados y áreas geográficas para evaluar su contribución en el total de la diversidad de los fiseteroideos.

6.1.2.2. Diversidad filogenética

La diversidad taxonómica observada (que es solo el mínimo estimado de la diversidad real) fue corregida mediante el método filogenético (e.g. Norell y Novacek 1992 a, b; Pol & Leardi 2015). Para ello se utilizaron las topologías resultantes del análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y utilizando los caracteres multiestado como ordenados (ver Capítulo 5; Fig. 5.8). Estas topologías fueron seleccionadas por sobre las demás dado que en ellas se reconocen los tres clados principales que se recuperan consistentemente dentro de Physeteroidea (*Macroraptores*, *Physeteridae* y *Kogiidae*) y la posición de *Diaphorocetus* está resuelta. Las ramas del árbol se contabilizaron para cada rango temporal incluyendo linajes fantasmas y extensiones de rango dentro del conteo (*sensu* Norell 1992; ver Apéndice: Tabla 1.7-1.12). El número de taxones para cada rango temporal resultó el mismo para ambas topologías, por lo que se seleccionó arbitrariamente una de ellas para realizar las figuras de esta sección. De esta manera se obtuvieron una X cantidad de taxones para cada rango temporal los cuales fueron estimados con base en la hipótesis filogenética aquí utilizada, obteniéndose de esta manera la corrección filogenética de la diversidad.

6.1.3. Resultados

La curva de diversidad taxonómica (Fig. 6.1.2A) indica un aumento de la riqueza específica a partir del Aquitaniano con un primer pico en el Langhiano. Luego de este aumento, ocurre una disminución hacia el Serravaliano seguido de un segundo pico durante el Tortoniano que alcanza el mismo nivel que en el Langhiano. A partir del Messiniano comienza un declive en la diversidad que se estabiliza hacia el Pleistoceno temprano. Este análisis indica que hacia finales del Mioceno temprano ocurre un aumento de la diversidad taxonómica seguido de una disminución hacia finales del Mioceno tardío. Estos resultados son consistentes con los expresados por otros autores (e.g. Fordyce y de Muizon 2001; Velez-Juarbe et al. 2015; Lambert et al. 2016; Lambert et al. 2020; Benites Palomino 2018) los cuales sugieren que el mayor pico de riqueza específica de los Physeteroidea habría ocurrido durante el Mioceno medio-tardío. La diversidad filogenética (Fig. 6.1.2B) muestra una curva con un comportamiento similar a la diversidad taxonómica ya que ambas presentan dos picos máximos y un declive entre medio de ellos seguido de un posterior descenso que se continúa con un período de estabilidad que llega hasta la actualidad. Durante el Chattiano la diversidad filogenética de fiseteroideos aumenta y alcanza su punto máximo durante el Burdigaliano. Este primer pico de diversidad es seguido de una caída hacia el Langhiano, que coincide con uno de los picos máximos de la diversidad taxonómica, y es seguida por un segundo incremento en sus valores, apenas menor que el pico anterior, durante el Serravaliano. A partir de ese momento la diversidad disminuye hasta alcanzar la estabilidad a partir del Pleistoceno temprano. En resumen,

la diversidad filogenética señala un primer máximo de diversidad durante el Mioceno temprano y un segundo en el Mioceno medio, mientras que la diversidad taxonómica muestra el primer máximo en el Mioceno medio y el segundo hacia el Mioceno tardío. Lo reflejado por la diversidad filogenética difiere de las hipótesis previas (Fordyce y de Muizon 2001; Velez-Juarbe et al. 2015; Lambert et al. 2016; Lambert et al. 2020; Benites Palomino 2018) en las que se ha propuesto que la máxima diversidad de fiseteroideos ocurriría entre el Mioceno medio y tardío.

El análisis de la diversidad taxonómica discriminada en los grandes clados de fiseteroideos (Fisetéridos, Kógidos y *Macroraptores*; Fig. 6.1.2 B-D) sugiere que desde el Aquitaniano la diversidad taxonómica de los fisetéridos comienza a incrementarse y alcanza su pico máximo en el Langhiano (Fig. 6.1.2 B), seguido por un declive que culmina en el Serravaliano. Posteriormente, se registran dos incrementos en la riqueza específica que ocurren durante el Tortoniano y el Zanclicano, respectivamente, interrumpidos por un valle en el Messiniano cuando no se registran especies para esta familia. La estabilidad en cuanto a riqueza específica, es alcanzada por este clado a partir del Piacenziano y continúa hasta la actualidad. Esta diversidad está representada por una única especie: *Physeter macrocephalus*. La diversidad de los fisetéridos ha fluctuado a lo largo del Mioceno, teniendo su máximo en el Mioceno medio y su mínimo hacia fines del Mioceno tardío. A diferencia de lo anteriormente expuesto, la diversidad filogenética indica que la mayor diversidad de fisetéridos ocurrió en el Burdigaliano y, desde entonces, habría disminuido paulatinamente hasta alcanzar la estabilidad antes mencionada a partir del Messiniano. Es interesante destacar que, durante el Zanclicano, la diversidad taxonómica muestra la presencia de dos especies mientras que hay solo una especie estimada para la diversidad filogenética. Esto ocurre porque para el Zanclicano el registro de la PBDB indica dos ocurrencias (una de Estados Unidos y otra de Inglaterra) de la especie de fisetérido *Physeterula dubusii*. La correcta identificación de estos materiales escapa a los objetivos de este trabajo de tesis y por lo tanto se los ha considerado según los criterios de la PBDB solo para el análisis de la diversidad taxonómica.

La curva de diversidad de los kógidos muestra un patrón diferente al de los fisetéridos. Al igual que estos últimos, los kógidos registran un aumento paulatino de su diversidad taxonómica desde el Aquitaniano (Fig. 6.1.2 C). Desde el Burdigaliano hasta el Serravaliano esta diversidad se mantiene estable y en el Tortoniano alcanza el pico máximo. Durante el Messiniano la diversidad disminuye y luego se incrementa hacia el Zanclicano cuando alcanza nuevamente valores máximos. Estos valores se mantienen estables hasta el Piacenziano cuando la diversidad disminuye nuevamente y alcanza, posteriormente, una estabilidad a partir del Pleistoceno temprano que se mantiene hasta la actualidad. Esta estabilidad está representada por las únicas dos especies actuales: *Kogia sima* y *Kogia breviceps*. La curva de diversidad taxonómica de los kógidos indica que la riqueza específica estuvo representada por períodos de crecimiento y de estabilidad, observándose el pico máximo de diversidad durante el Mioceno tardío y Plioceno temprano. La diversidad filogenética muestra, a diferencia

de los fisetéridos, un patrón similar en la curva que comienza con un período de estabilidad durante el Burdigaliano y el Langhiano seguido por un pico máximo de diversidad en el Serravaliano. Luego la diversidad disminuye hasta el Zanciano, donde se produce un pequeño incremento, seguido de una disminución hasta alcanzar una nueva estabilidad a partir del Pleistoceno temprano. Si bien la diversidad taxonómica muestra una mayor riqueza específica de kógididos hacia el Mioceno tardío, la diversidad filogenética indica que la mayor diversidad del grupo habría ocurrido en el Mioceno medio.

En el clado de los *macroraptores* o superdepredadores la diversidad taxonómica se incrementa desde el Burdigaliano y durante el Langhiano habrían alcanzado una diversidad máxima que se mantuvo estable hasta el Tortoniano (Fig. 6.1.2 D). A partir de entonces su diversidad disminuye hasta llegar a su valor mínimo en el Zanciano. Esto indicaría que los *macroraptores* fueron más diversos durante el Mioceno medio y parte del tardío. La diversidad filogenética muestra que el pico máximo de diversidad de este clado habría acontecido durante el Burdigaliano. Luego esa diversidad habría disminuido hacia el Serravaliano y esa disminución habría sido seguida por otro pico de gran diversidad, de menor magnitud que el anterior, durante el Tortoniano. Es interesante resaltar que la menor diversidad filogenética estimada ocurre durante el período de mayor riqueza taxonómica, es decir, durante el Mioceno medio-tardío. A su vez, la diversidad filogenética indica que este clado habría tenido dos momentos de mayor diversidad uno en el Mioceno Temprano y otro en el Mioceno Tardío.

Es interesante destacar que kógididos, fisetéridos y *macroraptores* comenzaron a diversificarse durante el Mioceno temprano, pero que a partir de entonces la diversidad de fisetéridos ha disminuido de manera constante hasta llegar a la diversidad actual, con una sola especie como su representante viviente. El comportamiento del clado *macroraptor*, por otro lado, muestra un importante descenso en su diversidad durante el Mioceno medio, con una posterior recuperación de la misma hacia el Mioceno tardío, momento en el cual su diversidad vuelve a disminuir para no recuperarse. Un comportamiento similar muestran los kógididos, quienes presentan su mayor diversidad hacia el Mioceno medio con un gran declive seguido de una pobre recuperación en el Mioceno tardío. Hacia el Plioceno continúa el descenso en su diversidad hasta alcanzar el número de dos especies actuales.

El análisis de la diversidad taxonómica de fiseteroideos teniendo en cuenta la distribución geográfica de los registros y ocurrencias (Fig. 6.1.3 A, B) sugiere un sesgo de sobremuestreo en algunas regiones (principalmente las costas de Bélgica en el Mar del Norte, los márgenes del Océano Pacífico Oriental -Perú y Estados Unidos-) y la casi ausencia de muestreo en otras (e.g. Atlántico Sur Oriental), por lo que sus resultados deben tomarse cautelosamente. Las curvas de diversidad de registros en las costas del Mar del Norte muestran un máximo de diversidad entre el Burdigaliano y el Serravaliano. Estos registros provienen principalmente de las costas de Bélgica, de donde se han recuperado al menos 4 taxones de fiseteroideos (*Physeterula*,

Thalassocetus, *Eudelphis* y *Placoziphius*). La región del Océano Pacífico Norte Oriental (principalmente las costas de EE.UU.) presenta varios registros en el Langhiano. La región del Pacífico Sur Oriental (representada por los registros de las costas de Perú) presenta el máximo de diversidad de especies en el Tortoniano. La región del Océano Atlántico Sur Occidental, representada por los registros de Argentina presenta un máximo de dos especies para el Burdigaliano (*Diaphorocetus poucheti* e *Idiorophus patagonicus*). Estas especies fueron descritas con base en materiales craneanos de gran valor taxonómico y paleobiológico. En este punto es importante aclarar que hay pocos registros fósiles, a nivel mundial, de fiseteroideos con más de 18 M.a. de antigüedad y que en la Patagonia argentina se halla el registro fósil más importante de Sudamérica y del mundo para el Mioceno temprano.

La cantidad de ocurrencias (i.e. registro de las especies en un lugar determinado) registradas en la PBDB (Fig. 6.1.3B) mostró dos picos principales: el primero ocurre en el Langhiano y el segundo en el Holoceno. Durante el Tortoniano también se observa un pico en la diversidad taxonómica pero la misma desciende hacia el Holoceno. El pico de ocurrencias durante el Langhiano se vincula al registro de diferentes taxones pertenecientes, como mínimo, a 9 especies de cachalotes extintos (*Albicetus*, *Idiophyseter*, *Aulophyseter*, *Thalassocetus*, *Placoziphius*, *Orycterocetus*, *Brygmophyseter*, *Eudelphis* y *Physeterula*) cuyos registros corresponden a las costas de Estados Unidos, Bélgica y Japón. Por el contrario, el pico de ocurrencia en el Holoceno se debe al registro de las 3 únicas especies actuales de cachalotes (*Physeter macrocephalus*, *K. sima* y *K. breviceps*), las cuales presentan una amplia distribución geográfica y hay registros de sus varamientos en numerosas regiones del mundo (Whitehead 2002; Pimper et al. 2008; Degradi et al. 2011; McAlpine 2014; Maio et al. 2017; Autenrieth et al. 2017; Mazzariol et al. 2018; Kumar et al. 2018; Bordin et al. 2020; Ramos et al. 2020).

6.2. Largo corporal

6.2.1. Introducción

El tamaño corporal es una de las características más importantes de un organismo dado que influencia aspectos fundamentales tales como su forma, su biomecánica, su fisiología y sus relaciones ecológicas para/con la comunidad de la cual forma parte (e.g. Kleiber 1932; Jarman 1974; Damuth y MacFadden 1990; Nee et al. 1991; Fariña et al. 1997; Lessa et al. 1997; Schreer y Kovacs 1997; Vizcaíno et al. 2016; Ferrón et al. 2017). Muchos estudios clásicos han utilizado a los cetáceos actuales como extremos máximos de tamaño corporal (e.g. Calder 1984; Schmidt-Nielsen 1984; Evans et al. 2012) comparándolos con algunos dinosaurios saurópodos (Sander et al. 2011). Incluso los cetáceos actuales más pequeños suelen presentar grandes tamaños en comparación con otros mamíferos terrestres. Las menores restricciones al tamaño corporal derivadas del soporte que brinda la mayor densidad del medio acuático o el control de la flotabilidad en la columna de agua, el incremento en la productividad

primaria de los océanos, la termorregulación (regla de Bergmann), y/o el comportamiento migratorio son algunas de las causas que se han vinculado con el desarrollo de tamaños corporales colosales en los cetáceos (e.g. Slijper 1962; Clauset 2013; Torres-Romero et al. 2016; Pyenson y Vermeij 2016).

En los cetáceos extintos y en los mamíferos acuáticos en general, la estimación del tamaño corporal presenta grandes desafíos ya que la mayoría de las estimaciones utilizadas en los mamíferos terrestres no pueden ser aplicadas en estos grupos. Por ejemplo, las estimaciones más utilizadas para calcular el tamaño corporal en mamíferos se basan en las dimensiones de los molares y/o en el área de la sección transversal de sus miembros (Gingerich et al. 1982; Gingerich et al. 1990; Van Valkenburgh 1990; Farlow et al. 2005; Vizcaino et al. 2006b). Sin embargo, sus dientes son altamente derivados y solo están presentes en los odontodetos. Por otro lado, los miembros de los cetáceos perdieron la capacidad de soportar su propio peso e incluso los miembros posteriores se redujeron en extremo. En conjunto, estas características hacen que estas metodologías resulten difícilmente aplicables en este grupo de mamíferos.

En los mamíferos marinos la estimación más frecuente del tamaño corporal se basa en la longitud corporal total (LT; Mackintosh y Wheeler 1929; Norris 1961; Churchill et al. 2014; Castelblanco-Martínez et al. 2013; Pyenson y Sponberg 2011). En los cetáceos el LT tiene la ventaja de ser una medida lineal comparable entre todas las especies y está ampliamente disponible en la literatura como resultado de la época de caza ballenera. La masa corporal, por el contrario, es extremadamente difícil de medir sobre todo en aquellos cetáceos que superan los 100 Kg. (Gambell 1970; Lockyer 1976). Además, la masa corporal presenta una gran variación diaria, sexual, estacional y geográfica, por lo que se encuentra influenciada por la biología del animal (Van Valkenburgh 1990). En cambio, la LT es una medida menos variable que ha sido estandarizada por los cetólogos y es generalmente registrada en los varamientos de cetáceos actuales. Con base en lo anteriormente expuesto, en esta tesis se utilizará el LT para estimar el tamaño corporal de los cachalotes del Mioceno de Patagonia.

En los últimos años se han desarrollado diferentes aproximaciones metodológicas que permiten estimar el LT en los cetáceos modernos o Neoceti. Una de las más aprobadas y utilizadas son las ecuaciones de regresión basadas en medidas craneales (Bianucci et al. 2008; Pyenson y Sponberg 2011; Lambert et al. 2010). Una particularidad que presenta el cráneo de los neocetos es que su caja craneana suele ser mucho más robusta que el rostro y, por lo tanto, difícilmente se encuentra deformada y se preserva con mayor frecuencia que otras regiones en el registro fósil (Uhen y Pyenson 2007; Fordyce 2009a). Estas características señalan a la caja craneana como una región confiable sobre la cual tomar las medidas para estimar el LT. Pyenson y Sponberg (2011) realizaron un estudio metodológico exhaustivo para estimar el LT en Neoceti fósiles donde integraron modelos de regresión con información filogenética con base en un muestreo amplio de taxones y medidas craneanas. Como resultado propusieron una serie de ecuaciones de regresión ajustadas a cada grupo de neocetos.

Para el caso de los fiseteroideos también se han desarrollados ecuaciones específicas de regresiones lineales que contemplan también medidas craneales (Lambert et al. 2010; Boersma y Pyenson 2015). Todas esas ecuaciones serán implementadas en esta sección para estimar el LT en los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia.

El objetivo específico de esta sección es:

- 1) Estimar el largo corporal total de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia: Hipótesis de trabajo: Los fiseteroideos miocenos patagónicos eran formas pequeñas a medianas.

6.2.2. Materiales y Métodos específicos

Para estimar el LT de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia se utilizaron las siguientes medidas craneales:

1. Ancho bicigomático (BIZYG)
2. Largo cóndilo-basal (LCB)
3. Ancho del cráneo a través de las muescas anteorbitales (MAO)

Estas medidas fueron incorporadas en las ecuaciones de regresión de Lambert et al. (2010), Pyenson y Sponberg (2011) y Boersma y Pyenson (2015). La ecuación de Lambert et al. (2010) puede leerse de la siguiente manera:

$$LT = 4.23 \times BIZYG + 222.04 + LCB$$

donde LT es la longitud total, LCB es el largo cóndilo-basal de cráneo, y BIZYG es el ancho bicigomático.

La ecuación de Pyenson y Sponberg (2011) contiene solo la medida del ancho bicigomático del cráneo y se formula como sigue:

$$\log_{10}(LT) = 0.92 \times (\log BIZYG - 1.68) + 2.64$$

Dado que el ejemplar de *Idiorophus patagonicus* carece de ambos procesos cigomáticos y de la mayor parte del *cranium*, se recurrió a las ecuaciones de Boersma y Pyenson (2015) quienes calcularon el LT de *Albicetus oxymycterus* utilizando el ancho del cráneo a través de las muescas anteorbitales (MAO). La primera ecuación de Boersma y Pyenson (2015) determina el límite estimado inferior de largo corporal y su ecuación es la siguiente:

$$LCB = (2.51) \times MAO + 2.84$$

Luego con LCB ya calculado se procede a la siguiente ecuación:

$$LT = (3.4) \times LCB + 161$$

La segunda ecuación utilizada por Boersma y Pyenson (2015) brinda el límite estimado superior para el LT y tiene en cuenta un posible sesgo de medida respecto a la longitud del rostro, dado que es una zona del cráneo muy frágil que no suele

encontrarse completamente preservada en los ejemplares fósiles. De la misma manera que en la primera ecuación, se estima el LCB de la siguiente forma:

$$(\text{LCB} - \text{Longitud del rostro}) = (0.634) \times \text{MAO} + 31.2$$

Con ese valor calculado, la segunda ecuación nos da como resultado la longitud corporal total:

$$(\text{LT} - \text{LCB}) = (6.33) \times \text{MAO} + 31.2$$

Por último, para evaluar la evolución del tamaño corporal en los Physeteroidea en un contexto filogenético se optimizó el LT (calculado a través del ancho máximo del cráneo) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados (Tree 0 del TNT), la cual fue elegida arbitrariamente entre las dos resultantes. Para esto, se estimaron los LT de todos los restantes fiseteroideos utilizando la ecuación de Lambert et al. (2010) que requiere el ancho máximo del cráneo (carácter 9 de la matriz filogenética; ver Apéndice). Se discretizó el carácter del LT como sigue: el estado (0) corresponde a una longitud corporal menor a 3.5m (BIZYG < 40 cm); el estado (1) a una longitud corporal entre 3.5 y 5.5 metros (BIZYG entre ≥ 40 y < 60 cm); el estado (2) corresponde a una longitud corporal entre 5.5 m y 8.5 m (BIZYG entre ≥ 60 y < 100 cm); y, por último, el estado (3) a una longitud corporal mayor a 8.5 m (BIZYG ≥ 100 cm). De este modo, los cachalotes que presentan una longitud corporal de 3.5 m o menos se consideran formas de pequeño tamaño, aquellos que tienen una longitud corporal entre 3.5 y 8.5 metros se los consideran formas medianas (mediano-chico -entre 3.5 y 5.5 m- y mediano-grande -entre 5.5 y 8.5 m-), mientras que los ejemplares que superan los 8.5m se los considera como formas de gran tamaño o gigantes.

Siguiendo la misma metodología utilizada en el Capítulo 5 para calcular la señal filogenética de los caracteres morfológicos del complejo tímpano-periótico, se utilizó el paquete de R Phylosignal para analizar la señal filogenética del largo corporal en los fiseteroideos.

6.2.3. Resultados

El LT estimado para *Diaphorocetus*, mediante la aplicación de la aproximación propuesta por Pyenson y Sponberg (2011), dio como resultado 3.46 m, mientras que con la ecuación de Lambert et al. (2010) el LT fue de 3.25 m. La diferencia entre ambas estimaciones podría deberse a la condición fragmentaria del rostro. Estos resultados indican que la longitud corporal de *Diaphorocetus* se corresponde con un cachalote de pequeño tamaño.

El LT estimado de *Cozzuoliphyseter* fue de 3.7m aproximadamente con la ecuación de Lambert et al (2010) y de 4.37 m con la ecuación de Pyenson y Sponberg (2011). Cualquiera sea el caso, la longitud corporal de *Cozzuoliphyseter* se corresponde con la de un cachalote de pequeño a mediano tamaño.

Por su parte, para estimar el largo corporal de *Idiorophus patagonicus* se siguieron las ecuaciones de Boersma y Pyenson (2015) dada la condición fragmentaria de determinadas regiones del rostro que son sumamente importantes a la hora de calcular la longitud corporal total (como los procesos cigomáticos del escamoso en la caja craneal). Por este motivo, se calculó primero la LCB estimada del cráneo y luego, con base en esta medida y el ancho del rostro a la altura de las muescas anteorbitales, se calculó el LT. La LCB obtuvo valores entre 1.61m y 1.77m, mientras que el LT varió entre 7.08 m y 6.07 m. Estas medidas se corresponden con la longitud corporal de un cachalote de tamaño mediano-grande.

El mapeo de la longitud corporal en la filogenia (Fig. 6.2.1) muestra que no hay un patrón lineal de incremento o disminución del tamaño corporal dentro de los Physeteroidea si no, por el contrario, un patrón complejo. Este patrón concuerda con el análisis de Boersma y Pyenson (2015) para los cachalotes, pero también para otros cetáceos (e.g. Slater et al. 2017). El pequeño tamaño corporal caracteriza al clado de los kógidos en el que ninguno de sus miembros supera los 3,5 metros de longitud corporal (Velez-Juarbe et al. 2015). Por otro lado, los *macroraptores* presentan un gran espectro de largos corporales que va desde formas pequeñas, como es el caso de *Acrophyseter robustus*, formas medianas, como *Zygophyseter* (7 m) y *Acrophyseter deinodon* (4,3 m), y formas de gran tamaño como *Livyatan* (13,5 m). Los fisetéridos también presentan una diversidad de tamaños corporales, siendo la mayoría formas medianas (entre 3,5 y 8,5 m) con una única especie que alcanza el gigantismo (más de 8,5 m): *Physeter macrocephalus*. Es importante destacar que las especies patagónicas presentan un rango intermedio de longitud corporal. *Diaphorocetus* y *Cozzuliphyseter* se caracterizan por ser formas de pequeñas a medianas, mientras que *Idiorophus* sería mediana-grande, siendo hasta el momento la especie más grande de fisetérido y la segunda de fiseteroideo (después de *Livyatan* sp., Piazza et al. 2018) registrada para Patagonia. Los resultados obtenidos indican que el gigantismo se adquirió de forma convergente en dos clados: los *macroraptores* y los fisetéridos con *Livyatan melvillei* y *Physeter macrocephalus*, respectivamente.

El análisis de la señal filogenética del largo corporal mostró un valor de K por debajo de 1:

	K	PIC.variance.obs	PIC.variance.rnd.mean	PIC.variance.P	PIC.variance.Z
Largo corporal	0.09560832	0.4949413	0.6870516	0.2157842	0.8144899

Esto indica una independencia del largo corporal respecto de las relaciones filogenéticas (i.e. las variaciones morfológicas observadas presentan baja correlación con la filogenia bajo el supuesto browniano de evolución de los caracteres).

6.3. Estimación de la madurez física

6.3.1. Introducción

La determinación de la madurez física (u osteológica, entendida como el cese del crecimiento y la fusión de los elementos óseos del cráneo y/o las epífisis vertebrales) en los mamíferos es esencial para entender la dinámica de sus poblaciones (Caughley 1977; Evans y Hindell 2004). Este conocimiento permite estimar información ecológica y fisiológica como su demografía, su tasa de crecimiento poblacional, la estructura poblacional y la edad promedio a la que se alcanza la madurez sexual y física de los individuos (Langvatn 1995). Los parámetros generalmente utilizados para determinar la edad (i.e. madurez sexual y/o física del animal) pueden, además, aportar información sobre la salud general de los individuos, su historia reproductiva e incluso los factores ambientales que afectaron de alguna manera el crecimiento, la salud y la reproducción de estos individuos (Lockyer 1995).

Tradicionalmente la madurez sexual y/o física de los mamíferos se estima usando criterios como la longitud corporal, el peso del cristalino, el grado de cierre de las suturas craneales, el desgaste de los dientes o el número de cuerpos *albicans* (Laws 1952; Evans y Robertson 2001). Varios de estos criterios son aplicados en los mamíferos marinos, entre ellos los cetáceos, para estimar edades relativas (o fisiológicas) de estos animales. Entre los más utilizados actualmente en los cetáceos, especialmente cuando solo se dispone de información osteológica y/o dentaria, se encuentra el conteo de líneas de crecimiento en los dientes, el grado de cierre de las suturas craneales, y de fusión de epífisis vertebrales (e.g. Perrin 1975; Rommel 1990; Galatius 2009; Hazelkorn et al. 2020).

En el siglo XIX algunos zoólogos habían descrito e ilustrado una serie de líneas en los dientes de los mamíferos marinos pero no habían logrado establecer su significado. Boschma (1938), analizando una serie de cortes longitudinales de dientes del cachalote gigante actual, fue el primero en establecer una relación entre estas líneas presentes en los dientes (i.e. líneas de crecimiento) y la madurez sexual y/o física de los mamíferos marinos. No obstante, no fue hasta los años '50 que esta metodología tomó protagonismo en este grupo, especialmente en los pinnípedos (Laws 1952), siendo actualmente la metodología más utilizada para estimar la madurez sexual y/o física en las especies actuales de mamíferos marinos.

Entre las ventajas que ofrecen los dientes para estimar la madurez sexual y/o física en los mamíferos marinos se destaca que, a diferencia de otras estructuras, son fáciles de coleccionar y de guardar en colecciones de museos y que no sufren remodelación. Además, las líneas de crecimiento se depositan a lo largo de toda la vida y pueden ser identificadas en dos tipos de tejidos: el cemento y la dentina. Dado que en los cetáceos el cemento se suele presentar como una capa externa muy delgada, el tejido más ampliamente utilizado es la dentina. A diferencia del cemento, las capas nuevas de dentina se van depositando en la parte más interna del diente rodeando la cavidad pulpar. Por lo tanto, las capas que primero se depositan en la vida del animal son las que se encuentran en los bordes más externos del diente (Hohn 2018). La línea

neonatal es aquella que se deposita en el momento del nacimiento y es tomada como el tiempo cero (Hohn et al. 1989). En las especies con crecimiento continuo de dientes, cómo los cachalotes, el desgaste también es continuo y muchas veces la línea neonatal se pierde. Por este motivo, la cuenta de líneas de dentina o cemento resulta en la estimación de la edad mínima posible. Asimismo, se ha observado que la distancia entre estas líneas de crecimiento disminuye a medida que se desacelera el crecimiento corporal con el avance de la madurez física (Hohn 2018). Con base en el estudio de formas actuales, se considera un mínimo de dos líneas de crecimiento anuales, una más delgada y una más gruesa, las que deben ser diferenciadas de otras líneas “accesorias” (Evans et al. 2002). Para evitar estas posibles confusiones se estableció el término “grupo de líneas de crecimiento” (GLG, por sus siglas en inglés: *Growth Layer Group*; Perrin y Myrick 1980). Este grupo de líneas de crecimiento (GLG a partir de aquí) es un conjunto de líneas que siguen un patrón cíclico con una repetición predecible. Esto no implica necesariamente que la depositación de un GLG corresponda con un período anual. Dado que los GLGs están controlados por la fisiología de cada animal, junto a ellos suelen aparecer las líneas accesorias que se relacionan con eventos que afectaron la depositación de las capas de dentina. Interpretar estas líneas accesorias podría servir para reconstruir los eventos que han acontecido durante la historia del individuo, tales como cambios en la tasa de crecimiento, eventos migratorios, reproductivos, cambios en la dieta o en el ambiente que habitan.

El conteo de los GLGs ha sido ampliamente aplicado en odontocetos (Kasuya y Matsui 1984; Hohn 1989, 1990, 1999; Myrick y Cornell 1990; Galatius et al. 2011; Hamilton y Evans 2018; Read et al. 2018) y en particular en el cachalote gigante actual *Physeter macrocephalus* (Nishiwaki et al. 1958; Ohsumi et al. 1963; Bow y Purday 1966; Evans y Robertson 2001; Ramos et al. 2001; Evans y Hindell 2004; Degradi et al. 2011; Pagh et al. 2016) cuya esperanza de vida va desde 60 a 90 años (Whitehead 2003). Nishiwaki et al. (1958) fueron los primeros en realizar un estudio exhaustivo sobre las líneas de crecimiento en dientes de cachalotes con base en una extensa muestra, compuesta tanto por dientes mandibulares como maxilares, de 88 individuos de esta especie (incluyendo machos y hembras adultas y algunas crías). Nishiwaki et al. (1958) establecieron que por cada año se depositaban dos líneas. Sobre esta base, concluyeron que los machos alcanzarían la madurez sexual a los 4 o 5 años (i.e. con 9 o 10 líneas en la dentina) mientras que las hembras llegan a la madurez sexual a los 4 años con aproximadamente 9 líneas. Ohsumi et al. (1963) realizaron otro estudio en donde recapturaron a varios ejemplares de *P. macrocephalus* marcados para determinar cuántos GLGs se depositaban en los tiempos entre capturas. Estos autores observaron que cada GLG estaba compuesto por una banda oscura y una clara. Como resultado del análisis de los dientes de los ejemplares recapturados, llegaron a la conclusión que se depositan menos de dos GLGs anuales en todos los ejemplares e incluso, en algunos individuos, la razón entre los años y GLGs era de aproximadamente 1. Por este motivo, establecieron que en un año se deposita un GLG (una banda oscura

y una banda clara). Según lo propuesto por Nishiwaki et al. (1958) la madurez sexual tanto de un macho como de una hembra sería alrededor de los 9 o 10 años (con 9 o 10 GLGs). Estudios posteriores (Ohsumi 1966; Best et al. 1984; Rice 1989; Evans y Hindell 2004) comprobaron que *Physeter macrocephalus* presenta una tasa de crecimiento lenta y que las hembras alcanzarían la madurez sexual entre los 10-13 años (aunque hay reportes de algunas hembras cursando embarazos a los 7 años) y la física entre los 35-60 años, mientras que los machos alcanzarían la madurez sexual entre los 18-21 años y la física entre los 70-80 años. Nishiwaki et al. (1963) también demostraron una correlación entre la madurez sexual y física, y la longitud corporal de *P. macrocephalus*. Por ejemplo, un macho de aproximadamente 13 metros y una hembra de 9 metros habrían alcanzado la madurez sexual, mientras que a un macho de 16 metros y una hembra de 11 metros de longitud corporal se los considera maduros físicamente. En el caso de los fiseteroideos extintos solo hay un antecedente disponible sobre la implementación del recuento de GLGs para determinar la madurez física, el cual se efectuó en un ejemplar fósil de cachalote del Plioceno de Estados Unidos (Physeteroidea Indet.; Gilbert et al. 2018).

El patrón de cierre de las suturas craneanas y/o fusión de las epífisis vertebrales/huesos de las aletas es actualmente otra de las herramientas más utilizadas en los cetáceos, tanto actuales como extintos, para determinar la madurez física de los individuos especialmente cuando no hay dentición disponible (e.g. Perrin, 1975; Calzada et al. 1997; Walsh y Berta 2011; Galatius et al. 2006; Moran et al. 2015). En el caso de los fiseteroideos, el criterio del grado de cierre de suturas craneales es el más utilizado para estimar de la madurez física en las especies extintas (e.g. Kellogg 1927; Collareta et al. 2017, 2019; Lambert et al. 2016, 2020). Sin embargo, estas estimaciones se basan en la información disponible de odontocetos delfínidos (e.g. trabajos sobre *Stenella* realizados por Perrin 1975) ya que hasta hoy se desconoce el patrón de cierre de suturas craneanas durante la ontogenia en *P. macrocephalus* o en *Kogia*.

Con base en lo anteriormente expuesto, el objetivo específico y las hipótesis de trabajo de esta sección son:

- 1) Determinar la madurez física (i.e. osteológica) de los ejemplares de fiseteroideos del Mioceno de Patagonia:

Hipótesis de trabajo 1: el conteo de GLGs y el grado de cierre de suturas craneales son útiles para determinar la madurez física en ejemplares fósiles y brindan resultados similares.

Hipótesis de trabajo 2: los especímenes fiseteroideos de Patagonia corresponden a individuos maduros físicamente.

6.3.2. Materiales y métodos específicos

Los especímenes utilizados en el análisis de madurez física son:

- el cráneo del holotipo de *Diaphorocetus poucheti* (MLP 5-6);

- el cráneo del holotipo de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2) y una vértebra lumbar;
- los cráneos del holotipo (MLP 62-XII-19-1) y paratipo (MLP 62-XII-18-1) de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* y las vértebras cervicales de su holotipo;
- un diente maxilar de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2);
- un diente del holotipo (MLP 62-XII-19-1) y otro del paratipo (MLP 62-XII-18-1) de *Cozzuoliphyseter rionegrensis*;
- un diente del ejemplar Physeteroidea Indet. MLP 76-IX-5-1 (ex holotipo de "*Preaulophyseter gualichensis*").

Toda vez que fue posible se aplicó tanto la metodología de conteo de GLGs como el análisis del grado de cierre de suturas craneales para estimar la madurez física (i.e. osteológica) de los fiseteroideos de Patagonia. Por un lado, en aquellos ejemplares que presentan sólo cráneo y/o cráneo y vértebras se aplicó el criterio del grado de cierre de suturas, de fusión de epífisis vertebrales y la evaluación de otros caracteres (superficie externa de los cóndilos occipitales, desarrollo relativo de crestas, entre otros) siguiendo las propuestas de Perrin (1975) y Galatius (2009). Por el otro, en el ejemplar MLP 76-IX-5-1 y en aquellos que presentan dientes preservados se aplicó la técnica de conteo de GLGs asumiendo la propuesta de Ohsumi et al. (1963) en donde cada GLG representa un año. Para esto, se realizó un corte longitudinal en cada uno de los dientes destinados para este análisis; luego se pulieron las superficies de corte y se contaron los GLGs mediante observación directa utilizando una lupa binocular (ver Capítulo 2).

6.3.3. Resultados

6.3.3.1. Método comparativo del grado de cierre de suturas craneales y de fusión de las epífisis vertebrales

El holotipo de *Diaphorocetus poucheti* presenta las suturas craneales (como la fronto-maxilar, exoccipito-escamosal, parieto-escamosal, basioccipital-basiesfenoides) no fusionadas completamente dado que, si bien están cerradas, son aún visibles. La superficie externa de los cóndilos occipitales es lisa, consistente con un estadio de madurez física correspondiente a un subadulto, equivalente a la Clase IV o V de Perrin (1975).

En el holotipo de *Cozzuoliphyseter* las suturas basioccipito-basiesfenoides, parieto-escamosal y fronto-parietal están cerradas pero son visibles, mientras que la sutura fronto-maxilar está abierta. El cráneo del holotipo es más pequeño en tamaño (ver Apéndice: Tabla 1.1) que el del paratipo; el surco alveolar tiene septos alveolares rudimentarios y la superficie externa de los cóndilos occipitales es lisa así como también la superficie del proceso articular del axis; los procesos transversos del axis están completamente fusionados y las epífisis de todas las vértebras se encuentran

anquilosadas; la sínfisis mandibular no se encuentra fusionada. Todas estas características sugieren que este individuo representa un estadio ontogenético subadulto (*sensu* Perrin 1975). Por el contrario, el cráneo del paratipo presenta las suturas basioccipital/basiesfenoides, parietal/escamoso y parietal/frontal totalmente fusionadas (esta última está abierta del lado izquierdo). Este cráneo es de mayor tamaño que el del holotipo, presenta crestas temporales más desarrolladas, la superficie de los cóndilos occipitales lisa y un surco alveolar sin septos rudimentarios. Estas características sugieren que este ejemplar representa un estadio ontogenético más avanzado correspondiente a un adulto, clase VI de Perrin (1975).

El ejemplar tipo de *Idiorophus patagonicus* presenta la sutura fronto-maxilar prácticamente abierta en vista lateral al igual que la maxilo-premaxilar. Sin embargo, la sutura maxilo-palatina es indistinguible. La sínfisis mandibular no se encuentra fusionada y en la vértebra lumbar puede observarse que la epífisis posterior no se encuentra fusionada al cuerpo vertebral ni presenta anquilosis. Esto indicaría que el animal no habría concluido su crecimiento (inmaduro físicamente) por lo que también su estadio ontogenético se corresponde con un estadio IV o V de Perrin (1975) o subadulto.

6.3.3.2. Método de conteo de GLGs

Los dientes analizados son, en su mayoría, aislados y presentan una única raíz abierta que indicaría un crecimiento dental continuo. La mayoría de las muestras son fragmentarias y no presentan ciertas partes del diente, como son el ápice de la corona y la parte más basal de la raíz. Es por este motivo que los GLGs contados en esta sección representan un mínimo estimado de la edad de estos especímenes. Es interesante destacar que en todas las muestras se observaron líneas accesorias (interbandeo) que en algunos casos hizo más dificultoso el conteo de las GLGs.

***Cozzuoliphyseter rionegrensis* MLP 62-XII-19-1 (holotipo):** Dado que el corte se realizó sobre el único diente aislado disponible, no se pudo determinar su ubicación dentro de la hilera dentaria. No obstante es probable que, con base en comparaciones con dientes del cachalote actual *P. macrocephalus* (Degradi et al. 2011, fig. 3C), este diente podría corresponderse con un diente mandibular. Los GLGs fueron contados en la dentina ya que su observación en el cemento resultó muy dificultosa. Se contaron 34 GLGs (Fig. 6.3.1A) lo cual arroja, por lo tanto, una edad mínima estimada de 34 años.

***Cozzuoliphyseter rionegrensis* MLP 62-XII-18-1 (paratipo):** se cortaron dos dientes aislados pertenecientes a este ejemplar (Fig. 6.3.1 B, C y D). Todos los dientes asociados al cráneo del paratipo son dientes muy fragmentarios que carecen de la región más apical de la corona, de la porción más basal de la raíz y de la capa de cemento externa. Por este motivo, y al igual que en el caso anterior, los GLGs fueron contados en la dentina. En uno de los dientes, que presenta la porción de la cavidad pulpar más completa, se han contado 8 GLGs (Fig. 6.3.1 B), mientras que en el diente más fragmentario se cuentan 10 GLGs (Fig. 6.3.1 C, D). Estas diferencias pueden

deberse a la carencia de la porción apical de la corona ya que, probablemente, se han perdido varios GLGs.

***Idiorophus patagonicus* MLP 5-2 (holotipo):** El diente maxilar cortado, que se ubica aproximadamente en el centro de la hilera dentaria, presenta un patrón de bandeo de la dentina complicado dado que se encontraron varias estructuras de osteodentina conocidas como piedras pulpares (Honh 2009). Aun así, se lograron identificar 17 GLGs en la dentina. Dado que el cemento se encuentra bien preservado en este diente y es de un ancho considerable, se contaron también sus GLGs, identificándose al menos 21 de ellos (Fig. 6.3.2 A, B).

Physeteroidea Indet. Ejemplar MLP 76-IX-5-1: El corte de uno de los dientes de este ejemplar carece de la porción más apical de la corona, de casi toda la raíz y de la capa externa de cemento. Por tal motivo, los GLGs se contaron en la dentina, identificándose al menos 15 de ellos (Fig. 6.3.2 C).

La información obtenida del análisis de las suturas craneales y el resultado del conteo de los GLGs se resume a continuación:

	Suturas craneales, epífisis vertebrales, osificación	Conteo de líneas de dentina o GLGs /edad mínima estimada
<i>Idiorophus patagonicus</i>	Suturas craneales y epífisis sin fusionar	21
<i>Diaphorocetus poucheti</i>	Suturas craneales sin fusionar	-
MLP 76-IX-5-1 ("Preaulophyseter gualichensis")	-	15
<i>Cozzuliphyseter rionegrensis</i> (holotipo)	Suturas craneales sin fusionar	34
<i>Cozzuliphyseter rionegrensis</i> (paratipo)	Suturas craneales sin fusionar y epífisis fusionadas	10

6.4. Reconstrucción del oído interno

6.4.1. Introducción

El oído interno es una de las regiones más estudiadas del sistema nervioso en los vertebrados y está formado por dos grandes porciones: la cóclea (o caracol por su estructura enrollada) que es la encargada de la audición y el sistema vestibular, formado por el vestíbulo y los canales semicirculares, que se encarga de la función del equilibrio. Las variaciones en la morfología de alguna de estas estructuras en las

diferentes especies de mamíferos son, generalmente, indicadores de variaciones en los rangos de audición y en los modos de locomoción (e.g. Ketten y Wartzok 1990; Ketten 2000).

En los cetáceos, como resultado de la transición del ambiente terrestre al acuático, todo el sistema de audición se modificó a lo largo de su historia evolutiva. Estos cambios han sido complejos ya que las propiedades físicas del sonido son muy diferentes en el aire y en el agua. Los primeros cetáceos terrestres, como *Pakicetusk*, presentaban un modo de audición similar al de otros mamíferos terrestres: el sonido, transmitido por el aire, ingresaba en el cuerpo del animal a través del meato auditivo externo y era captado por la membrana timpánica que conecta con los huesecillos del oído medio, los cuales transmiten el sonido hacia el oído interno y, luego, es transmitido por el nervio auditivo hacia el cerebro (e.g. Nummela et al. 2004, 2007). Sin embargo, este sistema de audición denominado de transmisión por aire o timpánica no es funcional en un medio acuático, ya que la presión generada por el agua que ingresa al organismo mediante el meato auditivo externo dificulta la capacidad vibratoria de la membrana timpánica. A diferencia de otros mamíferos terrestres, los pakicétidos (54 M.a.) presentaban un *involucrum* paquiesclerótico, es decir, un engrosamiento óseo en el hueso timpánico que le habría otorgado una capacidad vibratoria particular, favoreciendo la transmisión ósea del sonido en todos los linajes de cetáceos acuáticos (Nummela et al. 2007). Esto indica que los pakicétidos tuvieron cierta capacidad auditiva adaptada a la vida acuática. Sin embargo, las capacidades subacuáticas más específicas (e.g. aislamiento de los huesos del oído del cráneo, presencia de un foramen mandibular de gran tamaño) se habrían adquirido más tardíamente, en los basilosáuridos, hace cerca de 44 M.a. (Nummela et al. 2004, 2007; Mourlam y Orliac 2017).

Los cambios más drásticos en los cetáceos que conquistaron completamente la vida marina pelágica se relacionan con la reorganización de la transmisión del sonido a nivel del oído externo (e.g. con la pérdida del pabellón auricular y utilización de la mandíbula como conductor; Norris 1968) y del oído medio (con cambios en los tamaños y densidades de los huesecillos; Nummela 1999; Fig. 6.4.1 A). Por su parte, a nivel del oído interno, la cóclea se mantuvo sin grandes cambios pero los canales semicirculares muestra una clara reducción en el tamaño producto de la transición tierra-agua (Spoor et al. 2002; Spoor y Thewissen 2008). Esta reducción habría ayudado a disminuir la sobreestimulación de la porción vestibular del nervio vestibulococlear (VIII) ya que, en primer lugar, el modo de vida completamente acuático implica una liberación de la fuerza de gravedad y, en segundo lugar, el acortamiento del cuello restringió sustancialmente los movimientos de la cabeza (Spoor et al. 2002; Spoor y Thewissen 2008).

La audición es, probablemente, el sistema sensorial más importante en los cetáceos dado que los mismos utilizan el sonido para comunicarse, navegar, encontrar a sus presas y huir de posibles predadores. Mientras que los odontocetos han desarrollado un complejo sistema de biosonar (surgido hace alrededor de 32 M.a.

Geisler et al. 2014; Park et al. 2016; Geisler 2017) que les proporciona la capacidad de producir y recepcionar señales de carácter ultrasónicas (i.e. por encima de 20.000 Hz), los mysticetos producen y captan sonidos de baja frecuencia o infrasónicos (i.e. por debajo de 20 Hz; Ketten 1992, 2000). Varias características morfológicas cuantificables de la cóclea y, puntualmente, de su membrana basilar (membrana sobre la que se apoya la unidad funcional de la cóclea, el órgano de Corti) son importantes para estimar la frecuencia de audición. Esta estructura funciona como un resonador: cuanto más rígida es la membrana basilar más resonante es la misma. Mientras que las frecuencias más altas se codifican en la base de la cóclea, donde la membrana basilar es más angosta y gruesa, las frecuencias bajas se codifican hacia el ápice, donde la membrana es más ancha y delgada (Ketten y Wartzok 1990; Ketten 2000). En los Neoceti, la configuración de la membrana basilar y de las láminas espirales óseas que la sostienen determinan tres tipos morfológicos de cócleas: tipo I y tipo II, únicas de odontocetos y captan ultrasonidos de alta frecuencia, y tipo M para los mysticetos (Ketten 1992, 2000; Wartzok y Ketten 1999; Fig. 6.4.1B). La cóclea de tipo I suele ser baja, cuenta con menos de dos vueltas y se asocia a rangos de frecuencia por encima de los 100 kHz; generalmente está presente en animales costeros o que habitan en ríos (e.g. *Inia geoffrensis*, *Phocoena phocoena*) donde las aguas son más turbias y utilizan ultrasonidos de alta frecuencia y de corta longitud de onda para detectar objetos a corta distancia. La cóclea de tipo II es más alta, suele presentar más de dos vueltas y está asociada a rangos de frecuencia entre 40 y 80 kHz; este tipo es común entre las formas pelágicas (e.g. delfínidos y monodontoideos) y tendría mejor capacidad para receptar sonidos de bajas frecuencias, como las utilizadas para la interacción social, en donde la longitud de onda del ultrasonido es mayor y puede transportarse a grandes distancias. La membrana basilar de ambos tipos de cócleas tiende a ser rígida y las láminas espirales óseas suelen estar bien desarrolladas. La cóclea tipo M es normalmente ancha, con las vueltas superpuestas, la membrana basilar ancha y delgada, y las láminas óseas suelen estar más reducidas. Todas estas adaptaciones se relacionan con sonidos de baja frecuencias (infrasónicos). Ketten (1992) y Ketten y Wartzok (1990) proponen que el cachalote actual, *Physeter macrocephalus*, posee tanto una cóclea de tipo I como de tipo II (Ketten 1992) ya que numéricamente su cóclea correspondería al tipo I, pero su rango de frecuencias varía desde 0.1 a 30 kHz lo que la colocaría dentro del tipo II. Estos autores proponen que, probablemente, las estimaciones del rango de frecuencia auditiva están sesgadas al utilizar sólo la configuración de la espiral coclear y al no tener en cuenta la capacidad de resonancia total del oído interno. Por otra parte, es posible que el gran tamaño corporal alcanzado por esta especie o su hábito buceador altere de alguna manera la estructura de la cóclea. En su trabajo, Ketten y Wartzok (1990) propusieron una tercera configuración coclear para incluir la variabilidad observada en *Physeter* la cual comprendería cócleas con láminas espirales óseas bien desarrolladas, elevados valores de las razones calculadas para la membrana basilar, y altos rangos de audición ultrasónica.

En los últimos años se ha hecho un gran avance sobre el conocimiento de la anatomía de la cóclea de los cetáceos ya que es una de las pocas estructuras sensoriales que puede ser estudiada en ejemplares actuales y fósiles (Fleischer 1976; Luo y Eastman 1995; Luo y Marsh 1996; Geisler y Luo 1996; Ekdale y Racicot 2015; Ekdale 2016; Park et al. 2016, 2017a). La morfología de la membrana basilar puede ser estimada gracias al correlato óseo que la misma presenta en las láminas espirales óseas primaria y secundaria. Estas láminas óseas están generalmente bien preservadas formando las paredes axial y radial (o interna y externa, respectivamente) del canal coclear (e.g. Fleischer 1976; Court 1992; Meng y Fox 1995; Geisler y Luo 1996; Ruf et al. 2009; Macrini et al. 2010; Ekdale y Rowe 2011). La extensión de las láminas óseas ha sido utilizada como una buena aproximación de la rigidez de la membrana basilar. La lámina espiral ósea secundaria es una estructura delicada y en muchas ocasiones se encuentra rota. Sin embargo, como la base de la misma suele ser robusta, puede utilizarse para determinar la extensión de la membrana basilar a lo largo de la longitud de la cóclea. Gracias a estas estructuras, muchas de las características relacionadas con la audición pueden ser medidas también en las especies extintas, lo que representa una gran oportunidad para inferir las capacidades auditivas de los cetáceos extintos.

A pesar de presentar una morfología coclear particular, son pocos los estudios sobre el oído interno del cachalote gigante actual. Al igual que los zífidos, la cóclea de *Physeter* presenta un receso timpánico cuya función aún se desconoce (Park et al. 2017b). Park et al. (2019) propuso, por un lado, una convergencia evolutiva entre la cóclea de *Physeter* y la de los zífidos y, por el otro, una convergencia entre las cócleas de las especies del género *Kogia* y *Phocoenoides dalli* quien representa al único miembro de la familia Phocoenidae con hábitos pelágicos y buceadores que alcanzan una longitud corporal similar a *Kogia* (Jefferson 2014). Teniendo en cuenta que los fiseteroideos son el grupo más basal de los odontocetos y que se los ha relacionado históricamente con los zífidos (e.g. Muizon 1991; Fordyce 1994; Geisler y Sanders 2003), resulta sumamente importante analizar la morfología coclear de las formas más tempranas del grupo. Sin embargo, son pocos los trabajos que han incluido a fiseteroideos extintos en sus análisis (Ekdale 2016; Galatius et al. 2019). El estudio de la morfología coclear de los ejemplares fósiles más antiguos del grupo podría brindar información acerca de las condiciones auditivas que estos individuos presentaban en las etapas más tempranas de su evolución. Por este motivo, el objetivo específico y la hipótesis de trabajo de esta sección son:

- 1) Reconstruir la cóclea de dos fiseteroideos miocenos provenientes de las formaciones Gaiman y Gran Bajo del Gualicho e inferir sus posibles capacidades auditivas

Hipótesis de trabajo 1: Las frecuencias auditivas estimadas para los cachalotes miocenos son similares entre ellos y con otros fiseteroideos.

Hipótesis de trabajo 2: la morfología de la cóclea de los fiseteroideos miocenos indica que las modificaciones del sistema auditivo de los cachalotes se adquirieron tempranamente en la historia del grupo.

6.4.2. Materiales y Métodos específicos

Los materiales específicos utilizados en esta sección comprenden las reconstrucciones 3D de las tomografías del oído interno (cóclea y canales semicirculares; Fig. 6.4.2 A) de dos cachalotes miocenos patagónicos: el ejemplar MLP 76-IX-5-1 (Physeteroidea Indet.) de la Formación Gran Bajo del Gualicho (Mioceno, Rio Negro) y el ejemplar MPEF-PV-6074 (Physeteroidea gen. et sp. nov.) recuperado de la Formación Gaiman (Mioceno Temprano, Chubut).

Los parámetros considerados para estimar los rangos de frecuencias auditivas (Ketten y Wartzok 1990; Ekdale y Racicot 2015; Park et al. 2016; Fig. 6.4.2 B) de estos cachalotes patagónicos fueron:

-la extensión de la lámina espiral secundaria (expresada en porcentaje): se obtuvo dividiendo la longitud del canal coclear hasta la porción más apical de la lámina espiral secundaria por el total de la longitud del canal coclear;

-el paso axial: altura de la cóclea dividida por el número de vueltas de la misma;

-la relación o razón basal: altura de la cóclea dividida por el diámetro basal de la cóclea. Estas dos relaciones son negativamente proporcionales a la frecuencia auditiva;

-la inclinación coclear: altura de la cóclea dividida por la longitud del canal coclear, dividido por el número de vueltas;

-la razón entre radios (o grado de curvatura de la cóclea según Ekdale y Racicot 2015): radio de la cóclea en su base dividido por el radio de la cóclea en el ápice.

Manoussaki et al. (2008) descubrieron que la razón entre estos radios (i.e. radios de la cóclea en su base y en su ápice) estaba fuertemente correlacionada con el límite de audición de bajas frecuencias. Este límite se estimó utilizando la ecuación propuesta por Manoussaki et al. (2008):

$$f = 1507 \exp(-0.578[\rho-1])$$

donde f es el límite de audición de baja frecuencia estimado a 120 dB re 1 μ Pa en el agua y ρ es la razón entre radios.

Todos estos parámetros fueron calculados en los ejemplares miocenos patagónicos y los valores obtenidos se compararon con los valores de las especies actuales de fiseteroideos, *Kogia breviceps* y *Physeter macrocephalus*, que se encuentran en el material suplementario del trabajo de Park et al. (2016).

6.4.3. Resultados

Descripciones anatómicas del oído interno

Ejemplar MLP 76-IX-5-1: (Fig. 6.4.3 A; Tabla 1.13) Tanto la cóclea como los tres canales semicirculares están relativamente bien preservados. La cóclea presenta 2 vueltas aproximadamente (1.83 vueltas, ver Tabla 1.13) de manera similar a *Physeter macrocephalus*. La vuelta basal de la cóclea presenta un receso timpánico (expansión radial de la escala timpánica) similar al que se encuentra en *Physeter*, pero menos

desarrollado que el observado en algunos mysticetos balaenopteridos (Park et al. 2017b). El diámetro máximo de la vuelta basal (ancho coclear) es de 12.89 mm siendo menor que el de *Physeter* (15.25 mm). Lo mismo ocurre con la altura máxima de la espiral coclear que es de 5.66 mm en este ejemplar. La razón basal es de 0.44, similar a la de otros fiseteroideos como *Kogia* y *Physeter*. La longitud total del canal coclear es de aproximadamente 34.34 mm siendo más corta que en *Physeter*. La primera mitad de la vuelta basal de la cóclea se encuentra separada de la porción más apical. En esta primera mitad de la vuelta basal se puede ver un angostamiento del canal coclear que se mantiene casi constante desde la segunda mitad de la vuelta basal hasta el ápice del canal. La lámina espiral secundaria está muy bien marcada en la primera mitad de la vuelta basal del canal coclear. Esta marca es menos evidente a partir de la segunda mitad de la vuelta basal y se hace casi imperceptible en la vuelta apical, ocupando un 32% de la longitud total del canal coclear. Este porcentaje es menor que el observado en *Physeter* y *Kogia*, lo cual se podría relacionar con los procesos tafonómicos sufridos por este ejemplar que afectaron la preservación de esta lámina. La lámina espiral ósea primaria también puede observarse con dificultad sobre la cara axial (interna o vestibular) de la primera mitad de la vuelta basal. El paso axial es de aproximadamente 3.09 mm, siendo más chico que en *Physeter* pero más grande que en *Kogia*. La razón entre radios es de 5.33. Con base en estos valores, el límite de audición de bajas frecuencias para este ejemplar se estima en 123.36 Hz a 120 dB y a una presión de 1 μ Pa, el cual es más bajo que el de *Physeter* y *Kogia* (Tabla 1.13).

El vestíbulo es muy pequeño y los canales semicirculares son delgados. Debido a la presencia de sedimento dentro de la cavidad del oído interno, no se puede determinar si estos canales presentan un diámetro constante en toda su longitud. El conducto común entre el canal semicircular anterior y el posterior puede identificarse con claridad.

Ejemplar MPEF-PV-6074: (Fig. 6.4.3 B; Tabla 1.13) Tanto la cóclea como los canales semicirculares están perfectamente preservados. La cóclea completa casi dos vueltas (1.8 vueltas). La vuelta basal presenta un receso timpánico poco expandido (en comparación con otros cetáceos como los mysticetos balaenopteridos; Park et al. 2017) que se extiende hasta la mitad de la misma, luego el canal coclear se angosta y se mantiene del mismo diámetro hasta su ápice. El ancho máximo de la vuelta basal (o ancho coclear) es de aproximadamente 13.62 mm, siendo más chico que en *Physeter* pero mayor que en MLP 76-IX-5-1. Lo mismo ocurre en el caso de la altura coclear que es de unos 6.08 mm, más alta que en el ejemplar MLP 76-IX-5-1 pero bastante más baja que en *Physeter*. La razón basal es de 0.45 similar a la de otros fiseteroideos como *Kogia* o el MLP 76-IX-5-1. La longitud total del canal coclear es de 34 mm aproximadamente, asemejándose a la de MLP 76-IX-5-1 pero siendo más corta que en *Physeter*. Casi dos tercios de la vuelta basal se encuentran bien separados de la vuelta apical. La lámina espiral ósea secundaria puede definirse claramente a lo largo de toda la primera vuelta y se hace menos evidente en la segunda vuelta llegando a ocupar un

47% de la longitud total del canal coclear. Este porcentaje es mayor que en MLP 76-IX-5-1 y puede deberse a la mejor calidad de preservación del ejemplar MPEF-PV-6074. La lámina espiral ósea primaria también está marcada en la cara interna de la vuelta basal y puede distinguirse a lo largo de toda esta primera vuelta. El paso axial es de aproximadamente 3.37 mm, similar a MLP 76-IX-5-1, y la razón entre radios es de 4.68. Según la ecuación utilizada para calcular el límite de audición para baja frecuencias, esta razón entre radios se corresponde con un límite de baja frecuencia auditiva de 179.61 Hz para este fiseteroideo, con 120 dB y a una presión de 1 μ Pa. Este límite auditivo para bajas frecuencias es superior que el de *Physeter* y MLP 76-IX-5-1, pero inferior al estimado para *Kogia*.

El vestíbulo es corto y tubular con forma de U. Los canales semicirculares están excelentemente preservados. Presentan un diámetro constante que se ensancha en la base con sus respectivas ampollas. Puede observarse el conducto común que une al canal semicircular anterior con el posterior.

6.5. El órgano del espermaceti

6.5.1. Introducción

Uno de los rasgos craneales más conspicuos de los cachalotes es la presencia de una depresión dorsal llamada cuenca supracranial (*supracranial basin*), que aloja una serie de estructuras blandas relacionadas con la respiración y la emisión del sonido, y que son conocidas en su conjunto como complejo nasal (Raven y Gregory 1933; Schenkkan y Purves 1973; Clarke 1978; Heyning 1989; Cranford 1999; Huggenberger et al. 2016). La cuenca supracranial da soporte a uno de los órganos más importantes y únicos de los fiseteroideos: el espermaceti. Este órgano se encuentra lleno de grasa, es fusiforme y está rodeado por una carcasa de tejido conectivo. El segundo órgano más importante del complejo nasal es el *junk* que se encuentra ventral al espermaceti y está formado por paredes de tejido conectivo rellenas de cuerpos grasos en forma de lentes. Estas lentes se ubican en una posición perpendicular al eje longitudinal del animal (Clarke 1978; Heyning 1989; Cranford 1999; Huggenberger et al. 2016).

Como sucede con otras estructuras, el desarrollo y la distribución de estos dos órganos grasos varían enormemente entre los Kogiidae y Physeteridae. Los kogiidos presentan la base supracranial dividida en tres concavidades: la fosa maxilar izquierda que funciona de anclaje de numerosos músculos faciales; la fosa premaxilar en la que se encuentra contenido el reducido órgano de espermaceti; y la fosa maxilar derecha que contiene a la bolsa vocal (*vocal cap* o *cushion*) que modula el sonido mediante acción muscular. Por su parte, el melón de los kógiidos se encuentra extendido sobre la superficie cóncava del rostro (e.g. Schenkkan y Purves 1973; Heyning 1989; Thornton et al. 2015; Benites-Palomino et al. 2021). Los fisetéridos, por el otro lado, presentan una gran cuenca supracranial indivisa en la que todos los órganos del complejo nasal están hipertrofiados. El complejo nasal hipertrofiado de *Physeter* se encuentra rodeado por varias capas de músculos *maxilolabialis* y tendones que presentan su

anclaje en la parte postero-dorsal del cráneo, en el escudo occipital. Una de las funciones de este complejo es la respiración a través del conducto nasal izquierdo, mientras que el derecho, que se encuentra adelgazado, se relaciona con la función de la emisión del sonido y reserva de presión de aire (Norris y Harvey 1972; Cranford 1999; Huggenberger et al. 2016). Este canal está relacionado con los labios fónicos y con los sacos frontal y distal. Varias hipótesis se han desarrollado acerca de la función que desempeña el órgano del espermaceti en los cachalotes. La más aceptada propone que la organización concéntrica y la diferencia de impedancia (i.e. de densidades) entre los lípidos que conforman el órgano del espermaceti actuarían a modo de canal por el que las ondas sonoras viajarían desde los labios fónicos hasta el saco frontal y rebotarían en el mismo (Norris y Harvey 1972; Cranford 1996; Huggenberger et al. 2016). Este rebote o reflejo de las ondas sonoras haría que las mismas se dirijan hacia el *junk*, en el que los lípidos en forma de lente focalizarían el sonido y lo propagarían hacia el medio a través del extremo más anterior del rostro (Mohl 2001; Ridway y Carder 2001; Mohl et al. 2003; Zimmer et al. 2005). Otra de las hipótesis sobre la función del órgano del espermaceti fue propuesta por Clarke (1970, 1978). Según este autor, el órgano del espermaceti estaría relacionado con el control de la flotabilidad a través del cambio en el estado y consistencia de los lípidos que contiene. Estos lípidos se volverían sólidos al ingresar agua del entorno por el conducto nasal derecho y se volverían líquidos al calentarse por la irrigación sanguínea del complejo nasal. Sin embargo, las disecciones realizadas en ejemplares frescos de *Physeter* han demostrado que la zona del complejo nasal no presenta ninguna red de capilares que permita que estos lípidos se calienten por irrigación sanguínea (Cranford 1999). Por otro lado, y como se explicó anteriormente, no hay indicios que demuestren que el conducto nasal derecho tenga otra función adicional a la producción de sonido, con su generación de presión de aire asociada (Huggenberger et al. 2016).

Cranford (1999) propuso que en *Physeter* la hipertrofia del complejo nasal era debida a presiones de selección relacionadas con la ecología alimentaria (que está directamente relacionada a la emisión del sonido) y con su selección sexual. Tønnessen et al. (2020), recientemente, han confirmado que *Physeter macrocephalus* utiliza la ecolocalización para sondear el ambiente que lo rodea en búsqueda de alimento, reforzando de esta manera una de las propuestas de Cranford (1999). Por otro lado, la especie de cachalote gigante actual presenta un notorio dimorfismo sexual en el que las hembras son más pequeñas que los machos y presentan cráneos más pequeños (Nakamura et al. 2013). Algunos autores han propuesto que el tamaño del órgano del espermaceti está sujeto a variación sexual, siendo mayor en los machos (Nishiwaki et al. 1963). Estos autores sugirieron que la diferencia de tamaño en el órgano de espermaceti comienza cuando el animal alcanza la madurez sexual y que el órgano del espermaceti continúa creciendo una vez que los machos alcanzan su madurez física. Cranford (1999) propuso que los machos con órganos de espermaceti más grandes poseían intervalos entre sonidos (inter-clicks) más largos producto del rebote del sonido dentro del complejo nasal y que las hembras tendrían preferencia por

seleccionar estos tipos de machos (Whitehead 2003). Por su parte, Carrier et al. (2002) interpretó la hipertrofia del complejo nasal como un arma potencial que los cachalotes utilizarían en las peleas entre machos. Más allá de que el extremo más anterior del complejo nasal posea una capa gruesa de tejido conectivo que protege a todas las estructuras blandas, esta hipótesis resulta un tanto dudosa debido a la alta especialización del complejo nasal y a la función vital que el mismo cumple en los cachalotes.

En cuanto al tempo-modo de la evolución de una estructura tan compleja como es el órgano del espermaceti y las estructuras blandas asociadas, su trazabilidad en los ejemplares fósiles es cuanto menos limitada ya que gran parte de las estructuras blandas del complejo nasal no tienen un correlato óseo. Sin embargo, la extensión anteroposterior de la superficie ventral del órgano del espermaceti puede identificarse claramente por marcas en la superficie dorsal del cráneo (e.g. Bianucci y Landini 2006). La presencia de uno de los registros más antiguos de fiseteroideos del Mioceno temprano de Patagonia y el buen estado de preservación de los materiales analizados en esta tesis brinda la oportunidad de analizar los cambios de esta estructura en un contexto macroevolutivo. En este sentido, el objetivo específico e hipótesis de trabajo de esta sección son:

- 1) Con base en los correlatos óseos conocidos en los cachalotes actuales, estimar la extensión del órgano del espermaceti en los Physeteroidea del Mioceno de Patagonia.

Hipótesis de trabajo: Los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia presentaban un órgano del espermaceti bien desarrollado, cuya extensión no sobrepasaba la porción media del rostro.

6.5.2. Materiales y métodos específicos

Para estimar el desarrollo y la extensión del órgano del espermaceti y de todo el complejo nasal, se analizaron de manera comparativa algunos caracteres morfológicos presentes en la matriz (ver Apéndice) y otras características morfológicas asociadas a los correlatos óseos de estas estructuras en *Diaphorocetus poucheti*, *Cozzuoliphyseter rionegrensis* e *Idiorophus patagonicus*, los cuales tienen cráneos bien preservados. Los caracteres considerados son:

- Presencia de una cuenca supracraneal en el cráneo (carácter 3 de la matriz filogenética).
- Muesca anterorbital derecha incluida o no dentro de la cuenca supracranial (carácter 11).
- Ensanchamiento de la premaxila derecha (carácter 14).
- Altura de las paredes posterior y laterales de la cuenca supracranial.
- Elevación de las premaxilas en la línea media del surco mesorostral en el rostro.

- Aplanamiento de las maxilas en toda la longitud del rostro.
- Forma general del rostro.

Los caracteres 3, 11 y 14 fueron mapeados en la hipótesis filogenética obtenida bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados (Tree 0 del TNT), y los restantes caracteres fueron evaluados de manera cualitativa en los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia y en aquellos taxones extintos que presentan especímenes bien preservados. Esta información permitirá evaluar los cambios experimentados por el órgano del espermaceti a lo largo de la historia evolutiva de los Physeteroidea.

6.5.3. Resultados

La optimización del carácter 3 en la filogenia (ausencia/presencia de la cuenca supracranial) muestra que esta estructura es una característica única dentro del grupo de los fiseteroideos (e.g. Raven y Gregory 1933; Mead 1975; Heyning 1989; de Muizon 1991) (Fig. 6.5.1 A). Entre los taxones con mayor desarrollo de la cuenca supracranial se encuentran: *Livyatan*, *Physeter macrocephalus*, *Aprixokogia*, *Kogia sima* y *Kogia breviceps* en los cuales la cuenca se extiende sobre la totalidad de la superficie dorsal del rostro. En estos mismos taxones, además, se observa un aplanamiento de las premaxilas en el rostro que, junto con las maxilas, convierten esta región en una superficie cóncava en corte transversal apta para alojar un complejo nasal bien desarrollado (Fig. 6.5.1 B). En vista dorsal, la forma del rostro de estos taxones es triangular, con bordes relativamente rectos, lo que aumenta la superficie de apoyo en el rostro para las estructuras blandas. Por otra parte, la altura o desarrollo de la pared posterior de la cuenca supracranial, limitada posteriormente por el escudo occipital, también alcanza un gran desarrollo en estas especies y se desarrolla en forma perpendicular al eje longitudinal del cráneo, formando un ángulo de aproximadamente 90° (en *Physeter*; Fig. 6.5.1 B). Estas características se diferencian marcadamente de aquellas observadas en los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia, en los que la cuenca supracranial no se extiende a lo largo de toda la longitud del rostro, si no hasta el nivel de las muescas anteorbitales. Esto se evidencia con la morfología de las premaxilas que se elevan hacia la línea media del rostro definiendo una superficie dorsal convexa en corte transversal (Fig. 6.5.1 C). Esta convexidad de las premaxilas presenta su mayor expresión en *Idiorophus* donde ambas llegan a superponerse. La presencia de un rostro con una superficie dorsal convexa, en lugar de cóncava, impediría alojar estructuras blandas. Las especies patagónicas presentan, además, un rostro con forma de cuello de botella con una base bien ancha (al nivel de las muescas anteorbitales) un extremo angosto y los bordes curvos en vista dorsal (Fig. 4.4, 4.11, 4.19, 4.20). Esto sugiere que en los cachalotes patagónicos el complejo nasal no se extendería anteroposteriormente más allá de la caja craneana aunque es probable que su desarrollo haya sido variable en el plano dorsoventral. Así, por ejemplo, *Diaphorocetus* presenta una pared posterior de la cuenca supracranial baja en comparación con la de *Cozzuoliphyseter* lo que indicaría un mayor desarrollo del

complejo nasal en esta última especie. A su vez, tanto *Diaphorocetus* como *Cozzuoliphyseter* presentan un escudo occipital formando un ángulo menor a 90°, por lo que el desarrollo del complejo nasal sería sustancialmente menor que el de su pariente actual *Physeter*.

La distribución del carácter 11 en la filogenia (Fig. 6.5.1 D) indica que las muescas anterorbitales se encuentran incluidas dentro de la cuenca supracranial sólo en los miembros más derivados de la familia Kogiidae. Esto podría deberse a la morfología particular que presentan estos taxones en la cual la cuenca supracranial se encuentra subdividida en regiones, con lo cual esta condición sería única de la familia Kogiidae. El ensanchamiento de la premaxila derecha dentro de la cuenca supracranial (carácter 14, Fig. 6.5.1E) encuentra sus expresiones máximas en algunos miembros del grupo de los *macroraptores*, como *Brygmophyseter*, *Acrophyseter robustus* y *Acrophyseter deinodon*, en donde el ensanchamiento es tal que la cuenca supracranial se ubica por encima de la órbita derecha en estos ejemplares. Esta condición no ocurre en la familia Kogidae, ni Physeteridae y tampoco se observa dentro de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia.

6.6. Anatomía cráneo-mandibular-dentaria: estrategias de alimentación

6.6.1. Introducción

La alimentación representa una interacción única entre el predador y su presa, la cual contribuye a la estructura de los ecosistemas (e.g. Williams et al. 2004; Vizcaíno et al. 2016). La identificación de cómo y cuándo se han desarrollado los diferentes tipos de estrategias alimenticias podría proveer, por lo tanto, información sobre la evolución y el rol de los cetáceos en los ecosistemas del pasado.

En los mamíferos marinos, y puntualmente los cetáceos, la transición del ambiente terrestre al acuático implicó profundos cambios morfológicos entre los cuales se encuentran la capacidad para capturar y consumir presas. Hocking et al. (2017) propuso diferentes etapas que conforman el ciclo de alimentación de los mamíferos marinos: captura de la presa, manipulación y/o transporte de la presa, procesamiento de la presa, remoción del agua y el tragado de la presa. La ingestión en los mamíferos marinos incluye comportamientos utilizados para capturar, matar, transportar la presa antes que ingrese en la cavidad oral (Schwenk 2000). Una vez que la presa ingresó dentro de la boca, puede producirse transporte intraoral y el procesamiento de la presa el cual está ausente en la mayoría de los mamíferos marinos (Werth 2000; Hocking et al. 2017). Estas etapas del ciclo de alimentación no son estáticas ya que dependen del comportamiento alimenticio de cada especie animal (Kienle et al. 2017).

En este camino de la tierra hacia el mar se han propuesto tres estrategias de alimentación dentro de los mamíferos marinos con sus respectivas subcategorías: alimentación *raptorial* o *biting*, succión y alimentación por filtración (Fig. 6.6.1).

- Alimentación *raptorial* o *biting*:** (Hocking et al. 2017; Kienle et al. 2017; Berta y Lanzetti 2020) Dentro de esta categoría Kienle et al. (2017) han propuesto tres subcategorías: (i) *crushing* (triturar) en la que la presa es fragmentada por el uso de los dientes durante la ingestión o en el procesamiento intraoral, muy común en las nutrias marinas; (ii) *grip and tear* (atrapar y desgarrar) en la que los animales toman a la presa con sus miembros o con la boca la sacuden y/o la desgarran durante la ingestión. Es común en los osos polares, odontocetos y pinnípedos; (iii) *pierce* (atravesar) en la que los animales capturan a las presas durante la ingestión y suelen tragarlas completas con poca o nula manipulación y/o procesamiento extraoral. Suele observarse en pinnípedos y odontocetos. Se han descrito ciertas características anatómicas que reúnen a los cetáceos odontocetos que presentan este tipo de estrategia de alimentación (Werth 2006; Johnston y Berta 2011; Hocking et al. 2017, Viglino et al. 2020; Berta y Lanzetti 2020). Estas son: dientes cónicos y puntiagudos tanto en la premaxila, maxila y mandíbula. Un rostro alargado y angosto con un aparato hioideo grácil. Mayor movilidad cervical. Su principal fuente de alimento suelen ser peces y algunos invertebrados.

Dentro de la categoría de alimentación *pierce* suele haber una combinación entre la estrategia *raptorial* o *biting* y la succión (Kane y Marshall 2009; Kienle y Berta 2016; Kienle et al. 2017) para ingresar a la presa dentro de la cavidad oral. Esta estrategia de alimentación combinada es común entre los pinnípedos y los odontocetos (Kane y Marshall 2009; Marshall et al. 2014).
- Alimentación por succión:** Es el tipo de estrategia de alimentación más común entre los vertebrados acuáticos incluyendo peces, aves, tortugas y mamíferos marinos (Werth 2000; Hocking et al. 2017; Kienle et al. 2017; Berta y Lanzetti 2020). Los animales que presentan este tipo de estrategia de alimentación generan una presión negativa dentro de sus cavidades orales provocando que la presa entre en sus bocas. La alimentación por succión generalmente es llevada a cabo por animales altamente especializados: En los cetáceos odontocetos las características generalmente asociadas a este tipo de alimentación son: ausencia o reducción en el número de dientes, dientes cónicos con puntas redondeadas, un aparato hioideo bien desarrollado y, generalmente, un rostro corto y ancho (Werth 2006; Johnston y Berta 2011; Hocking et al. 2017, Viglino et al. 2020). Sin embargo, algunas especies consideradas suctoras poseen rostros angostos y largos y surcos gulares. Las especies suctoras se alimentan principalmente de cefalópodos (i.e. son teutófagas) y aplican la succión tanto para capturar como para ingerir la presa.

- **Alimentación por filtración:** en ella se utilizan unas estructuras especiales para mantener retenida la presa dentro de la boca a la vez que se remueve el agua (Werth 2000). Dentro de esta categoría Kienle et al. (2017) ha propuesto dos subcategorías: filtradores continuos y filtradores intermitentes. Los filtradores continuos (*skim feeders* o *continuous ram filter feeders*) nadan muy lentamente y de manera constante con sus bocas entreabiertas mientras que las presas entran pasivamente en su cavidad oral. La ingestión y la remoción del agua ocurren simultáneamente. El mejor ejemplo de este modo de alimentación son los cetáceos misticetos balaenidos. Por su parte, los filtradores intermitentes atrapan enormes cantidades de alimento de un bocado. La ingestión y la remoción del agua ocurren en etapas separadas del ciclo de alimentación. Este tipo de filtradores a su vez pueden subdividirse en *lunge* y *suction* en base a su método de ingestión. Los filtradores *lunge* (*intermittent ram filter feeders, gulping* o *ram gulping*) por excelencia son los misticetos balaenopteridos, como los rorcuales, quienes nadan rápidamente hacia sus presas con sus bocas abiertas y las atrapan de un bocado. Los filtradores *suction*, como algunas focas y la ballena gris (*Eschrichtius robustus*) usan la succión para dirigir a la presa hacia sus bocas.

Actualmente, los odontocetos se alimentan de diferentes tipos de presas desde crustáceos de gran tamaño, calamares, peces, aves, hasta en ocasiones otros mamíferos marinos y presentan una gran variabilidad en cuanto al número o la cantidad de dientes que poseen (Werth 2006). A diferencia de los misticetos, los odontocetos poseen una dieta más generalista y con muchas adaptaciones particulares según el método de alimentación. Como se describe en las categorías alimenticias, la dieta de las distintas especies generalmente se ve reflejada en la morfología de la mandíbula, el cráneo y en el tipo y el número de dientes (Werth 2006; Johnston y Berta 2011; Kelley y Montani 2014; McCurry y Pyenson 2018).

Los cachalotes actuales, junto con los zífidos, son un ejemplo de alimentación por succión. Este tipo de alimentación involucra la generación de una presión negativa dentro de la cavidad oral, a través de movimientos rápidos de la lengua y del aparato hioideo. La pérdida de dientes superiores, la presencia de una fosa temporal pequeña, mandíbulas con extremo romo y el gran desarrollo de la musculatura gular son algunos de los caracteres típicamente asociados con este tipo de alimentación (Werth 2000, 2004, 2006; Bloodworth y Marshall 2005; Johnston y Berta 2011; Viglino et al. 2020; Berta y Lanzetti 2020). En los cachalotes actuales la generación de la presión negativa para la succión ocurre de una manera diferente en las familias Kogiidae y Physeteridae: los kógidos se valen de su rostro corto, ancho y redondeado, en tanto que los fisetéridos dirigen las presas directamente a la cavidad orofaríngea a través de movimientos de la lengua la cual es corta y se ubica caudalmente (Werth 2004).

El estudio del registro fósil de los fiseteroideos ha puesto en evidencia que en el pasado este grupo presentaba un modo de alimentación diferente al de las formas actuales. En particular uno de los clados de fiseteroideos (los *Macroraptores*) es interpretado como *macroraptor/macroraptorial* (Lambert et al. 2016) ya que lo conforman formas *raptoras* (i.e. que utilizan la estrategia de alimentación *raptorial*). Estas formas habrían sido capaces de alimentarse incluso de otros mamíferos marinos como los pinnípedos y hasta de otros cetáceos, lo que los convierte en superdepredadores (o *macroraptores*). Las características tradicionalmente asociadas con este modo de alimentación incluyen: dientes robustos tanto superiores como inferiores, una fosa temporal grande que alojaría músculos temporales muy bien desarrollados, un proceso cigomático del escamoso alargado, un rostro relativamente largo y mandíbulas bien robustas (Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2010, 2016). Esta notoria diferencia en los modos de alimentación entre los cachalotes extintos y sus representantes actuales y, por lo tanto, en los tipos de presas que consumían, denotan una variabilidad en las estrategias de alimentación que desarrollaron los fiseteroideos a lo largo de su historia evolutiva.

En el caso de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia, hasta el momento no se realizaron análisis anatómicos (cuali o cuantitativos) que permitan evaluar qué tipo de estrategia de alimentación desarrollaron estos taxones y qué implicancias tendrían en la evolución del grupo. Por este motivo, el objetivo específico de este apartado es:

- 1) Estimar el método de alimentación de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia y analizarlo en el contexto evolutivo de los Physeteroidea.

Hipótesis de trabajo 1: La anatomía cráneo-mandibular-dentaria de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia es compatible con un método de alimentación tanto *raptorial* como suctor.

6.6.2. Materiales y métodos

Para estimar el modo de alimentación de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia se analizó la información disponible en la literatura sobre especializaciones morfológicas vinculadas con la alimentación en las formas actuales *Physeter* y *Kogia*. Por otro lado, se analizaron, de manera cualitativa, en *Diaphorocetus poucheti*, *Cozzuoliphyseter rionegrensis* e *Idiorophus patagonicus* una serie de caracteres morfológicos del cráneo, de la mandíbula y de los dientes que tradicionalmente se han asociado con especializaciones en la estrategia de alimentación. Estos caracteres también fueron relevados en otros fiseteroideos extintos a fin de evaluar la evolución de los modos de alimentación en un contexto filogenético/evolutivo. Los caracteres morfológicos analizados fueron seleccionados de los considerados en la matriz morfológica que se utilizó para realizar los análisis filogenéticos (ver Apéndice). Estos son:

- Longitud del rostro (carácter 1): su longitud respecto al BIZYG (índice rostral, McCurry y Pyenson 2018)
- Raíces de los dientes superiores (carácter 7): qué tan profundos están insertados los dientes en los huesos maxilar y premaxilar
- Tamaño de los dientes (carácter 37): diámetro al nivel de la raíz, expresado como porcentaje del ancho máximo del cráneo
- Presencia de esmalte dentario (carácter 38)
- Número de dientes mandibulares (carácter 39)
- Nivel anteroposterior de los últimos alvéolos superiores o extensión posterior del surco alveolar (carácter 42)
- Curvatura mandibular en vista lateral (carácter 51)

También se utilizaron, en forma complementaria, los siguientes caracteres vinculados con la musculatura asociada con la alimentación (también tomados de la matriz de caracteres morfológicos utilizada en esta tesis; ver Apéndice):

- Forma de la fosa temporal (carácter 26)
- Posición del cóndilo mandibular (carácter 41)
- Longitud del proceso cigomático del escamoso (carácter 47)

La información relevada de estos caracteres en los fiseteroideos fue optimizada sobre la filogenia obtenida en esta tesis bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados (Tree 0 del TNT).

6.6.3. Resultados

El análisis cualitativo de la longitud del rostro muestra que los taxones patagónicos presentan al menos dos condiciones: un rostro largo en *Idiorophus* (relación entre el largo y el ancho del rostro = 1,68) y un rostro de largo intermedio en *Diaphorocetus* y *Cozzuliphyseter* (relación entre el largo y el ancho del rostro = 1,26 y 1,21, respectivamente; relación entre el largo y el BIZYG = 0,94 y 0,98, respectivamente). La optimización de este carácter en la filogenia (Fig. 6.6.2A) señala que la condición de un rostro largo se adquirió en forma exclusiva (y convergente) en *Idiorophus* y *Acrophyseter* sp., mientras que la presencia de un rostro de largo intermedio es una condición plesiomórfica que está presente en las formas más basales (e.g. *Eudelphis*), en algunos *macroraptores* (e.g. *Zygophyseter*) y en algunos fisetéridos (*Orycterocetus*, *Cozzuliphyseter*, *Aulophyseter*). Por otro lado, la condición de un rostro corto (0.95) se adquirió de manera convergente en *Livyatan*, *Acrophyseter deinodon* y la mayoría de los kogidos.

En relación a la inserción de los dientes en las maxilas y/o premaxilas (Fig. 6.6.2B), *Diaphorocetus* e *Idiorophus* presentan alvéolos profundos con septos interalveolares bien desarrollados que indicarían una inserción profunda de los dientes en las maxilas y premaxilas. La inserción más profunda de los dientes en los alvéolos podría indicar que los mismos sufren mayores tensiones mecánicas en la mordida y, por lo tanto,

esto podría asociarse con un modo de vida *raptorial*. Esta condición es compartida con algunos Physeteridae (*Orycterocetus*, *Idiophyseter*) y, de manera convergente, con algunos Kogiidae (*Aprixokogia* y *Koristocetus*) y *macroraptores* (*Brygmophyseter*, *Livyatan*, *Albicetus* y *Acrophyseter* sp.). La condición intermedia con un surco alveolar y presencia de septos alveolares rudimentarios (o pobremente desarrollados) se encuentra en el taxón patagónico *Cozzuoliphyseter* y, paralelamente, en los *macroraptores* *Zygophyseter*, *Acrophyseter robustus* y *Acrophyseter deinodon*. Por último, *Physeter macrocephalus*, *Aulophyseter morricei*, *Kogia sima*, *Kogia breviceps*, *Kogia pusilla* y *Nanokogia* carecen de septos interalveolares y sus dientes se implantan en un surco alveolar donde son sostenidos principalmente por las encías, ya que estarían expuestos a una menor demanda mecánica, lo que se relaciona con un modo de alimentación por succión. Por su parte, el tamaño de los dientes como porcentaje del cráneo es menor al 5% en *Diaphorocetus*, la mayoría de los fisetéridos, los kógidos y también en *Eudelphis*. *Cozzuoliphyseter* (Fig. 6.6.2C) presenta dientes cuyo porcentaje respecto al ancho del cráneo supera al 5%, carácter que comparte de manera convergente con la mayoría de los miembros del clado *macroraptor*. Esto indicaría que *Cozzuoliphyseter* es, hasta el momento, el único fisetérido con dientes de gran tamaño relativo.

El análisis de la presencia de esmalte dentario (carácter 38) muestra que, dentro de los fiseteroideos patagónicos, solo MLP 76- IX-5-1 (Physeteroidea indet.) posee una capa delgada de esmalte dentario en sus coronas. La presencia de esmalte en los dientes es una condición plesiomórfica (Fig. 6.6.2D) presente en los taxones más basales como *Eudelphis* y el clado *macroraptor*, mientras que la ausencia de esmalte es una condición observada en el crown Physeteroidea (Physeteridae y Kogiidae).

La presencia de más de 14 dientes mandibulares (carácter 39) agrupa a todos los miembros de la familia Physeteridae (Fig. 6.6.3 A). Entre ellos encontramos a las especies patagónicas *Idiorophus patagonicus* y *Cozzuoliphyseter rionegrensis*. En *Diaphorocetus* este carácter no pudo analizarse por carecer de mandíbula. Por otro lado, algunos miembros del clado *macroraptor* (*Zygophyseter*, *Brygmophyseter* y *Acrophyseter deinodon*) y *Nanokogia* poseen entre 11 y 14 dientes mandibulares, mientras que la mayor reducción dentaria (11 dientes) se observa en *Livyatan* y *Albicetus*. Esta menor cantidad de dientes en las formas *raptoras* o superdepredadoras podría estar compensada con el gran tamaño que presentan los mismos (Fig. 6.6.2C).

La posición anteroposterior de los últimos alvéolos maxilares (o del surco alveolar) modifica la extensión de la superficie palatal. *Cozzuoliphyseter*, *Idiorophus* y *Diaphorocetus* presentan los últimos alvéolos maxilares ubicados marcadamente anteriores a las muescas anterorbitales, carácter compartido con otros Physeteridae y con algunos kógidos (Fig.6.6.3B). Por otro lado, la optimización de este carácter en la hipótesis filogenética muestra que la presencia de los últimos alveolos ubicados anteroposteriormente al mismo nivel que la muesca anterorbitaria caracteriza al clado

de los *macroraptores* o superdepredadores y, de manera convergente, a *Aprixokogia* y *K. sima* lo que dejaría un área palatal relativamente pequeña. Este último taxón es un caso llamativo ya que presenta la porción terminal del surco alveolar levemente anterior a la muesca anterorbitaria.

La condición de curvatura del margen ventral de la mandíbula está reducida o ausente en la mayoría de los fiseteroideos incluyendo a *Cozzuoliphyseter*, cuyo margen ventral de la mandíbula es aproximadamente recto, e *Idiorophus* quien presenta la porción anterior doblada anterodorsalmente (Fig. 6.6.3C). Las especies del género *Acrophyseter* se encuentran agrupadas por la presencia de una curvatura anterior y posterior más notoria en la mandíbula, lo que produce que el margen ventral de la misma sea convexo. La situación contraria es exclusiva de las especies actuales del género *Kogia*, donde el margen ventral de la mandíbula es cóncavo.

La forma y el tamaño de la fosa temporal reflejan el desarrollo de la musculatura utilizada en la alimentación. La optimización de este carácter en la filogenia (Fig. 6.6.4 A) indica que el agrandamiento de la fosa temporal está presente tanto en el clado *macroraptor* como en algunos miembros de la familia Kogiidae (*Aprixokogia*, *Koristocetus* y *Nanokogia*). Por su parte, *Diaphorocetus* y *Cozzuoliphyseter* presentan fosas temporales de un tamaño intermedio, condición compartida con *Orycterocetus* e *Idiophyseter*. Las fosas temporales reducidas en relación al tamaño de los cráneos (LCB) se desarrollaron en forma convergente en algunos miembros de Physeteridae (*Physeter*, *Aulophyseter*) y en las especies actuales de kógidos.

La forma del proceso cigomático está relacionada con el desarrollo de la musculatura masticatoria. Todos los taxones *macroraptores* o superdepredadores, con excepción de *Livyatan*, y *Diaphorocetus* presentan un proceso cigomático largo en relación con el ancho máximo del cráneo (Fig. 6.6.4B). Todos los miembros del clado Physeteridae, incluido *Cozzuoliphyseter*, y Kogiidae presentan un proceso cigomático más corto.

Por último, se evaluó la posición del cóndilo mandibular y el desarrollo del proceso angular (Fig. 6.6.4C) optimizando estas características en la hipótesis filogenética. Se observó que en la mayoría de los fiseteroideos la condición del proceso angular y del cóndilo mandibular es ambigua, es decir que no se tiene información sobre este carácter. En la mayoría de los miembros del clado *macroraptor* y en *Cozzuoliphyseter* el cóndilo mandibular presenta una posición ventral y el proceso angular es bajo o está ausente.

6.7. Discusión

6.7.1. Cambios en la diversidad de los Physeteroidea

La historia evolutiva de los cetáceos estuvo marcada por numerosos eventos de radiaciones y/o extinciones que delinearon el patrón de diversidad que se observa en

la actualidad (Slater et al. 2010). Muchos de estos cambios han sido asociados a una combinación de factores bióticos y abióticos (*physical and biological drivers*) que afectaron la diversidad taxonómica, la disparidad morfológica, la ocupación de nichos ecológicos y la distribución de muchos linajes de cetáceos (Steeiman et al. 2009; Pyenson et al. 2014; Berta y Lanzetti 2020).

La historia evolutiva de los fiseteroideos también parece marcada por una serie de eventos que afectaron la diversidad taxonómica y morfológica del grupo. Los resultados de este trabajo de tesis constituyen una primera aproximación para interpretar cómo fueron estos cambios y qué factores pudieron estar involucrados en dichos procesos. La diversidad de fiseteroideos a lo largo de su historia evolutiva muestra dos momentos de mayor riqueza específica. Según los resultados obtenidos con base en los datos tomados de la *Paleobiology Database*, estos dos momentos habrían sido en el Langhiano (Mioceno medio) y en el Tortoniano (Mioceno tardío), respectivamente, mientras que la diversidad filogenética indica que estos picos habrían acontecido antes, en el Burdigaliano (Mioceno temprano) y en el Serravaliano (Mioceno medio), respectivamente. Cabe destacar que el pico máximo de la diversidad taxonómica en el Langhiano coincide con el primer mínimo de la diversidad filogenética (Fig. 6.1.2.A). Estas diferencias entre ambas diversidades podrían indicar que el registro fósil del grupo sería mucho más amplio de lo que se conoce hasta el momento ya que los taxones inferidos por la diversidad filogenética superan en número a los reportados por la diversidad taxonómica (registro fósil). Si bien la diversidad filogenética también depende en gran medida de los hallazgos paleontológicos, su estimación teniendo en cuenta las extensiones de rango y los linajes fantasmas brindan un resultado más aproximado a la diversidad real ya que proporciona un porcentaje de taxones inferidos que habrían vivido y no necesariamente habrían dejado registro fósil. Por este motivo, de aquí en adelante la discusión se centrará en los resultados de la diversidad filogenética.

Durante el Burdigaliano se presenta el pico máximo de diversidad del grupo y se destacan 3 linajes fantasmas que corresponden al clado de los *macroraptores*, al clado de los fisetéridos (más relacionados con *Physeter*) y al clado de los kógidos (Fig. 6.7.1) También se destacan las extensiones de rango de los taxones *Eudelphis* y *Cozzuoliphyseter*. En el caso de este último taxón, los sedimentos de los cuales proviene (i.e. Fm. Gran Bajo del Gualicho, Rio Negro) han sido pobremente estudiados y explorados. Por este motivo, es posible que nuevos estudios geopaleontológicos permitan determinar su edad geológica con mayor exactitud y acortar su extensión de rango. El segundo pico de diversidad, apenas menor que el anterior, registra una gran cantidad de extensiones de rango. Algunas de las más destacables son las de los taxones *macroraptores* *Livyatan* y *Zygophyseter* y los fisetéridos *Cozzuoliphyseter* y *Physeter*. Se identifican sólo dos linajes fantasmas, uno relacionado con el género *Acrophyseter* y el otro con los kógidos. La extensión de rango de *Physeter* podría deberse a su hábito pelágico buceador profundo y, por lo tanto, su menor representación en el registro fósil (Paolucci et al. 2019).

Hacia el Oligoceno tardío, muchos grupos de cetáceos, como los misticetos con barbas (chaemistycetos), se habrían adaptado a los niveles bajos del mar producto de la gran glaciación del hemisferio sur ocurrida hace 34 M.a. (e.g. Fordyce y de Muizon 2001; Marx y Fordyce 2015). Es probable que, en este contexto de nueva estabilidad, se hayan desarrollado los primeros fiseteroideos (e.g. *Ferecetootherium kellogi* del Oligoceno tardío de Azerbaiyán). Durante el Mioceno temprano, una nueva glaciación afectó al hemisferio norte y produjo un decaimiento en la diversidad global de los cetáceos (Marx y Uhen 2010; Marx y Fordyce 2015; Berta y Lanzetti 2020). Sin embargo, los cachalotes se habrían adaptado a las nuevas condiciones ambientales ya que el primer pico de diversidad del grupo ocurre durante este período y, tal como se observa en el cladograma calibrado (Fig. 6.7.1), implica una primera radiación de fiseteroideos en la que se desarrollaron al menos 25 taxones entre los que podemos encontrar kógidos, fisetéridos, *macroraptores* y taxones como *Placoziphius*, *Diaphorocetus* y *Eudelphis*. Esto sugeriría que, durante esta radiación temprana del grupo, los fiseteroideos habrían presentado distintas características morfológicas en el cráneo y en los dientes que podrían indicar distintas estrategias de alimentación y por lo tanto el acceso a diferentes ítems alimenticios. Parte de esa radiación se registra en los sedimentos de las costas de Sudamérica y de Europa (Fig. 6.1.3A). Hacia el Mioceno medio, se produce el Óptimo Climático del Mioceno Medio (Zachos et al. 2008) el cual favoreció el desarrollo de nuevas formas de cetáceos, mostrando un pico máximo de diversidad hacia el Serravaliano y el Tortoniano (Marx y Uhen 2010; Marx y Fordyce 2015; Berta y Lanzetti 2020). Esto concuerda con los resultados obtenidos en este trabajo de tesis, ya que la diversidad de cachalotes alcanza su segundo pico máximo durante el Serravaliano. A partir del Tortoniano la diversidad de los principales grupos de fiseteroideos entra en declive y esto concuerda con el descenso en la diversidad global de cetáceos (Marx y Uhen 2010; Berta y Lanzetti 2020). Las razones de este declive aún no se han esclarecido, pero podrían relacionarse con un nuevo enfriamiento global y el inicio de una nueva glaciación en el hemisferio norte que ocurrió hace cerca de 3,5 M.a. (De Schepper et al. 2014; Marx et al. 2016). Este nuevo evento causó por un lado cambios en la ubicación de las principales zonas productivas, como el Océano Antártico o Austral (Martinez-Garcia et al. 2014; Martinez-Garcia y Winckler 2014; Marx et al. 2016) y, por el otro, modificó nuevamente el nivel del mar (Pyenson y Lindberg 2011). Estos eventos, habrían afectado negativamente a las especies de pequeño tamaño corporal que estaban adaptadas a vivir en aguas poco profundas/costeras, ya que habrían sido incapaces de realizar grandes migraciones en búsqueda de nuevas áreas de alimentación (Marx y Fordyce 2015; Stern 2009; Bianucci et al. 2006; Marx et al. 2016). Esta propuesta fue sugerida para explicar los cambios en la diversidad de los misticetos, los cuales fueron muy diversos durante el Oligoceno, con formas de relativamente pequeño tamaño, *raptoriales* (con presencia de dientes), suctoros y filtradoras que vivían, generalmente, en aguas poco profundas. Estas mismas características los habrían hecho más susceptibles a los cambios ambientales (Marx y Fordyce 2015; Marx et al. 2019). Luego del Mioceno temprano, o de la “edad

oscura” de los misticetos, solo se registran formas de gran tamaño, mayoritariamente pelágicas, cosmopolitas y filtradoras (con pérdida de dientes). Al igual que los misticetos, los cachalotes fueron muy diversos durante el Mioceno, con formas *raptoriales* (con presencia de dientes superiores e inferiores bien desarrollados), con alimentación combinada (e.g. Kane y Marshall 2009; Paolucci et al. 2019), de tamaño pequeño a mediano (con excepción de *Livyatan*) y que habitaban en general ambientes someros de aguas poco profundas (como es el caso de los taxones patagónicos). Hacia el Plioceno tardío, sólo prevalecieron las formas sutoras (con pérdida de dientes superiores), cosmopolitas, pelágicas y, en el caso de *Physeter*, alcanzaron los tamaños corporales de mayor rango dentro de los odontocetos. Es probable que el éxito del cachalote gigante actual (*Physeter macrocephalus*) esté vinculado con la ocupación de ambientes pelágicos, menos susceptibles a los cambios ambientales (Steehan et al. 2009). Además, el desarrollo de un gran tamaño corporal le habría permitido enfrentar grandes migraciones (tanto de grandes distancias como verticales en la columna de agua) en búsqueda de nuevas fuentes de alimento, ya que contarían con la suficiente reserva energética para realizarlas (reserva lipídica). Por último, el desarrollo de una estrategia de alimentación por succión y la capacidad de bucear a grandes profundidades, posiblemente significó la ocupación de un nicho ecológico sin una fuerte competencia con otras especies de cetáceos (Steehan et al. 2009). En el caso de *Kogia* es probable que la ocupación de ambientes pelágicos junto con el desarrollo de hábitos buceadores también haya asegurado la permanencia de este linaje hacia la actualidad. Además, su registro fósil indicaría que habrían surgido durante el Plioceno, cuando las nuevas condiciones ambientales ya habrían estado asentadas.

De lo expuesto anteriormente surge que la hipótesis de trabajo propuesta en esta sección resulta aceptada dado que la diversidad de los fiseteroideos, a lo largo de toda su historia evolutiva, estuvo afectada por una combinación de procesos globales físicos y biológicos complejos que también influenciaron la evolución de numerosos grupos de cetáceos (y de tetrápodos marinos en general; Steehan et al. 2009; Pyenson et al. 2014; Berta y Lanzetti 2020). Estos cambios incluyen, entre otros, fluctuaciones en la temperatura global y en el nivel del mar, pero también la variación en la productividad primaria, en la cantidad, distribución y disponibilidad de presas, y la competencia con otros grupos. A nivel regional es posible que fluctuaciones ambientales locales ocurridas en el Neógeno, como cambios en las corrientes marinas sobre la plataforma continental, pudieron influenciar las comunidades de cetáceos locales (Vigliano et al. 2021) y en particular de fiseteroideos.

6.7.2. Evolución del tamaño corporal

La mayoría de los estudios centrados en analizar la evolución del tamaño corporal (medida como el largo corporal) en los Neoceti coinciden en puntualizar que el mismo siguió un patrón complejo donde el gigantismo se desarrolló de manera convergente en diferentes linajes y momentos de la historia evolutiva del grupo (e.g. Pyenson y

Sponberg 2011; Lambert et al. 2010; Boersma y Pyenson 2015; Tsai y Kohno 2016). En el caso de los odontocetos, el único grupo que presenta en la actualidad tamaños corporales gigantes son los fiseteroideos. Las especies actuales de cachalotes presentan una gran diferencia en el rango de largos corporales. El cachalote gigante actual, *Physeter macrocephalus*, alcanza los 12 metros en las hembras y unos 18 metros en los machos (Rice 1989), mientras que las especies actuales de *Kogia* presentan largos corporales que van desde los 2 metros hasta los 3,5 metros de longitud (McAlpine 2014). El registro fósil de los fiseteroideos miocenos de Patagonia está conformado por un grupo diverso en cuanto a sus largos corporales. La mayoría de las especies extintas de la Patagonia argentina son cachalotes de pequeño a mediano tamaño (*Diaphorocetus* 3,46 m, *Cozzuoliphyseter* 4,37 m, *Idiorophus* 6,07 m; Fig. 6.7.2), pero recientemente se ha publicado el primer registro de un fiseteroideo de gran tamaño para la región (*Livyatan*, Piazza et al. 2018) cuyo holotipo tiene un largo total estimado de 13,5 metros (Lambert et al. 2010; 2016).

Durante el Mioceno temprano, no hay registros a nivel mundial de cachalotes que superen los 6 metros de longitud corporal, con excepción de *Idiorophus patagonicus*, lo que posiciona a la Patagonia argentina, y puntualmente a la Formación Gaiman, como una de las regiones que registran ejemplares de mediano a gran tamaño para esta época. Por otro lado, esta misma formación cuenta con el registro de uno de los fiseteroideos más pequeños mundialmente conocido: *Diaphorocetus poucheti*. Estos registros de la Formación Gaiman sugieren que durante el Mioceno temprano habrían co-habitado en las costas patagónicas al menos dos especies de cachalotes con largos corporales muy distintos entre sí. Es durante el Mioceno medio cuando aparecen en el registro fósil los fiseteroideos de gran tamaño. La optimización del largo corporal en la filogenia aquí propuesta (Fig. 6.2.1) muestra que el tamaño corporal grande dentro de los fiseteroideos se habría adquirido de manera independiente en al menos dos linajes: los *macroraptores*, con el caso de *Livyatan*, y los fisetéridos, con *Physeter*. Este resultado concuerda con lo propuesto por otros autores (Boersma y Pyenson 2015; Lambert et al. 2016) quienes también han puntualizado la adquisición paralela de los grandes tamaños dentro de los fiseteroideos.

Tradicionalmente, el incremento del tamaño corporal en los mamíferos marinos se ha asociado con el incremento de la productividad primaria en ecosistemas pelágicos durante el Neógeno (Slater et al. 2010; Marx y Fordyce 2015; Pyenson y Vermeij 2016). En el caso de los odontocetos, algunos autores sugieren que la adquisición de grandes tamaños corporales estuvo acoplada a una dieta teutófaga (i.e. basada en cefalópodos; Schreer y Kovacs 1997; Lindberg y Pyenson 2007; Slater et al. 2010). Sin embargo, esta relación no parecería explicar los largos corporales de los cachalotes. Por un lado, algunos de los fiseteroideos de gran tamaño se han asociado a un modo de alimentación super depredadora o *raptorial* (e.g. *Livyatan*; Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2010, 2014) y, por otro lado, los kógidos y puntualmente las especies actuales poseen un tamaño corporal pequeño y su dieta está basada principalmente

en calamares. En relación a *Physeter*, también se ha propuesto que su gigantismo le conferiría ventajas a la hora de realizar inmersiones a grandes profundidades en búsqueda de alimento ya que el gran tamaño corporal le permitiría almacenar mayores cantidades de oxígeno en sangre y reducir los costos metabólicos del buceo (Hone y Benton 2005; McClain et al. 2014). Por su parte, Lambert et al. (2010) propusieron que el gran tamaño corporal de *Livyatan* se debería a su dieta basada principalmente en otros mamíferos marinos, como los mysticetos, que le conferiría un alto contenido energético para satisfacer las demandas de este superdepredador endotérmico (Williams et al. 2004).

Entre los taxones patagónicos analizados en esta tesis los tamaños corporales que predominan son medianos y por lo tanto la hipótesis de trabajo propuesta en esta sección resulta aceptada. *Diaphorocetus* representa el taxón más pequeño de los fiseteroideos patagónicos e *Idiorophus* el de mayor tamaño. El reciente registro de un ejemplar asignado a *Livyatan* agrega por primera vez para la Patagonia argentina la ocurrencia de taxones de gran tamaño. La constante exploración y prospección de los sedimentos miocenos de esta región prometen seguir ampliando la diversidad de formas de fiseteroideos y aportar más información ecomorfológica para este grupo.

6.7.3. Estimación de la madurez física en los fiseteroideos

La estimación de la madurez osteológica en los cetáceos fósiles es un tema complejo dada la falta de información sobre los ciclos de vida de muchas de las formas actuales. En el caso particular de los cachalotes, la mayor parte de la información disponible sobre la edad (i.e. madurez física y/o sexual) proviene de la recopilación de datos que se produjo durante la época de caza de ballenas, en la cual las poblaciones de cachalotes fueron altamente diezmadas (Whitehead 2002). Los criterios más utilizados para estimar la edad en los taxones extintos de fiseteroideos, basados en el conocimiento disponible sobre *Physeter* y *Kogia*, son el conteo de líneas de crecimiento en los dientes y el grado de cierre de suturas craneales y/o epífisis vertebrales. Con base en el conteo de GLGs, el holotipo de *Cozzuoliphyseter* es el ejemplar de mayor edad dentro de los analizados en esta tesis, seguido por el holotipo de *Idiorophus*, mientras que el ejemplar más joven es el paratipo de *Cozzuoliphyseter*. Si se asume que la historia de vida de los cachalotes del Mioceno de Patagonia es similar a la de *Physeter* (i.e. las hembras alcanzan la madurez sexual entre los 9-13 años y la madurez física entre los 35-60 años, mientras que los machos alcanzan la madurez sexual entre los 10-21 años y la física entre los 70-80 años; Nishiwaki et al. 1958; Ohsumi et al. 1963; Ohsumi 1966; Best et al. 1984; Rice 1989; Evans y Hindell 2004) todos los cachalotes analizados en esta tesis habrían alcanzado la madurez sexual y solo el holotipo de *Cozzuoliphyseter* podría haber alcanzado la madurez física. Es interesante destacar que, con base en la osteología, ninguno de los ejemplares patagónicos habría alcanzado la madurez física ya que muchas de las suturas craneales (como la fronto-maxilar, la exoccipito-escamosal o la parieto-escamosal) permanecen

sin cerrarse. En el caso particular del holotipo y paratipo de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* ocurre una contradicción en los resultados obtenidos mediante el conteo de GLGs y el grado de cierre de suturas craneales. Con base en el grado de cierre de las suturas, el paratipo pertenecería a un estadio ontogenético más avanzado que el holotipo ya que presenta algunas suturas menos marcadas (como la fronto-parietal o la parieto-escamosal) y posee las crestas temporales más desarrolladas que en el holotipo. Sin embargo, el conteo de los GLGs mostró que el paratipo presenta menos líneas de crecimiento que el holotipo quien, a su vez, posee las suturas craneales sin fusionarse. Esto indicaría que el grado de cierre de suturas craneales no es un buen estimador de la madurez física por sí solo, lo que lleva a rechazar la primera hipótesis de trabajo planteada para esta sección, y que, siempre que sea posible, es recomendable aplicar al menos las dos metodologías desarrolladas en esta sección para obtener un resultado más confiable. Al considerar lo observado con el cierre de las suturas craneales en los ejemplares que presentan el mayor número de GLGs, se hipotetiza que los cachalotes miocenos presentarían un retardo en la madurez osteológica craneal, dado que muchas de las suturas craneales permanecen sin fusionarse durante gran parte de la vida del animal, tal como ocurre en el material tipo de *Cozzuoliphyseter*.

Gran parte de las estimaciones que se realizaron en este apartado sobre los estadios de madurez física en los cachalotes miocenos están basadas en los datos disponibles sobre el ciclo de vida de *Physeter*. Sin embargo, este taxón representa un extremo en sus características ya que es una forma de tamaño corporal gigante, con una madurez física lenta y un posible retraso en la madurez osteológica del cráneo (observaciones preliminares de la tesista). Por este motivo, la utilización de *Physeter* como modelo neontológico de comparación puede brindar interpretaciones sesgadas. Gilbert et al. (2018) propusieron que algunos odontocetos de pequeño a mediano tamaño (e.g. delfín de Risso *Grampus griseus*, la beluga *Delphinapterus leucas*, las falsas orcas *Pseudorca crassidens* o algunos zífidos como *Ziphius cavirostris* o *Mesoplodon* sp.) serían mejores análogos que *Physeter* a la hora de determinar la madurez sexual y física en los cachalotes extintos. Estos autores sugirieron en su trabajo, centrado en la determinación de la madurez física de un cachalote del Plioceno, que el crecimiento sería más rápido en este cachalote extinto que en *Physeter* por lo que el fiseteroideo del Plioceno maduraría a una edad más temprana y tendría una menor longevidad. Gilbert et al. (2018) relacionaron el pequeño tamaño y la rápida maduración con altas tasas de depredación a las que podría haber estado expuesto el cachalote plioceno (Reznick et al. 1997; Huang et al. 2008): los animales que alcanzan su madurez física más rápido son menos propensos a ser depredados que aquellos que lo hacen más lento (Abrams et al. 1996; Craig et al. 2006). Futuros estudios que permitan indagar con más detalle sobre los ciclos de madurez física y/u osteológica de los odontocetos actuales permitirán testear si las especies de odontocetos mencionadas previamente son mejores análogos vivientes que *Physeter* para estimar la edad en los cachalotes del Mioceno de Patagonia.

En resumen, los cachalotes del Mioceno de Patagonia analizados aquí podrían haber madurado sexualmente y sólo uno de ellos habría alcanzado la madurez física (holotipo de *Cozzuoliphyseter*), lo que resulta en el rechazo de la segunda hipótesis de trabajo planteada para esta sección. Sin embargo, futuros análisis que incluyan más cantidad de ejemplares de los taxones patagónicos podrían determinar la robustez de los resultados obtenidos.

6.7.4. Estimación de las capacidades auditivas de los fiseteroideos miocenos de Patagonia

La ecolocalización es una característica clave de los odontocetos que fue adquirida en las fases más tempranas de su evolución (Nummela et al. 2004; Pyenson y McKenna 2006; Geilser et al. 2014) y que permitió la diversificación del grupo desde el Oligoceno hasta la actualidad. En los últimos años se incrementaron los estudios centrados en las capacidades auditivas de los odontocetos y en su posible vinculación con el ambiente y con las estrategias ecológicas o de comportamiento (Gutstein et al. 2014; Park et al. 2017 a, b, 2019; Galatius et al. 2019). En el caso de los cachalotes algunos estudios incluyeron a las formas actuales (*Physeter* y *Kogia*; e.g. Davids et al. 2011; Churchill et al. 2016; Park et al. 2019; Racicot et al. 2019) y en menor medida a las formas extintas (Ekdale 2016; Galatius et al. 2019). En este trabajo de tesis se amplía la información disponible sobre las capacidades auditivas de los cachalotes extintos con el análisis de los ejemplares del Mioceno de Patagonia.

Las descripciones morfológicas de los modelos 3D del oído interno de los ejemplares MLP 76-IX-5-1 y MPEF-PV-6074, centrados principalmente en la descripción de la cóclea, mostraron una gran similitud anatómica con el oído interno del cachalote gigante actual (*Physeter macrocephalus*; Fig. 6.7.3). Estas similitudes se encuentran, por ejemplo, en la cantidad de vueltas que presenta la cóclea y en la presencia de un receso timpánico en la vuelta basal. Sin embargo, la mayoría de las mediciones tomadas presentaron valores intermedios entre los géneros actuales: ciertos valores son más similares a los de *Physeter* como el radio basal (ver Tabla 1.13) y otros similares al género *Kogia* como la razón basal y el paso axial. El límite menor estimado de la frecuencia auditiva de los cachalotes patagónicos resultó ser menor al de *Kogia*. El ejemplar MLP 76-IX-5-1 obtuvo el límite de menor frecuencia auditiva más bajo (incluso por debajo del estimado para *Physeter*) mientras que el ejemplar MPEF-PV-6074 presentó valores de frecuencia auditiva intermedios entre los géneros actuales, siendo superior al estimado para *Physeter* y menor al de *Kogia* (ver Tabla 1.13). Esto lleva a aceptar la primera hipótesis de trabajo planteada para esta sección en la que se propone que las frecuencias auditivas estimadas para los fiseteroideos patagónicos son similares entre ellos y con otros cachalotes.

Las características auditivas difieren sustancialmente entre fiseteroideos kógididos y no kógididos (fisetéridos+*macroraptores*+taxones *stem*) y esas diferencias se han mantenido en el tiempo llegando a la actualidad. Los fiseteroideos miocenos

presentan una morfología global del oído interno con más semejanzas con *Physeter* que con *Kogia* (Fig. 6.7.3). Asimismo, la estructura morfológica conservada que se observa en el oído interno de los fiseteroideos miocenos se corresponde con la observada en el complejo tímpano-periótico (Capítulo 5) sugiriendo que, al menos desde el Mioceno temprano, los fiseteroideos establecieron un patrón morfológico y funcional en las estructuras relacionadas a la audición que permaneció sin mayores cambios a lo largo de 20 millones de años (estasis evolutivo), lo que conduce a aceptar la segunda hipótesis de trabajo propuesta para esta sección. Este patrón no estaría, además, condicionado por la filogenia sino más bien por las fuertes presiones selectivas que impone el ambiente acuático y/o por sus hábitos de vida.

6.7.5. El órgano del espermaceti

El complejo nasal hipertrofiado es una característica única de los fiseteroideos (Raven y Gregory 1933; Mead 1975; Heyning 1989; de Muizon 1991). Este complejo nasal se encuentra alojado en una concavidad dorsal presente en el cráneo llamada cuenca supracranial. Dentro de las estructuras blandas que conforman el complejo nasal, el órgano del espermaceti es el que presenta mayor relevancia dado que su función está asociada a la amplificación del sonido (Norris y Harvey 1972; Cranford 1996; Huggenberger et al. 2016). Sin embargo, el desarrollo del órgano del espermaceti varía notablemente entre los representantes actuales de las familias Kogiidae y Physeteridae. Esta variabilidad en cuanto al desarrollo y/o tamaño del órgano del espermaceti también se encuentra documentada en el registro fósil de los Physeteroidea (e.g. Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2010, 2016; Velez-Juarbe 2015; Benites-Palomino 2021)

El tamaño y la forma del órgano del espermaceti se pueden inferir en los fiseteroideos extintos gracias a la presencia de la cuenca supracranial. Este órgano, en conjunto con todo el complejo nasal, alcanza su máximo desarrollo en *Physeter* y *Livyatan*. En ambas formas el órgano del espermaceti se extiende a lo largo de todo el rostro y, en el caso puntual de *Physeter*, alcanza también una altura dorsoventral considerable. La cuenca supracranial también muestra un gran desarrollo en *Acrophyseter deinodon* y *Zygophyseter* en los que la misma sobrepasa la región orbital y cobra importancia lateralmente en lugar de anteroposteriormente o dorsoventralmente. En los cachalotes del Mioceno de Patagonia la cuenca supracranial y, consecuentemente el órgano del espermaceti, no se extenderían más allá de la caja craneana ya que la elevación de las premaxilas hacia la línea media del rostro forma una superficie convexa en vista anterior y/o en corte transversal lo que dificultaría el apoyo del complejo nasal. Con base en esta información es que la hipótesis de trabajo propuesta en esta sección resulta aceptada ya que los cachalotes patagónicos presentarían un órgano del espermaceti con un desarrollo moderado que no sobrepasaría anteroposteriormente el nivel de las muescas anterorbitales y, por lo tanto, no se extendería sobre el rostro (Fig. 6.7.4). Por otra parte, el desarrollo

dorsoventral del órgano del espermaceti en las especies patagónicas habría estado limitado posteriormente por el escudo occipital que presenta una orientación oblicua en vista lateral, formando un ángulo menor a 90° con el plano horizontal del cráneo. Este tipo de desarrollo es compartido con otros fiseteroideos como *Eudelphis*, *Placoziphius* y, probablemente, *Aulophyseter morricei* y contrasta notablemente con el gran desarrollo que este órgano habría alcanzado en otros fiseteroideos miocenos como *Livyatan*. Dado que *Idiorophus* carece de gran parte de la caja craneana, no se puede estimar con exactitud el desarrollo dorsoventral (i.e. en altura) que podría haber tenido el órgano de espermaceti. Sin embargo, las elevadas crestas laterales de las maxilas sugieren que en esta especie el desarrollo de este órgano fue mayor al de otras especies patagónicas. *Cozzuoliphyseter*, a su vez, habría presentado un órgano del espermaceti dorsoventralmente más desarrollado que *Diaphorocetus* ya que la pared posterior de la cuenca supracraneal y el escudo occipital presentan una posición menos oblicua en vista lateral, permitiendo el desarrollo de los órganos en altura. Por último, y con base en la forma de la cuenca supracranial, se puede estimar que tanto el órgano del espermaceti como el *junk* habrían tenido forma semiesférica en todas las especies patagónicas analizadas en esta tesis, algo similar a lo propuesto por Bianucci y Landini (2006) para *Zygophyseter*. Por lo tanto, se sugiere que la apariencia externa de estos órganos, podrían haber determinado un contorno similar al de *Zygophyseter* dándole al rostro la apariencia de un rostro elongado (Fig. 6.7.4).

Con base en los aspectos paleobiológicos explorados en esta sección es evidente que, con excepción de los kógidos cuyo complejo nasal es muy diferente al de los demás fiseteroideos, las especies que presentan un gran desarrollo de la cuenca supracranial (y por lo tanto del complejo nasal) son también aquellas que desarrollaron tamaños corporales gigantes. Es interesante destacar que, tal como fue propuesto por Nishiwaki et al. (1963), el crecimiento del órgano del espermaceti está directamente relacionado con el crecimiento corporal, al menos en *Physeter*. En los machos de esta especie el órgano del espermaceti continúa su crecimiento después de haber alcanzado la madurez física sobresaliendo a menudo de la punta del rostro. Es posible que el retardo que se observa en la madurez osteológica del cráneo de *Physeter* (observaciones preliminares de la tesista, Sección 6.3) se vincule con la retención de un cráneo flexible que permita el acomodamiento de las estructuras del complejo nasal (en especial el órgano del espermaceti) durante el crecimiento. Futuros estudios incluyendo mayor número de ejemplares de *Physeter* permitirán testear finalmente esta hipótesis.

Por otro lado, Tønnessen et al. (2020) han brindado la primera evidencia directa de que *Physeter* utiliza la ecolocalización para detectar a sus presas y, para ello, se vale de su hipertrofiado complejo nasal. Estos autores propusieron que el gran complejo nasal, que funciona como un biosonar de largo alcance, les permitiría a los cachalotes actuales sondear grandes extensiones del medio que los rodea en busca de alimento. En este contexto es posible hipotetizar que habría una relación entre el tamaño

corporal y el desarrollo del órgano del espermaceti: cuanto más grande es el animal, mayor desarrollo presenta su complejo nasal y más volumen de agua puede sondear en búsqueda de sus presas. De esta forma el desarrollo de un órgano de espermaceti hipertrofiado habría sido una condición única que se adquirió en forma paralela en el Mioceno, en *Livyatan*, y en el Plioceno, en *Physeter*, mientras que las formas patagónicas, con tamaños pequeños y medianos, presentaban órganos del espermaceti de desarrollo moderado como el que puede observarse en otras formas miocenas.

6.7.6. Estrategias de alimentación de los fiseteroideos miocenos

La transición de la tierra hacia el mar significó la adquisición de diversas especializaciones en los cetáceos incluyendo la capacidad de capturar y consumir a las presas en un medio totalmente acuático (Berta y Lanzetti 2020). Las estrategias de alimentación desarrolladas en este medio por los cetáceos, y otros tetrapodos marinos, están acopladas a especializaciones anatómicas del cráneo, la mandíbula y los dientes (e.g. Massare 1987; Werth 2006; Lindberg y Pyenson 2007; McCurry et al. 2017; McCurry y Pyenson 2018). El análisis de estas características anatómicas permite inferir, por lo tanto, las estrategias de alimentación en taxones extintos (e.g. Massare 1987; Lindberg y Pyenson 2007; Peredo et al. 2017; Zverkov et al. 2018).

La morfología cráneo mandibular-dentaria de los fiseteroideos de Patagonia presenta características intermedias entre un fiseteroideo superdepredador y uno suctor. A diferencia de *Physeter* y *Kogia*, tanto *Diaphorocetus* como *Idiorophus* poseen alvéolos maxilares separados por septos interalveolares anchos, mientras que *Cozzuoliphyseter* presenta un surco alveolar profundo. Además, a diferencia de las especies actuales suctoras, que carecen de dientes superiores, los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia presentan dientes superiores e inferiores bien desarrollados. Según el tamaño de los alvéolos, las especies patagónicas habrían tenido dientes más pequeños que las formas superdepredadoras o *macroraptoras* (*Acrophyseter* o *Zygophyseter*) y a diferencia de estos carecen de esmalte dentario (con excepción de Physeteroidea Indet. MLP 76-IX-5-1). A su vez, los dientes de las especies patagónicas aquí analizadas carecen de cualquier ensanchamiento y/o angostamiento por debajo de la corona como presentan los superdepredadores y, en contraparte, poseen dientes simples, alargados y de forma delgada y cónica. Por otro lado, una fosa temporal grande indica músculos masticatorios bien desarrollados presentes en las formas de hábito *raptor* (e.g. Bianucci y Landini 2006; Lambert et al. 2010, 2016). La fosa temporal de *Diaphorocetus* y *Cozzuoliphyseter* es proporcionalmente más pequeña que en las formas superdepredadoras pero es más grande que en las formas consideradas tradicionalmente suctoras como *Physeter* y *Kogia* spp. *Diaphorocetus*, por su parte, presenta un proceso zigomático alargado que lo agrupa con las formas *macroraptoras*. El largo del mismo podría indicar una zona de inserción para los diferentes músculos utilizados en la alimentación (principalmente el músculo

masetero) y que, a mayor longitud del proceso cigomático, mayor desarrollo de la musculatura masticatoria.

La posición anteroposterior de los últimos alvéolos maxilares (o del surco alveolar) de las especies patagónicas analizadas finaliza muy por delante de la muesca anterorbital, dejando disponible un gran área palatal que podría colaborar en la generación de presión negativa durante la succión. Es interesante destacar que en *Kogia sima* la porción terminal del surco alveolar es levemente anterior a la muesca anterorbitaria. Sin embargo, debido a un rostro ancho y muy corto (el más corto dentro de los odontocetos; Bloodworth y Marshall 2007; Werth 2006; McCurry et al. 2017) y a que el surco alveolar está muy poco desarrollado, esta especie presenta una gran superficie palatal que le permitiría generar la presión negativa necesaria para realizar la succión.

En resumen, todas las características cráneo-mandibulo-dentarias tratadas anteriormente sugieren que los cachalotes del Mioceno de Patagonia analizados en esta tesis podrían haber empleado una serie de comportamientos intermedios entre una forma *raptora* y una forma suctora aceptando de esta forma la hipótesis de trabajo planteada en esta sección. Aquí se propone que las especies patagónicas podrían haber capturado presas pequeñas con sus dientes, como peces, y luego haber empleado la succión para transportarlas hacia la cavidad oral y tragarlas (Werth 2006; Hocking et al. 2017). De este modo habrían utilizado una estrategia de alimentación *raptorial* combinada como la que puede observarse hoy en día en algunos delfínidos como los del género *Lagenorhynchus* (Kane y Marshall 2009).

6.8. Evolución de los Physeteroidea de Patagonia y sus aportes a la caracterización paleoecológica de la comunidad de cetáceos miocenos

Los fiseteroideos son uno de los linajes más antiguos de odontocetos con representantes actuales, cuya historia evolutiva se remonta al Oligoceno tardío. Este grupo alcanzó su máxima diversidad taxonómica y sistemática durante el Mioceno, la cual disminuyó en forma drástica hasta la actualidad contando solo con tres especies. El registro fósil de este grupo se encuentra distribuido por todo el mundo destacándose las regiones del Pacífico Sur Oriental (Perú), Pacífico Norte Oriental (EE.UU. y México), el Mar del Norte (Bélgica) y Atlántico Sur Occidental (Argentina). La Patagonia argentina alberga un rico registro que incluye (entre otros) cráneos muy bien preservados de algunas de las formas más antiguas de este linaje y, por lo tanto, brindan información espacio-temporal clave para comprender la evolución de los cachalotes.

Desde su origen este grupo experimentó cambios en su diversidad taxonómica y ecológica. El primer incremento en la diversidad sucede en el Mioceno temprano (Burdigaliano), implicando un total de 24 especies. Los registros de este primer pico de diversidad provienen del Mar del Norte (Bélgica), del Atlántico Norte Occidental

(EE.UU.) y del Atlántico Sur Occidental (Patagonia Argentina). Con base en los estudios taxonómicos y filogenéticos que se realizaron en esta tesis podemos sugerir regionalmente que este evento de diversidad estuvo representado por dos especies patagónicas: *Diaphorocetus poucheti* e *Idiorophus patagonicus*. *Diaphorocetus* presenta una posición filogenética inestable, ubicándose en la base del *crown* Physeteroidea, mientras que *Idiorophus* se encuentra anidado dentro de la familia Physeteridae, grupo que reúne a las formas más emparentadas con *Physeter macrocephalus*. Este aumento de diversidad estuvo representado, a nivel local, por formas de pequeño (*Diaphorocetus*) y mediano tamaño corporal (*Idiorophus*; ver tabla 1.14), con un órgano del espermaceti de un desarrollo moderado que no sobrepasaba anteriormente las muescas anterorbitales, pero que en *Idiorophus* habría alcanzado mayor desarrollo dorsoventral que en *Diaphorocetus*. La morfología cráneo-mandibular-dentaria sugiere que estas formas habrían desarrollado un hábito de alimentación *raptorial* combinado. Sin embargo, dada la diferencia de tamaño corporal entre ambas especies, el tamaño de las presas (y quizás el *ítem* predominante en la dieta) sería muy diferente entre estos taxones. Estas diferencias sugerirían una expansión en la ocupación del morfoespacio acompañada por una eventual ocupación de diferentes nichos ecológicos (Reeves et al. 2020) durante las etapas más tempranas de la evolución del grupo. Asimismo, los estudios paleoambientales disponibles sobre los lugares de procedencia de estos fósiles (Cuitiño et al. 2019), sugieren que los cachalotes del mioceno temprano de Patagonia estarían asociados con ambientes de plataforma marina abierta (*open shelf*). Esto contrasta con los ambientes de depositación conocidos para otros grupos de odontocetos patagónicos coetáneos, que ocupan ambientes someros de plataforma (e.g. los platanistoideos, muy abundantes en el Mioceno temprano de Chubut; Cuitiño et al. 2019, Viglino et al. 2018b, 2021; Viglino 2019).

Un segundo incremento en la diversidad se registra en Mioceno medio (Serravaliano) y estuvo representado por la diversificación de los kógididos y la dominancia de un grupo particular de cachalotes de tamaño corporal grande, con hábitos de alimentación *macroraptora*. Sin embargo, son pocos los registros del Mioceno medio a nivel mundial, destacándose las costas del Pacífico Norte Oriental (EE.UU.) y del Mar del Norte (Bélgica). La Patagonia argentina no cuenta con afloramientos de esta edad que brinden registros de este segundo evento de diversificación.

Hacia el Mioceno tardío-Plioceno la mayor parte de los grupos de fiseteroideos comienzan a declinar llegando hasta la actualidad con solos tres especies. A diferencia de la Patagonia argentina, el registro fósil de fiseteroideos del Mioceno tardío está fuertemente documentado en las costas del Pacífico Sur Oriental (Perú), el cual se compone de kógididos y de cachalotes *macroraptores*. Es interesante notar que, a diferencia del registro de Perú, en Argentina no se han hallado hasta el momento restos de ningún fiseteroideo kógido y que solo hay un registro de dos dientes de cachalote *macroraptor* para la Formación Gran Bajo del Gualicho, en Rio Negro (Piazza

et al. 2018). Si bien la edad de la Formación Gran Bajo del Gualicho permanece bajo constantes debates (ver Capítulo 3) es, junto con la Formación Gaiman, una de las formaciones más prolíficas en cuanto al registro fósil de los fiseteroideos patagónicos. De ella provienen los mencionados restos del cachalote *macroraptor Livyatan*, el primer registro de un diente de fiseteroideo indeterminado con una capa de esmalte en su corona (MLP 76-IX-5-1) y dos de los cráneos mejor preservados a nivel mundial de la especie de cachalote fisetérido *Cozzuoliphyseter rionegrensis*. Este cachalote presenta un tamaño intermedio entre *Diaphorocetus* e *Idiorophus*, siendo un cachalote mediano cuyo órgano del espermaceti también presenta un desarrollo intermedio en comparación con las especies del Mioceno temprano, ya que el mismo tendría mayor desarrollo dorsoventral que en *Diaphorocetus*, pero menor que en *Idiorophus*. A su vez, *Cozzuoliphyseter* comparte con el resto de los cachalotes miocenos patagónicos la forma de su rostro y, probablemente, el mismo hábito alimenticio *raptorial* combinado. En conjunto todas sus características indicarían que en la fauna marina miocena de Río Negro también habrían coexistido diferentes formas y que éstas habrían ocupado ecoespacios diferentes al de sus demás parientes patagónicos.

Por otro lado, recientemente M.A. Cozzuol ha comunicado personalmente la procedencia de un hueso periótico de fiseteroideo colectado por él en los niveles marinos superiores de la localidad Bryn Gwyn, Chubut, correspondientes a la Formación Puerto Madryn. Este material representa el primer registro para el Mioceno tardío de un Physeteroidea indeterminado de la Patagonia argentina. Si bien se trata de un resto aislado que no puede ser identificado en niveles taxonómicos menores, este hallazgo alienta a continuar las prospecciones en esta formación a fin de conocer con más detalle la diversidad local de los fiseteroideos en un momento donde comenzó a experimentar una merma en su diversidad global.

La Patagonia argentina presenta entonces un registro fósil de fiseteroideos *stem* (*Diaphorocetus*), *macroraptores* (*Livyatan*) y fisetéridos (*Idiorophus* y *Cozzuoliphyseter*), lo cual se diferencia claramente del registro de Perú y de Italia el cual está formado principalmente por formas *macroraptoras* (*Acrophyseter spp.*, *Livyatan* y *Zygophyseter*, respectivamente) y kógidos (*Scaphokogia*, *Koristocetus* y *Kogia pusilla* y *Pliokogia*, respectivamente), del registro de Japón, representado por una especie de fiseteroideo *macroraptor* (*Brygmophyseter*) y del registro de Panamá con una especie de kógido (*Nanokogia*). El registro patagónico presenta mayores semejanzas con los registros reportados para Bélgica, compuestos por *stem* fiseteroideos (*Eudelphis* y *Placoziphius*), fisetéridos (*Physeterula*) y kógidos (*Thalassocetus*) y con el registro estadounidense que se conforma por *macroraptores* (*Albicetus*), kógidos (*Aprixokogia*) y fisetéridos (*Orycterocetus*, *Idiophyseter* y *Aulophyseter*). De todos modos, es importante destacar que, como se mencionó durante este capítulo, el registro fósil presenta un sesgo de muestreo, dejando regiones del planeta subexploradas que podrían contener materiales claves que ayuden a comprender la evolución de los fiseteroideos. Es por eso que la prospección y

la exploración continua de formaciones Miocenas, como las formaciones Gran Bajo del Gualicho, Gaiman y Puerto Madryn, junto con el estudio de sus sedimentos y de sus restos fósiles que se están llevando a cabo en el país son sumamente importante para ampliar los horizontes sobre la diversidad de cachalotes patagónicos y de esta manera, comprender mejor su historia evolutiva y el ambiente del cual formaron parte.

Estudios multidisciplinarios recientes realizados en la Formación Gaiman permitieron caracterizar la composición taxonómica, distribución y abundancia de las comunidades de odontocetos presentes en esta formación, integrada principalmente por: fiseteroideos, platanistoideos y *stem* odontocetos (i.e. *Prosqualodon australis*; Cuitiño et al. 2019). Dentro de estos grupos se identifican formas *raptoriales* (en las formas *stem* odontoceti *Phoberodon*, *Prosqualodon*); *raptorial* combinado (en el Platanistoideo *Notocetus*, y en los fiseteroideos *Diaphorocetus*, *Cozzuoliphyseter*, *Idiorophus*); y suctor (en el platanistoideo *Dolgopolis*; Viglino et al. 2020). Asimismo, se observa un amplio rango de tamaños corporales en estos odontocetos patagónicos (formas pequeñas, medianas y grandes; Piazza et al. 2018; Gaetán et al. 2019; Viglino, 2019; esta tesis) que sugieren una disparidad de ecomorfotipos, al menos, durante el Mioceno temprano de Chubut. El extenso e importante registro fósil patagónico permite analizar los registros de cetáceos miocenos de manera global, identificando patrones similares entre los distintos grupos (misticetos y odontocetos; Lydekker, 1893; Cozzuol 1996; Buono y Cozzuol 2013; Buono et al., 2014, 2017; Viglino et al. 2018a, 2018b, 2020; Gaetán et al. 2019; Paolucci et al. 2019, 2020). Así, asemejándose a lo que ocurre en algunos grupos de misticetos (e.g. Marx et al. 2015) y odontocetos (e.g. Viglino et al. 2020), la diversidad pasada de los cachalotes comprendía una gran variedad de morfotipos y taxones que se vio drásticamente reducida hacia el Mioceno tardío y Plioceno. Esta drástica reducción en la diversidad de los cetáceos ha sido asociada a factores extrínsecos (eventos climáticos que se suceden luego del Óptimo climático en el Mioceno medio; Zachos et al. 2008), y/o competencia con otras especies (e.g. aparición de los Delphinoidea; e.g. Marx et al., 2015; Fordyce y Muizon 2001; Steeman et al. 2009). En algunos grupos de odontocetos se observan especializaciones extremas a los ambientes en paralelo con una menor diversidad, como ocurre con el platanistoideo *Platanista gangetica* (que actualmente vive en el Río Ganges) y también en los fiseteroideos actuales, que exploran principalmente ambientes pelágicos y de profundidad. Estudios futuros podrán testear si algunas especializaciones (morfológicas, ecológicas; *key innovations*) desarrolladas por los fiseteroideos fueron las impulsoras de la supervivencia de estos linajes (ver más abajo).

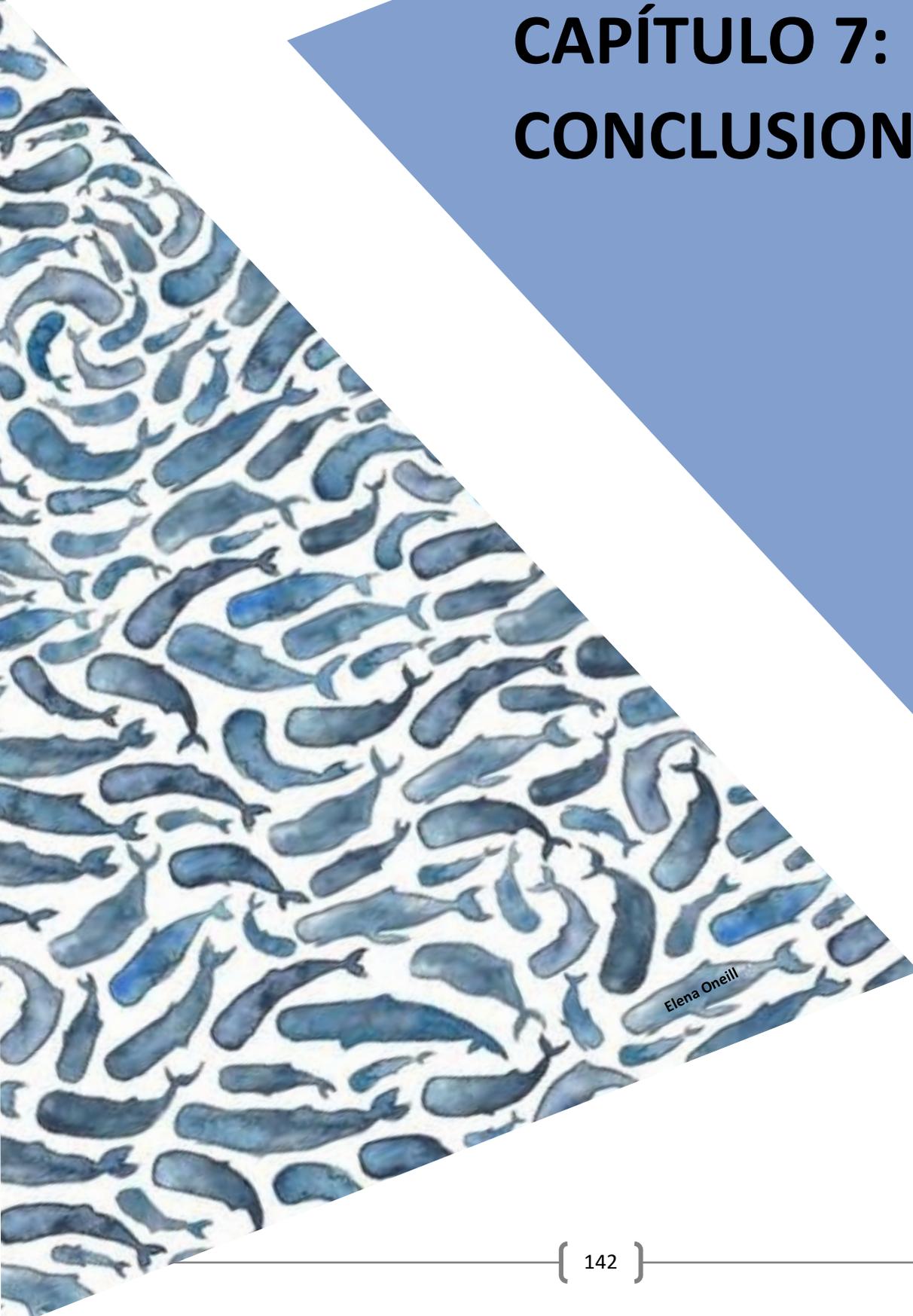
Dado los extensos trabajos de exploración y prospección de los últimos años, estos grupos están mejor estudiados en la Formación Gaiman (Mioceno temprano de Chubut). Estos trabajos junto con estudios paleobiológicos como los presentados en esta tesis y otros estudios recientes (Viglino et al. 2018a, 2018b, 2020; Gaetán et al. 2019) permiten comenzar a reconstruir las estrategias ecológicas de la comunidad de cetáceos patagónicos. La extensión de estos estudios a otras formaciones del Mioceno

de Patagonia con la constante búsqueda de nuevos taxones, así como la revisión de taxones históricos, permitirá descifrar la composición y distribución de otras comunidades de cetáceos que habitaron en el Neógeno de Patagonia.

Los resultados obtenidos en esta tesis superaron, en varios temas a los planteados originalmente y permiten construir nuevas hipótesis que se pondrán a prueba cuantitativamente en el futuro para intentar responder a los siguientes interrogantes:

- ¿La evolución de los fiseteroideos se ajusta a un modelo de explosión temprana (*Early Burst*, Simpson 1944) como se propone para otros cetáceos (como los misticetos -Marx et al. 2015- y los odontocetos – Boessenecker et al. 2017-) donde la diversificación taxonómica es seguida de una exploración amplia de nuevas oportunidades ecológicas?
- ¿Los picos de diversidad podrían identificarse como radiaciones adaptativas (Glor 2010; Mahler et al. 2010; Losos y Mahler 2010)?
- ¿Los picos de diversificación estuvieron vinculados por factores extrínsecos (cambios ambientales) o por factores intrínsecos (innovaciones claves o *key innovations*) (Reeves et al. 2020)?
- Las diferencias paleobiológicas entre las distintas especies de cachalotes miocenos patagónicos (i.e. tamaño corporal, morfología cráneo-mandibular, etc.) ¿sugieren una expansión en la ocupación del morfoespacio, acompañada por una eventual ocupación de diferentes nichos ecológicos (Reeves et al. 2020)?
- ¿Cómo se relaciona la variación en el desarrollo del órgano del espermaceti con la capacidad de emitir y receptor sonidos? ¿Cómo se relaciona esto con la morfología conservadora del oído interno? ¿siempre tuvo este órgano la función de amplificar el sonido para buscar alimento en profundidades? ¿los cachalotes miocenos eran capaces de bucear en profundidad? ¿Cuál era sus presas? ¿todas las especies tenían la misma dieta?
- El retardo en el cierre de suturas craneales presente en los fósiles patagónicos ¿se observa también en las formas actuales? ¿Este retardo en el cierre de suturas craneales se relaciona con la plasticidad craneal para permitir el desarrollo del complejo nasal?
- La historia de vida de *Physeter macrocephalus*, ¿es comparable con la de los cachalotes miocenos? ¿La velocidad de crecimiento se relaciona con el tamaño corporal?
- Presentar un órgano del espermaceti muy desarrollado ¿es sinónimo de ser buceador? ¿Cómo está relacionado con los grandes tamaños corporales?

CAPÍTULO 7: CONCLUSIONES



Elena Oneill

CAPÍTULO 7: CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

En este capítulo se detallarán las conclusiones a las que se ha arribado luego del desarrollo y la integración de toda la información obtenida durante la elaboración de este trabajo de tesis. La discusión de cada aspecto metodológico planteado y sus resultados se han tratado en los respectivos capítulos y apartados.

CAPÍTULO 4: OSTEOLOGÍA, TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Objetivos:

- 1) Realizar una descripción anatómica detallada y un análisis de la taxonomía alfa de los Physeteroidea del Mioceno temprano de Chubut (Fm. Gaiman) que incluye a las especies *Diaphorocetus poucheti* (Moreno, 1892) e *Idiorophus patagonicus* (Lydekker, 1893).

Hipótesis de trabajo: *Diaphorocetus poucheti* (Moreno, 1892) e *Idiorophus patagonicus* (Lydekker, 1893) son taxones válidos.

Conclusiones: *Diaphorocetus poucheti* e *Idiorophus patagonicus* son identificables como especies con base en las combinaciones únicas de caracteres morfológicos que permiten diferenciarlas de otras especies de fiseteroideos, por lo tanto, la hipótesis de trabajo resulta aceptada.

En el caso del primero de estos taxones, el estudio de la historia taxonómica indicó que, de los nombres disponibles para el género, *Diaphorocetus* (Ameghino, 1894a) es el nombre válido ya que ha sido utilizado desde 1894 hasta la actualidad por más de 10 autores y en más de 25 contribuciones siendo considerado *nomen protectum* por los artículos 23.9.1.2 y 23.9.2 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN). Por su parte, los nombres *Mesocetus* (Moreno, 1892), *Paracetus* (Lydekker, 1893) e *Hypocetus* (Lydekker, 1893) son considerados *nomina oblita* (artículos 23.9.1.1 y 23.9.2 del ICZN)

- 2) Analizar la anatomía y taxonomía alfa de los Physeteroidea del Mioceno de Río Negro (Fm. Gran Bajo del Gualicho) incluyendo a "*Aulophyseter*" *rionegrensis* Gondar, 1975 y a *Preaulophyseter gualichensis* Caviglia y Jorge, 1980.

Hipótesis de trabajo: "*Aulophyseter*" *rionegrensis* Gondar, 1975 no es asignable al género *Aulophyseter* Kellogg, 1927. *Preaulophyseter gualichensis* Caviglia y Jorge, 1980 no es un taxón válido.

Conclusiones: El análisis morfológico de detalle permitió poner a prueba y aceptar la hipótesis de trabajo. "*Aulophyseter*" *rionegrensis* (Gondar 1975) no es asignable al género *Aulophyseter* Kellogg 1927 por lo que Paolucci et al. (2020) reasignaron esta especie a *Cozzuliphyseter* gen. nov.

Preaulophyseter gualichensis Caviglia y Jorge 1980 no es una especie válida dado que los materiales asignados a esta especie no presentan caracteres diagnósticos que permitan diferenciarla de otras especies de fiseteroideos y, por lo tanto, los materiales referidos a esta especie deben ser considerados como Physeteroidea Indet.

CAPÍTULO 5: ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

Objetivo:

- 1) Analizar la posición filogenética de los Physeteroidea del Mioceno de Patagonia.

Hipótesis de trabajo: los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia son *stem* Physeteroidea.

Conclusiones: La hipótesis de trabajo resulta rechazada ya que tanto *Cozzuoliphyseter* como *Idiorophus* se recuperaron como *crown* Physeteroidea, como taxones hermanos dentro de la familia Physeteridae. *Diaphorocetus* se recuperó como taxón hermano del *crown* Physeteroidea o dentro del *crown* Physeteroidea como el miembro más basal de la familia Physeteridae.

- 2) Testear filogenéticamente las re-asignaciones taxonómicas de “*Aulophyseter*” *rionegrensis* y “*Preaulophyseter gualichensis*”

Hipótesis de trabajo 1: *Cozzuoliphyseter rionegrensis* es el taxón hermano de *Aulophyseter morricei*.

Hipótesis de trabajo 2: la información alojada en el tímpano-periótico de los fiseteroideos es independiente de las relaciones filogenéticas y, por lo tanto, no brinda información con valor taxonómico a nivel genérico o específico.

Conclusiones: Con base en los resultados obtenidos en este capítulo, se rechaza la primera de las hipótesis de trabajo propuestas ya que en ninguno de los análisis realizados se recuperó a *Cozzuoliphyseter rionegrensis* como taxón hermano de *Aulophyseter morricei*.

El análisis de la señal filogenética indicó que los caracteres morfológicos del complejo tímpano-periótico de los fiseteroideos arrojó valores bajos para todos ellos, lo que significa que los caracteres del complejo tímpano-periótico son independientes de las relaciones filogenéticas. Con base en estos resultados se acepta la segunda hipótesis y, por lo tanto, se propone que los huesos óticos de los fiseteroideos no serían diagnósticos a nivel de género o especie. En este sentido y dado que no es posible identificar distintos taxones de fiseteroideos con base en su perióticos, se propone considerar a la especie “*Preaulophyseter gualichensis*” como *nomen dubium* (Paolucci et al. 2021) y se reasigna la misma, junto con todos los perióticos aislados, como Physeteroidea Indet.

CAPÍTULO 6: DIVERSIDAD Y ASPECTOS PALEOBIOLÓGICOS DE LOS FISETEROIDEOS DEL MIOCENO DE PATAGONIA

6.1 Diversidad

Objetivos:

- 1) Analizar los patrones de diversidad taxonómica de los fiseteroideos desde el Oligoceno hasta la actualidad.

Hipótesis de trabajo: Los fiseteroideos tuvieron su mayor diversidad durante el Mioceno, seguida por un brusco descenso. Este pico de diversificación coincide con cambios ambientales, principalmente con un aumento en la productividad primaria de los océanos.

Conclusiones: La diversidad taxonómica de fiseteroideos tuvo dos picos de máxima riqueza. El primero de ellos corresponde al pico máximo y se produjo en el Mioceno temprano (Langhiano) el cual fue seguido de un declive en la diversidad hacia el Serravaliano. Este pico de diversidad involucra la aparición de taxones *stem* y de los tres principales clados de fiseteroideos: *macroraptores*, fisetéridos y kógidos caracterizados por diferentes morfologías cráneo-dentarias. El segundo pico, de magnitud levemente menor que el anterior, se produjo hacia el Mioceno medio-tardío (Tortoniano) y coincide con el Óptimo Climático del Mioceno Medio, el cual favoreció el desarrollo de nuevas formas de fiseteroideos y de cetáceos en general. Hacia fines del Mioceno medio y principios del Mioceno tardío la diversidad global de cetáceos comenzó a decaer lo que se vincula con cambios físicos en las condiciones paleoceanográficas que habrían alterado la distribución de las principales zonas de alimentación provocando un declive en la diversidad de los fiseteroideos. Como se ha propuesto para otros cetáceos, estos eventos habrían afectado negativamente a los fiseteroideos de pequeño tamaño corporal que estaban adaptados a vivir en aguas someras. Es probable que el gran tamaño corporal de *Physeter*, junto con sus hábitos pelágicos y buceadores le habrían permitido sobrevivir a estos eventos y llegar a la actualidad. Por otra parte, las especies actuales del género *Kogia* se habrían desarrollado en un ambiente donde las nuevas condiciones climáticas ya estaban establecidas, permitiendo así que sobrevivan hasta la actualidad. A nivel regional es posible que estas fluctuaciones ambientales locales ocurridas durante el Neógeno, como cambios en las corrientes marinas sobre la plataforma continental, pudieron influir sobre las comunidades de cetáceos y en particular de fiseteroideos.

6.2 Largo corporal

Objetivo:

- 1) Estimar el largo corporal de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia:

Hipótesis de trabajo: Los fiseteroideos miocenos patagónicos eran formas pequeñas a medianas.

Conclusiones: Las estimaciones de largo corporal de los fiseteroideos de Patagonia analizados en esta tesis permitieron poner a prueba y aceptar la hipótesis de trabajo planteada. Las especies extintas del Mioceno de Patagonia son de pequeño a mediano tamaño (*Diaphorocetus* 3,46 m, *Cozzuoliphyseter* 4,37 m, *Idiorophus* 6,07 m). La única excepción son los materiales aislados procedentes de la Fm. Gran Bajo del Gualicho referidos al fiseteroideo *macroraptor Livyatan* (Piazza et al. 2018) el cual correspondería a un fiseteroideo de gran tamaño, con una longitud corporal superior a los 8 metros. Como sucede en general con los cetáceos, la evolución de los grandes tamaños corporales en los fiseteroideos es compleja y la adquisición del gigantismo no siguió un patrón lineal si no que se adquirió de manera convergente al menos dos veces a lo largo de la evolución del grupo a partir del Mioceno medio-tardío (en los *macroraptores*, con el caso de *Livyatan*, y en los Physeteridae, con *Physeter*). Además, el tamaño corporal no mostró dependencia con la filogenia por lo que su adquisición dentro del grupo se debe a otras presiones de selección.

6.3 Estimación de la madurez física

Objetivo:

- 1) Determinar la madurez física (i.e. osteológica) de los ejemplares de fiseteroideos del Mioceno de Patagonia:

Hipótesis de trabajo 1: el conteo de GLGs y el grado de cierre de suturas craneales son útiles para determinar la madurez física en ejemplares fósiles y brindan resultados similares.

Hipótesis de trabajo 2: los especímenes fiseteroideos de Patagonia corresponden a individuos maduros físicamente.

Conclusiones: La estimación de la madurez física de los fiseteroideos de Patagonia mediante el conteo de líneas de dentina (GLGs) y el grado de cierre de las suturas craneales y/o de fusión de las epífisis vertebrales arrojó resultados disímiles entre sí. Con base en el conteo de GLGs, el holotipo de *Cozzuoliphyseter* es el ejemplar de mayor edad (34 años), seguido por el holotipo de *Idiorophus* (21 años) y el Physeteroidea indet. MLP 76-IX-5-1 (15 años), mientras que el ejemplar más joven es el paratipo de *Cozzuoliphyseter* (10 años). Si se asume que la historia de vida de los cachalotes del Mioceno de Patagonia era similar a la de *Physeter* todos los cachalotes analizados en esta tesis en el momento de su muerte habrían alcanzado la madurez sexual y solo el holotipo de *Cozzuoliphyseter* podría haber alcanzado la madurez física. Con base en la osteología ninguno de los ejemplares patagónicos habría alcanzado

la madurez física ya que muchas suturas craneales permanecen sin cerrarse. Esta situación permite rechazar ambas hipótesis de trabajo ya que el grado de cierre de suturas craneales en los cachalotes miocenos subestima su estadio ontogenético dado que muchas suturas del cráneo permanecen sin fusionarse incluso en individuos considerados maduros físicamente por el método de conteo de GLGs (como es el caso del holotipo de *Cozzuoliphyseter*).

6.4 Reconstrucción del oído interno

Objetivo:

- 1) Reconstruir la cóclea de dos fiseteroideos miocenos provenientes de las formaciones Gaiman y Gran Bajo del Gualicho e inferir sus posibles capacidades auditivas

Hipótesis de trabajo 1: Las frecuencias auditivas estimadas para los cachalotes miocenos son similares entre ellos y con otros fiseteroideos.

Hipótesis de trabajo 2: la morfología de la cóclea de los fiseteroideos miocenos indica que las modificaciones del sistema auditivo de los cachalotes se adquirieron tempranamente en la historia del grupo.

Conclusiones: Las mediciones e índices estimados sobre las reconstrucciones cocleares de los fiseteroideos miocenos de Patagonia (MLP 76-IX-5-1 y MPEF-PV-6074) mostró algunas similitudes con *Physeter* (como el número de vueltas de la cóclea y el radio basal) y otras con *Kogia* (como la relación basal y el paso axial). La forma de las cócleas de los cachalotes patagónicos mostró mayores semejanzas con *Physeter* que con *Kogia*, compartiendo además la presencia de un receso timpánico. Por su parte, el límite auditivo de bajas frecuencias de MLP 76-IX-5-1 y MPEF-PV-6074 presentó valores inferiores a las frecuencias estimadas para el género *Kogia* y solo el ejemplar MPEF-PV-6074 resultó en valores intermedios entre los géneros actuales, aceptando de esta manera la primera hipótesis propuesta.

En resumen, estos resultados indican que la totalidad de la morfología del oído interno de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia comparte mayores similitudes con *Physeter* que con *Kogia*. Esta situación concuerda con las diferencias observadas en la morfología del complejo tímpano-periótico entre kógidos y fisetéridos, o incluso entre fisetéridos kógidos y no-kógidos. Esto podría sugerir que el patron morfofuncional del complejo auditivo de los Physeteroidea se habría adquirido tempranamente en su historia evolutiva (por lo que la segunda hipótesis propuesta resulta aceptada) y que el mismo permaneció sin mayores cambios a lo largo de 20 millones de años (estasis evolutivo).

6.5 El órgano del espermaceti

Objetivo:

- 1) Con base en los correlatos óseos conocidos en los cachalotes actuales, estimar la extensión del órgano del espermaceti en los Physeteroidea del Mioceno de Patagonia.

Hipótesis de trabajo: Los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia presentaban un órgano del espermaceti bien desarrollado, cuya extensión no sobrepasaba la porción media del rostro.

Conclusiones: El análisis morfológico de la cuenca supracranial de los fiseteroideos miocenos de Patagonia indicó que desde las etapas más tempranas de la evolución del grupo (Mioceno temprano), los fiseteroideos estaban caracterizados por la presencia de una cuenca supracranial que alojaba un órgano del espermaceti bien desarrollado. El tamaño relativo de este órgano difiere entre las especies analizadas en esta tesis. Sin embargo, en ningún caso el desarrollo del mismo supera anteroposteriormente el nivel de las muescas anterorbitales por lo que se acepta la hipótesis planteada. Con base en la forma de la cuenca supracranial, se estima que tanto el órgano del espermaceti como el *junk* habrían tenido una forma semiesférica en todas las especies patagónicas analizadas y que, por lo tanto, la apariencia externa de estos especímenes podría haber presentado un contorno con un rostro elongado.

6.6 Anatomía cráneo-mandibular-dentaria: estrategias de alimentación

Objetivo:

- 1) Estimar la estrategia de alimentación de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia y analizarlo en el contexto evolutivo de los Physeteroidea.

Hipótesis de trabajo: La anatomía cráneo-mandibular-dentaria de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia es compatible con una estrategia de alimentación tanto *raptorial* como suctora.

Conclusión: La morfología cráneo mandibular-dentaria de los fiseteroideos de Patagonia analizados presenta características intermedias entre los fiseteroideos superdepredadores o *macroraptores* y los suctores. Con base en las características morfológicas del cráneo, la mandíbula y los dientes, se acepta la hipótesis de trabajo ya que las especies patagónicas habrían empleado una estrategia de alimentación *raptorial* combinada (e.g. podrían haber empleado un método *raptorial* atrapando presas de pequeño tamaño, como peces, con sus dientes y luego haber utilizado la succión para transportarlas hacia la cavidad oral).

Los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia fueron diversos en varios sentidos ya que presentan diferencias anatómicas en sus cráneos, en sus mandíbulas y en sus dientes como así también muestran una variedad de tamaños corporales y desarrollo de la cuenca supracranial. A pesar de sus diferencias relativas, los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia presentan profundas diferencias con el cachalote gigante actual, *Physeter macrocephalus*. Así, los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia eran de tamaño pequeño a mediano no sobrepasando los 7 metros en contraposición a los 18 metros de longitud que alcanza *Physeter*. Los cachalotes miocenos patagónicos presentaban un desarrollo moderado del órgano del espermaceti en comparación con la gran hipertrofia de este órgano en *Physeter*, con dientes tanto superiores como inferiores, una fosa temporal bien desarrollada y mandíbulas robustas. Estas características les habrían permitido utilizar una estrategia de alimentación *raptorial* combinada. Como contraparte, *Physeter* está altamente especializado a la alimentación por succión y ha perdido los dientes superiores funcionales. Su musculatura hioidea se ha desarrollado en gran medida y presenta una reducción en el tamaño de su fosa temporal. Sus mandíbulas son alargadas, restas y esbeltas y se abren velozmente para generar presión negativa dentro de la cavidad oral y succionar a sus presas. En contraposición con lo observado anteriormente, los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia muestran una región auditiva muy conservada, con una morfología del oído interno muy similar a *Physeter* y sin mayores variaciones en la anatomía del complejo tímpano-periótico en los taxones analizados. Asimismo, como sucede en *Physeter*, las suturas craneales en los fiseteroideos patagónicos presentan un retardo en el cierre, permaneciendo abiertas en individuos que ya han madurado físicamente.

El estudio de los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia llevado adelante en esta tesis permitió, por un lado, actualizar la taxonomía alfa del grupo redescubriendo taxones claves que requerían de revisiones anatómicas y taxonómicas modernas y, por el otro, evaluar las relaciones filogenéticas de estos ejemplares dentro del grupo. Estos resultados ampliaron la información conocida hasta el momento sobre la gran diversidad de especies y formas que tuvo este grupo durante el Mioceno en el Atlántico Sudoccidental. Los estudios anatómicos-sistemáticos se complementaron con estudios paleobiológicos de aspectos vinculados con el tamaño corporal, madurez física, alimentación, y audición-ecolocalización. Estos estudios enriquecen el conocimiento paleobiológico de las comunidades de cetáceos miocenos que habitaron las aguas costeras de la Patagonia argentina, demostrando su gran diversidad y estableciendo la importancia del registro fósil patagónico de Argentina en el mundo.

BIBLIOGRAFÍA

A

- **Abel O. (1905).** Les odontocètes du Boldérien (Miocène supérieur) d'Anvers. Polleunis & Ceuterick, imprimeurs.
- **Abrams P. A., Leimar O., Nylin S., Wiklund C. 1996.** The effect of flexible growth rates on optimal sizes and development times in a seasonal environment. *American Naturalist* 147:381–395.
- **Acosta Hospitaleche C. 2007.** Revisión sistemática de *Palaeospheniscus biloculata* (Simpson) nov. comb. (Aves, Spheniscidae) de la Formación Gaiman (Mioceno Temprano), Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 44: 417–426.
- **Alexander R. McN. 1989.** Dynamics of dinosaurs and other extinct giants (p. 129). Nueva York: Columbia.
- **Allen G. M. 1921.** Fossil cetaceans from the Florida phosphate beds. *Journal of Mammalogy* 2: 144–159.
- **Alroy J. 2010.** Fair sampling of taxonomic richness and unbiased estimation of origination and extinction rates. *The Paleontological Society Papers* 16: 55–80.
- **Ameghino F. 1894a.** Enumération synoptique des especes de mammiferes fossiles des formations eocenes de Patagonie. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Cordoba, 13: 259–455.
- **Ameghino F. 1894b.** Sur les ongles fossiles de l'Argentine (Examen critique de l'ouvrage de R. Lydekker: a study of the extinct ungulates of Argentina). *Revista del jardín Zoológico de Buenos Aires*, 2: 193–224.
- **Ameghino F. 1921.** Primera sinopsis Geologico Paleontologica: Notas sobre cuestiones de geologia y paleontologia argentinas. Pp. 1–767 in A. J. Torcelli (ed.) Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino. Volume 12. La Plata, Taller de Impresiones Oficiales.
- **Arnason U., Gullberg A. 1994.** Relationship of baleen whales established by cytochrome b gene sequence comparison. *Nature* 367: 726–728.
- **Arratia G., Cione A.L. 1996.** The fish fossil record of southern South America. *Münch. geowiss. Abh.* 30 A: 9–72.
- **Ary W.J. 2017.** Form, Function and Phylogeny in the Cetacean Ear Complex. 132pp. Unpublished Doctoral Dissertation, San Diego State University.
- **Au W.W.L., Hastings M.C. 2008.** *Principles of Marine Bioacoustics*. Springer, New York.
- **Autenrieth M., Erns, A., Deaville R., Demaret F., IJsseldijk L. L., Siebert U., Tiedemann, R. 2018.** Putative origin and maternal relatedness of male sperm whales (*Physeter macrocephalus*) recently stranded in the North Sea. *Mammalian Biology* 88: 156–160.

B

- **Bajpai S., Thewissen J.G.M. 2000.** A new, diminutive Eocene whale from Kachchh (Gujarat, India) and its implications for locomotor evolution of cetaceans. *Current Science* 79:1478–82
- **Bapst D. W. 2012.** paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 803–807.
- **Bargo M. S., Vizcaíno S. F., Kay R. F. 2009.** Predominance of orthal masticatory movements in the early Miocene *Eucholaeops* (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) and other megatherioid sloths. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 870–880.
- **Barker P.F., Filippelli G.M., Florindo F., Martin Ellen E., Scher H.D. 2007.** Onset and role of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54: 2388–2398. DOI: 10.1016/j.dsr2.2007.07.028.

- **Barnes L. G. 1990.** The fossil record and evolutionary relationships of the genus *Tursiops*. The bottlenose dolphin, 3-26.
- **Barnes L.G. 2006.** A phylogenetic analysis of the superfamily Platanistoidea. *Beiträge Zur Paläontologie* 30:25-42
- **Barnes L.G., Kimura T., Godfrey S.J. 2010.** The evolutionary history and phylogenetic relationships of the Superfamily Platanistoidea. En: Ruiz-Garcia M y Shostell JM (eds.) *Biology, Evolution and Conservation of River dolphins*. Nova Science Publishers Inc.: 445-488
- **Barrett P.M., McGowan A.J., Page, V. 2009.** Dinosaur diversity and theropod record. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B276*, 2667 – 2674
- **Bebej R. M., Zalmout I. S., Abed El-Aziz A. A., Antar M. S. M., Gingerich P. D. 2012.** First evidence of Remingtonocetidae (Mammalia, Cetacea) outside Indo-Pakistan: new genus from the early Middle Eocene of Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology: Program and Abstracts*, 62
- **Beddard F. E. 1915.** V. Contributions to the knowledge of the anatomy of the Sperm Whale (*Physeter macrocephalus*) based upon the examination of a young foetus. *Durban Museum Novitates*, 1: 107-124.
- **Beddard F. E. 1919.** Further contributions to the Anatomy of the Sperm Whale (*Physeter macrocephalus*) based upon an examination of two additional Foetus. *Ann. Durban Mus.* II, part, 4, 129-48
- **Benites Palomino A. 2018.** Los cachalotes (physeteroidea) del mioceno tardío de la formación pisco, Ica-arequipa, Perú. II Simposio Internacional de Paleontología del Perú. Lima, 27-30 de noviembre 2018-Libro de Resúmenes, pp.035-037
- **Benites-Palomino, A., Velez-Juarbe J., Collareta A., Ochoa D., Altamirano A., Carré, M., Laime M. J., Urbina M., Salas-Gismondi, R. 2021.** Nasal compartmentalization in Kogiidae (Cetacea, Physeteroidea): insights from a new late Miocene dwarf sperm whale from the Pisco Formation. *Papers in Palaeontology*.
- **Benites-Palomino A., Vélez-Juarbe J, Salas-Gismondi R, Urbina M. 2020.** *Scaphokogia totajpe*, sp. nov., a new bulkyfaced pygmy sperm whale (Kogiidae) from the late Miocene of Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology* 39: e1728538.
- **Berta A. 1991.** New *Enaliarctos* (Pinnipedimorpha) from the Oligocene and Miocene of Oregon and the role of “enaliarctids” in pinniped phylogeny. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 69:1–33
- **Berta A. 2017.** The Rise of Marine Mammals: 50 Million Years of Evolution 1-198
- **Berta A., Ekdale E. G., Cranford T. W. 2014.** Review of the cetacean nose: form, function, and evolution. *The Anatomical Record*, 297: 2205-2215
- **Berta A., Lanzetti A. 2020.** Feeding in marine mammals: An integration of evolution and ecology through time. *Palaeontologia Electronica* 23: a40.
- **Best P. B., Canham P. A. S., Macleod, N. 1984.** Patterns of reproduction in sperm whales *Physeter macrocephalus*. *Report of the International Whaling Commission* 6: 51-79.
- **Betz O. 2006.** Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 15: 409-416.
- **Bhatnagar P. S. 2016.** A Comparison of Fossils of the Two Whale Families: Physeteridae and Monodontidae (Cetacea). *Mongolian Journal of Biological Sciences* 14: 59-61.
- **Bianucci G. 2005.** *Arimidelphis sorbinii* a new small killer whale-like dolphin from the Pliocene of Marecchia River (Central eastern Italy) and a phylogenetic analysis of the Orcininae (Cetacea: Odontoceti). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 111(2).

- **Bianucci G. 2013.** *Septidelphis morii*, n. gen. et sp., from the Pliocene of Italy: new evidence of the explosive radiation of true dolphins (Odontoceti, Delphinidae). *J. Vert. Paleo.* **33**, 722–740.
- **Bianucci G., Collareta A., Bosio G., Landini W., Gariboldi K., Gioncada A., ... Di Celma C. 2018.** Taphonomy and palaeoecology of the lower Miocene marine vertebrate assemblage of Ullujaya (Chilcatay Formation, East Pisco Basin, southern Peru). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 511: 256-279
- **Bianucci G., Gingerich P. D. 2011.** *Aegyptocetus tarfa*, n. gen. et sp. (Mammalia, Cetacea), from the middle Eocene of Egypt: clinorhynch, olfaction, and hearing in a protocetid whale. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:1173–1188.
- **Bianucci G., Lambert O., Post K. 2007.** A high diversity in fossil beaked whales (Mammalia, Odontoceti, Ziphiidae) recovered by trawling from the sea floor off South Africa. *Geodiversitas* 29:561–618
- **Bianucci G., Landini W. 1999.** Kogiapusilla from the middle Pliocene of Tuscany (Italy) and a phylogenetic analysis of the family Kogiidae (Odontoceti, Cetacea). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 105: 445–453.
- **Bianucci G., Landini W., 2002.** Change in diversity, ecological significance and biogeographical relationships of the Mediterranean Miocene toothed whale fauna. *Geobios* 35: 19–28.
- **Bianucci G., Landini W. 2006.** Killer sperm whale: a new basal physeteroid (Mammalia, Cetacea) from the late Miocene of Italy. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148: 103–131.
- **Bianucci G., Landini W., Buckeridge J. 2006.** Whale barnacles and Neogene cetacean migration routes. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 49: 115–120.
- **Bianucci G., de Muizon C., Urbina M., Lambert O. 2020.** Extensive diversity and disparity of the early miocene Platanistoids (Cetacea, Odontoceti) in the Southeastern Pacific (Chilcatay Formation, Peru). *Life*, 10(3), 27.
- **Bianucci G., Post K., Lambert O. 2008.** Beaked whale mysteries revealed by seafloor fossils trawled off South Africa. *South African Journal of Science*, 104: 140-142.
- **de Blainville, H. 1838.** Sur les cachalots. *Annales Francaises Étrangères de Anatomie et Physiologie*, 2: 335–337.
- **Blomberg S.P., Garland T., Ives A.R. 2003.** Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717–745
- **Bloodworth B., Marshall C. D. 2005.** Feeding kinematics of *Kogia* and *Tursiops* (Odontoceti: Cetacea): characterization of suction and ram feeding. *Journal of Experimental Biology* 208: 3721–3730.
- **Bloodworth B.E., Marshall C.D. 2007.** A functional comparison of the hyolingual complex in pygmy and dwarf sperm whales (*Kogia breviceps* and *K. sima*), and bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Anatomy* 211:78-91.
- **Bloodworth B. E., Odell D. K. (2008).** *Kogia breviceps* (cetacea: kogiidae). *Mammalian Species* (819), 1-12.
- **Boersma A. T., Pyenson, N. D. 2015.** *Albicetus oxymycterus*, a new generic name and redescription of a basal physeteroid (Mammalia, Cetacea) from the Miocene of California, and the evolution of body size in sperm whales. *PLoS ONE*, 10(12), e0135551
- **Boerma A.T., Pyenson N.D. 2016.** *Arktocara yakataga* a new fossil odontocete (Mammalia, Cetacea) from the Oligocene of Alaska and the antiquity of Platanistoidea. *PeerJ* 4:e2321
- **Boessenecker R.W., Fraser D., Churchill M., Geisler J.H. 2017.** A toothless dwarf dolphin (Odontoceti: Xenorophidae) points to explosive feeding diversification of modern whales (Neoceti). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284:20170531.

- **Bordin A., Willy D., Pineau K., Tribot J., Segers M., Simon, J., Vanhoucke M., Dos Reis V., de Thoisy B. 2020.** Stranding of pygmy sperm whale, *Kogia breviceps* (de Blainville, 1838), in eastern French Guiana. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 15: 30-32.
- **Boschma H. 1938.** On the teeth and some other particulars of the sperm whale (*Physeter macrocephalus*). *Temminckia* 3: 151 - 278 + 4 pls.
- **Bow J. M., Purday C. 1966.** A method of preparing sperm whale teeth for age determination. *Nature*, 210(5034), 437-438.
- **Bremer K. R. 1994.** Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- **Brisson M. J. 1762.** Regnum animale in classes IX distributum, sive, synopsis methodical sistens generalem animalium distributionem in classes IX, & duarum primarum classius, quadrupedum scilicet & cetaceorum, particularem divisionem in ordines, sectiones, genera & species, cum brevi cujusque speciei, description, citationibus auctorum de iis tractantium, nominibus eis ab ipsis & nationibus impositis, nomini busque vulgaribus. Editio altera auctior. Second Edition. Theodorum Haak, Lugduni Batavorum, Leiden, 296 pp.
- **Brusatte S. L., Benton M. J., Ruta M., Lloyd G. T. 2008.** Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. *Science*, 321: 1485-1488
- **Buchholtz E. 1998.** Implications of vertebral morphology for locomotor evolution in early Cetacea; pp. 325–351 in J. G. M. Thewissen (ed.), *The Emergence of Whales*. Plenum Press, New York.
- **Buono M.R., Cozzuol M.A. 2013.** A new beaked whale (Cetacea: Odontoceti) from the late Miocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 986–997.
- **Buono M.R., Dozo M.T., Marx F.G., Fordyce R.E. 2014.** A late Miocene potential neobalaenine mandible from Argentina sheds light on the origins of the living pygmy right whale. *Acta Paleontologica Polonica* 59: 787–793.
- **Buono M.R., Fernandez M.S., Cozzuol M.A., Cuitiño J.I., Fitzgerald E.M. 2017.** The early Miocene balaenid *Morenocetus parvus* from Patagonia (Argentina) and the evolution of right whales. *PeerJ* 5: e4148

C

- **Cabrera A. 1926.** Cetáceos fósiles del Museo de La Plata. *Revista del Museo de La Plata* 29: 363–411
- **Calder W. A., III. 1984.** Size, function and life history. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- **Calzada N., Aguilar A., Grau E., Lockyer C. 1997.** Patterns of growth and physical maturity in the western Mediterranean striped dolphin, *Stenella coeruleoalba* (Cetacea: Odontoceti). *Canadian Journal of Zoology* 75: 632-637.
- **Campos L., Fernández M. S., Herrera Y., Garrido A. 2021.** Morphological disparity in the evolution of the ophthalmosaurid forefin: new clues from the Upper Jurassic of Argentina. *Papers in Palaeontology*.
- **Canto J. 2007.** Registros de Physeteroidea (Cetacea: Odontoceti) fósiles para Chile. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* (Chile) 359: 9–22.
- **Carmona N.B., Buatois L.A., Mángano M.G., Bromley R.G. 2008.** Ichnology of the lower Miocene Chenque Formation, Patagonia, Argentina: animal—substrate interactions and the modern evolutionary Fauna. *Ameghiniana* 45: 93–122
- **Carrier D. R., Deban S. M., Otterstrom J. 2002.** The face that sank the Essex: potential function of the spermaceti organ in aggression. *Journal of Experimental Biology* 205: 1755-1763.
- **Carroll R. L. 1988.** *Vertebrate Paleontology and Evolution* 1-698
- **Case E.C. 1904.** Systematic paleontology of the Miocene deposits of Maryland. *Vertebrata. Class Mammalia*. In: Clark WB, ed. *Miocene*: 3–58. Baltimore: Maryland Geological Survey

- **Cassens I., Vicario S., Waddell V.G., Balchowsky H., Van Belle D., Ding W., Fan C., Lal Mohan R.S., Simões-Lopes P.C., Bastida R., Meyer A., Stanhope M.J., Milinkovitch M.C. 2000.** Independent adaptation to riverine habitats allowed survival of ancient cetacean lineages. *Proceedings of the National Academy of Science* 97: 11343-11347.
- **Castelblanco-Martínez D. N., Morales-vela B., Padilla-Saldívar J. 2013.** Using craniometrical predictors to infer body size of Antillean manatees
- **Castellini M.A., Mellish J.-A. 2016.** Marine Mammal Physiology: Requisites for Ocean Living. CRC Press, Taylor and Francis Group.
- **Caughley G. 1977.** Analysis of vertebrate populations. Chichester: Wiley
- **Caviglia S.E., Jorge R.E. 1980.** *Preaulophyseter gualichensis* Gen. et sp. Nov. (Cetacea; Physeteridae) en el Terciario marino de Río Negro, República Argentina. *Actas del Segundo Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y Primer Congreso Latinoamericano de Paleontología* 2: 363–368.
- **Churchill M., Clementz M. T., Kohno N. 2014.** Predictive equations for the estimation of body size in seals and sea lions (Carnivora: Pinnipedia). *Journal of Anatomy* 225: 232-245.
- **Churchill M., Geisler J. H., Beatty B. L., Goswami A. 2018.** Evolution of cranial telescoping in echolocating whales (Cetacea: Odontoceti). *Evolution* 72: 1092-1108.
- **Churchill M., Martinez-Caceres M., de Muizon C., Mnieckowski J., Geisler J. H. 2016.** The origin of high-frequency hearing in whales. *Current Biology* 26: 2144-2149.
- **Cione A.L., Azpelicueta M.M. 2002.** An oplegnathid fish from the Miocene of Patagonia. *Geobios* 35: 367-373.
- **Cione A.L. Cozzuol, M.A. 1990.** Reidentification of *Portheus patagonicus* Ameghino, 1901, a supposed fish from the Middle Tertiary of Patagonia, as a delphinoid cetacean. *Journal of Palaeontology* 64: 451–453.
- **Cione A.L., Cozzuol M.A., Dozo M.T., Acosta Hospitaleche C. 2011.** Marine vertebrate assemblages in the southwest Atlantic during the Miocene. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 423–440.
- **Cione A.L., Expósito E. 1980.** Chondrichthyes del «Patagoniano» s.l. de Astra, Golfo de San Jorge, provincia de Chubut, Argentina. Su significado paleoclimático y paleobiogeográfico. II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Actas 2: 275-290, Buenos Aires.
- **Clarke M.R. 1970.** Function of the spermaceti organ of the sperm whale. *Nature* 228: 873–874.
- **Clarke M.R. 1978.** Buoyancy control as a function of the spermaceti organ in the sperm whale. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 58, 27–71.
- **Clauset A. 2013.** How large should whales be? *PLoS One* 8:e53967.
- **Clementz M. T., Fordyce R. E., Peek S., Fox D. L. 2014.** Ancient marine isoscapes and isotopic evidence of bulk-feeding by Oligocene cetaceans. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 400:28–40
- **Clementz M. T., Goswami A., Gingerich P. D., Koch P. L. 2006.** Isotopic records from early whales and sea cows: contrasting patterns of ecological transition. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26:355–370.
- **Clementz M.T., Sorbi S., Domning D.P. 2009.** Evidence of Cenozoic environmental and ecological change from stable isotope analysis of sirenian remains from the Tethys-Mediterranean region. *Geology* 37:307–310
- **Clifton H.E. 2006.** A reexamination of facies models for clastic shorelines. In: Posamentier, H.W., Walker, R.G. (Eds.), *Facies Models Revisited*. 84. SEPM Special Publication, pp. 293–337.
- **Coddington J., Scharff N. 1994.** Problems with zerolength branches. *Cladistics* 10: 415–423.

- **Collareta A., Fulgosi F.C., Bianucci G. 2019.** A new kogiid sperm whale from northern Italy supports psychrospheric conditions in the early Pliocene Mediterranean Sea. *Acta Palaeontologica Polonica* 64: 609–626.
- **Collareta A., Lambert O., de Muizon C., Benites Palomino A. M., Urbina M., Bianucci G. 2020.** A new physeteroid from the late Miocene of Peru expands the diversity of extinct dwarf and pygmy sperm whales (Cetacea: Odontoceti: Kogiidae). *Comptes Rendus Palevol*, 95: 79-100.
- **Collareta A., Lambert O., De Muizon C., Urbina M., Bianucci G. 2017.** *Koristocetus pescei* gen. et sp. nov., a diminutive sperm whale (Cetacea: Odontoceti: Kogiidae) from the late Miocene of Peru. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin (Fossil Record)*, 20(2), 259.
- **Cope E.D. 1895.** Fourth contribution to the marine fauna of the Miocene period of the United States. *Proceedings of the American Philosophical Society* 34: 135–155.
- **Court N. 1992.** Cochlea anatomy Numidotherium koholense: auditory acuity in the oldest known proboscidean. *Lethaia* 25: 211–215.
- **Cozzuol M.A. 1996.** The record of the aquatic mammals in southern South America. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 321–342.
- **Cozzuol M.A. 1986.** Ubicación genérica de “*Aulophyseter*” rionegrensis Gondar 1975 (Cetacea: Physeteriidae). *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados* 3: resumen: 9. Buenos Aires
- **Cozzuol M.A. 1993.** Mamíferos acuáticos del Mioceno medio y tardío en Argentina: sistemática, evolución y biogeografía. Unpublished PhD Thesis, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 175.
- **Craig J. K., Burke B. J., Crowder L. B., Rice J. A. 2006.** Prey growth and size-dependent predation in juvenile estuarine fishes: experimental and model analyses. *Ecology* 87: 2366–2377.
- **Cranford T. W. 1999.** The sperm whale’s nose: sexual selection on a grand scale? *Marine Mammal Science* 15:1133–1157.
- **Cranford T.W., Amundin M., Norris K.S. 1996.** Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implications for sound generation. *Journal of Morphology* 228: 223–285.
- **Croll D. A., Kudela R., Tershy B. R. 2006.** Ecosystem impact of the decline of large whales in the North Pacific; pp. 202–214 in J. A. Estes, D. P. DeMaster, D. F. Doak, T. M. Williams, and R. L. Brownell (eds.), *Whales, Whaling and Ocean Ecosystems*. University of California Press, Berkeley.
- **Cuitiño J. I., Buono M. R., Viglino M., Farron, N. D., Bessone S. 2019.** Factors affecting the preservation and distribution of cetaceans in the lower Miocene Gaiman Formation of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 526: 110-125.
- **Cuitiño J.I., Dozo M.T., del Río C.J., Buono M.R., Palazzesi L., Fuentes S., Scasso R.A., 2017.** Miocene marine transgressions: Paleoenvironments and Paleobiodiversity. In: Bouza, P., Bilmes, A. (Eds.), *Late Cenozoic of Península de Valdés, Patagonia Argentina: an interdisciplinary approach*. Springer Earth System Sciences, pp. 47–84.
- **Cuitiño J. I., Pimentel M. M., Santos R. V., Scasso R. A. 2012.** High resolution isotopic ages for the early Miocene “Patagoniense” transgression in Southwest Patagonia: Stratigraphic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 38: 110-122.
- **Cuitiño J.I., Scasso R.A., Ventura Santos R., Mancini L. 2015.** Sr ages for the Chenque Formation in the Comodoro Rivadavia region (Golfo San Jorge Basin, Argentina): stratigraphic implications. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 22: 3–12.

- **Czelusniak J., Goodman M., Koop B. F., Tagle D. A., Shoshani J. 1990.** Perspectives from amino acid and nucleotide sequences on cladistic relationships among higher taxa of Eutheria. *Current mammalogy* 2: 545-572.

D

- **Dal Piaz G. 1916.** Gli odontoceti del miocene bellunese: *Squalodelphis Fabianii*. Parte terza. Società cooperativa tipografica.
- **Damuth J. D., Damuth J., MacFadden B. J. 1990.** Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications. John, D. (Eds.). Cambridge University Press.
- **Dauids T., Mount R. J., Blaser S., Campisi P., Harrison R. V. 201).** CT study of acoustic signal pathway through the middle ear of the sperm whale (*Physeter macrocephalus*). *Canadian Acoustics* 39: 13-17.
- **De la Fuente M.S., Vucetich M.G. 1998.** Nuevos materiales de tortugas cryptiduras miocenas del Valle del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 35: 211–215.
- **De Schepper S., Gibbard P. L., Salzmann U., Ehlers J. 2014.** A global synthesis of the marine and terrestrial evidence for glaciation during the Pliocene Epoch. *Earth-Science Reviews* 135:83–102.
- **Degrange F. J., Tambussi C. P., Moreno K, Witmer L. M., Wroe S. 2010.** Mechanical analysis of feeding behavior in the extinct ‘terror bird’ *Andalgalornis steulleti* (Gruiformes: Phorusrhacidae). *PLoS ONE* 5: e11856.
- **Degrati M., García N. A., Grandi F. M., Leonardi S. M., de Castro R. L., Vales D. G., ... Crespo E. A. 2011.** Nuevo registro de un cachalote (*Physeter macrocephalus*) varado y una revision de varamientos en las costas de Argentina continental. *Mastozoologia Neotropical* 17: 307-314.
- **del Río C.J. 1989.** Composición, Origen y Significado Paleoclimático de la Malacofauna “Entrerriense” (Mioceno medio) de la Argentina. *Anales Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, Buenos Aires 42:207–226
- **del Río C.J. 2004.** Tertiary marine molluscan assemblages of eastern Patagonia (Argentina): A biostratigraphic analysis. *Journal of Paleontology* 78: 1097-1122.
- **del Río C.J., Martínez S.A., McArthur J.M., Thirwall M.F., Pérez L. 2018.** Dating late Miocene marine incursions across Argentina and Uruguay with Sr-isotope stratigraphy. *Journal of South American Earth Sciences*, 85: 312-324
- **Di Celma C., Malinverno E., Bosio G., Collareta A., Gariboldi K., Gioncada A., Molli G., Basso D., Varas-Malca R.M., Pierantoni P.P., Villa I.M., Lambert O., Landini W., Sarti G., Cantalamessa G., Urbina M., Bianucci G. 2017.** Sequence stratigraphy and paleontology of the Upper Miocene Pisco Formation along the western side of the lower Ica Valley (Ica Desert, Peru). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 123: 255-273.
- **Domning D.P. 2001.** The earliest known fully quadrupedal sirenian. *Nature* 413:625–27
- **Du Bus B. 1872.** Mammiferes nouveaux du crag d'Anvers. *Bulletins de L'Academie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts* 34: 491-509
- **Dunn R.E., Madden R.H., Kohn M.J., Schmitz M.D., Strömberg C.A.E., Carlini A.A., Ré G.H., Crowley J., 2013.** A new chronology for middle Eocene–early Miocene South American Land Mammal Ages. *Bulletin* 125: 539–555.

E

- **Edinger T. 1955.** Hearing and smell in cetacean history. *European Neurology*. 129: 37-58
- **Ekdale E. G., Racicot R. A. 2015.** Anatomical evidence for low frequency sensitivity in an archaeocete whale: comparison of the inner ear of *Zygorhiza kochii* with that of crown Mysticeti. *Journal of Anatomy* 226: 22-39.

- **Ekdale E.G. 2013.** Comparative anatomy of the bony labyrinth (inner ear) of placental mammals. *PLoS ONE* 8, e66624.
- **Ekdale E. G. 2016.** Morphological variation among the inner ears of extinct and extant baleen whales (Cetacea: Mysticeti). *Journal of Morphology* 277: 1599-1615.
- **Ekdale E.G., Bert, A., Deméré T.A. 2011.** The comparative osteology of the petrotympanic complex (ear region) of extant baleen whales (Cetacea: Mysticeti). *PLoS One* 6: e21311.
- **Ekdale E.G., Rowe T. 2011** Morphology and variation within the bony labyrinth of zhelestids (Mammalia, Eutheria) and other therian mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 658–675.
- **Escapa I. H., Pol D. 2011.** Dealing with incompleteness: new advances for the use of fossils in phylogenetic analysis. *Palaios* 26: 121–124.
- **Evans A. R., Jones D., Boyer A. G., Brown J. H., Costa D. P., Ernest S. M., Fitzgerald E. M. G., Fortelius M., Gittleman J. L., Hamilton M. J., Harding L. E., Lintulaakso K., Lyons S. K., Okie J. G., Saarinen J. J., Sibly R. M., Smith F. A., Stephens P. R., Theodo J. M., Uhen M. D. 2012.** The maximum rate of mammal evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 4187-4190.
- **Evans K., Hindell M. A. 2004.** The age structure and growth of female sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in southern Australian waters. *Journal of Zoology* 263: 237-250.
- **Evans K., Hindell M. A., Robertson K. Lockyer, C., Rice D. 2002.** Factors affecting the precision of age determination of sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Journal of Cetacean Research and Management* 4: 193-202.
- **Evans K., Robertson K. 2001.** A note on the preparation of sperm whale (*Physeter macrocephalus*) teeth for age determination. *Journal of Cetacean Research and Management* 3: 101-107.

F

- **Fahlke J. M., Bastl K. A., Semprebon G. M., Gingerich P. D. 2013.** Paleoecology of archaeocete whales throughout the Eocene: dietary adaptations revealed by microwear analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 386: 690–701
- **Fariña R. A., Vizcaíno S. F., Blanco E. 1997.** Scaling of the indicator of athletic capability in fossil and extant land tetrapods. *Journal of Theoretical Biology* 185: 441-446.
- **Farlow J. O., Hurlburt G. R., Eelsey R. M., Britton A. R. C., Langston W.Jr. 2005.** Femoral dimensions and body size of Alligator mississippiensis: estimating the size of extinct mesoeucrocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 354-369.
- **Farris J. 1983.** The logical basis of phylogenetic analysis.
- **Fazio A.M., Scasso R.A., Castro L.N., Carey S. 2007.** Geochemistry of rare earth elements in early-diagenetic miocene phosphatic concretions of Patagonia, Argentina: Phosphogenetic implications. *Deep Sea Res. Part 2 Top. Stud. Oceanogr.* 54, 1414–1432.
- **Fernández M. E., Vasallo A. I., Zárate M. 2000.** Functional morphology and palaeobiology of the pliocene rodent †*Actenomys* (Caviomorpha: Octodontidae): the evolution to a subterranean mode of life. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 71-90.
- **Ferrón H. G. 2017.** Regional endothermy as a trigger for gigantism in some extinct macropredatory sharks. *PLoS One* 12(9), e0185185.
- **Fischer V., Bardet N., Benson R. B., Arkhangelsky M. S., Friedman M. 2016.** Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. *Nature communications* 7: 1-11.

- **Fitzgerald E. M. G. 2004.** A review of the Tertiary fossil Cetacea (Mammalia) localities in Australia. *Memoirs of Museum Victoria* 61:183–208.
- **Fitzgerald E. M. G. 2005.** Pliocene marine mammals from the Whalers Bluff Formation of Portland, Victoria, Australia. *Memoirs of Museum Victoria* 62:67–89
- **Fitzgerald E. M. 2011.** A fossil sperm whale (Cetacea, Physeteroidea) from the Pleistocene of Nauru, equatorial southwest Pacific. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 929-931.
- **Fleischer G. 1976.** Hearing in extinct cetaceans as determined by cochlear structure. *Journal of Paleontology* 133-152.
- **Flower W. H. 1868.** On the osteology of the cachalot or sperm whale (Physeter macrocephalus). *Transactions of the Zoological Society of London* 6: 309–372.
- **Flower W. H. 1867.** IV. Description of the skeleton of *Inia geoffrensis* and of the skull of *Pontoporia blainvillii*, with remarks on the systematic position of these animals in the Order Cetacea. *Journal of Zoology* 6: 87–116.
- **Fordyce R.E. 1994.** *Waipatia maerewhenua*, new genus and new species (Waipatiidae, new family) an archaic Late Oligocene dolphin (Cetacea: Odontoceti: Platanistoidea) from New Zeland. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 29: 147-176
- **Fordyce R.E. 2009a.** Neoceti. In: Perrin WF, Thewissen JGM, Würsig B (eds) *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier, San Diego, pp 758–763
- **Fordyce R.E. 2009b.** Cetacean evolution. In: Perrin WF, Thewissen JGM, Würsig B (eds) *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier, San Diego, pp 201—207
- **Fordyce R. E., Barnes L. G. 1994.** The evolutionary history of whales and dolphins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 22: 419-455.
- **Fordyce R. E., C. de Muizon. 2001.** Evolutionary history of cetaceans: a review; pp. 169–223 in J.-M. Mazin, and V. de Buffrenil (eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen.
- **Fordyce R.E., Quilty P.G., Daniels J. 2002.** *Australodelphis mirus*, a bizarre new toothless ziphiid-like fossil dolphin (Cetacea: Delphinidae) from the Pliocene of Vestfold Hills, East Antarctica. *Antarctic Science* 14:37–54.
- **Fraser F.C., Purves P.E. 1960.** Hearing in cetaceans. Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans. *Bulletin of the British Museum of Natural History* 7: 1–140.
- **Friedman M. 2012.** Parallel evolutionary trajectories underlie the origin of giant suspension-feeding whales and bony fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 944-951.
- **Fuentes S. N., Cuitiño J. I., Martz P., Panera J. P. P., Guler V., Palazzesi L., ... Scasso R. A. 2019.** Palaeoenvironmental Reconstruction of the Puerto Madryn Formation (Middle to Late Miocene), Northeast of Patagonia: Palynology, Nannofossils and Stratigraphy. *Ameghiniana* 56: 28-52.

G

- **Gaetán C.M., Buono M.R., Gaetano L.C. 2019.** *Prosqualodon australis* (Cetacea: Odontoceti) from the early Miocene of Patagonia, Argentina: redescription and phylogenetic analysis. *Ameghiniana* 56: 1–27.
- **Galatius A. 2009.** Paedomorphosis in two small species of toothed whales (Odontoceti): how and why? *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 278–295.
- **Galatius A., Andersen M.E.R., Haugan B., Langhoff H.E., Jespersen Å. 2006.** Timing of epiphyseal development in the flipper skeleton of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) as an indicator of paedomorphosis. — *Acta Zoologica* (Stockholm) 87: 77–82

- **Galatius A., Berta A., Frandsen M. S., Goodall R. N. P. 2011.** Interspecific variation of ontogeny and skull shape among porpoises (Phocoenidae). *Journal of Morphology* 272: 136-148.
- **Galatius A., Olsen M. T., Steeman M. E., Racicot R. A., Bradshaw C. D., Kyhn L. A., Miller L. A. 2019.** Raising your voice: evolution of narrow-band high-frequency signals in toothed whales (Odontoceti). *Biological Journal of the Linnean Society* 126: 213-224.
- **Gambell R. 1970.** Weight of a sperm whale, whole and in parts. *South African Journal of Science* 66: 225—27
- **Gatesy J., Geisler J.H., Chang J., Buell C., Berta A., Meredith R.W., Springe, M.S., McGowen M.R. 2013.** A phylogenetic blueprint for a modern whale. *Molecular phylogenetics and evolution* 66: 479–506.
- **Gatesy J. 1998.** Molecular evidence for the phylogenetic affinities of Cetacea. See Thewissen 1998, pp. 63–112
- **Gatesy J., Milinkovitch M., Waddell V., Stanhope M. 1999.** Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher-level artiodactyl taxa. *Systematic Biology* 48: 6–20
- **Geisler J. H. 2017.** Evolution: hearing and feeding in fossil whales. *Current Biology* 27(12), R596-R598.
- **Geisler J.H., Colbert M.W., Carew J.L. 2014.** A new fossil species supports an early origin for toothed whale echolocation. *Nature* 508: 383–386.
- **Geisler J. H., Luo Z. 1996.** The petrosal and inner ear of *Herpetocetus* sp. (Mammalia: Cetacea) and their implications for the phylogeny and hearing of archaic mysticetes. *Journal of Paleontology* 70: 1045-1066.
- **Geisler J.H., McGowen M.R., Yang G., Gatesy J. 2011.** A supermatrix analysis of genomic, morphological, and paleontological data from crown Cetacea. *BMC Evolutionary Biology* 11: 1–112.
- **Geisler J.H., Sanders A.E. 2003.** Morphological evidence for the phylogeny of Cetacea. *Journal of Mammalian Evolution* 10: 23-129.
- **Geisler J. H., Theodor J. M. 2009.** *Hippopotamus* and whale phylogeny. *Nature* 458: E1–E4.
- **Geisler J.H., Uhen M.D. 2005.** Phylogenetic relationships of extinct cetartiodactyls: results of simultaneous analyses of molecular, morphological, and stratigraphic data. *Journal of Mammal Evolution* 12:145–60
- **Gervais P. 1849.** Sur la repartition des mammiferes fossiles entre les differents etages tertiaires qui concourent a former le sol de la France. *C. R. Acad. Scie* 28(21):643-647
- **Gervais P. 1852.** Zoologie et Paléontologie Françaises (Animaux Vertébrés) ou Nouvelles Recherches sur les Animaux Vivants et Fossiles de la France 1–3:1-274+
- **Gervais P. 1872.** Sur un singe fossile d'un espèce non encore décrite, qui a été découvert au monte Bamboli. *Comptes Rendues de l'Académie des Sciences Paris*, 74: 1217-1223.
- **Gilbert K. N., Ivany L. C., Uhen, M. D. 2018.** Living fast and dying young: life history and ecology of a Neogene sperm whale. *Journal of Vertebrate Paleontology* 38, e1439038
- **Gingerich P. D. 1998.** Paleobiological perspectives on Mesonychia, Archaeoceti, and the origin of whales. In *The emergence of whales* (pp. 423-449). Springer, Boston, MA.
- **Gingerich P.D., Arif M., Clyde W.C. 1995.** New archaeocetes (Mammalia, Cetacea) from the middle Eocene Domanda Formation of the Sulaiman Range, Punjab (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology, the University of Michigan* 29:291–330
- **Gingerich P.D., Russell D.E. 1981.** *Pakicetus inachus*, a new archaeocete (Mammalia, Cetacea) from the earlymiddle EoceneKuldana Formation ofKohat (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology, the University of Michigan* 25: 235–

246

- **Gingerich P. D., Smith B. H., Rossenberg, K. 1982.** Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. *American Journal of Physical Anthropology* 58: 81-100.
- **Gingerich P. D., Smith B. H., Simons E. L. 1990.** Hind limbs of Eocene *Basilosaurus*: evidence of feet in whales. *Science* 249:154–157.
- **Gingerich P.D., Ul-Haq M., Zalmout I.S., Khan I.H., Malkani M.S. 2001.** Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science* 293:2239–42
- **Glor R.E. 2010.** Phylogenetic insights on adaptive radiation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 251-270.
- **Goin F., Abello A., Bellosi E., Kay R., Madden R., Carlini A. 2007.** Los Metatheria sudamericanos de comienzos del Neógeno (Mioceno Temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense): Parte I: Introducción, Didelphimorphia y Sparassodonta. *Ameghiniana* 44: 29–71.
- **Goloboff P. A., C. Szumik. 2015.** Identifying unstable taxa: Efficient implementation of triplet- based measures of stability, and comparison with Phyutility and RogueNaRok. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 88: 93–104.
- **Goloboff P.A., Catalano S.A. 2016.** TNT v.1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32: 231–238.
- **Gol'din P. E., Marareskul V. A. 2013.** Miocene Toothed Whales (Cetacea, Odontoceti) from the Dniester Valley: The First Record of Miocene Sperm Whales (Physeteroidea) from the Eastern Europe. *Вестник зоологии*.
- **Gondar D. 1975.** La presencia de cetáceos Physeteridae en el Terciario Superior ('*Rionegrense*') de la Provincia de Rio Negro. *Actas del Primer Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía Tucumán* 2: 349–354.
- **Gray J. E. 1821.** On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository* 15: 296–310.
- **Gutstein C.S., Figueroa-Bravo C.P., Pyenson N.D., Yury-Yañez R.E., Cozzuol M.A., Canals M. 2014.** High frequency echolocation, ear morphology, and the marine-freshwater transition: A comparative study of extant and extinct toothed whales. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 400: 62–74.
- **Gutstein C. S., Horwitz F. E., Valenzuela-Toro A. M., Figueroa-Bravo C. P. 2015.** Cetáceos fósiles de Chile: context evolutivo y paleobiogeográfico. *Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 63, 339-387.

H

- **Haller M.J. 1979.** Estratigrafía de la región al poniente de Puerto Madryn, provincia del Chubut, República Argentina. *Actas 7° Congreso Geológico Argentino (Buenos Aires)* 1:285–297
- **Haller M.J., Mendía J.E. 1980.** Las sedimentitas del ciclo Patagoniano en el litoral atlántico norpatagónico. In: Mendía, J.E., Bayarsky, A. (Eds.), *Estratigrafía del Terciario en el valle inferior del río Chubut. Coloquio «R. Wichmann»*. Octavo Congreso Geológico Argentino, Actas 3. pp. 93–606.
- **Hamilton H., Caballero S., Colli A.G., Brownell R.L. Jr. 2001.** Evolution of river dolphins. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 268: 549-556.
- **Hamilton V., Evans K. 2018.** Establishing growth chronologies from marine mammal teeth: A method applicable across species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 505: 24-34.
- **Hampe O. 2006.** Middle/late Miocene hoplocetine sperm whale remains (Odontoceti: Physeteridae) of North Germany with an emended classification of the Hoplocetinae. *Fossil Record* 9:61–86.
- **Hay O.P. 1902.** Bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America.

Bulletin of the United States Geological Survey 179: 1–868.

- **Hazelkorn R. A., Wells R. S., Siders Z. A., DeLynn R., Lovewell G. N. 2020.** Physical maturity in common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from Sarasota Bay, Florida. *Marine Mammal Science* 36: 1309-1321.
- **Henning W. 1966.** Phylogenetic Systematics. Univ. Illinois Press, Urbana
- **Heyning J. E. 1989.** Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant Odontoceti. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 405: 1–64
- **Heyning J. E. 1997.** Sperm whale phylogeny revisited: analysis of the morphological evidence. *Marine Mammal Science* 13: 596–613.
- **Heyning J. E., Mead J. G. 1990.** Evolution of the nasal anatomy of cetaceans. Pp. 67–80 in J. A. Thomas & R. A. Kastelein (eds) *Sensory abilities of cetaceans*. Springer, Boston, MA.
- **Hill D.J., Haywood A.M., Valdes P.J., Francis J.E., Lunt D.J., Wade B.S., Bowman, V.C. 2013.** Paleogeographic controls on the onset of the Antarctic circumpolar current. *Geophysical Research Letters* 40: 5199-5294.
- **Hirota K., Barnes L. G. 1994.** A new species of middle Miocene sperm whale of the genus *Scaldicetus* (Cetacea; Physeteridae) from Shiga-Mura, Japan. *The Island Arc* 3: 453–472.
- **Hocking D.P., Marx F.G., Park T., Fitzgerald E.M.G., Evans A.R. 2017** A behavioural framework for the evolution of feeding in predatory aquatic mammals. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 284: 20162750
- **Hooker S. K. 2018.** Toothed whales (Odontoceti). En *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, p. 1004-1010.
- **Hohn A.A. 1990.** Reading between the lines: Analysis of age estimation in dolphins. In “The Bottlenose Dolphin”, (S. Leatherwood, and R.R. Reeves, Eds), pp. 575–585. Academic Press.
- **Hohn A.A., Fernandez F. 1999.** Biases in dolphin age structure due to age estimation technique. *Marine Mammals Science* 15: 1124–1132.
- **Hohn A.A., Scott M.D., Wells R.S., Sweeney J.C., Irvine A.B. 1989.** Growth layers in teeth from known-age, free-ranging bottlenose dolphins. *Marine Mammals Science* 5: 315–342.
- **Hohn A.A. 2018.** Age Estimation. En *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, pp. 10-14.
- **Hohn A.A. 2009.** Age Estimation. En: Perrin WF, Thewissen JGM, Würsig B (eds) *Encyclopedia of Marine Mammals*. Elsevier, San Diego, pp. 11-17.
- **Hone D. W., Benton M. J. 2005.** The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology & Evolution* 20: 4-6.
- **Huang S.L., Ni I.H., Chou L.S. 2008.** Correlations in cetacean life history traits. *The Raffles Bulletin of Zoology Supplement* 19:285–292.
- **Huggenberger S, Andre M, Oelschläger HH. 2016.** The nose of the sperm whale: overviews of functional design, structural homologies and evolution. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 96: 783–806.

J

- **James P. S. B. R., Soundararajan R. 1981.** An osteological study on the sperm whale *Physeter macrocephalus* Linnaeus from Indian Ocean. *Indian Journal of Fisheries* 28: 217-232.
- **Jarman P. J. 1974.** The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48: 215-267.
- **Jefferson T.A. 2014.** Family Phocoenidae (porpoises). In: Mittermeier RA, Wilson DE, editors. *Handbook of the mammals of the world: sea mammals*. Barcelona: Lynx Edicions. p. 528–47.

- **Johnston C., Berta A. 2011.** Comparative anatomy and evolutionary history of suction feeding in cetaceans. *Marine Mammals Science* 27:493–513.
- **Jones G. 2005.** Echolocation. *Current Biology* 15: R484-488

K

- **Kane E.A., Marshall C.D. 2009** Comparative feeding kinematics and performance of odontocetes: belugas, Pacific white-sided dolphins and longfinned pilot whales. *Journal of Experimental Biology* 212: 3939–3950.
- **Kasuya T. 1973.** Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 25: 1-103.
- **Kasuya T., Matsui S. 1984.** Age determination and growth of the short-finned pilot whale off the Pacific coast of Japan. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 35: 57-91.
- **Katz M.E., Cramer B.S., Toggweiler J.R., Esmay G., Liu C., Miller K.G., Rosenthal Y., Wade B.S., Wright J.D. 2011.** Impact of Antarctic Circumpolar Current development on late Paleogene ocean structure. *Science* 332 (6033): 1076-1079.
- **Kazár E. 2002.** Revised phylogeny of the Physeteridae (Mammalia: Cetacea) in the light of *Placoziphius* Van Beneden, 1869 and *Aulophyseter* Kellogg, 1927. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 72: 151–170.
- **Keck F., Rimet F., Bouchez A., Franc A. 2016.** phylosignal: an R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal. *Ecology and evolution* 6: 2774-2780.
- **Kelley N. P., Motani R. 2014.** Trophic convergence drives morphological convergence in marine tetrapods. *Biology Letters* 11: 20140709.
- **Kellogg R. 1925.** Two fossil physeteroid whales from California. *Contributions to Palaeontology from the Carnegie Institution of Washington* 348: 1–34.
- **Kellogg R. 1927.** Study of the skull of a fossil sperm-whale from the Temblor Miocene of southern California. *Publications of the Carnegie Institution of Washington* 346: 1–23.
- **Kellogg R. 1928.** The history of whales – Their adaptation to life in the water. *The Quarterly review of Biology* 3: 29-76 y 3: 174-208
- **Kellogg R. 1929.** A new fossil toothed whale from Florida. *American Museum Novitates* 389:1-10
- **Kellogg R. 1942.** Tertiary, Quaternary, and recent marine mammals of South America and the West Indies. *Proceedings of the Eighth American Scientific Congress* 3:445-473
- **Kellogg R. 1965.** Fossil marine mammals from the Miocene Calvert Formation of Maryland and Virginia. The Miocene Calvert sperm whale *Orycterocetus*. *Bulletin of the United States National Museum* 247: 47–63.
- **Kennett J.P. 1977.** Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the Circum-Antarctic Ocean, and their impact on global paleoceanography. *Journal of Geophysical Research* 82: 3843-3860.
- **Kernan J. D. 1918.** The skull of *Ziphius cavirostris*. *Bulletin of the AMNH*; v. 38, article 11.
- **Ketten D.R. 1992.** The marine mammal ear: specializations for aquatic audition and echolocation. In: Webster DB, Fay RR, Popper AN, editors. *The evolutionary biology of hearing*. New York: Springer. p 717–750.
- **Ketten D.R. 2000.** Cetacean ears. In: Au WWL, Popper AN, Fay RR, editors. *Hearing by whales and dolphins*. New York: Springer. p 43–108.
- **Ketten D.R. 1984.** Correlations of Morphology with Frequency for Odontocete Cochlea: Systematics and Topology. Unpublished Doctoral Dissertation, The Johns Hopkins University, Baltimore.

- **Ketten D. R., Wartzok D. 1990.** Three-dimensional reconstructions of the dolphin ear. In *Sensory abilities of cetaceans* (pp. 81-105). Springer, Boston, MA.
- **Kienle S.S., Berta A. 2016** The better to eat you with: the comparative feeding morphology of phocid seals (Pinnipedia, Phocidae). *Journal of Anatomy* 228: 396–413.
- **Kienle S. S., Law C. J., Costa D. P., Berta A., Mehta R. S. 2017.** Revisiting the behavioural framework of feeding in predatory aquatic mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284: 20171035.
- **Kimura T., Hasegawa Y., Barnes L.G. 2006.** Fossil sperm whales (Cetacea, Physeteridae) from Gunma and Ibaraki prefectures, Japan; with observations on the Miocene fossil sperm whale *Scaldicetus shigensis* Hirota and Barnes, 1995. *Bulletin of the Gunma Museum of Natural History* 10: 1–23
- **Kleiber M. 1932.** Body size and metabolism. *Hilgardia* 6: 315-353.
- **Klevezal' G.A. 1980.** Layers in the hard tissues of mammals as a record of growth rhythms of individuals. *Report of the international Whaling Commission (special issue)* 3:89-94.
- **Kumar K. A., Baby S. T., Dhaneesh K. V., Manjebayakath H., Saravanane, N., Sudhakar M. 2019.** A Stranding Record of Dwarf Sperm Whale *Kogia sima* in Lakshadweep Archipelago, India and its Genetic Analogy by Molecular Phylogeny. *Thalassas: An International Journal of Marine Sciences* 35: 239-245.

L

- **Lambert O. 2005.** Phylogenetic affinities of the long-snouted dolphin *Eurhinodelphis* (Cetacea, Odontoceti) from the Miocene of Antwerp, Belgium. *Palaeontology* 48:653-679.
- **Lambert O. 2008.** Sperm whales from the Miocene of the North Sea: a re-appraisal. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 78: 277–316.
- **Lambert O., Bianucci G., Beatty B. L. 2014.** Bony outgrowths on the jaws of an extinct sperm whale support macroraptorial feeding in several stem physeteroids. *Naturwissenschaften* 101: 517–521.
- **Lambert O., Bianucci G., de Muizon C. 2008.** A new stem sperm whale (Cetacea, Odontoceti, Physeteroidea) from the latest Miocene of Peru. *Comptes Rendus Palevol* 7: 361–369.
- **Lambert O., Bianucci G., Muizon C. de. 2016.** Macroraptorial sperm whales (Cetacea, Odontoceti, Physeteroidea) from the Miocene of Peru. *Zoological Journal of the Linnean Society* 179: 404–474.
- **Lambert O., Bianucci G., Post K. 2009.** A new beaked whale (Odontoceti, Ziphiidae) from the middle Miocene of Peru. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 910–922.
- **Lambert O., Bianucci G., Post K., de Muizon C., Salas- Gismondi R., Urbina M., Reumer J. 2010.** The giant bite of a new raptorial sperm whale from the Miocene epoch of Peru. *Nature* 466: 105–108.
- **Lambert O., De Muizon C., Bianucci G. 2015.** A new archaic homodont toothed cetacean (Mammalia, Cetacea, Odontoceti) from the early Miocene of Peru. *Geodiversitas* 37: 79-108.
- **Lambert O., de Muizon C., Urbina M., Bianucci G. 2020.** A new longirostrine sperm whale (Cetacea, Physeteroidea) from the lower Miocene of the Pisco Basin (southern coast of Peru). *Journal of Systematic Palaeontology* 18: 1707-1742.
- **Langvatn R. 1995.** Age determination of mammals - some aspects of biochemistry and physiological mechanisms relating to deposition of incremental lines in dental tissues. *Report of the international Whaling Commission (special issue)* 16:499-510.
- **Laurin M. 2004.** The evolution of body size, Cope's rule and the origin of amniotes. *Systematic Biology* 53: 594-622.

- **Laws R. M. 1952.** A new method of age determination for mammals. *Nature* 169(4310), 972-973.
- **Lech R.R., Aceñolaza F.G., Grizinik M.M., 2000.** Icnofacies Skolithos-Ophiomorpha en el Neógeno del Valle Inferior del Río Chubut, provincia de Chubut, Argentina. Serie Correlación Geológica 14: 147–161.
- **Leidy J. 1869.** The extinct mammalian fauna of Dakota and Nebraska, including an account of some allied forms from other localities, together with a synopsis of the mammalian remains of North America. *Journal of the Academy of Natural Sciences* 2: 1-472
- **Leidy J. 1853.** [Observations on extinct Cetacea]. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences* 6:377-378
- **Lessa E. P., Van Valkenburgh B., Fariña R. A. 1997.** Testing hypotheses of differential mammalian extinctions subsequent to the Great American biotic interchange. *Palaeogeography. Palaeoclimatology, Palaeoecology* 135: 157-162.
- **Levinton J. 1988.** Genetics, paleontology, and macroevolution. Cambridge University Press, Cambridge, 634 p.
- **Li C., Wu X-C., Rieppel O., Wang L-T., Zhao L-J. 2008.** An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* 456:497–501
- **Lindberg D.R., and Pyenson N.D. 2007.** Things that go bump in the night: evolutionary between cephalopods and cetaceans in the Tertiary. *Lethaia* 40, 335–343.
- **Linnaeus C. 1758.** Systema naturae per regna trianaturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Volume 1 [Tenth Edition]. Holmiae, Stockholm, 824 pp.
- **Lizuaín A., Sepúlveda E. 1978.** Geología del Gran Bajo del Gualicho (Provincia de Río Negro). *Actas 7º Congreso Geológico Argentino* 1: 407–422.
- **Lockyer C. 1976.** Body weights of some species of large whales. *Journal of Marine Science* 36:259—273
- **Lockyer C. 1993.** A report on patterns of deposition of dentine and cement in teeth of pilot whales, genus *Globicephala*. *Report of the international Whaling Commission (special issue)* 14:137-61.
- **Lockyer C. 1995.** A review of factors involved in zonation in odontocete teeth, and an investigation of the likely impact of environmental factors and major life events on harbour porpoise tooth structure. *Report of the international Whaling Commission (special issue)* 16:511-29.
- **Losos J.B., Mahler D.L. 2010.** Adaptive radiation: the interaction of ecological opportunity, adaptation, and speciation. *Evolution since Darwin: the first 150*: 381-420.
- **Luo Z., Eastman E. R. 1995.** Petrosal and inner ear of a squalodontoid whale: implications for evolution of hearing in odontocetes. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 431-442.
- **Luo Z., Gingerich P.D. 1999.** Terrestrial Mesonychia to aquatic Cetacea: transformation of the basicranium and evolution of hearing in whales. *Contributions from the Museum of Paleontology, the University of Michigan* 31:1–98
- **Luo Z., Marsh K. 1996.** Petrosal (periotic) and inner ear of a Pliocene kogiine whale (*Kogiinae*, *Odontoceti*): implications on relationships and hearing evolution of toothed whales. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 328-348.
- **Lydekker R. 1893 [1894].** Cetacean skulls from Patagonia. *Anales del Museo de la Plata* 2: 1–13
- **Lydekker R. 1894.** Natural Science: A monthly review of scientific progress. 4: 123-125.

M

- **MacEachern J.A., Bann K.L., Pemberton G., Gingras M.K. 2007.** The ichnofacies paradigm: high-resolution paleoenvironmental interpretation of the rock record. In:

- MacEachern, J.A., Bann, K.L., Gingras, M.K., Pemberton, S.G. (Eds.), Applied Ichnology. 52. SEPM Short Course Notes, pp. 27–64.
- **Mackintosh N. A., Wheeler J. F. F. 1929.** Southern Blue and Fin Whales. Cambridge University Press, 1, 1–77.
 - **MacPhee R.D. 1981.** Auditory regions of primates and eutherian insectivores. Morphology, ontogeny and character analysis. *Contributions to Primatology* 18: 1–282
 - **Macrini T.E., Flynn J.J., Croft D.A., Wyss A.R. 2010** Inner ear of a notoungulate placental mammal: anatomical description and examination of potentially phylogenetically informative character. *Journal of Anatomy* 216: 600–610.
 - **Madar S.I. 2007.** The postcranial skeleton of early Eocene pakicetid cetaceans. *Journal of Paleontology* 81: 176–200
 - **Madar S.I., Thewissen J.G.M., Hussain S.T. 2002.** Additional holotype remains of *Ambulocetus natans* (Cetacea, Ambulocetidae), and their implications for locomotion in early whales. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 405–22
 - **Maddison W. P., Maddison D. R. 2007.** Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. 2011. See <http://mesquiteproject.org>.
 - **Madsen P.T. 2002.** Sperm whale sound production. Doctoral dissertation. Department of Biology, University of Aarhus, Aarhus, Denmark.
 - **Madsen P.T., Carder D.A., Au W.W.L., Nachtigall P.E., Møhl B., Ridgway S.H. 2003.** Sound production in neonate sperm whales (L). *Journal of the Acoustical Society of America* 113: 2988–2991.
 - **Madsen P.T. and Surlykke A. 2013.** Functional convergence in bat and toothed whale biosonars. *Physiology* 28: 276–283.
 - **Maffione M., Speranza F., Faccenna C., Rosello E. 2010.** Paleomagnetic evidence for a pre-early Eocene (~50 Ma) bending of the Patagonian orocline (Tierra del Fuego, Argentina): paleogeographic and tectonic implications. *Earth and Planetary Science Letters* 289: 273–286.
 - **Magallanes I., Parham J. F., Santos G. P., Velez-Juarbe J. 2018.** A new tuskless walrus from the Miocene of Orange County, California, with comments on the diversity and taxonomy of odobenids. *PeerJ* 6: e5708.
 - **Mahler D.L., Revell L.J., Glor R.E., Losos J.B. 2010.** Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of Greater Antillean anoles. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 64: 2731-2745.
 - **Maio N., Pollaro F., Gasparro A., Petracchioli A., Mezzasalma M., Guariglia M., Galiero G., Di Nocera F., Iaccarino D., Santoro M., Insacco G., Guarino F. M. 2017.** New record of dwarf sperm whale *Kogia sima* (Owen, 1866) from the Mediterranean Sea (Cetacea Kogiidae). *Biodiversity Journal* 8: 947-950
 - **Malumián N., Náñez C. 2011.** The Late Cretaceous–Cenozoic transgressions in Patagonia and the Fuegian Andes: foraminifera, palaeoecology, and palaeogeography. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 269–288.
 - **Malumián N., Náñez C. 1988.** Asociaciones de foraminíferos del Terciario medio de cuenca Austral y sus relaciones con eventos eustáticos globales. *Revista Asociación Geológica Argentina* 43: 257±264.
 - **Manoussaki D., Chadwick R. S., Ketten D. R., Arruda J., Dimitriadis E. K., O'Malle, J. T. 2008.** The influence of cochlear shape on low-frequency hearing. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 6162-6166.
 - **Marshall C.D., Wieskotten S., Hanke W., Hanke F.D., Marsh A., Kot B., Dehnhardt G. 2014.** Feeding kinematics, suction, and hydraulic jetting performance of harbor seals (*Phoca vitulina*). *PLoS ONE* 9: e86710
 - **Martinez-Garcia A., Sigman D. M., Ren H., Anderson R. F., Straub M., Hodell D. A., Jaccard S. L., Eglinton T. I., Haug G. H. 2014.** Iron fertilization of the Subantarctic Ocean during the last ice age. *Science* 343: 1347–1350.

- **Martinez-Garcia A., Winckler G. 2014.** Iron fertilization in the glacial ocean. *Past Global Changes Magazine* 22: 82–83.
- **Marx F. G., Fordyce R. E. 2015.** Baleen boom and bust: a synthesis of mysticete phylogeny, diversity and disparity. *Royal Society Open Science* 2:140434.
- **Marx F. G., Fitzgerald E. M., Fordyce R. E. 2019.** Like phoenix from the ashes: How modern baleen whales arose from a fossil “dark age”. *Acta Palaeontologica Polonica* 64(2).
- **Marx F. G., Uhen M. D. 2010.** Climate, critters, and cetaceans: Cenozoic drivers of the evolution of modern whales. *Science* 327: 993–996.
- **Marx F.G., Lambert O., Uhen M.D. 2016.** Cetacean paleobiology. Wiley-Blackwell, 336 pp.
- **Massare J. A. 1987.** Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 121-137.
- **Mazzariol S., Centellegho C., Cozzi B., Povinelli M., Marcer F., Ferri N., Di Francesco G., Badagliacca P., Profeta F., Olivieri V., Guccione S., Cocumelli C., Terracciano G., Troiano P., Beverelli M., Garibaldi F., Podestà M., Marsili L., Fossi M.C., Mattiucci S., Cipriani P., De Nurra D., Zaccaroni A., Rubini S., Berto D., Beraldo de Quiros Y., Fernandez A., Morell M., Giorda F., Pautasso A., Modesto P., Casalone C., Di Guardo G. 2018.** Multidisciplinary studies on a sick-leader syndrome-associated mass stranding of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) along the Adriatic coast of Italy. *Scientific reports* 8: 1-18.
- **McAlpine D.F. 2014.** Family Kogiidae (Pygmy Sperm Whales). In “Handbook of the Mammals of the World. Volume 4 Cetacea” (D.E. Wilson and R.A. Mittermeier, Eds), pp. 318–325. Lynx Edicions, Barcelona
- **McClain C. R., Balk M. A., Benfield M. C., Branch T. A., Chen C., Cosgrove J., Dove A.D.M., Gaskins L., Helm R.R., Hochberg F.G., Lee F.B., Marshall A., McMurray S.E., Schanche C., Stone S.N., Thaler A. D. 2015.** Sizing ocean giants: patterns of intraspecific size variation in marine megafauna. *PeerJ* 3: e715.
- **McCurry M.R., Pyenson N.D. 2018.** Hyper-longirostry and kinematic disparity in extinct toothed whales. *Paleobiology* 45:21–29.
- **McCurry M.R., Walmsley C.W., Fitzgerald E.M.G., McHenry C.R. 2017.** The biomechanical consequences of longirostry in crocodylians and odontocetes. *Journal of Biomechanics* 56: 61–70.
- **McGowen M. R., Spaulding M., Gatesy, J. 2009.** Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 891–906.
- **Mchedlidze G. A. 1970.** Some general characteristics of the evolution of cetaceans. Akademia Nauk Gruzinskoi S.S.R., Institut Paleobiologii, Tbilisi, 1, pp. 1–112.
- **Mchedlidze G. A. 2009.** Sperm whales, evolution. En Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press, p. 1097-1098.
- **McKenna M. C. 1987.** Molecular and morphological analysis of high-level mammalian interrelationship. *Molecules and Morphology in Evolution: Conflict or Compromise?* Edited by: Patterson, C. 55–93. Cambridge: Cambridge University Press.
- **Mead J.G. 1975.** Anatomy of the external nasal passages and facial complex in Delphinidae (mammalia: cetacea). *Smithsonian contributions to zoology* no. 207, iv + 72 pp.
- **Mead J. G., Fordyce, R. E. 2009.** The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithsonian Contributions to Zoology* 627: 1–248.
- **Meng J., Fox R.C. 1995.** Osseous inner ear structures and hearing in early marsupials and placentals. *Zoological Journal of the Linnean Society* 115: 47–71.
- **Messenger S. L., McGuire J. A. 1998.** Morphology, molecules, and the phylogenetics of cetaceans. *Systematic Biology* 47: 90-124.

- **Militello M., Paolucci F. 2019.** Fotogrametría aplicada a ejemplares de gran tamaño. Libro de resúmenes de la Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, p. 16.
- **Miller G. S. 1923.** The telescoping of the cetacean skull. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 76, 1 – 70.
- **Miller A.I. 2000.** Conversations about Phanerozoic global diversity. In D. H. Erwin, and S. L. Wing (Eds.), *Deep Time: Paleobiology's Perspective. Supplement to Paleobiology* 26: 53–73.
- **Miller J. T., Jolley-Rogers G., Mishler B. D., Thornhill A. H. 2018.** Phylogenetic diversity is a better measure of biodiversity than taxon counting. *Journal of Systematics and Evolution* 56: 663-667.
- **Mikhalev Y.A. 1982.** Subjective and objective assessments of the lamination in sperm whale teeth. *Report of the international Whaling Commission* 32: 227-33.
- **Milinkovitch M.C., B´erub´e M., Palsbøll P.J. 1998.** Cetaceans are highly derived artiodactyls. See Thewissen 1998, pp. 113–32
- **Milinkovitch M. C., Meyer A., Powell J. R. 1994.** Phylogeny of all major groups of cetaceans based on DNA sequences from three mitochondrial genes. *Molecular Biology and Evolution* 11: 939-948.
- **Milinkovitch M. C., Orti G., Meyer A. 1993.** Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Nature* 361: 346-348.
- **Møhl B. 2001.** Sound transmission in the nose of the sperm whale *Physeter catodon*. A post mortem study. *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 187: 335–340.
- **Møhl B., Madsen P.T., Wahlberg M., Au W.W.L., Nachtigall P.E., Ridgway S.H. 2003.** Sound transmission in the spermaceti complex of a recently expired sperm whale calf. *Acoustics Research Letters Online* 4: 19–24.
- **Møhl B., Wahlberg M., Madsen P. T., Heerfordt A., Lund A. 2003.** The monopulsed nature of sperm whale clicks. *The Journal of the Acoustical Society of America* 114: 1143-1154.
- **Montgelard C., Douzery E.J.P., Michaux J. 2007.** Classification and molecular phylogeny. In *Reproductive Biology and Phylogeny of Cetacea*, ed. DL Miller, pp. 95–125. Enfield, New Hampshire: Science Publishers
- **Moran M. M., Bajpai S., George J. C., Suydam R., Usip S., Thewissen J. G. M. 2015.** Intervertebral and epiphyseal fusion in the postnatal ontogeny of cetaceans and terrestrial mammals. *Journal of Mammalian Evolution* 22: 93-109.
- **Moreno F. P. 1892.** Lijeros apuntes sobre dos generos de cetaceos fosiles de la República Argentina. *Revista de la Museo La Plata* 3: 393–400.
- **Mourlam M. J., Orliac M. J. 2017.** Infrasonic and ultrasonic hearing evolved after the emergence of modern whales. *Current Biology* 27: 1776-1781.
- **Muizon C., de. 1987.** The affinities of *Notocetus vanbenedeni*, an early Miocene Platanistoid (Cetacea, Mammalia) from Patagonia. *American Museum Novitates* 2904: 1–27
- **Muizon C., de. 1991.** A new Ziphiidae (Cetacea) from the early Miocene of Washington State (USA) and phylogenetic analysis of the major groups of odontocetes. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle. Section C, Sciences de la terre, paleontologie, geologie, mineralogie* 12: 279–326.
- **Muizon C., de. 1994.** Are the squalodonts related to the platanistoids. In *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* (Vol. 29, pp. 135-146).
- **Muizon C., de., Lambert O., Bianucci G. 2018.** River dolphins, evolution. In: Würsig B, Thewissen JGM, Kovacs K (eds) *Encyclopedia of Marine Mammals*, 3rd ed. Elsevier Inc, San Diego, pp 829–835.

- **Müller J., Henle F.G.J. 1839.** Systematische Beschreibung der Plagiostomen, i-xxii + 220 pp. Berlin
- **Myrick A.C. Jr., Cornell L.H. 1990.** Calibrating dental layers in captive bottlenose dolphins from serial tetracycline labels and tooth extractions. In “The Bottlenose Dolphin”, (S. Leatherwood, and R.R. Reeves, Eds), pp. 587–608. Academic Press, San Diego.
- **Myrick A.C. Jr., Hohn A.A., Sloan P.A., Kimura M., Stanley D.D. 1983.** Estimating age of spotted and spinner dolphins (*Stenella attenuata* and *Stenella longirostris*) from teeth. NOAA Tech. Memo. NMFS-SWFSC 30:22pp.

N

- **Nakamura G., Zenitani R., Kato, H. 2011).** Relative skull growth of the sperm whale, *Physeter macrocephalus*, with a note of sexual dimorphism. *Mammal study* 38: 177-186.
- **Nee S., Read A. F., Greenwood J. J. D., Harvey P. H. 1991.** The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature* 351: 312-313.
- **Nicol S., Bowie A., Jarman S., Lannuzel D., Meiners K. M., Van Der Merwe P. 2010.** Southern Ocean iron fertilization by baleen whales and Antarctic krill. *Fish and Fisheries* 11:203–209.
- **Nikaido M., Matsuno F., Hamilton H., Brownell R.L. Jr., Cao Y., Ding W., Zuoyan Z., Shedlock A.M., Fordyce R.E., Hasegawa M., Okada N. 2001.** Retroposon analysis of major cetacean lineages: the monophyly of toothed whales and paraphyly of river dolphins. *Proceedings of the Natural Academy of Science* 98: 7384-7389.
- **Nishiwaki M., Hibiya T., Ohsumi S. 1958.** Age study of sperm whales based on reading tooth laminations. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 13: 135-53.
- **Nishiwaki M., Ohsumi S., Maeda Y. 1963.** Change of form in the sperm whale accompanied with growth. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 17: 1-17.
- **Norell M. A. 1993.** Tree-based approaches to understanding history; comments on ranks, rules and the quality of the fossil record. *American Journal of Science* 293(A), 407.
- **Norell M.A., Novacek M.J. 1992a.** Congruence between superpositional and phylogenetic patterns: comparing cladistic patterns with fossil evidence. *Cladistics* 8: 319–337.
- **Norell M.A., Novacek M.J. 1992b.** The fossil record and evolution: comparing cladistic and paleontologic evidence for vertebrate history. *Science* 255: 1690–1693
- **Norris K.S. 1961.** Standardized methods for measuring and recording data on the smaller cetaceans. *Journal of Mammalogy* 42: 471—476
- **Norris K.S. 1968.** The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. In: Drake ET, editor. Evolution and environment. New Haven: Yale University Press. p 297–324.
- **Norris K.S., Harvey G.W. 1972.** A theory of the function of the spermaceti organ of the sperm whale (*Physeter catodon*). In Galler S.R., Schmidt-Koenig K., Jacobs G.J. and Belleville R.E. (eds) Animal orientation and navigation. NASA Special Publication. Washington, DC: Scientific and Technical Information Office, National Aeronautics and Space Administration (NASA), pp. 397–417.
- **Norris K.S., Møhl B. 1983.** Can odontocetes debilitate prey with sound? *American Naturalist* 122: 85–104.
- **Novacek M.J. 1993.** Patterns of diversity in the mammalian skull. *The skull* 2: 438–545.
- **Novacek M. J., Norell M. A. 1982.** Fossils, phylogeny, and taxonomic rates of evolution. *Systematic Biology* 31: 366-375.
- **Nummela S., Hussain S. T., Thewissen J. G. M. 2006.** Cranial anatomy of Pakicetidae (Cetacea, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 746–759.

- **Nummela S., Thewissen J. G. M., Bajpai S., Hussain S. T., Kumar K. 2004.** Eocene evolution of whale hearing. *Nature* 430: 776–778.
- **Nummela S., Wařgar T., Hemila S., Reuter T. 1999.** Scaling of the cetacean middle ear. *Hearing Research* 133: 71–81
- **Nummela S., Thewissen J. G. M., Bajpai S., Hussain T., Kumar K. 2007.** Sound transmission in archaic and modern whales: anatomical adaptations for underwater hearing. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 290: 716-733.

O

- **Oelschläger H. A. 1986.** Comparative morphology and evolution of the otic region in toothed whales (Cetacea, Mammalia). *American Journal of Anatomy* 177: 353–368.
- **Oelschläger H.A. 1990.** Evolutionary morphology and acoustics in the dolphin skull. In Thomas, J. and Kastelein, R.A. (eds) Sensory abilities of cetaceans. New York: Plenum Press, pp. 137–162
- **Ohsumi S., Kasuya T., Nishiwaki, M. 1963.** Accumulation rate of dentinal growth layers in the maxillary tooth of the sperm whale. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 16: 15-35.
- **Ohsumi S. 1966.** Sexual segregation of the sperm whale in the North Pacific. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 20: 1–16.
- **O’Keefe F.R. 2001.** A cladistic analysis and taxonomic revision of the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia). *Acta Zoologica Fennica* 213: 1–63
- **O’Leary M. A., Uhen M. D. 1999.** The time of origin of whales and the role of behavioral changes in the terrestrial-aquatic transition. *Paleobiology* 25: 534–556.
- **Omura H., Nishiwaki M., Ichihara T., Kasuya T. 1962.** Osteological note of a sperm whale. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 16: 35-45.
- **Otero A., Pérez Moreno A., Falkingham P., Cassini G. H., Ruella A., Militello M., Toledo N. 2020.** Three-dimensional image surface acquisition in vertebrate paleontology: a review of principal techniques. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 20.
- **Owen R. 1866.** On some Indian Cetacea collected by Walter Elliot, Esq. *Transactions of the Zoological Society of London* 6: 17–47.

P

- **Pagh S., Chriél M., Hedayat A., Nielsen T. A., Hansen M. S. 2016.** Age determination of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) from the west coast of Jutland, Denmark: The 13th Danish Marine Mammal Symposium. In The 13th Danish Marine Mammal Symposium.
- **Palazzesi L., Barreda V. D., Cuitiño J. I., Guler M. V., Tellería M. C., Santos R. V. 2014.** Fossil pollen records indicate that Patagonian desertification was not solely a consequence of Andean uplift. *Nature communications* 5: 1-8.
- **Palazzesi L., Barreda V.D., Scasso R.A. 2006.** Early Miocene Spore and Pollen Record of the Gaiman Formation (Northeastern Patagonia, Argentina): Correlations and Paleoenvironmental Implications. IV Congreso Latinoamericano de Sedimentología. XI Reunión Argentina de Sedimentología. San Carlos de Bariloche, Argentina, pp. 161.
- **Paleobiology Database.** 2020. Obtenido de <https://paleobiodb.org/>
- **Paolucci F., Buono M. R., Fernández M. S. 2018.** New insights of *Diaphorocetus poucheti* (Cetacea, Odontoceti) from the early Miocene of Patagonia, Argentina. Abstract book of 5^o International Paleontological Congress, p. 85
- **Paolucci F., Buono M.R., Fernández M.S., Marx F.G., Cuitiño J.I. 2019.** *Diaphorocetus poucheti* (Cetacea, Odontoceti, Physeteroidea) from Patagonia, Argentina: one of the earliest sperm whales. *Journal of Systematic Paleontology* 18: 335–355.

- **Paolucci F., Buono M. R., Fernández M. S., Cuitiño J. 2021.** Systematic revision of a Miocene sperm whale from Patagonia, Argentina, and the phylogenetic signal of tympano-periotic bones in Physeteroidea. *Acta Palaeontologica Polonica* 66: 63-76.
- **Paolucci F., Fernández M. S., Buono M. R., Cuitiño J. I. 2020.** 'Aulophyseter' rionegrensis (Cetacea: Odontoceti: Physeteroidea) from the Miocene of Patagonia (Argentina): a reappraisal. *Zoological Journal of the Linnean Society* 192: 1293-1322.
- **Park T., Fitzgerald E.M.G., Evans A.R. 2016.** Ultrasonic hearing and echolocation in the earliest toothed whales. *Biological Letters* 12: 20160060.
- **Park T., Fitzgerald E. M., Evans A. R. 2017b.** The tympanal recess of the cetacean cochlea: function and evolution. *Acoustics Australia* 45: 273-278
- **Park T., Marx F. G., Fitzgerald E. M., Evans A. R. 2017a.** The cochlea of the enigmatic pygmy right whale *Caperea marginata* informs mysticete phylogeny. *Journal of Morphology* 278: 801-809.
- **Park T., Mennecart B., Costeur L., Grohé C., Cooper N. 2019.** Convergent evolution in toothed whale cochleae. *BMC evolutionary biology* 19: 1-11
- **Parras A., Cuitiño J. I. 2021.** Revised chrono and lithostratigraphy for the Oligocene-Miocene Patagoniense marine deposits in Patagonia: Implications for stratigraphic cycles, paleogeography, and major drivers. *Journal of South American Earth Sciences* 110: 103327.
- **Parras A., Dix G. R., Griffin M. 2012.** Sr-isotope chronostratigraphy of Paleogene–Neogene marine deposits: Austral Basin, southern Patagonia (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 37: 122-135.
- **Peredo C. M., Pyenson N. D., Boersma A. T. 2017.** Decoupling tooth loss from the evolution of baleen in whales. *Frontiers in Marine Science* 4: 67.
- **Perez L. M., Cione A. L., Cozzuol M., Varela A. N. 2011.** A sperm whale (Cetacea: Physeteroidea) from the Parana Formation (late Miocene) of Entre Rios, Argentina. Environment and taphonomy. *Ameghiniana* 48: 648–654.
- **Perrin W. F. 1975.** Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the eastern Pacific and Hawaii. *Scripps Institution of Oceanography* 21: 206.
- **Perrin W. F., Myrick A. C. 1980.** Age determination of toothed whales and sirenians (No. 3). International Whaling Commission.
- **Piazza D.S., Agnolin F.L., Lucero S. 2018.** First record of a macroraptorial sperm whale (Cetacea, Hyseteroidea) from the Miocene of Argentina. *The Journal of the Brazilian Society of Paleontology* 21: 276–280.
- **Pierce K.V., Kajimura H. 1980.** Acid etching and highlighting for defining growth layers in cetacean teeth. *Report of the international Whaling Commission* (special issue) 3: 99-103.
- **Pimiento C., Leprieur F., Silvestro D., Lefcheck J. S., Albouy C., Rasher D. B., Davis M., Svenning J.-C., Griffin J. N. 2020.** Functional diversity of marine megafauna in the Anthropocene. *Science Advances* 6: eaay7650.
- **Pimper L. E., Goodall R. N. P., Gibbons J., Sobral A. P., Lockyer C. H., Praderi, R. 2008.** A review of strandings of sperm whales from the Strait of Magellan to Cape Horn. In Proceeding of.
- **Pol D., Escapa I. H. 2009.** Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics* 25: 515–527.
- **Pol D., Leardi J.M. 2015.** Diversity patterns of Notosuchia (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) during the Cretaceous of Gondwana. In: Fernández, M., Herrera, Y. (Eds.), *Reptiles Extinctos–Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 15: 172–186.
- **Polcyn M.J., Tchernov E., Jacobs L.L. 1999.** The Cretaceous biogeography of the Eastern Mediterranean with a description of a new basal mosasauroid from 'Ein Yabrud, Israel. *National Science Museum Monographs* 15 :259–90

- **Prevosti F. J., Chemisquy M. A. 2010.** The impact of missing data on real morphological phylogenies: influence of the number and distribution of missing entries. *Cladistics* 26:326–339
- **Price S.A., Bininda-Emonds O.R.P., Gittleman J.L. 2005.** A complete phylogeny of the whales, dolphins and even-toed hoofed mammals (Cetartiodactyla). *Biological Reviews* 80: 1-29.
- **Pyenson N.D., Kelley N.P., Parham J.F. 2014.** Marine tetrapod macroevolution: Physical and biological drivers on 250 Ma of invasions and evolution in ocean ecosystems. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 400:1–8.
- **Pyenson N. D., Lindberg D. R. 2011.** What happened to gray whales during the Pleistocene? The ecological impact of sea-level change on benthic feeding areas in the North Pacific Ocean. *PLoS One* 6: e21295.
- **Pyenson N.D., McKenna M.F. 2006:** How did early toothed whales echolocate? An investigation of morphological evidence using phylogenetic and soft tissue inference. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 113A.
- **Pyenson N. D., 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: 269–288.
- **Pyenson N.D., Vermeij G.J. 2016.** The rise of ocean giants: maximum body size in Cenozoic marine mammals as an indicator for productivity in the Pacific and Atlantic Oceans. *Biological Letters* 12: 20160186.

R

- **R Core Team. 2017.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- **Racicot R. A., Boessenecker R. W., Darroch S. A., Geisler J. H. 2019.** Evidence for convergent evolution of ultrasonic hearing in toothed whales (Cetacea: Odontoceti). *Biology letters* 15: 20190083.
- **Radinsky L. B. 1987.** The Evolution of Vertebrate Design (p. 197). Chicago / Londres: The University of Chicago Press.
- **Ramos R., Siciliano S., Borobia M., Zerbini N., Pizzorno J., Fragoso A., Lailson- Brito J. Jr., Freitas-Azevedo A., Simões Lopes P., Oliveira-Santos M. 2001.** A note on strandings and age of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) on the Brazilian coast. *Journal of Cetacean Research and Management* 3: 321-327.
- **Ramos E. A., Izaguirre Luque A. P., Herrera L., Antúnez E., Brown T. W., Castelblanco-Martínez N. 2020.** Stranding of a pregnant dwarf sperm whale (*Kogia sima*) in Utila, Honduras. *Latin American Journal of Aquatic Mammals* 15: 25-29.
- **Raven H.C., Gregory W.K. 1933.** The spermaceti organ and nasal passages of the sperm whale (*Physeter catodon*) and other odontocetes. *American Museum Novitates* 677: 1–17.
- **Read F. L., Hohn A. A., Lockyer C. H. 2018.** A review of age estimation methods in marine mammals with special reference to monodontids. *NAMMCO Scientific Publications*, 10
- **Reeves J.C., Moon B.C., Benton M.J., Stubbs T.L. 2020.** Evolution of ecospace occupancy by Mesozoic marine tetrapods. *Palaeontology* 64: 31-49.
- **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: 177–219.
- **Reichler V.A., Camacho H. H. 1991.** Bioestratigrafía del Terciario marino entre los cerros Fuerte Argentino y Bandera, Provincia de Río Negro. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 221: 19-34.
- **Reidenberg J.S., Laitman J.T. 2008.** Sister of the sinuses: cetacean air sacs. *The Anatomical Record* 291: 1389- 1396.

- **Reumer J.W., Mens T.H., Post K. 2017.** New finds of giant raptorial sperm whale teeth (Cetacea, Physeteroidea) from the Westerschelde Estuary (province of Zeeland, the Netherlands). *Deinsea* 17: 32–38.
- **Reznick D. N., Shaw F. H., Rodd F. H., Shaw R. G. 1997.** Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science* 275: 1934–1937.
- **Rice D.W. 1989.** Sperm whale *Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758. In Handbook of marine mammals 4. River dolphins and the larger toothed whales: 177–233. Ridgeway, S. H. & Harrison, R. (Eds). San Diego: Academic Press.
- **Ridgway S. H., Carder D. A. 2001.** Assessing hearing and sound production in cetaceans not available for behavioral audiograms: Experiences with sperm, pygmy sperm, and gray whales. *Aquatic Mammals* 27: 267-276.
- **Ridgway S.H., Hanson A.C. 2014.** Sperm whales and killer whales with the largest brains of all toothed whales show extreme differences in cerebellum. *Brain Behavior and Evolution* 83: 266–274.
- **Roe L.J., Thewissen J.G.M., Quade J., O’Neil J.R., Bajpai S., Sahni A., Hussain S.T. 1998.** Isotopic approaches to understanding the terrestrial-to-marine transition of the earliest cetaceans. See Thewissen 1998, pp. 399–422
- **Romero-Herrera A. E., Lehmann H., Joysey K. A., Friday A. E. 1973.** Molecular evolution of mioglobin and the fossil record: a phylogenetic synthesis. 246: 389-395
- **Rommel S. 1990.** Osteology of the bottlenose dolphin. The bottlenose dolphin, 29-49.
- **Rudwick M. J. S. 1964.** The Inference of Function from Structure in Fossils. *The British Journal for the Philosophy of Science* 15: 27-40.
- **Ruf I., Luo Z.X., Wible J.R., Martin T. 2009.** Petrosal anatomy and inner ear structures of the Late Jurassic *Henkelotherium* (Mammalia, Cladotheria, Dryolestoidea): insight into the early evolution of the ear region in cladotherian mammals. *Journal of Anatomy* 214: 679–693.

S

- **Sanders A. E., 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: e890107
- **Sander P. M., Christian A., Clauss M., Fechner R., Gee C. T., Griebeler E. M., Gunga H.C., Hummel J., Mallison H., Perry S.F., Preuschoft H., Rauhut O.W.M., Remes K., Tütken T., Wings O., Witzel U. 2011.** Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews* 86: 117-155.
- **Sarko D.K., Domning D.P., Marino L., Reep R.L. 2010.** Estimating body size of fossil sirenians. *Marine Mammal Science* 26: 937–959.
- **Scasso R.A., Bellosi E.S. 2004.** Cenozoic continental and marine trace fossils at the Bryn Gwyn Paleontological Park, Chubut. In: Scasso, R.A., Bellosi, E.S. (Eds.), Bryn Gwyn Guidebook. I International Congress on Ichnology, Trelew, Argentina, pp. 1–19.
- **Scasso R.A., Castro L.N. 1999.** Cenozoic phosphatic deposits in North Patagonia, Argentina: Phosphogenesis, sequence-stratigraphy and paleoceanography. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 471–487.
- **Scasso R.A., del Río C.J. 1987.** Ambientes de sedimentación, estratigrafía y proveniencia de la secuencia marina del Terciario superior de la región de Península Valdés, Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 42: 291- 321.
- **Scasso R.A., Cuitiño J.I., Escapa I. 2010.** Mesozoic-Cenozoic basins of Central Patagonia with emphasis in their tidal systems. In: del Papa C, Astini R (eds) Field excursion guidebook, 18th International sedimentological congress. Mendoza, Argentina, pp 1–43
- **Schäfer W. 1972.** Ecology and Palaeoecology of Marine Environments. The University of Chicago Press, Chicago.

- **Schenkkan E. J. 1971.** The occurrence and position of the “connecting sac” in the nasal tract complex of small odontocetes (Mammalia, Cetacea). *Beaufortia* 19: 37-43.
- **Schenkkan E. J., Purves P. E. 1973.** The comparative anatomy of the nasal tract and the function of the spermaceti organ in the Physeteridae (Mammalia, Odontoceti). *Bijdragen tot de Dierkunde* 43: 93–112.
- **Schmidt-Nielsen K., Knut S. N. 1984.** Scaling: why is animal size so important? Cambridge university press.
- **Schreer J. F., Kovacs K. M. 1997.** Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Canadian Journal of Zoology* 75: 339-358.
- **Schulte H. V. W. 1917.** The skull of *Kogia breviceps*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 37: 361.
- **Schwenk K. 2000** Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates. San Diego, CA: Academic Press.
- **Sellards E.H. 1916.** Fossil vertebrates from Florida; a new Miocene fauna; new Pliocene species; the Pleistocene fauna. *Annual report of the Florida State Geological Survey* 8: 77–119.
- **Sepkoski J. J. 2002.** A compendium of fossil marine animal genera. *Bulletins of American Paleontology* 363: 1-560
- **Shikama T., Kamei T., Murata M. 1978.** Early Triassic ichthyosaurus, *Utatusaurus hataii* gen. et sp. nov., from the Kitakami Massif, Northeast Japan. *Tohoku University Science Reports, 2nd Ser.* 48:77–97
- **Simpson G. G. 1945.** The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85.
- **Slack K.E., Jones C.M., Ando T., Harrison G.L., Fordyce R.E., Arnason U., Penny D. 2006.** Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution. *Molecular Biology and Evolution* 23: 1144–55
- **Slater G. J., Goldbogen J. A., Pyenson N. D. 2017.** Independent evolution of baleen whale gigantism linked to Plio-Pleistocene ocean dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284: 20170546.
- **Slater G. J., Price S. A., Santini F., Alfaro M. E. 2010.** Diversity versus disparity and the radiation of modern cetaceans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 3097-3104.
- **Slijper E. J. 1962.** Whales. Hutchinson, London
- **Smith A. B. 1994.** Systematics and the Fossil Record — Documenting Evolutionary Patterns. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- **Smith C. R., Baco A. R. 2003.** Ecology of whale falls at the deep-sea floor. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 41: 311–354.
- **Spoor F., Bajpai S., Hussain S.T., Kumar K., Thewissen J.G.M. 2002.** Vestibular evidence for the evolution of aquatic behavior in early cetaceans. *Nature* 417: 163–166.
- **Spoor F., Thewissen J.G.M. 2008.** Balance: Comparative and functional anatomy in aquatic mammals. In “Senses on the Threshold”, (J.G.M. Thewissen, and S. Nummela, Eds). University of California Press, Berkeley, CA.
- **Steeman M. E., Hebsgaard M. B., Fordyce R. E., Ho S. Y., Rabosky D. L., Nielsen R., Carsten R., Glenner H., Sorensen W.V., Willerslev E. 2009.** Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Systematic biology* 58: 573-585.
- **Sterli J., Vlachos E., Krause M., Puerta P., Orlizabala C. 2021.** Contribution to the diversity of the fossil record of turtles (Testudinata) from Chubut province (Argentina) and its significance in understanding the evolution of turtles in southern South America. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 21: 118-160

- **Stern S.J. 2009.** Migration and movement patterns. In Encyclopedia of marine mammals (eds. W.F. Perrin, B. Würsig, J.G.M. Thewissen), pp. 726–730. Burlington, VT: Academic Press. 105.

T

- **Tanaka 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: e107972
- **Tanaka Y., Fordyce R.E. 2016.** Papahu-like fossil dolphin from Kaikoura, New Zealand, helps to fill the Early Miocene gap in the history of Odontoceti. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 59: 551-567.
- **Thewissen J.G.M., Williams E.M., Roe L.J., Hussain S.T. 2001.** Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 413: 277–81
- **Thewissen J. G. M., Cooper L. N., Clementz M. T., Bajpai S., Tiwari B. N. 2007.** Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature* 450: 1190–1195.
- **Thewissen J.G.M., Madar S.I., Hussain S.T. 1996.** *Ambulocetus natans*, an Eocene cetacean (Mammalia) from Pakistan. *Cour. Forschungsinst. Senckenberg* 191:1–86
- **Thewissen J.G.M., Hussain S.T. 2000.** *Attockicetus praecursor*, a new remingtonocetid cetacean from marine Eocene sediments of Pakistan. *Journal of Mammal Evolution* 7:133–46
- **Thomas H.W., Barnes L.G., Klein J.E., McLeod S.A. 2008.** Examples of paleopathologies in some fossil Cetacea from the North Pacific realm. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series* 41: 153–179.
- **Thomas H.W., Barnes L.G. 2015.** The bone joint pathology osteochondrosis in extant and fossil marine mammals. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 523: 1–35.
- **Thornton S. W., Mclellan W. A., Rommel S. A., Dillaman R. M., Nowacek D. P., Koopman H. N., Ann Pabst D. 2015.** Morphology of the nasal apparatus in pygmy (*Kogia breviceps*) and dwarf (*K. sima*) sperm whales. *The Anatomical Record* 298: 1301-1326.
- **Tønnesen P., Oliveira C., Johnson M., Madsen P. T. 2020.** The long-range echo scene of the sperm whale biosonar. *Biology Letters* 16: 20200134
- **Torres-Romero E. J., Morales-Castilla I., Olalla-Tárraga M. Á. 2016.** Bergmann's rule in the oceans? Temperature strongly correlates with global interspecific patterns of body size in marine mammals. *Global Ecology and Biogeography* 25: 1206-1215.
- **Toscano A., Abad M., Ruiz F., Muñiz F., Alvarez G., Xio-Mara Garcia E., Caro J. A. 2013.** Nuevos restos de *Scaldicetus* (Cetacea, Odontoceti, Physeteridae) del Mioceno superior, sector occidental de la Cuenca del Guadalquivir (sur de España). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 30: 436-44
- **Trouessart E.L. 1898.** Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium, Vol. 5. Berlin: R. Friedländer, 665–1264.
- **Trouessart E.L. 1904.** Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium, 4th edn. Berlin: R. Friedländer, 1–929.
- **Tsai C. H., Kohno N. 2016.** Multiple origins of gigantism in stem baleen whales. *The Science of Nature* 103: 1-8.

U

- **Uhen M.D. 2004.** Form, function, and anatomy of *Dorudon atrox* (Mammalia, Cetacea): an Archaeocete from the Middle to Late Eocene of Egypt. *Contributions from the Museum of Paleontology, the University of Michigan* 34:1–222
- **Uhen M. D. 2006.** The generic name *Mediocris* (Cetacea: Delphinoidea: Kentriodontidae), belongs to a foraminiferan. *Fossil Record* 9: 259-259.

- **Uhen M. D. 2007.** Evolution of marine mammals: back to the sea after 300 million years. *The Anatomical Record* 290:514–522.
- **Uhen M.D. 2008.** New protocetid whales from Alabama and Mississippi, and a new cetacean clade, Pelagiceti. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:589–93
- **Uhen M. D. 2010.** The origin (s) of whales. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 38: 189-219.
- **Uhen M. D., Pyenson N. D. 2007.** Diversity estimates, biases, and historiographic effects: resolving cetacean diversity in the Tertiary. *Palaeontologia Electronica* 10: 1-22.

V

- **Van Beneden P. J. 1880.** Les mysticetes a courts fanons des sables des environs d'Anvers. Bulletin de l'Academie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique, Series 2, 50, 11–27.
- **Van Beneden P.J., Gervais P. 1880.** Osteographie des Cetaces vivants et fossiles, etc.: 1-634.
- **Van Valkenburgh B. 1990.** Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In: Damuth J, MacFadden BJ (eds) *Body Size in Mammalian Paleobiology. Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 181–205
- **Veatch O., Stephenson L. W. 1911.** Preliminary report on the geology of the coastal plain of Georgia. *Geological Survey of Georgia Bulletin* 26:1-466
- **Velez-Juarbe J., Wood A. R., De Gracia C., Hendy A. J. 2015.** Evolutionary patterns among living and fossil kogiid sperm whales: evidence from the Neogene of Central America. *PLoS ONE* 10: e0123909.
- **Velez-Juarbe J., Wood A.R., Pimiento C. 2016.** Pygmy sperm whales (Odontoceti, Kogiidae) from the Pliocene of Florida and North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36: e1135806.
- **Viglino M. 2019.** Sistemática, filogenia y paleoecología de *Notocetus vanbenedeni* del Mioceno temprano de Patagonia y la evolución de los Platanistoidea (Mammalia, Cetacea, Odontoceti). Ph.D. tesis (unpublished). Universidad de Buenos Aires, Ciudad Autónoma de Buenos Aires.
- **Viglino M., Buono M.R., Fordyce R.E., Cuitiño J.I., Fitzgerald E.M. 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* 185: 511–542.
- **Viglino M., Buono M.R., Gutstein C.S., Cozzuol M.A., Cuitiño J.I. 2018b.** A new dolphin from the early Miocene of Patagonia, Argentina: insights into the evolution of Platanistoidea in the Southern Hemisphere.
- **Viglino M., Gaetán M., Buono M. R., Fordyce R. E., Park T. 2021.** Hearing from the ocean and into the river: the evolution of the inner ear of Platanistoidea (Cetacea: Odontoceti). *Paleobiology* 1-21.
- **Viglino M., Gaetán C. M., Cuitiño J. I., Buono M. R. 2020.** First Toothless Platanistoid from the Early Miocene of Patagonia: The Golden Age of Diversification of the Odontoceti. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-22.
- **Vizcaíno S. F., Bargo M. S., Cassini G. H. 2006b.** Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biologic features in fossil Xenarthrans. *Ameghiniana* 43: 11-26.
- **Vizcaíno S.F., Bargo M.S., Cassini G.H., Toledo, N. 2016.** Forma y función en paleobiología de vertebrados. La Plata: EDULP. 268pp.
- **Vizcaíno S. F., Bargo M. S., Fariña R. A. 2008.** Form, function and paleobiology in xenarthrans. En Vizcaíno, S. F. y Loughry, W. L. (Eds.). *The Biology of the Xenarthra* (pp. 86-99). Florida: University Press of Florida.

- **Vizcaíno S. F., Milne N. 2002.** Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Journal of Zoology* 257: 117-27.
- **Vlachos E., Randolph, E., Sterli J., Leardi J. M. 2018.** Changes in the diversity of turtles (Testudinata) in South America from the Late Triassic to the present. *Ameghiniana* 55: 619-643.

W

- **Waddell P.J., Okada N., Hasegawa M. 1999.** Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals. *Systematic Biology* 48 :1–5
- **Walsh B. M., Berta A. 2011.** Occipital ossification of balaenopteroid mysticetes. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 294: 391-398.
- **Wartzok D., Ketten D. R. 1999.** Marine mammal sensory systems. *Biology of marine mammals* 1: 117-175.
- **Willis J. 2014.** Whales maintained a high abundance of krill; both are ecosystem engineers in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 513:51–69.
- **Werth A. J. 2000.** Feeding in marine mammals. Pp. 487–526 in K. Schwenk (ed.) *Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates*. San Diego, Academic Press.
- **Werth A. J. 2004.** Functional morphology of the sperm whale tongue, with reference to suction feeding. *Aquatic Mammals* 30: 405–418.
- **Werth A. J. 2006.** Mandibular and dental variation and the evolution of suction feeding in Odontoceti. *Journal of Mammalogy* 87: 579–588.
- **Whitehead H. 2002.** Estimates of the current global population size and historical trajectory for sperm whales. *Marine Ecology Progress Series* 242: 295–304
- **Whitehead H. 2003.** *Sperm Whales: Social Evolution in the Ocean*. Chicago University Press, Chicago, IL.
- **Williams T. M., Estes J. A., Doak D. F., Springer A. M. 2004.** Killer appetites: assessing the role of predators in ecological communities. *Ecology* 85: 3373-3384.
- **Wing S. R., Jack L., Shatova O., Leichter J. J., Barr D., Frew R. D., Gault-Ringold M. 2014.** Seabirds and marine mammals redistribute bioavailable iron in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 510:1–13.
- **Witmer L. M. 1995.** The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En Thomason, J. (Ed.). *Functional morphology in vertebrate paleontology* (pp. 19-33). Cambridge: Cambridge University Press.

Z

- **Zachos J. C., Dickens G. R., Zeebe R. E. 2008.** An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451: 279-283.
- **Zachos J. C., Pagani M., Sloan L., Thomas E. E., Billups K. 2001.** Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science* 292: 686–693.
- **Zimmer W. M., Tyack P. L., Johnson M. P., Madsen P. T. 2005.** Three-dimensional beam pattern of regular sperm whale clicks confirms bent-horn hypothesis. *The Journal of the Acoustical Society of America* 117: 1473-1485.
- **Zverkov N. G., Fischer V., Madzia D., Benson, R. B. 2018.** Increased pliosaurid dental disparity across the Jurassic–Cretaceous transition. *Palaeontology* 61: 825-846.

APÉNDICE

Tabla 1.1 Medidas craneales de los ejemplares de fiseteroideos miocenos analizados en esta tesis (en mm)

	<i>Diaphorocetus poucheti</i> MLP 5-6	<i>Idiorophus patagonicus</i> MLP 5-2	<i>Cozzuoliphyseter rionegrensis</i> MLP 62-XII-19-1	<i>Cozzuoliphyseter rionegrensis</i> MLP 62-XII-18-1
1 Ancho bicigomático del cráneo	522.9	-	586	*750
2 Longitud condilobasal	820*	*	*1035	*1230
3 Longitud del rostro	491.9*	1060	*578	*640
4 Longitud del <i>cranium</i>	325.8*	-	460	495
5 Longitud preservada de la premaxila derecha en el rostro	222.4	+	610	395
6 Ancho máximo de la premaxila derecha en el rostro	52.2	+	39	-
7 Ancho del rostro en su base (al nivel de las muescas anterorbitales)	388*	630	475	-
8 Ancho del rostro en el extremo anterior preservado	83.6*	100	100	125
9 Longitud de las muescas anterorbitales	40.5	130	60	-
10 Distancia entre el margen lateral del rostro y el alvéolo más anterior preservado	8.7	10	15	19
11 Distancia entre el margen lateral del rostro y el alvéolo más posterior preservado	14.7	40.5	20	25
12 Largo de la fosa temporal	93.4	-	260	-
13 Alto de la fosa temporal	131.3	-	227	-
14 Profundidad lateral de la fosa temporal	164.7	-	165	145
15 Longitud del proceso cigomático	154.4	-	155	-
16 Ancho máximo de la exposición ventral del vómer en el rostro	44.1	51	45	55

17 Longitud de la exposición ventral del vómer en el rostro	-	350	320	450
18 Distancia mínima entre las fosas temporales a través del escudo occipital	225.3	-	320	390
19 Ancho de la Cuenca supracranial	278.8	+	331	-
20 Alto de los cóndilos occipitales	74.4	-	85	130
21 Ancho de los cóndilos occipitales	41.8	-	40	82
22 Distancia máxima entre los márgenes laterales de los cóndilos occipitales	137.2	-	145	235
23 Alto del foramen magnum	56.6	-	65	65
24 Diámetro transversal del foramen magnum	54.2	-	70	95
25 Distancia entre la muesca anterorbital y el foramen premaxilar derecho	248,4	-		
26 Longitud del nasal	-	-	120	-
27 Ancho del nasal	-	-	18	-
28 Longitud de los alvéolos	15.2	30.5	30	-
29 Ancho de los alvéolos	10.3	30.5	37	55
30 Ancho de la exposición lateral del parietal en la fosa temporal	31.3	-	83	-
31 Altura preservada de la exposición lateral del parietal en la fosa temporal	81.9*	-	160	-
32 Ancho máximo del palatino	-	170.5	138	-
33 Extensión anterior del palatino respecto la muesca anterorbital	70.3	-	48	58
34 Longitud total del pterigoides	-	-	300	300
35 Longitud de la lámina posterior del pterigoides	-	-	140	185
36 Ancho de la exposición ventral del alisfenoides	99.5	-	109	110
37 Longitud de la exposición ventral del alisfenoides	104.7	-	105	149
38 Longitud de la cresta basioccipital	93.6	-	67	100

39 Ancho de la cresta basioccipital	56.4	-	55	80
40 Ancho de la porción basilar del basioccipital	174.6	-	205	235
41 Ancho de la muesca intercondilar	32.6	-	25	-
42 Longitud del foramen premaxilar derecho	21.4	-	33	-
43 Ancho del foramen premaxilar derecho	16.4	-	13	-
44 Distancia entre el ápice del proceso cigomático y el extremo ventral del proceso postglenoideo	147.8	-	156	-
45 Longitud de la línea alveolar	287.2*	840	465	470
46 Ancho máximo de la premaxila derecha anterior a las narinas	-	+	117	140
47 Ancho máximo de la premaxila derecha al nivel de las narinas	-	+	138	185
48 Ancho máximo de la premaxila derecha posterior a las narinas	-	+	228	*270
49 Diámetro transversal máximo de la narina izquierda	-	+	43	-
50 Diámetro transversal máximo de la narina derecha	-	+	35	48
51 Longitud de la órbita	-	-	140	-
52 Ancho máximo de la premaxila izquierda al nivel de las narinas	-	+	95	-
53 Distancia entre la muesca anterorbital y el alvéolo más posterior	200	120.5	135	260
54 Ancho de la pared maxilar lateral de la Cuenca supracranial en vista lateral	-	140	60	77

Tabla 1.2. Medidas mandibulares de los ejemplares de fiseteroideos miocenos analizados en esta tesis (en mm)

	<i>Idiorophus patagonicus</i> MLP 5-2	<i>Cozzuoliphyseter rionegrensis</i> MLP 62-XII-19-1
1' Longitud total de la mandíbula derecha (en línea recta)	1100	855

2' Longitud de la porción sinfisial	640	290
3' Longitud de la línea alveolar (en línea recta)	890	465
4' Longitud de la porción postsinfisial	890	600
5' Distancia desde el cóndilo mandibular a la terminación posterior de la línea alveolar	-	395
6' Distancia desde el cóndilo mandibular a la terminación anterior de la fosa mandibular	-	380
7' Altura de la mandíbula desde el margen ventral al proceso coronoides	-	200
8' Altura de la mandíbula al nivel de los alvéolos más posteriores	140.5	120
9' Altura de la mandíbula a la altura de la terminación posterior de la sínfisis	100.5	90
10' Ancho de la mandíbula a la altura de la terminación posterior de la sínfisis	50	50
11' Altura del cóndilo mandibular	-	95
12' Ancho del cóndilo mandibular	-	55
13' Alto del foramen mandibular	140	203
14' Largo del foramen mandibular	160	360
15' Diámetro transversal máximo de la raíz de los dientes	22	18
16' Longitud anteroposterior de la raíz de los dientes	24	12
17' Altura total de la mandíbula + un diente completo	65	37
18' Ancho máximo de la mandíbula en la línea alveolar	25	20

Tabla 1.3. Medidas de los huesos óticos de los ejemplares de fiseteroideos miocenos analizados en esta tesis (en mm)

	MPEF-PV-605	MPEF-PV-651	MPEF-PV-6098	MLP 80-VIII-30-133	MLP 52-X-2-8	Cozzuoliphyseter rionegrensis MLP 62-XII-19-1	MLP 76-IX-5-1	MLP 76-IX-2-3	MLP 76-IX-2-4
1" Longitud total del periótico (del	31	34	37	35	-		38	31	37

ápice del proceso anterior al ápice del proceso posterior)						39			
2" Altura dorsoventral máxima del periótico	16	20	23	18	21	19	21	19	22
3" Ancho mediolateral máximo (desde la superficie de la <i>pars cochlearis</i> hasta la superficie lateral)	24	26	27	24	25	26	27	25	25
4" Longitud del proceso anterior (desde el borde anterior de la <i>pars cochlearis</i> hasta el ápice del proceso anterior)	11	12	14	13	-	13	16	11	14
5" Longitud anteroposterior de la <i>pars cochlearis</i>	19	18	18	17	18	19	18	17	18
6" Longitud anteroposterior del osículo accesorio	9	-	-	-	-	12	12	-	11
7" Altura mediolateral de la faceta bullar posterior	13	11	14	11	15	-	10	14	10
8" Distancia mínima entre el margen del meato acústico interno y la apertura del acueducto coclear	3	4	5	4	4	2	3	3	3
9" Distancia mínima entre el margen del meato auditivo interno y la apertura del acueducto vestibular	1	1	2	1	2	2	1	1	1
10" Longitud máxima de la bulla timpánica (sin el proceso posterior)	-	-	-	-	-	39	-	-	-
11" Ancho mediolateral máximo de la bulla timpánica	-	-	-	-	-	25	-	-	-

1. Listado de caracteres morfológicos utilizados en la matriz

1. Longitud del rostro (**ORDENADO**): (0) rostro alargado, relación entre la longitud del rostro y el ancho del cráneo > 1.2 ; (1) relación entre ≤ 1.2 y ≥ 0.95 ; (2) rostro corto < 0.95 . **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de ? a 1 y la de *Cozzuliphyseter* de ? A 1.**
2. Maxila, premaxila y vómer alcanzando la punta del rostro, la cual no está solo formada por la premaxila: (0) ausente; (1) presente
3. Cuenca supracraneal en el cráneo (**ORDENADO**): (0) ausente; (1) presente; (2) extendida sobre la totalidad de la superficie dorsal del rostro.
4. Exposición dorsal de la maxila en el rostro (**ORDENADO**): (0) exposición limitada a menos de la mitad del rostro; (1) maxila expuesta en más de la mitad del rostro, más angosta que la premaxila en algunos niveles; (2) más ancha que la premaxila en toda la longitud. **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de 1 a ?**
5. Constricción de la premaxila anterior a la muesca anterorbital, que se continua con una expansión anterior: (0) ausente, sutura maxila-premaxila dirigida anteriormente en el rostro; (1) presente, sutura premaxila-maxila diferencialmente dirigida anterolateralmente.
6. Canal mesorostral: (0) abierto; (1) parcialmente abierto al nivel de las muescas anterorbitales; (2) cerrado al nivel de las muescas anterorbitales y con la premaxila formando un ángulo hacia la línea media dejando un canal en el medio del rostro; (3) cerrado todo a lo largo del rostro (modificado de Boersma y Pyenson 2015)
7. Raíces superiores de los dientes: (0) alveolos profundos con septos interalveolares bien desarrollados; (1) alveolos profundos con septos rudimentarios; (3) surco alveolar poco profundo sin septos. **La codificación fue cambiada en los siguientes taxones como sigue: *Cozzuliphyseter* de 0 a 1; *Eudelphis* de 0 a 1; *Zygophyseter* de 0 a 1; *A. deinodon* y *A. robustus* de 0 a 1; *Physeterula* de 0 a ?; *Orycterocetus* de 1 a 0; *Aulophyseter*, *Physeter*, *Nanokogia*, y *Kogia* spp. de 1 a 2.**
8. Dientes premaxilares: (0) presente; (1) ausente. Este carácter no puede ser codificado en los taxones que carecen de alveolos bien identificados.
9. Ancho máximo del cráneo (ancho postorbital o cigomático) (ordenado): (0) < 40 cm; (1) ≥ 40 and < 60 cm; (2) ≥ 60 and < 100 cm; (3) ≥ 100 cm.
10. Muesca anterorbital (**ORDENADO**): (0) ausente; (1) presente; (2) transformada en una muesca muy angosta. **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de 2 a 1**
11. Muesca anterorbital derecha: (0) fuera de la cuenca supracraneal; (1) incluida dentro de la cuenca supracraneal.
12. Tamaño y número de los forámenes infraorbitarios dorsales derechos, en el área de la muesca anterorbital y posterior a ella (**ORDENADO**): (0) de tamaño pequeño a moderado, al menos tres o cuatro; (1) tres forámenes grandes; (2) dos forámenes grandes; (3) un forámen de gran tamaño (incisura maxilar). **La codificación de *Cozzuliphyseter* se cambió de 1 a 2.**
13. Premaxila derecha: (0) posteriormente extendida igual que la izquierda; (1) más posteriormente extendida que la premaxila izquierda.
14. Ensanchamiento de la premaxila derecha: (0) no se ensancha posteriormente; (1) el extremo posterior de la premaxila derecha se ensancha lateralmente, ocupando al menos un tercio del ancho de la cuenca supracranial, sobre todo del lado derecho; (2) premaxila derecha más expandida lateralmente, haciendo que la cuenca supracranial se ubique por encima de la órbita derecha. **La codificación de *Zygophyseter*, *Acrophyseter deinodon* y *A. robustus* se cambió de 1 a 2**

15. Cresta sagital: (0) ausente; (1) presente a modo de repisa cubierto por la premaxila derecha en forma punteaguda.
16. Foramen premaxilar izquierdo: (0) presente; (1) reducido o ausente (modificado de Lambert et al. 2016). **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de 1 a ?**
17. Incremento del tamaño del forámen premaxilar derecho: (0) ausente, relación entre el ancho del foramen y el ancho de la premaxila a ese nivel ≤ 0.20 ; (1) presente, relación > 0.20 . **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de 1 a ?**
18. Nivel anteroposterior del foramen premaxilar derecho (**ORDENADO**): (0) diferencialmente anterior a la muesca anterorbital; (1) anterior a la muesca anterorbital; (2) al mismo nivel o posterior a la muesca anterorbital. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de 1 a 2.**
19. Asimetría de las narinas: (0) ausente o reducida; (1) marcada, la narina izquierda significativamente mayor a la derecha.
20. Huesos nasales (**ORDENADO**): (0) ambos nasales presentes; (1) un nasal ausente; (2) ambos nasales ausentes. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de 0 a 1.**
21. Maxila derecha alcanzando el plano sagital del cráneo en la pared posterior de la cuenca supracranial: (0) ausente; (1) presente.
22. Fusión del lacrimal y el yugal: (0) ausente; (1) presente
23. Proyección del lacrimo-yugal entre el frontal y la maxila: (0) corta o ausente; (1) Larga.
24. Nivel dorsoventral del proceso preorbitario del frontal: (0) más alto que el margen lateral de la base del rostro; (1) al mismo nivel aproximadamente; (2) considerablemente más abajo. **Se comprobó la codificación de este carácter para *Diaphorocetus* con base en los dibujos originales y las fotografías aportadas por C. de Muizon.**
25. Sutura fronto-maxilar, con el cráneo en vista lateral (**ORDENADO**): (0) formando un ángulo $< 15^\circ$ con el eje longitudinal del rostro; (1) $15^\circ-35^\circ$; (2) $> 35^\circ$. **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de ? A 1 (ángulo de 25° aproximadamente) y la de *Cozzuoliphyseter* se cambió de 1 a 2.**
26. Fosa temporal (**ORDENADO**): (0) anteroposteriormente más alargada que la distancia entre el proceso anterorbital de la maxila y la pared anterior de la fosa temporal (ancho/alto > 1); (1) aproximadamente la misma longitud (ancho/alto = 1); (2) diferenciablemente más corta (ancho/alto < 1). **Se comprobó la codificación de este carácter para *Diaphorocetus* con base en los dibujos originales y las fotografías aportadas por C. de Muizon. La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de 0 a 1.**
27. Proceso cigomático del escamoso en vista lateral: (0) en forma de "L" con el margen dorsal doblado ventralmente en su porción posterior; (1) en forma de triángulo equilátero, con el margen dorsalmente doblado en su porción posterior (longitud no mayor a dos veces su altura en la mitad de su longitud); (2) en forma de triángulo isóceles, con el margen dorsalmente doblado en su porción posterior (alargado, longitud mayor a dos veces la altura en la mitad de su longitud). **La codificación de algunos taxones fue cambiada como sigue: *Zygophyseter*, *Acrophyseter robustus*, *Diaphorocetus* y *Cozzuoliphyseter* de 1 a 2.**
28. Proceso postglenoideo del escamoso en vista lateral: (0) significativamente más largo ventralmente que el proceso postimpánico; (1) aproximadamente la misma extensión.
29. En vista lateral del cráneo, una muesca ancha, posterior al proceso postglenoideo del escamoso, para el proceso posterior del timpánico agrandado: (0) ausente; (1) presente pero parcialmente desarrollado, concavidad paraoccipital moderadamente excavada; (2) presente y bien desarrollado, concavidad paraoccipital transformada en una muesca ancha y profunda.

30. Eje longitudinal del cráneo: (0) aproximadamente paralelo al eje longitudinal del cuerpo (perpendicular a la superficie de los cóndilos occipitales); (1) proyectado ventralmente; (2) proyectado dorsalmente (modificado de Lambert et al. 2010). **La codificación de *Preakogia* se cambió de 1 a ?. La codificación de *Kogia* se cambió de 1 a 0 y 1 dado que *K. breviceps* presenta el rostro inclinado ventralmente. La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de 0 a 1.**
31. Escudo occipital (ORDENADO): (0) convexo, formando un ángulo de 40° aproximadamente con el eje longitudinal del rostro; (1) como el estado 0 con un ángulo de 60° aproximadamente; (2) plano o cóncavo formando un ángulo de 90° aproximadamente; (3) plano o cóncavo formando un ángulo mayor a 90°. **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de ? a 1 y la de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 2.**
32. Proceso falciforme del escamoso (ORDENADO): (0) contactando el correspondiente pterigoides; (1) formando una lámina delgada que no contacta con el pterigoides; (2) reducido a una espiga simple, o ausente. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 2.**
33. Faceta bullar anterior del periótico (ORDENADO): (0) anteroposteriormente muy elongada; (1) reducida; (2) ausente o muy pequeña. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 2. Se codificó a MLP 76-IX-5-1 como 2.**
34. En vista lateral, extensión posterior del proceso posterior del periótico: (0) orientado ventralmente; (1) paralelo al plano horizontal del hueso y no orientado ventralmente. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 0. Se codificó a MLP 76-IX-5-1 como 0.**
35. Osículo accesorio de la bulla timpánica (ORDENADO): (0) ausente o pequeño; (1) alargado y parcialmente fusionado con el proceso anterior del periótico; (2) presente y parcialmente fusionado con el proceso anterior. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 1. Se codificó a MLP 76-IX-5-1 como 1.**
36. *Involucrum* de la bulla timpánica con una concavidad ventral evidente, visible en vista medial y ventral, debida a la marcada paquiostosis de sus porciones anterior y posterior: (0) ausente; (1) presente. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 1. Se codificó a MLP 76-IX-5-1 como 1.**
37. Tamaño de los dientes (diámetro transversal máximo de la raíz, expresado como porcentaje del ancho máximo del cráneo): (0) < 5%; (1) > 5%. Considerando la gran heterodoncia en *Cynthiacetus* y *Zygorhiza* este carácter se restringe a los dientes de una sola raíz. **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de ? a 0 y la de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 1.**
38. Esmalte dentario: (0) presente; (1) ausente. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 1. Se codificó a MLP 76-IX-5-1 como 0.**
39. Número de dientes mandibulares (ORDENADO): (0) 11; (1) 12-14; (2) > 14. **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de 2 a ?**
40. Compresión transversal de los dientes inferiores posteriores (porción por fuera de los alveolos): (0) fuerte; (1) poca o ausente. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 0.**
41. Cóndilo mandibular con: (0) un proceso angular bien desarrollado; (1) de posición ventral con un proceso angular bajo o ausente.
42. Nivel anteroposterior de los últimos alveolos superiores, o terminación posterior del surco alveolar: (0) posterior al proceso anteorbitario; (1) al mismo nivel que la muesca anteorbitario o a penas anterior; (2) marcadamente anterior a la muesca.

43. Margen lateral del proceso supraorbital de la maxila: (0) dorsoventralmente delgado; (1) marcadamente dorsoventralmente ancho, formando una pared subvertical. **Se comprobó la codificación de este carácter para *Diaphorocetus* con base en los dibujos originales y las fotografías aportadas por C. de Muizon.**
44. Proceso postorbital del frontal: (0) moderadamente extendido posteroventralmente; (1) extendido más ventralmente (longitud vertical del proceso igual o mayor a la longitud horizontal de la órbita), con la correspondiente baja posición del proceso cigomático del escamoso. **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de ? A 1 y la de *Cozzuoliphyseter* se cambió de 0 a 1.**
45. Altura de la fosa temporal: (0) margen dorsal alcanza la parte más superior del cráneo o está a penas por debajo; (1) más por debajo, la fosa temporal se ubica por debajo de la mitad de la altura del cráneo. **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de 1 a ? y la de *Cozzuoliphyseter* se cambió de 1 a 0.**
46. Contacto entre el yugal y el proceso cigomático del escamoso: (0) contacto anteroposteriormente alargado; (1) contacto más redondeado, proporcionalmente corto; (2) sin contacto. En los ejemplares que no poseen el yugal preservado, la superficie de contacto puede ser observada sobre el proceso cigomático.
47. Longitud del proceso cigomático del escamoso (longitud horizontal desde la punta anterior al margen posterior del escamoso): (0) relación entre la longitud del proceso y el ancho bicigomático del cráneo > 0.35 ; (1) relación < 0.35 . **La codificación de *Diaphorocetus* se cambió de 1 a 0 y la de *Cozzuoliphyseter* se cambió de 0 a 1.**
48. Medialmente al receso timpanoescamosal, un surco profundo y recto en la superficie ventral del escamoso, que va desde el área del proceso espiniforme a la fosa temporal: (0) ausente o pobremente delimitado; (1) presente. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 0.**
49. Proceso superior del periótico: (0) extendido dorsalmente y alargado anteroposteriormente; (1) anteroposteriormente corto, pero extendido dorsalmente más allá del margen medial del meato acústico interno; (2) dorsalmente corto. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 0. Se codificó a MLP 76-IX-5-1 como 1.**
50. Contorno posteromedial de la pars cochlearis en vista dorsal: (0) angular; (1) aplanada, algo convexa y continua con el margen posterior del proceso superior. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 1. Se codificó a MLP 76-IX-5-1 como 1.**
51. Curvatura mandibular en vista lateral: (0) ausente o reducida, margen ventral aproximadamente recto o subido moderadamente anterodorsalmente; (1) conspicuo, margen ventral distintivamente convexo, subido tanto antero como posterodorsalmente; (2) presente, margen ventral cóncavo.
52. Ángulo sinfisial en las mandíbulas: (0) $< 35^\circ$; (1) $35^\circ - 55^\circ$; (2) $> 55^\circ$. **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 0.**
53. Margen lateral del atlas: (0) aproximadamente recto o lateralmente cóncavo; (1) convexo, con procesos transversales puntiagudos lateralmente a la mitad de la altura del hueso. No aplicable a *Kogia* (que tienen todas las vértebras cervicales fusionadas en un bloque). **La codificación de *Cozzuoliphyseter* se cambió de ? a 1.**
54. Muesca en el margen anterior del basihial: (0) muesca ancha y poco profunda; (1) muesca angosta y profunda; (2) sin muesca, margen anterior convexo o recto.
55. En vista lateral del cráneo, la forma del margen lateral de la maxila anterior a la muesca anterorbital o al nivel del reborde maxilar: (0) notoriamente convexo; (1) derecho; (2) cóncavo.

Tabla 1.4. Biocrones de los taxones utilizados en los análisis

Taxon	FAD	LAD	Fuente de Datos
<i>Zygorhiza</i>	37.2	33.9	Paleobiology Database
<i>Cynthiacetus</i>	37.2	33.9	Paleobiology Database
<i>Agorophius</i>	33.9	23.03	Paleobiology Database (Pisos: Rupeliano y Chattiano)
<i>Squalodon</i>	23.03	13.82	Paleobiology Database (Pisos: Aquitaniano, Burdigaliano y Langhiano)
<i>Eudelphis</i>	15.97	11.68	Velez-Juarbe et al. 2015
<i>Zygophyseter</i>	10.5	8.14	Bianucci et al. 2006
<i>Brygmophyseter</i>	16	15	Hirota y Barnes 1994
<i>Diaphorocetus</i>	20.44	19	Parras et al. 2012; Cuitiño et al. 2012,2015; Buono et al. 2017
<i>Placoziphius</i>	21	18	Lambert 2008; Lambert et al. 2016
Physeteroidea indet. MLP 76-IX-5-1	9.61	7.24	Palazzesi et al. 2014
<i>Acrophyseter</i> sp.	6.9	6.7	Lambert et al. 2016
<i>Acrophyseter deinodon</i>	8.7	6.5	Lambert et al. 2016
<i>Acrophyseter robustus</i>	8.5	6.7	Lambert et al. 2016; Di Celma et al. 2017
<i>Albicetus</i>	16	14	Boersma y Pyenson 2015
<i>Livyatan</i>	9.5	8.9	Di Celma et al. 2017
<i>Cozzuoliphyseter rionegrensis</i>	9.61	7.24	Palazzesi et al. 2014
<i>Idiorophus</i>	20.44	19	Parras et al. 2012; Cuitiño et al. 2012,2015; Buono et al. 2017
<i>Idiophyseter</i>	15.97	13.82	Paleobiology Database (Piso: Langhiano)
<i>Physeter macrocephalus</i>	3.6	0.0	Lambert et al. 2016

<i>Physeterula</i>	11.62	7.24	Velez-Juarbe et al. 2015
<i>Aulophyseter morricei</i>	15.97	15.2	Pyenson et al. 2009
<i>Orycterocetus crocodilinus</i>	20.4	11.6	Velez-Juarbe et al. 2015
<i>Thalassocetus</i>	20.04	11.6	Velez-Juarbe et al. 2015
<i>Kogia pusilla</i>	3.6	2.58	Paleobiology Database (Piso: Piacenziano)
<i>Aprixokogia</i>	5.332	3.6	Paleobiology Database (Piso: Zancleano)
<i>Scaphokogia</i>	11.62	7.24	Paleobiology Database (Piso: Tortoniano)
<i>Koristocetus</i>	11.62	7.24	Paleobiology Database (Piso: Tortoniano)
<i>Pliokogia</i>	5.08	5.04	Collareta et al. 2019
<i>Nanokogia</i>	11.62	7.24	Paleobiology Database (Piso: Tortoniano)
<i>Praekogia</i>	7.246	5.332	Paleobiology Database (Piso: Messiniano)
<i>Kogia sima</i>	3.6	0.0	Velez-Juarbe et al. 2015
<i>Kogia breviceps</i>	3.6	0.0	Paleobiology Database

Tabla 1.5. Resumen con los estadísticos obtenidos en la primera ronda de análisis filogenéticos

	Pesos iguales				Pesos implicados											
					k=3				k=10				k=10			
	AMPs	L	IC	IR	AMPs	fit	IC	IR	AMPs	fit	IC	IR	AMPs	fit	IC	IR
Caracteres desordenados	297	186	0,473	0,690	21	16,18095	0,473	0,690	21	7,39799	0,473	0,690	21	4,20200	0,473	0,690
Caracteres ordenados	805	196	0,473	0,690	9	19,04524	0,440	0,677	7	8,41833	0,449	0,689	7	4,71753	0,449	0,689

Tabla 1.6. Resultados de los análisis de señal filogenética

Caracteres ordenados y Pesos implicados:

	K	PIC.variance.obs	PIC.variance.rn d.mean	PIC.variance.P	PIC.variance.Z
carácter 33: Faceta bullar anterior del periótico	0.04392541	2.081921	1.535004	0.8851149	1.248029
carácter 34: En vista lateral, extensión	0.07605343	0.4097128	0.358819	0.6963037	0.3922663

posterior del proceso posterior del periótico					
<u>carácter 35</u> : Osículo accesorio de la bulla timpánica	0.03989646	1.265934	0.8997169	0.8971029	1.359524
<u>carácter 36</u> : <i>Involucrum</i> de la bulla timpánica con una concavidad central evidente, visible en vista ventral y medial, producto de la paquiostosis de sus porciones anterior y posterior	0.05959255	0.6728112	0.6425696	0.5724276	0.1544846
<u>carácter 49</u> : Proceso superior del periótico	0.05142492	1.154564	1.02364	0.6533467	0.3892065
<u>carácter 50</u> : Contorno posteromedial de la pars cochlearis en vista dorsal	0.04441788	0.8655682	0.5603644	0.9360639	1.699196

Caracteres ordenados y Pesos iguales

	K	PIC.variance.o bs	PIC.variance.rn d.mean	PIC.variance.P	PIC.variance.Z
<u>carácter 33</u> : Faceta bullar anterior del periótico	0.0442203	2.067917	1.621868	0.8261738	1.002917
<u>carácter 34</u> : En vista lateral, extensión posterior del proceso posterior del periótico	0.06995446	0.4454228	0.3693566	0.7532468	0.5876802
<u>carácter 35</u> : Osículo accesorio de la bulla timpánica	0.04927237	1.025024	0.9239688	0.6653347	0.3590392
<u>carácter 36</u> : <i>Involucrum</i> de la bulla timpánica con una concavidad central evidente, visible en vista ventral y medial, producto de la paquiostosis de sus porciones anterior y posterior	0.07048461	0.5688418	0.6510699	0.3696304	-0.4121555
<u>carácter 49</u> : Proceso superior del periótico	0.06221888	0.9543191			
<u>carácter 50</u> : Contorno posteromedial de la pars cochlearis en vista dorsal	0.06447826	0.5962454	0.5760399	0.5554446	0.1096439

Caracteres desordenados y Pesos implicados

	K	PIC.variance.o bs	PIC.variance.rn d.mean	PIC.variance.P	PIC.variance.Z
<u>carácter 33</u> : Faceta bullar anterior del periótico	0.0391288	2.338901	1.568013	0.959041	1.113176
<u>carácter 34</u> : En vista lateral, extensión posterior del proceso posterior del periótico	0.06605984	0.4721964	0.3592286	0.8111888	0.8873444
<u>carácter 35</u> : Osículo accesorio de la bulla timpánica	0.04368061	1.156552	0.943804	0.7872128	0.7643282
<u>carácter 36</u> : <i>Involucrum</i> de la bulla timpánica con una concavidad central evidente, visible en vista ventral y medial, producto de la paquiostosis de sus porciones anterior y posterior	0.04879639	0.8224997	0.6467762	0.7972028	0.9019881
<u>carácter 49</u> : Proceso superior del periótico	0.05137075	1.155233	1.049713	0.6393606	0.2948296
<u>carácter 50</u> : Contorno posteromedial de la pars cochlearis en vista dorsal	0.05012601	0.7680702	0.5668818	0.8481518	1.113176

Caracteres desordenados y Pesos iguales

	K	PIC.variance.o	PIC.variance.rn	PIC.variance.P	PIC.variance.Z
--	---	----------------	-----------------	----------------	----------------

Tortoniano	14
Messiniano	7
Zancleano	7
Piacenziano	7
Pleistoceno temprano	1
Pleistoceno medio	2
Pleistoceno tardío	3
Holoceno	60

Tabla 1.8. Datos utilizados en el análisis de diversidad taxonómica donde se especifican la frecuencia de los taxones por edad. (Datos tomados de la PBDB)

	Edad	Cantidad de especies	Especies presentes
Oligoceno	Chattiano	1	<i>Ferecetotherium</i>
Mloceno	Aquitaniense	1	<i>Placoziphius</i>
	Burdigaliense	7	<i>Diaphorocetus, Thalassocetus, Physeterula, Eudelphis, Idiorophus, Placoziphius, Orycterocetus</i>
	Langhiano	9	<i>Albicetus, Idiophyseter, Aulophyseter, Thalassocetus, Placoziphius, Orycterocetus, Brygmophyseter, Eudelphis, Physeterula</i>
	Serravalliano	6	<i>Thalassocetus, Orycterocetus, Eudelphis, Physeterula, Albicetus, Acrophyseter robustus</i>
	Tortoniano	8	<i>Scaphokogia, Physeterula, Zygophyseter, Livyatan, Nanokogia, Orycterocetus, Koristocetus, Cozzuoliphyseter</i>
	Messiniano	3	<i>Prækogia, Eudelphis, Acrophyseter deinodon</i>
Plioceno	Zancleano	5	<i>Aprixokogia, Physeterula, Kogia breviceps, Physeter, Pliokogia,</i>
	Piacenziano	4	<i>Kogia sima, Kogia breviceps, Kogia pusilla, Physeter</i>
Pleistoceno	Pleistoceno temprano	3	<i>Physeter, Kogia sima, Kogia breviceps</i>
	Pleistoceno medio	3	<i>Physeter, Kogia sima, Kogia breviceps</i>
	Pleistoceno tardío	3	<i>Physeter, Kogia sima, Kogia breviceps</i>
Holoceno		3	<i>Physeter, Kogia sima, Kogia breviceps</i>

Tabla 1.9. Diversidad taxonómica discriminada por clados

Edad	Macroraptores	Physeteridae	Kogiidae
Chattiano	0	0	0
Aquitaniense	0	0	0
Burdigaliense	0	3	1
Langhiano	2	4	1
Serravalliano	2	2	1
Tortoniano	2	3	3
Messiniano	1	0	1
Zancleano	0	2	3
Piacenziano	0	1	3

Pleistoceno temprano	0	1	2
Pleistoceno medio	0	1	2
Pleistoceno tardío	0	1	2

Tabla 1.10. Diversidad taxonómica discriminada por regiones

Edad	Pacífico Norte Occidental	Atlántico Sur Occidental	Mar del Norte	Mediterráneo	Pacífico Norte Oriental	Atlántico Norte Occidental	Pacífico Sur Oriental	Caribe	Azerbaiyán
Chattiano	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Aquitano	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Burdigaliano	0	2	4	0	0	1	0	0	0
Langhiano	1	0	4	0	3	1	0	0	0
Serravalliano	0	0	3	0	1	1	1	0	0
Tortoniano	0	1	1	1	0	1	3	1	0
Messiniano	0	0	1	0	0	0	1	1	0
Zancleano	0	0	1	1	0	1	0	0	0
Piacenziano	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Pleistoceno temprano	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pleistoceno medio	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pleistoceno tardío	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Holoceno	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 1.11. Datos utilizados en el análisis de diversidad filogenética, indicando el número de especies (incluyendo linajes fantasmas y extensiones de rango) por edad.

Edad	Cantidad de especies
Chattiano	1
Aquitano	17
Burdigaliano	24
Langhiano	14
Serravalliano	22
Tortoniano	19
Messiniano	9
Zancleano	7
Piacenziano	4
Pleistoceno temprano	3
Pleistoceno medio	3
Pleistoceno tardío	3
Holoceno	3

Tabla 1.12. Diversidad filogenética discriminada por clados

Edad	Cantidad de especies	Macroraptores	Physeteridae	Kogiidae
Chattiano	1	0	0	0
Aquitano	17	0	6	0
Burdigaliano	24	8	10	2
Langhiano	14	5	6	2
Serravalliano	22	3	4	13
Tortoniano	19	7	3	9
Messiniano	9	3	1	5
Zancleano	7	0	1	6
Piacenziano	4	0	1	3
Pleistoceno temprano	3	0	1	2
Pleistoceno medio	3	0	1	2
Pleistoceno tardío	3	0	1	2
Holoceno	3	0	1	2

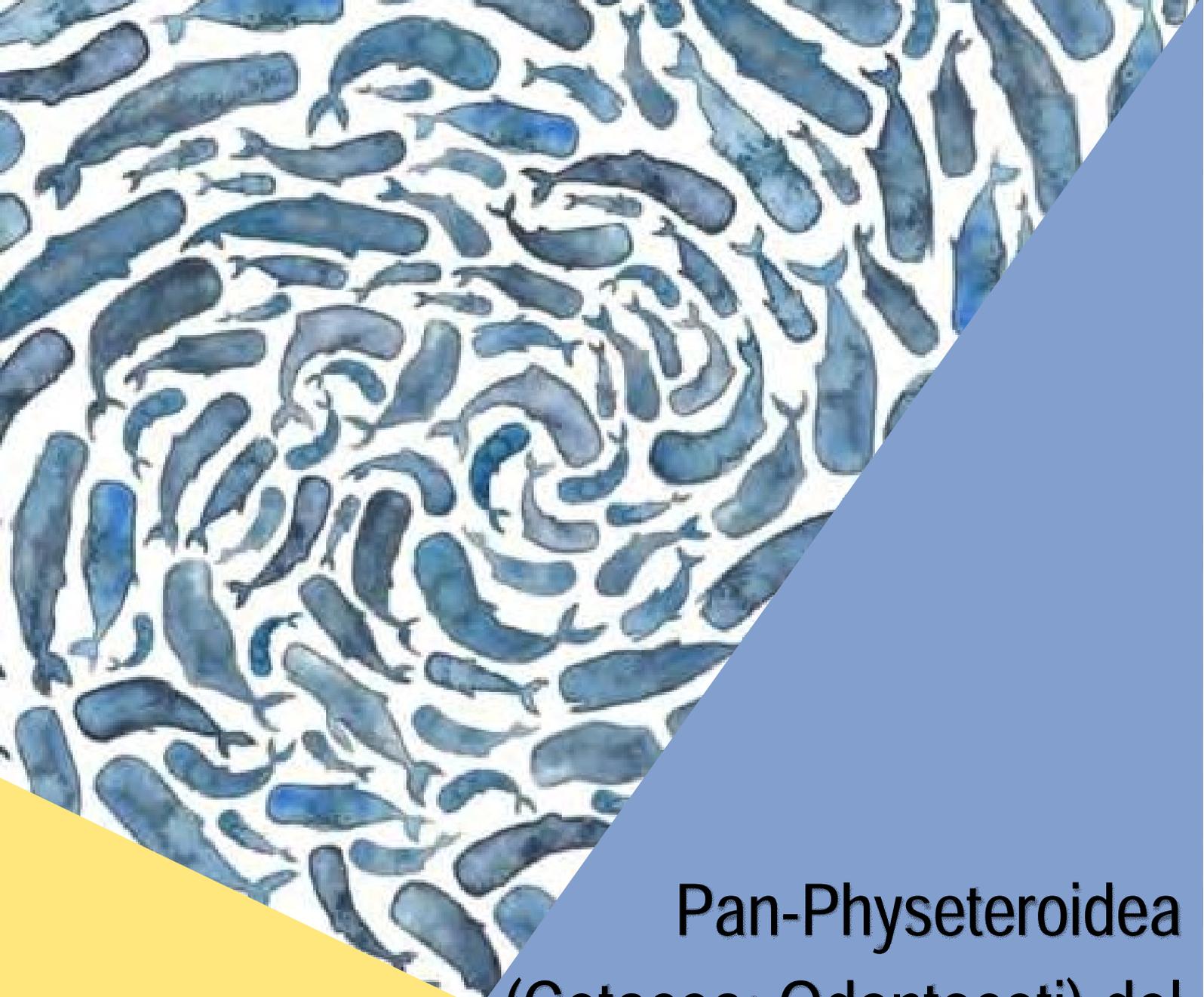
Tabla 1.13. Medidas del oído interno de los fiseteroideos y sus respectivas estimaciones de límite de baja frecuencia auditiva

Taxon	Número	N° de vueltas	Long. Del canal	Vueltas * long. Del canal	Radio basal	Radio apical	Razón entre radios	Ext. de la LES	% de ext. de la LES	Razón Basal	Paso axial	Inc.	Alto de la cóclea	Ancho de la cóclea	Baja Frec. Estim. (Hz)
<i>K. breviceps</i> (Park et al. 2016)	NMVC24976	1.5	27.12	40.68	4.87	1.07	4.54	1.25+	83	0.45	2.79	0.10	4.18	9.32	194.62
<i>P. macrocephalus</i> (Park et al. 2016)	NMVP218431	1.75	45.53	79.68	8.01	1.63	4.91	1+	57	0.55	4.83	0.11	8.45	15.25	156.89
Nuevo Taxon	MPEF-PV-6074	1.8	34	61.2	7.39	1.58	4.68	15.97	47	0.45	3.37	0.10	6.08	13.62	179.61
Physeteroidea Indet.	MLP 76-IX-5-1	1.83	34.34	62.84	7.14	1.34	5.33	10.96	32	0.44	3.09	0.09	5.66	12.89	123.36

Tabla 1.14. Rasgos paleobiológicos de los fiseteroideos patagónicos

	Largo corporal estimado	Edad/Estadio de maduración estimado	Desarrollo estimado del órgano del espermaceti	Modo de alimentación estimado
<i>Diaphorocetus poucheti</i>	3,4 metros	Subadulto	Bajo desarrollo dorsoventral; no excede muescas anterorbitales	<i>Raptorial</i> combinado

<i>Cozzuoliphyseter rionegrensis</i>	4,3 metros	34 años (holotipo)- 10 años (paratipo)/ adulto (holotipo)- subadulto (paratipo)	Desarrollo medio dorsoventral; no excede muescas anterorbitales	<i>Raptorial</i> combinado
<i>Idiorophus patagonicus</i>	6-7 metros	21 años/subadulto	Desarrollo medio dorsoventral; no excede muescas anterorbitales	<i>Raptorial</i> combinado



Lic. Florencia
Paolucci

Pan-Physeteroidea (Cetacea: Odontoceti) del Mioceno de Patagonia: diversidad, filogenia y paleobiología

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctora en Ciencias Naturales
Dirigido por las Dras. Marta S. Fernández y Mónica R. Buono

Tomo II

CONICET

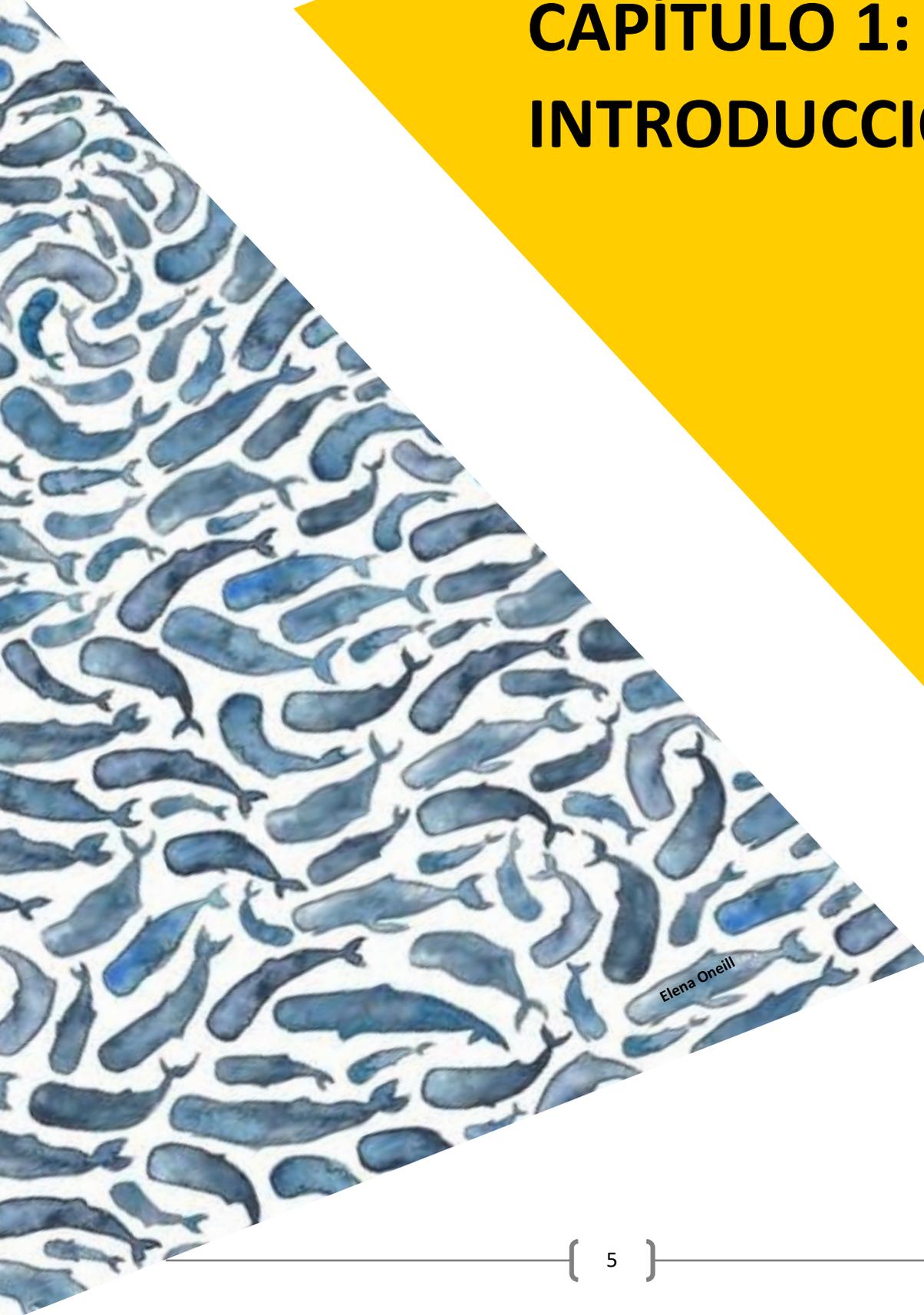
Índice

CAPÍTULO 1: INTRODUCCION	5
Figura 1.1:	7
Figura 1.2.....	9
Figura 1.3.....	11
Figura 1.4:	13
Figura 1.5.....	15
Figura 1.6:	17
Figura 1.7.....	19
Figura 1.8.....	21
CAPÍTULO 2: MATERIALES Y METODOS	22
Figura 2.1.....	24
Figura 2.2.....	26
CAPÍTULO 3: MARCO GEOLÓGICO	27
Figura 3.1.....	29
Figura 3.2.....	31
CAPÍTULO 4: OSTEOLOGÍA, TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	32
Figura 4.1.....	34
Figura 4.2.....	36
Figura 4.3.....	38
Figura 4.4.....	40
Figura 4.5.....	42
Figura 4.6.....	44
Figura 4.7.....	46
Figura 4.8.....	48
Figura 4.9.....	50
Figura 4.10.....	52
Figura 4.11.....	54
Figura 4.12.....	56
Figura 4.13.....	58
Figura 4.14.....	60
Figura 4.15.....	62
Figura 4.16.....	64
Figura 4.17.....	66
Figura 4.18.....	68
Figura 4.19.....	70

Figura 4.20.....	72
Figura 4.21.....	74
Figura 4.22.....	76
Figura 4.23.....	78
Figura 4.24.....	80
Figura 4.25.....	82
Figura 4.26.....	84
Figura 4.27.....	86
Figura 4.28.....	88
Figura 4.29.....	90
Figura 4.30.....	92
Figura 4.31.....	94
Figura 4.32.....	96
Figura 4.33.....	98
CAPÍTULO 5: ANÁLISIS FILOGENÉTICOS.....	99
Figura 5.1.....	101
Figura 5.2.....	103
Figura 5.3:	105
Figura 5.4.....	107
Figura 5.5.....	109
Figura 5.6.....	111
Figura 5.7.....	113
Figura 5.8.....	116
Figura 5.9.....	118
Figura 5.10.....	120
CAPÍTULO 6: DIVERSIDAD Y ASPECTOS PALEOBIOLOGICOS DE LOS FISETEROIDEOS DEL MIOCENO DE PATAGONIA.....	121
Figura 6.1.1.....	123
Figura 6.1.2.....	125
Figura 6.1.3.....	127
Figura 6.2.1.....	129
Figura 6.3.1.....	131
Figura 6.3.2.....	133
Figura 6.4.1.....	135
Figura 6.4.2.....	137
Figura 6.4.3.....	139

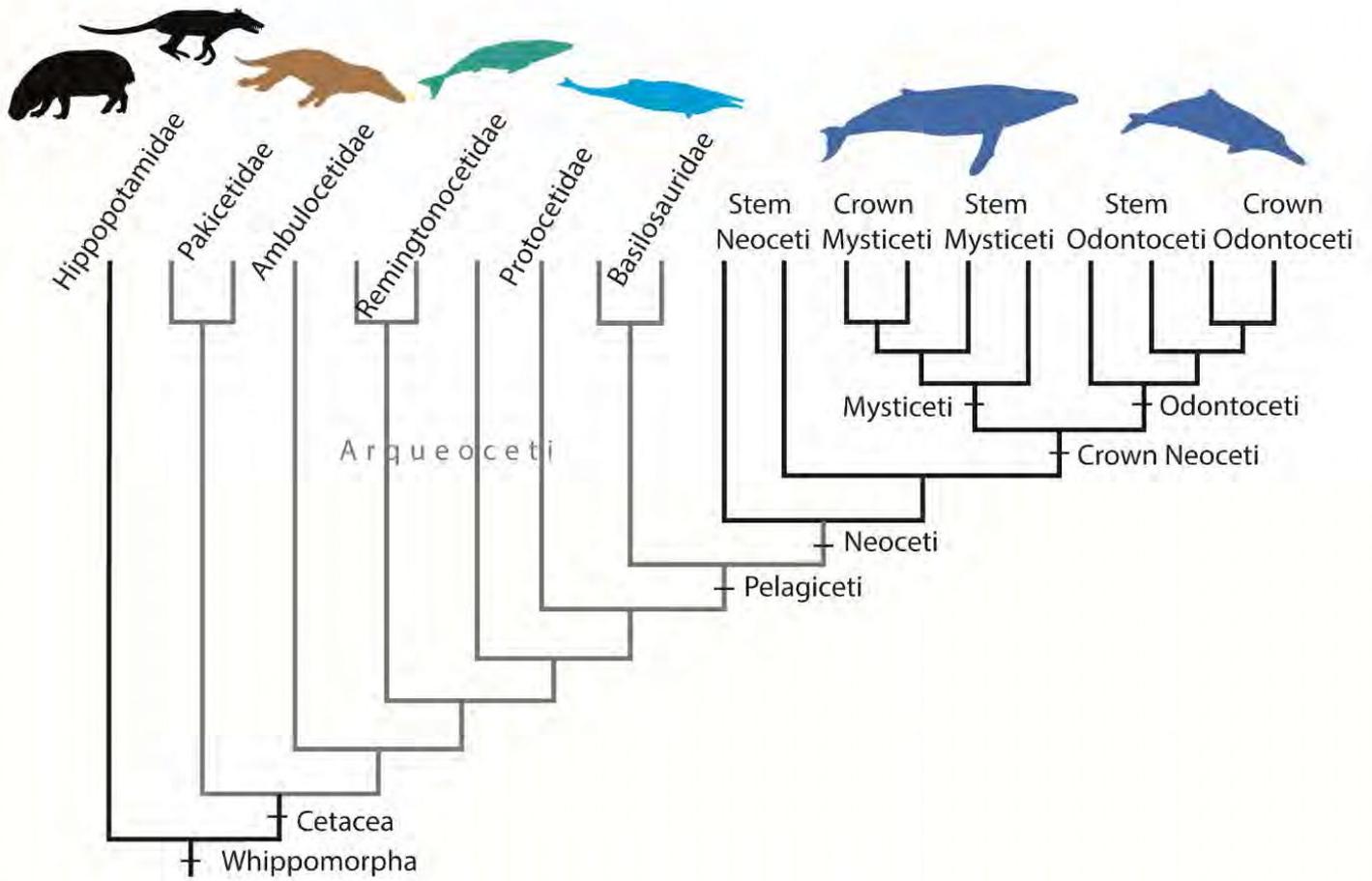
Figura 6.5.1.....	141
Figura 6.6.2.....	145
Figura 6.6.3.....	147
Figura 6.6.4.....	149
Figura 6.7.1.....	151
Figura 6.7.3:	155
Figura 6.7.4:	157

CAPÍTULO 1: INTRODUCCION



Elena O'Neill

A



B

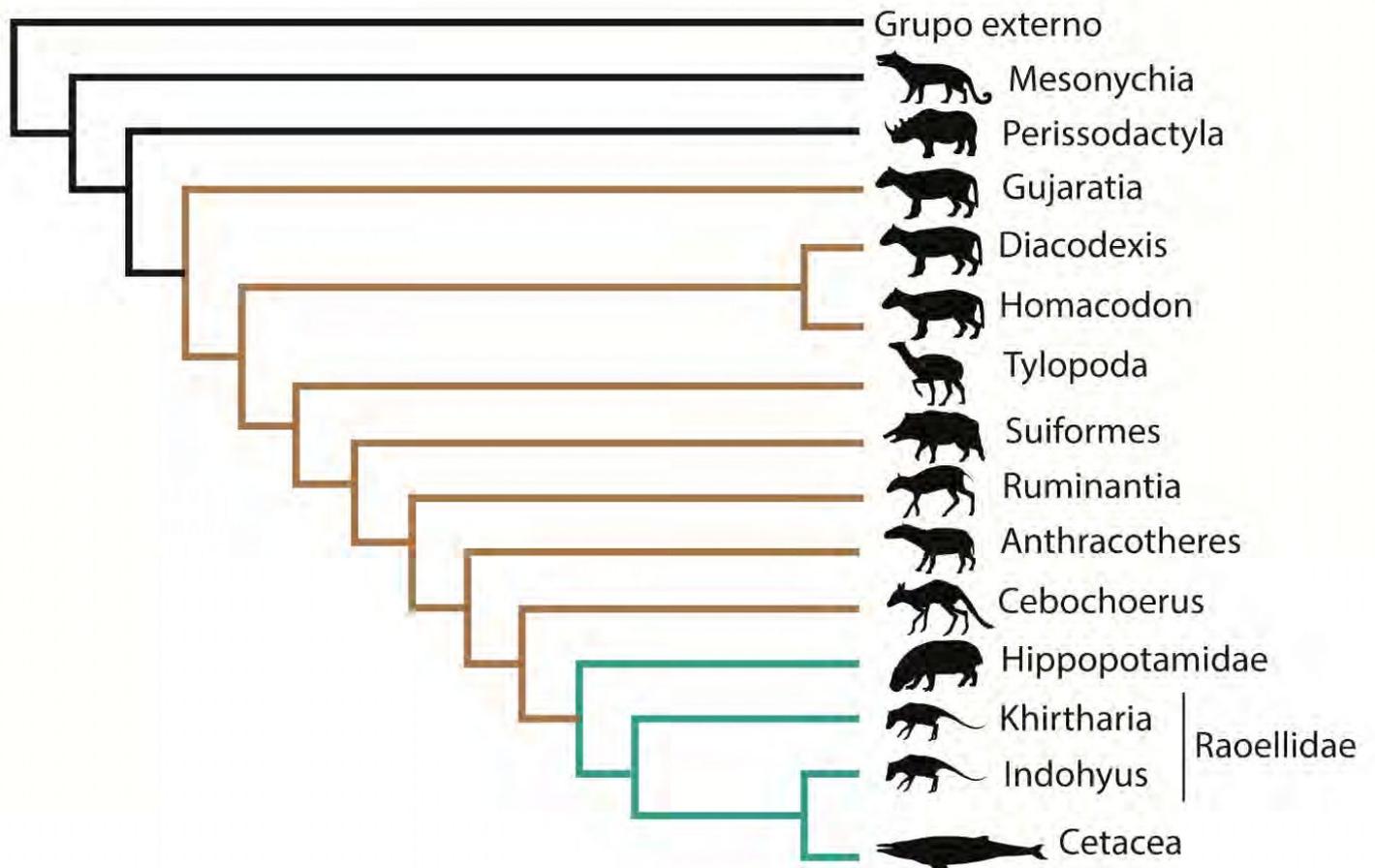


Figura 1.1: A- Cladograma esquemático donde se muestra al clado Whippomorpha y las relaciones filogenéticas entre los grupos de cetáceos. Las ramas en color gris señalan a los grupos considerados arqueocetos. Los colores de las figuras desde el negro hacia el azul muestran la transición de la tierra hacia el mar de estos grupos, respectivamente. B- Árbol simplificado de Geisler y Theodor (2009) donde se muestran las relaciones filogenéticas de los cetáceos con los raoellidos y los restantes artiodáctilos. Las ramas de color marrón indican el modo de vida terrestre de la mayoría de los artiodáctilos mientras las ramas verdeazuladas indican un modo de vida acuático-semiacuático (modificado de Uhen 2010). Los contornos de las figuras de los animales fueron tomadas de la plataforma Phylopic.

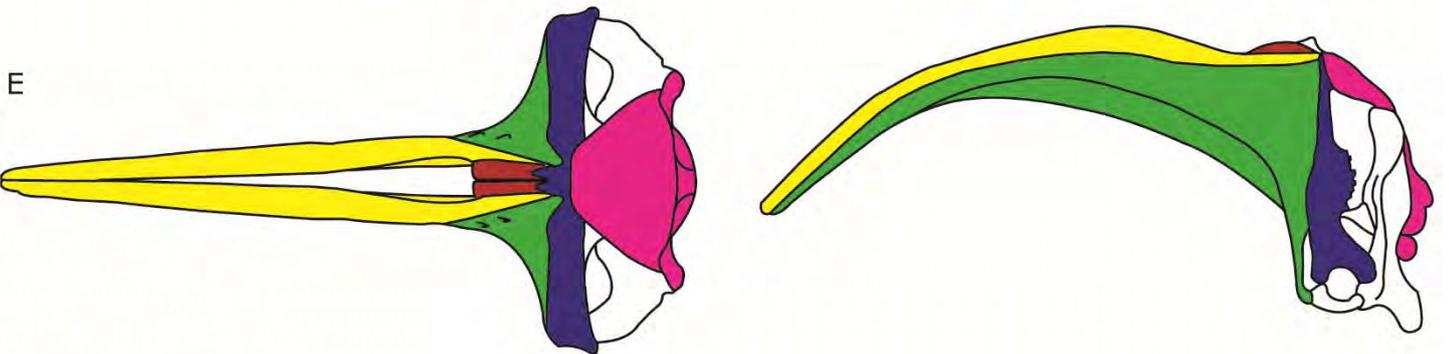
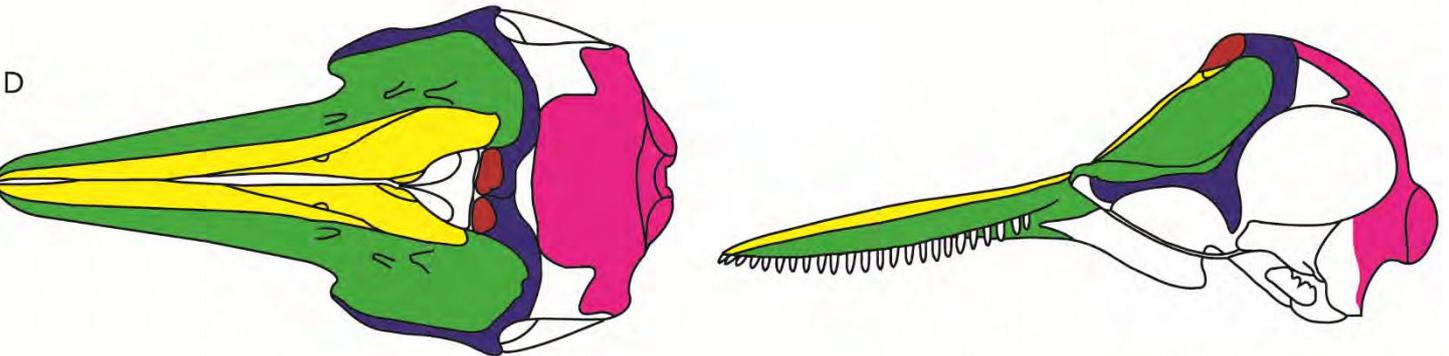
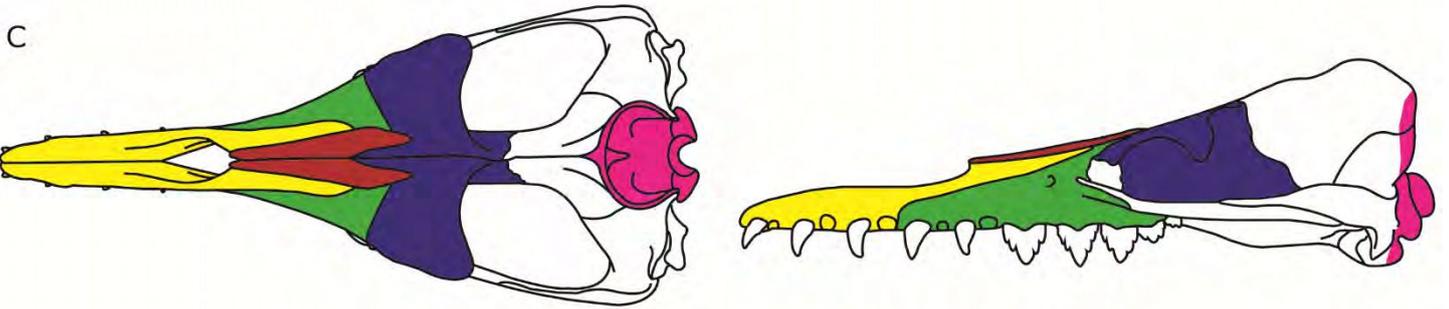
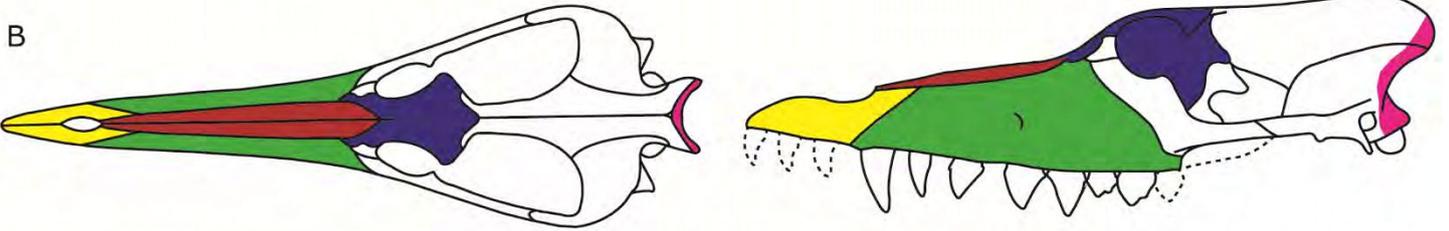
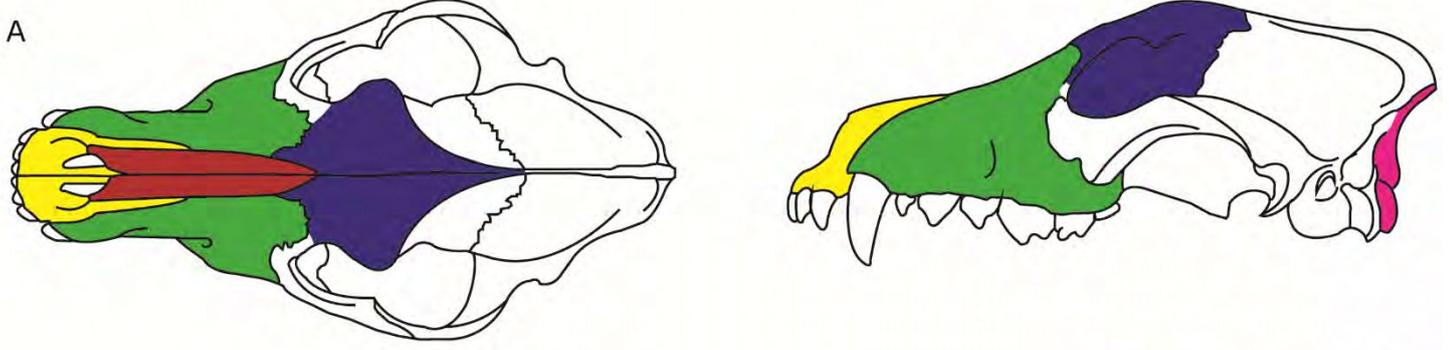


Figura 1.2: Representación esquemática en vista dorsal y lateral (de izquierda a derecha) del cráneo de: A- *Canis* sp. (modificado de Evans y de Lahunta 2013); B- *Pakicetus* sp. (modificado de Marx, Lambert y Uhen 2016); C- *Durodon* sp. (modificado de Uhen 2010); D- *Tursiops* sp. (modificado de Rommel et al. 2009); E- *Eubalaena* sp. (modificado de Rommel et al. 2009). En la figura se muestra el desplazamiento de los huesos del rostro y de las narinas hacia una posición más posterior (telescopización) y la migración anterodorsal del escudo occipital.

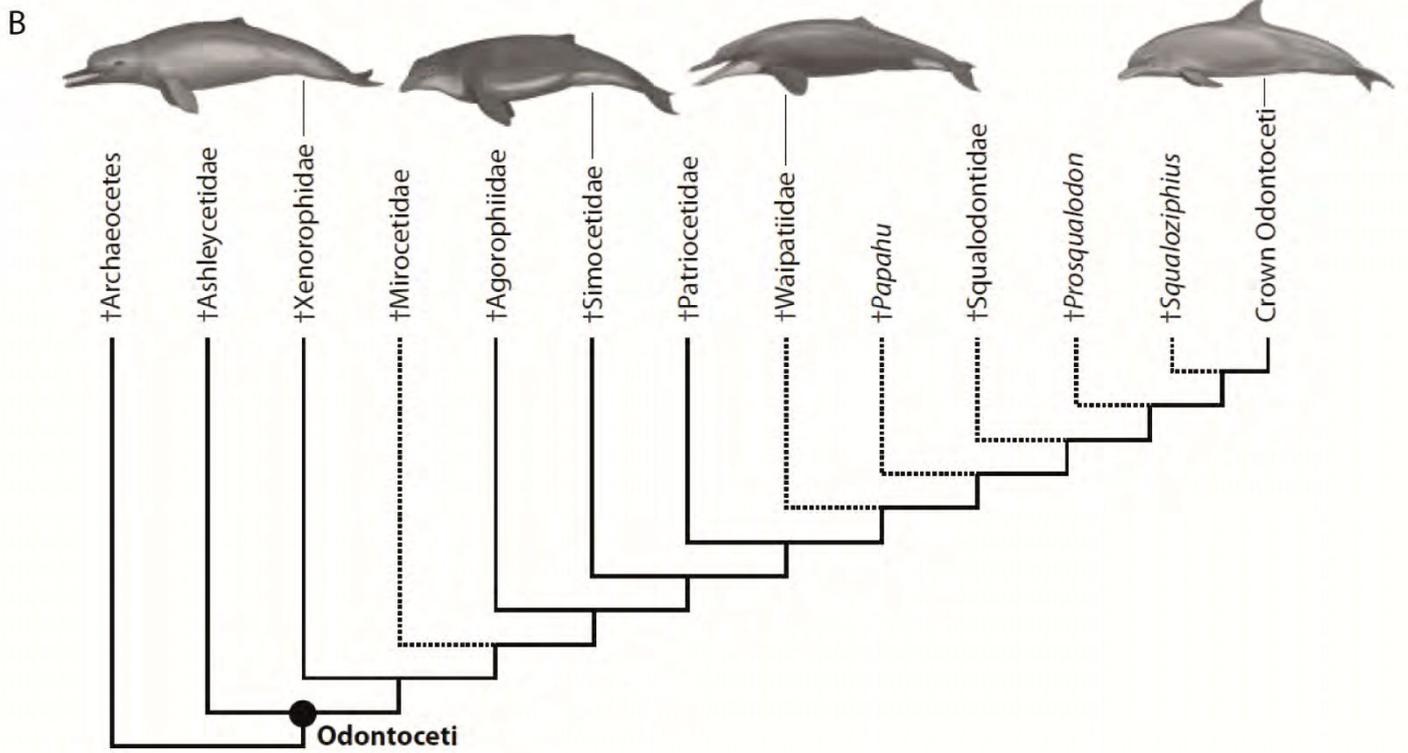
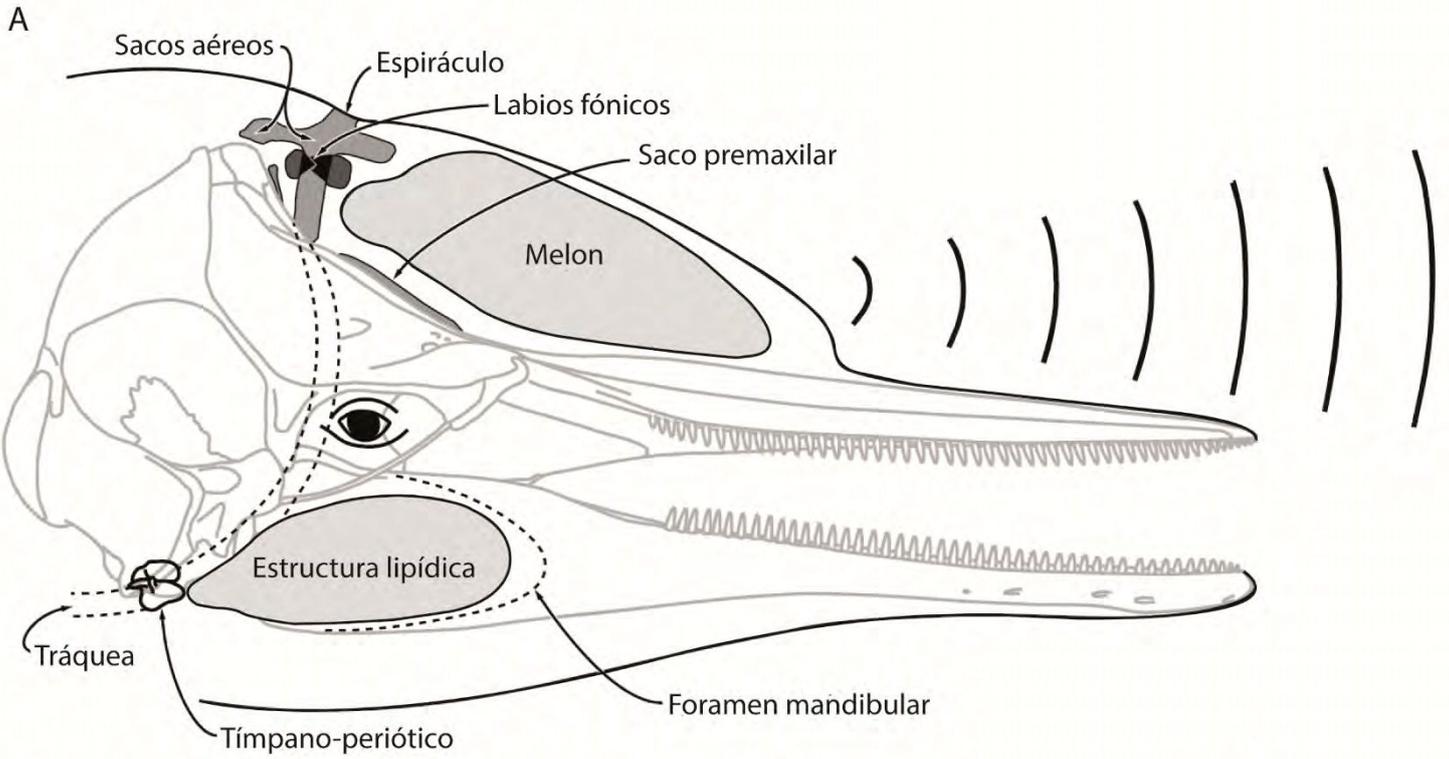


Figura 1.3: A- Vista lateral derecha esquemática de la cabeza de *Delphinus*, donde se señalan las principales estructuras de tejido blando implicadas en la producción (aparato nasal, labios fónicos), reflexión (sacos aéreos), propagación (melón) y recepción (estructura lipídica de la mandíbula) del sonido durante la ecolocalización en los odontocetos (modificado de Marx, Lambert y Uhen 2016); B- Filogenia simplificada de los *stem* Odontoceti. Las líneas punteadas indican taxones que no tienen definida su posición ya que ha variado en los últimos análisis (tomado de Marx et al. 2016).

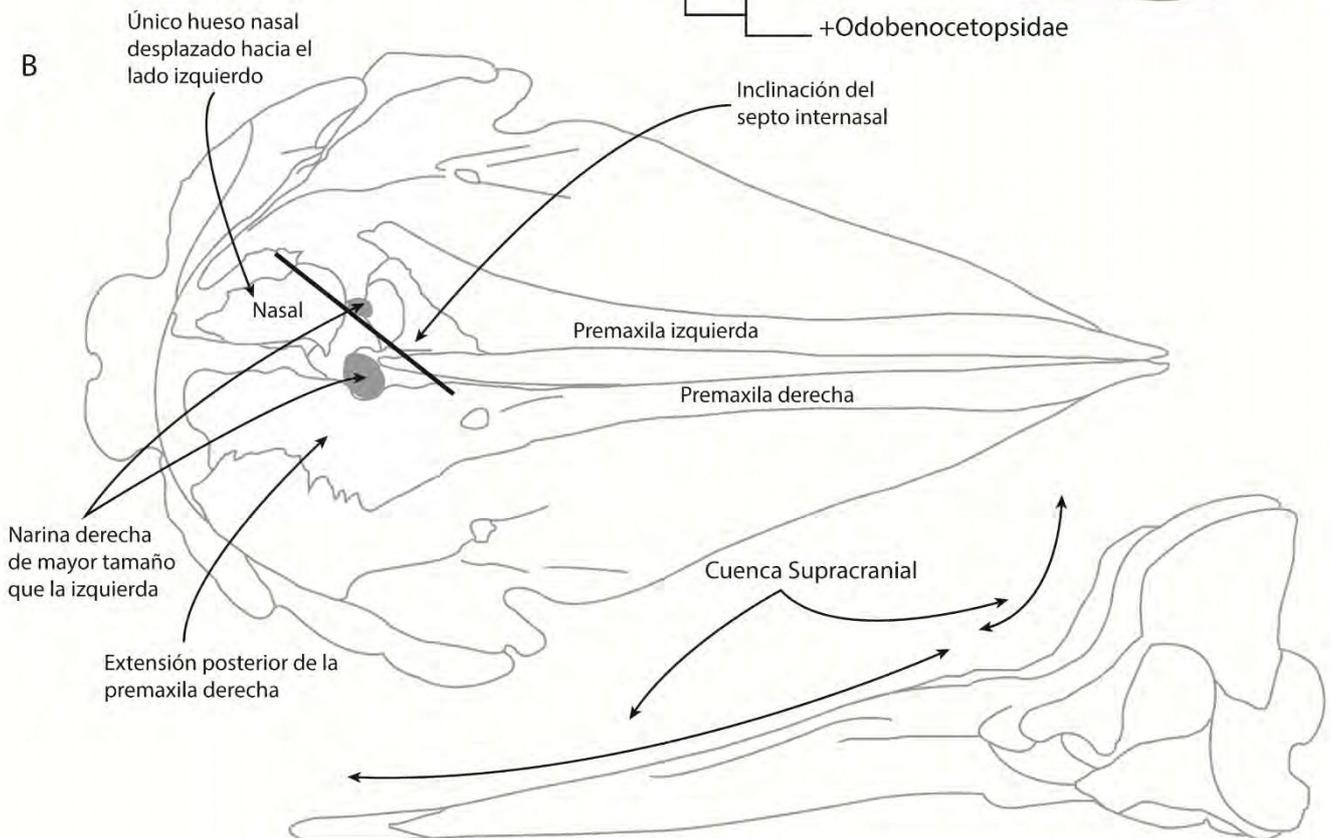
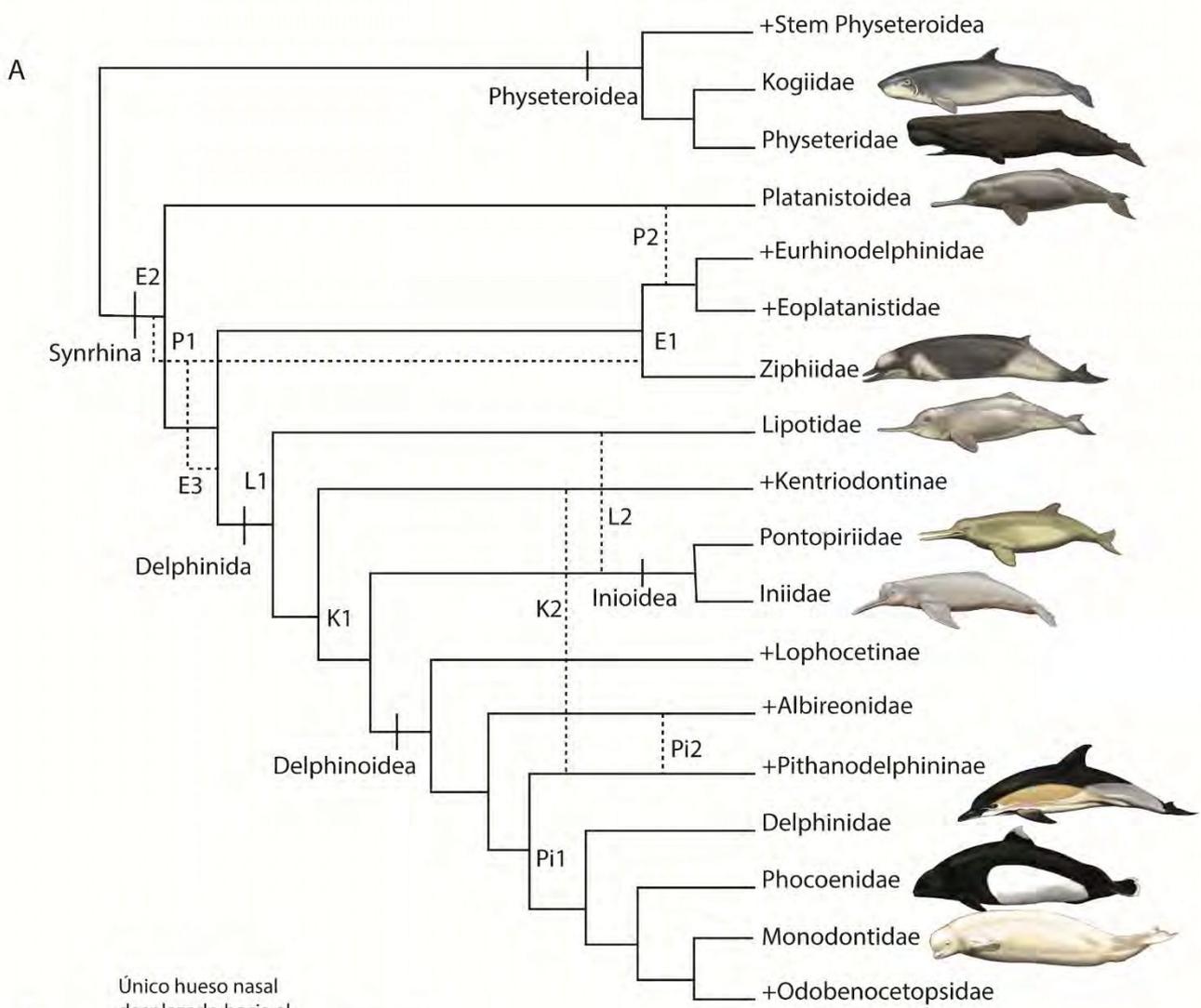


Figura 1.4: A- Representación esquemática en vista dorsal (superior) y lateral (inferior) del cráneo de *Physeter macrocephalus* indicando las principales características de Physeteroidea.; B- Filogenia simplificada del *Crown* Odontoceti. E, K, L, P, Pi indican posiciones alternativas de Eurhinodelphinidae, Kentriodontinae, Lipotidae, Platanistoidea y Pithanodelphininae respectivamente. (Basado en Marx et al. 2016). Ilustraciones realizadas por Carl Buell.

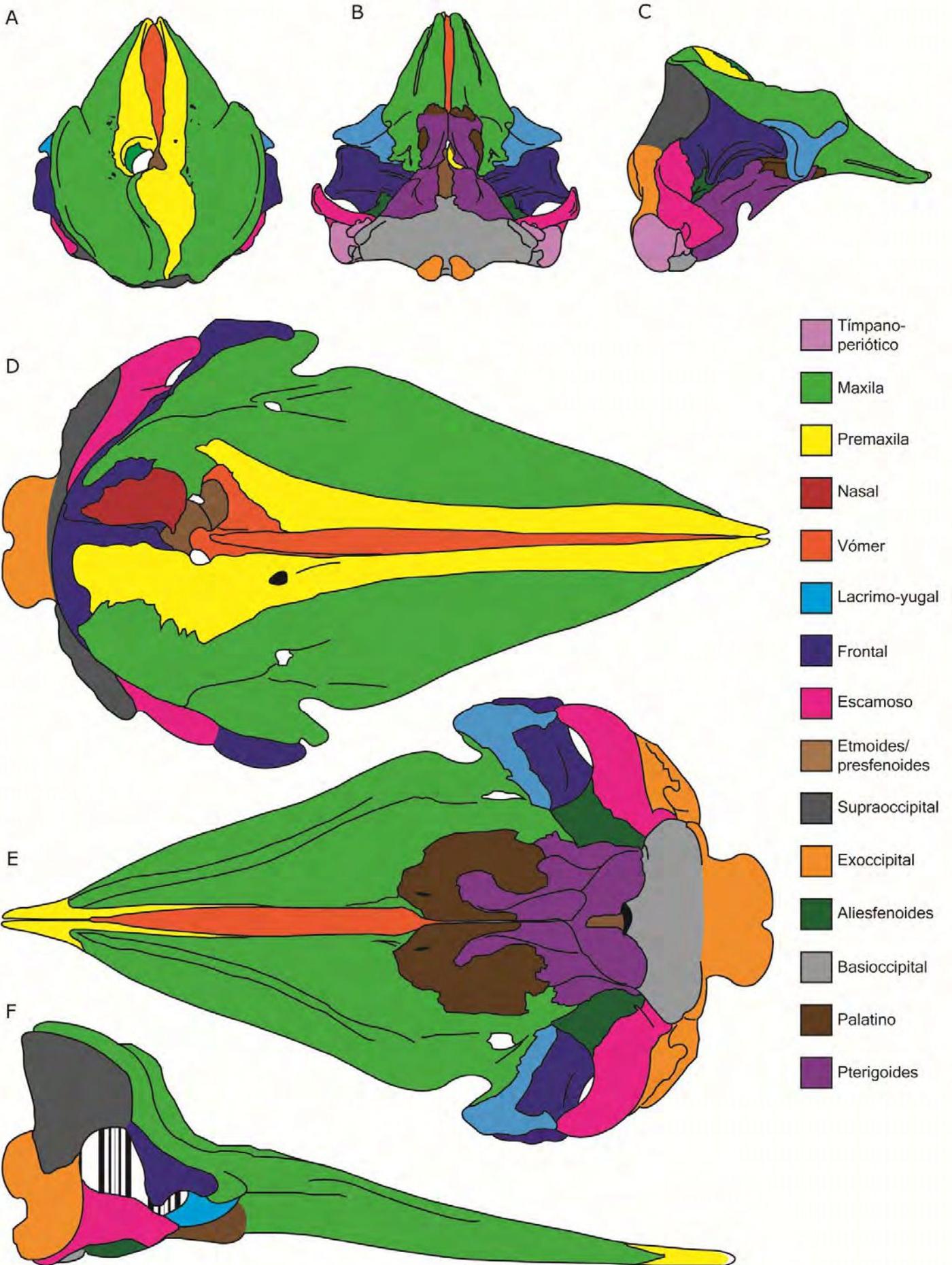


Figura 1.5: Ilustración del cráneo de: *Kogia* sp. A- en vista dorsal; B- ventral; C- lateral; *Physeter macrocephalus* D- en vista dorsal; E- ventral; F- lateral. En esta figura se señalan la posición de los huesos del cráneo y sus diferencias en las dos familias con representantes actuales de fiseteroideos Kogiidae y Physeteridae, respectivamente.

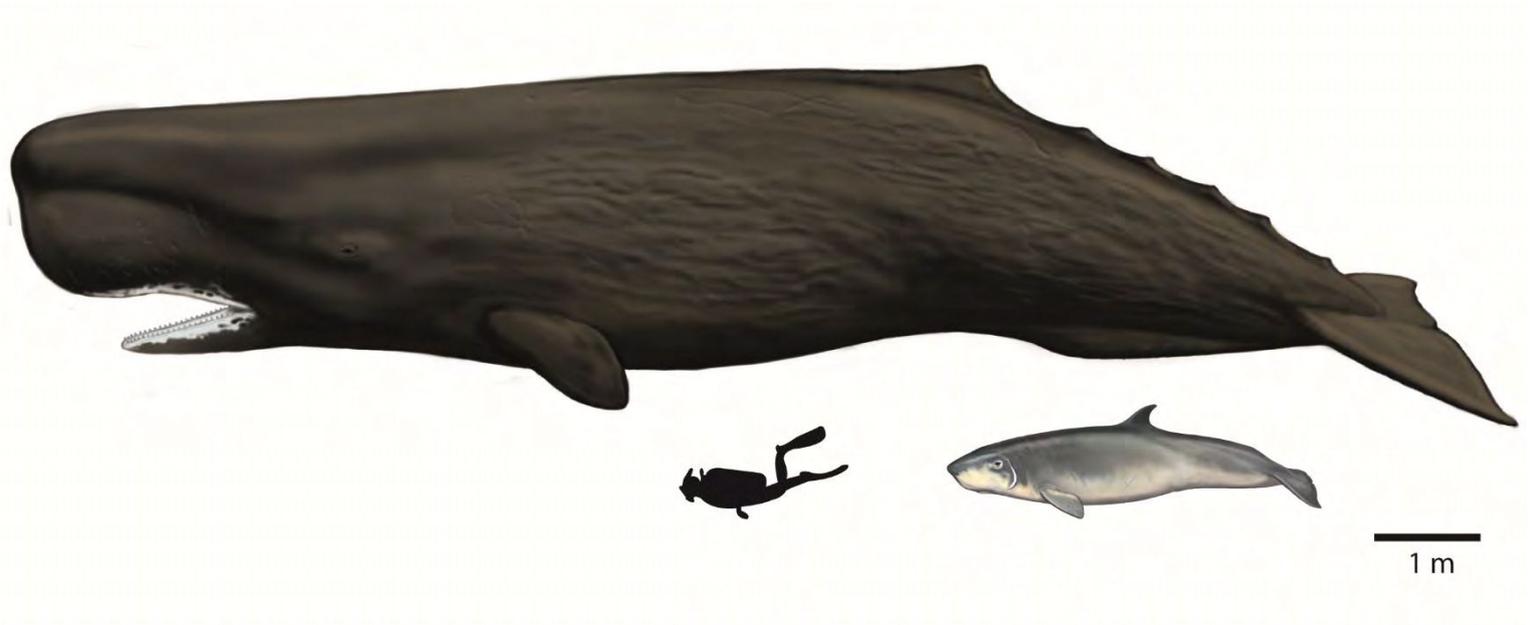


Figura 1.6: Ilustración donde se muestra la morfología externa de los representantes actuales de las familias Physeteridae (arriba, *Physeter macrocephalus*) y Kogiidae (abajo, *Kogia breviceps*) en proporción a la figura de un humano.

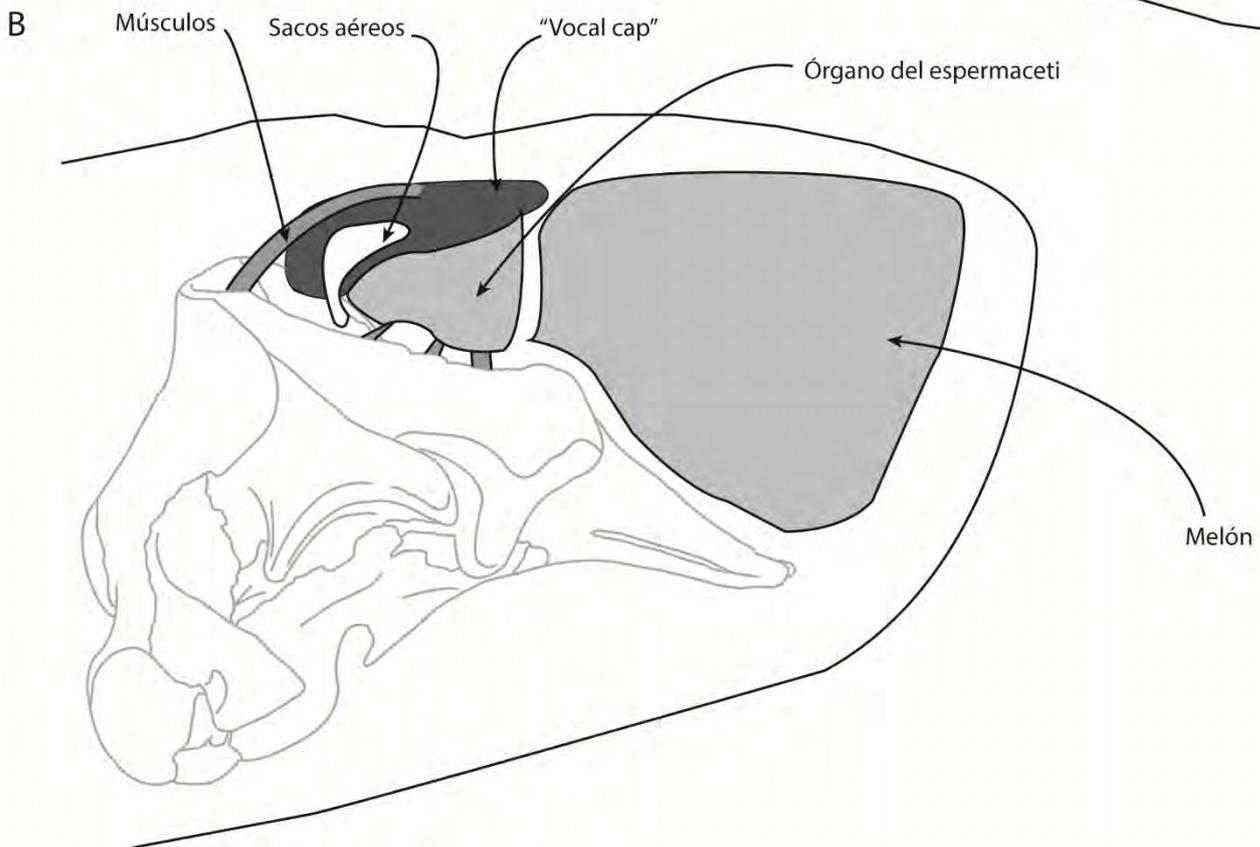
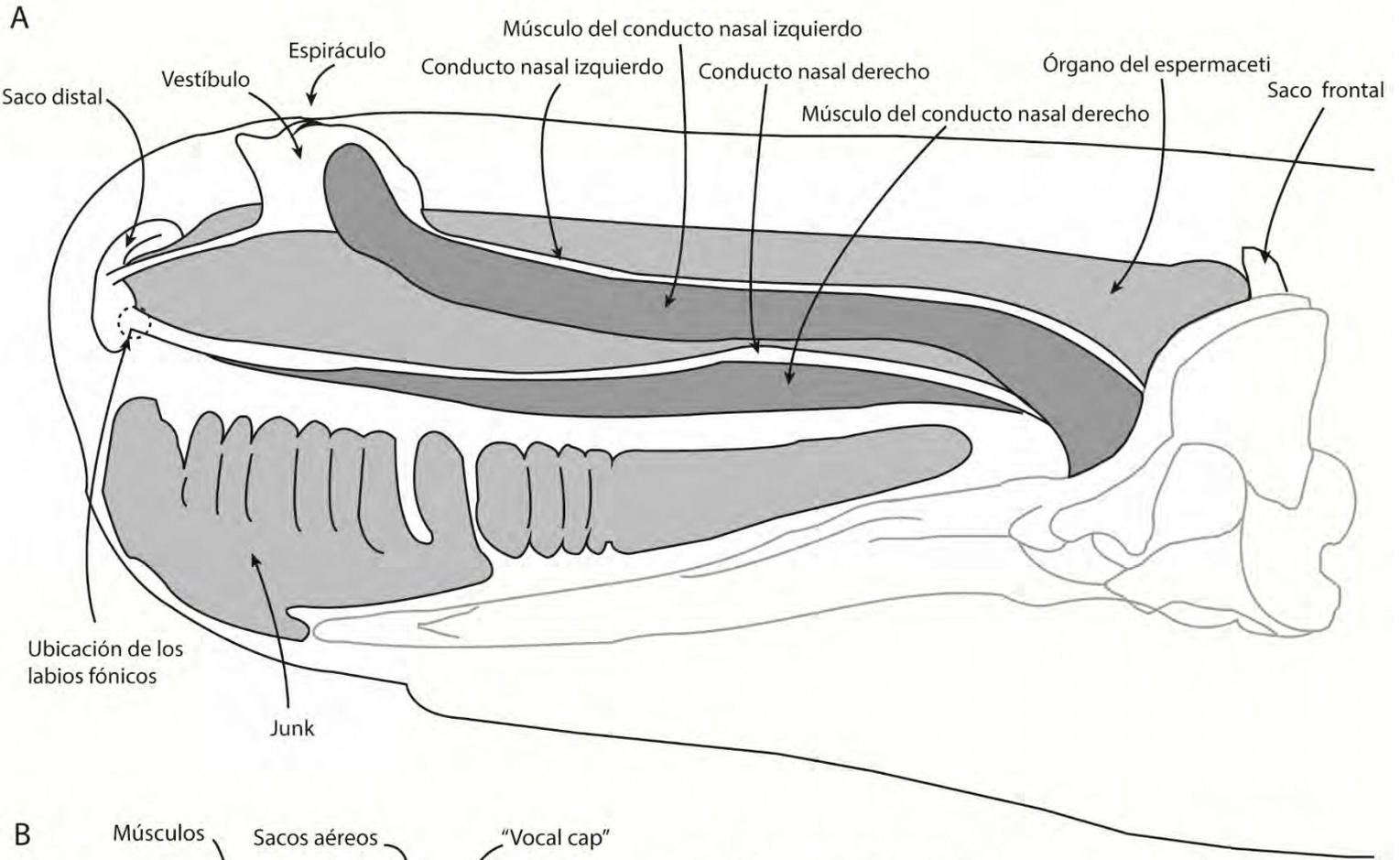


Figura 1.7: A- Ilustración de los principales componentes del complejo nasal en la vista lateral izquierda de la cabeza de *Physeter macrocephalus* (basado en Huggenberger et al. 2014); B- Esquema de los principales componentes del complejo nasal en la vista lateral derecha de la cabeza del género *Kogia* (modificado de Benites-Palomino et al. 2021).

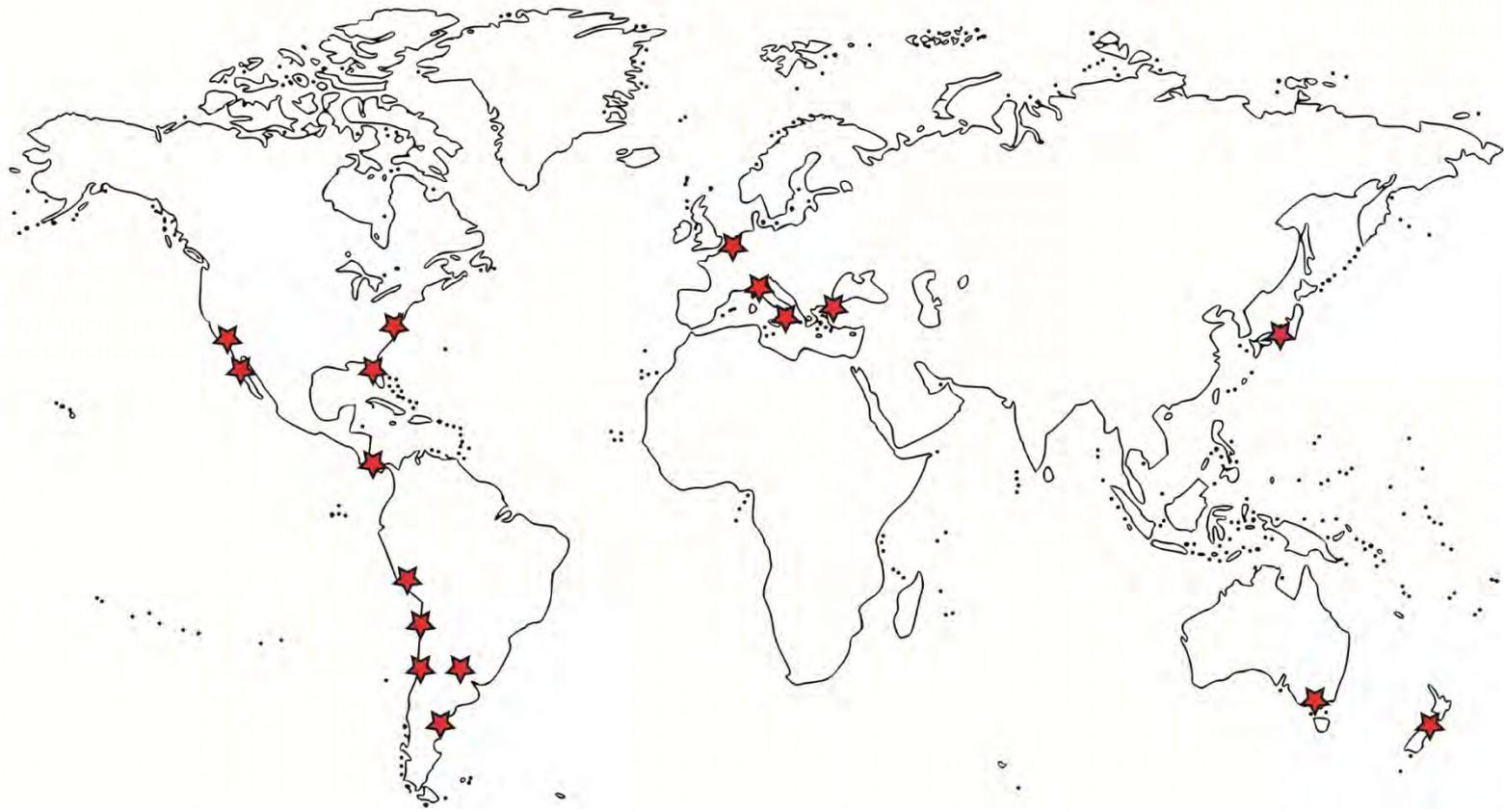
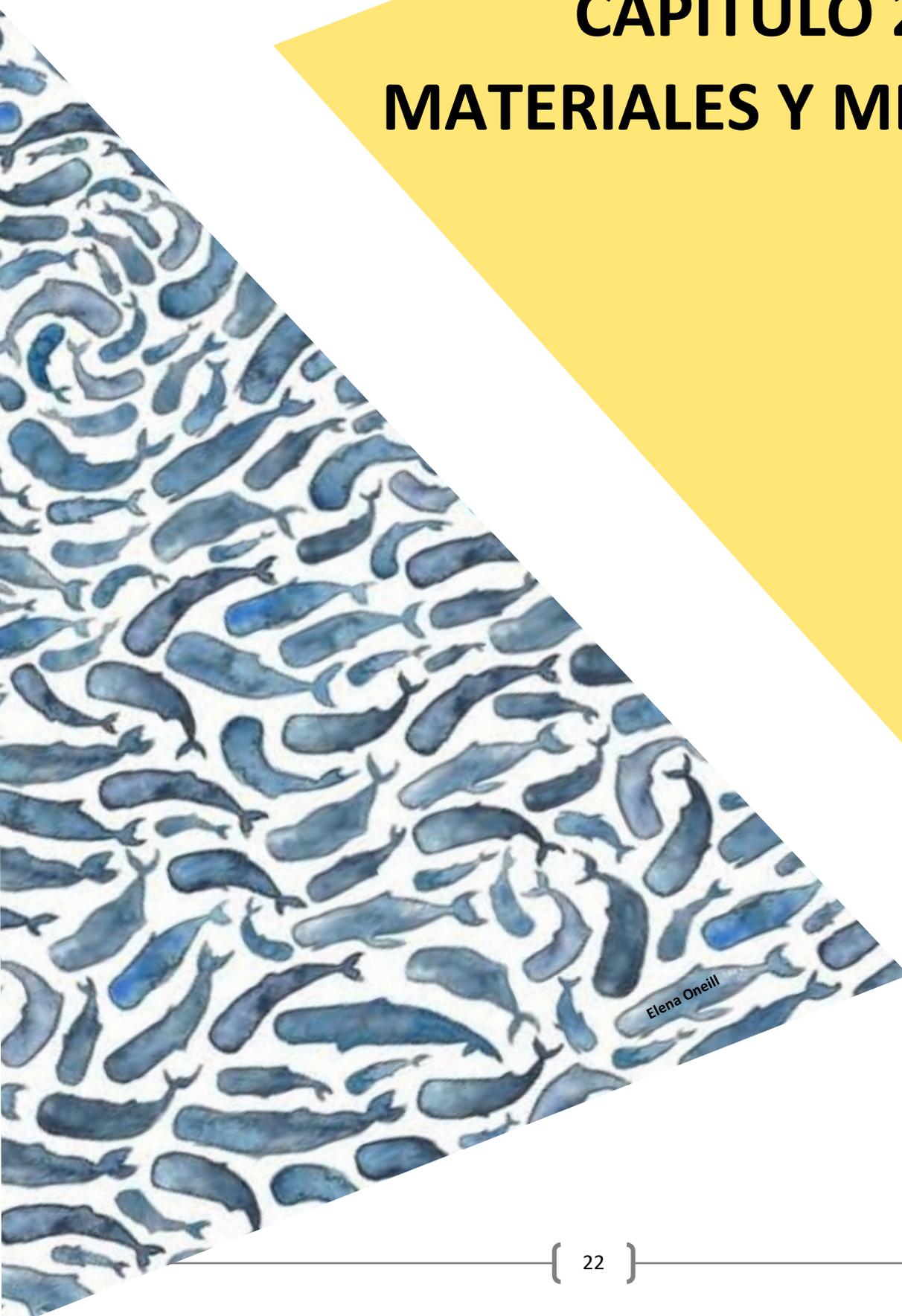


Figura 1.8: Mapa indicando la distribución del registro fósil de Physeteroidea. Las estrellas rojas indican las principales zonas del mundo de las que se han recuperado materiales de fiseteroideos.

CAPÍTULO 2: MATERIALES Y METODOS



Elena Oneill

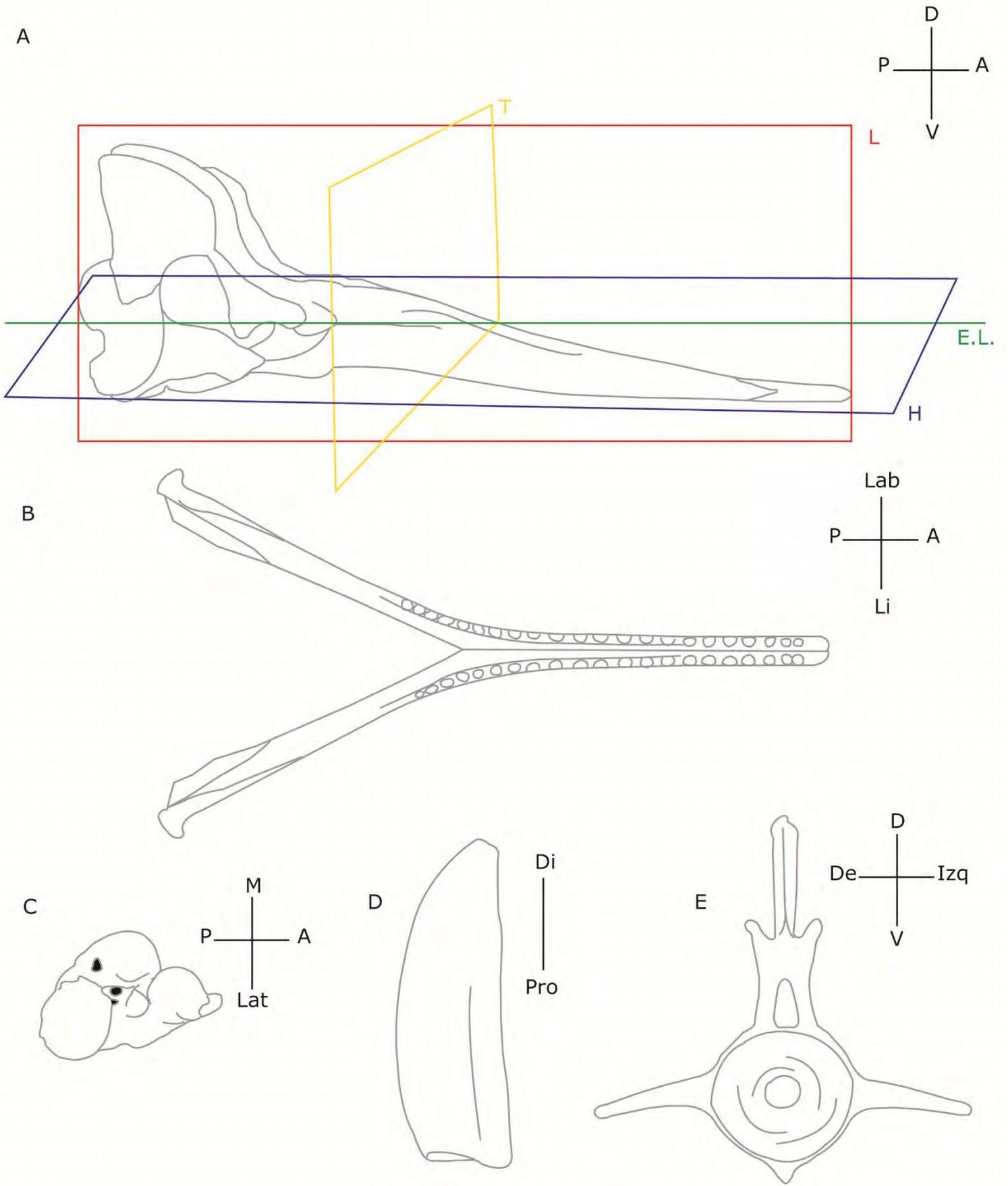


Figura 2.1: A- Planos anatómicos del cráneo de un fiseteroideo en vista lateral, con su respectiva orientación en el espacio; B- representación esquemática de la mandíbula de *Physeter macrocephalus* en vista dorsal, con su respectiva orientación en el espacio; C- Ilustración de un hueso ótico (periótico) de un fiseteroideo en vista ventral con su respectiva orientación espacial; D- Esquema de un diente de *Physeter macrocephalus*; E- Representación esquemática de una vértebra lumbar de *Physeter macrocephalus* en vista anterior con su respectiva orientación en el espacio. A: anterior; D: dorsal; De: derecha; Di: distal; E.L.: eje longitudinal; H: plano horizontal; Izq: izquierda; L: plano longitudinal o sagital; La: labial; Lat: lateral; Li: lingual; M: medial; P: posterior; Pro: proximal; T: plano transversal; V: ventral

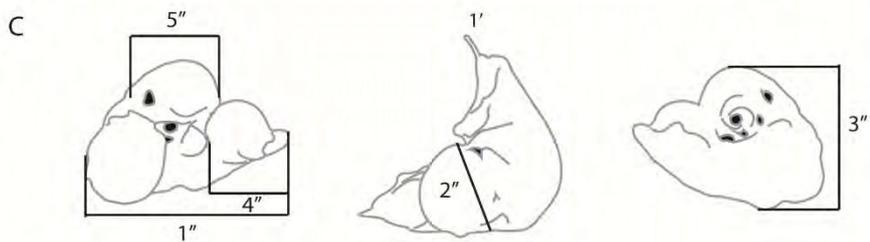
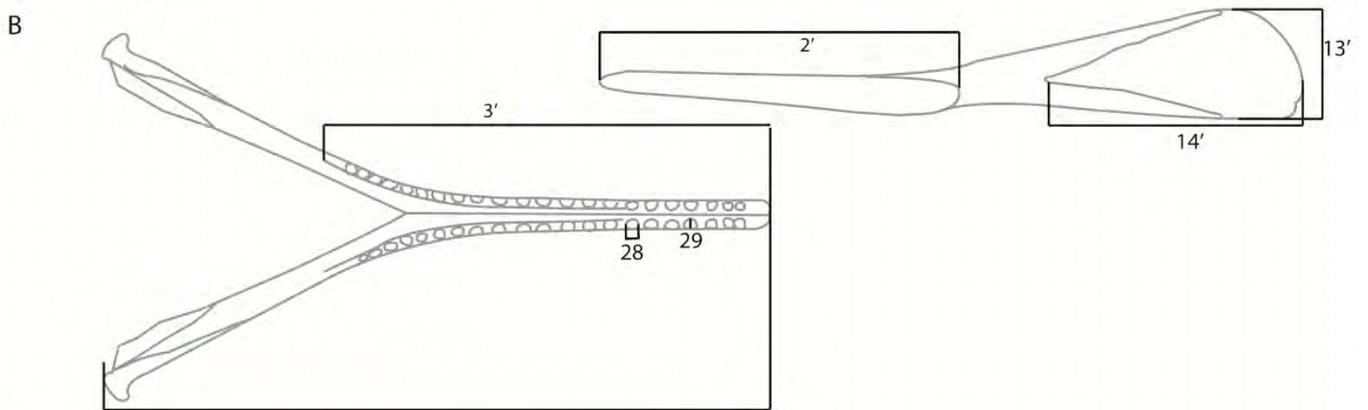
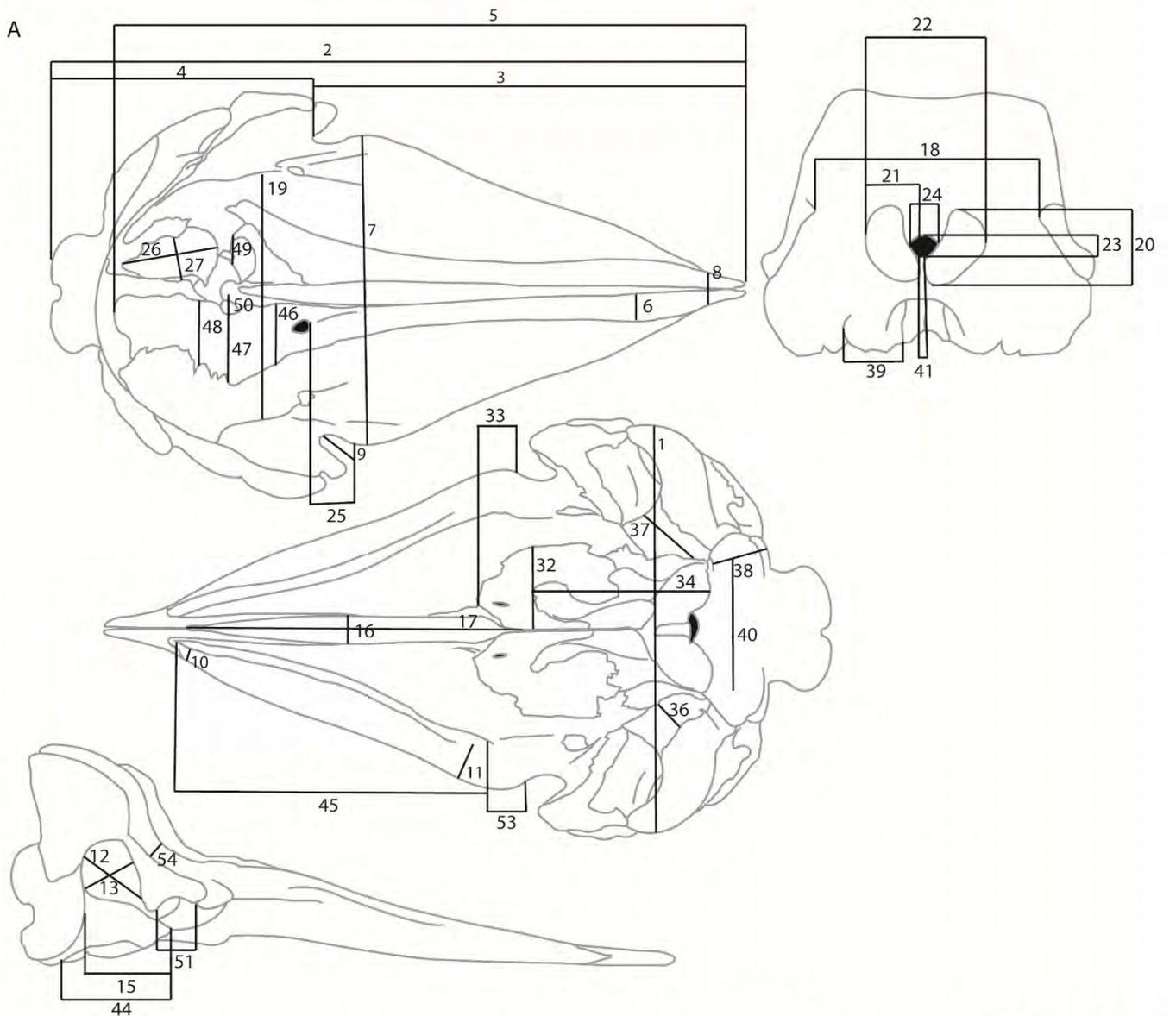
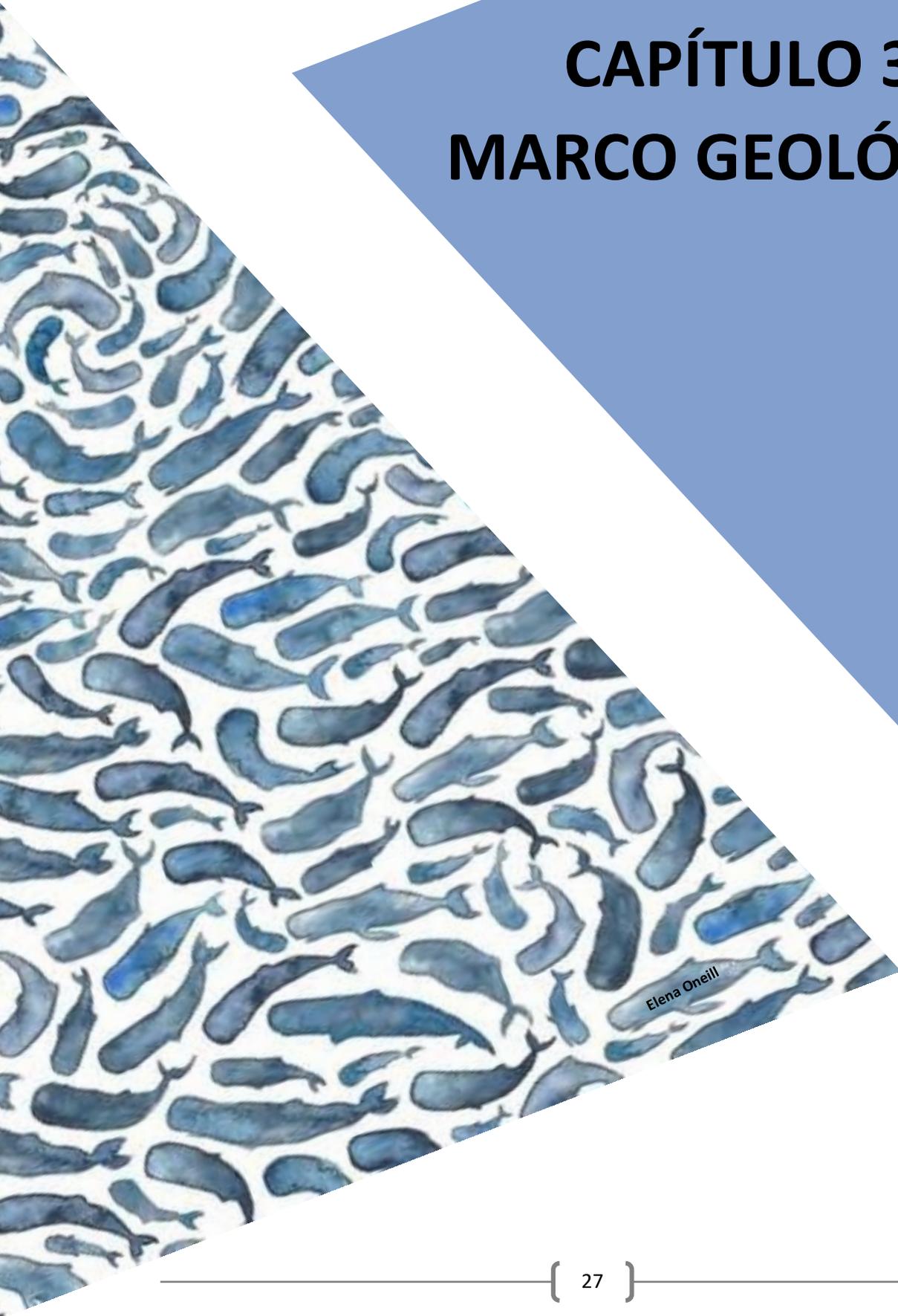


Figura 2.2: Gráfica con las principales mediciones tomadas en los fiseteroideos del Mioceno de Patagonia representadas en *Physeter macrocephalus*. A- Medidas craneales (arriba izquierda: cráneo en vista dorsal; Arriba derecha: cráneo en vista posterior; medio: cráneo en vista ventral; abajo: cráneo en vista lateral); B- Medidas mandibulares (mandíbula en vista dorsal -izquierda- y en vista medial -derecha-); C- Medidas del periótico en vista ventral, medial y dorsal (de izquierda a derecha). Los números se corresponden con la lista de medidas que se encuentra en la Tablas 1.1, 1.2 y 1.3 del Apéndice.

CAPÍTULO 3: MARCO GEOLÓGICO



Elena O'Neill

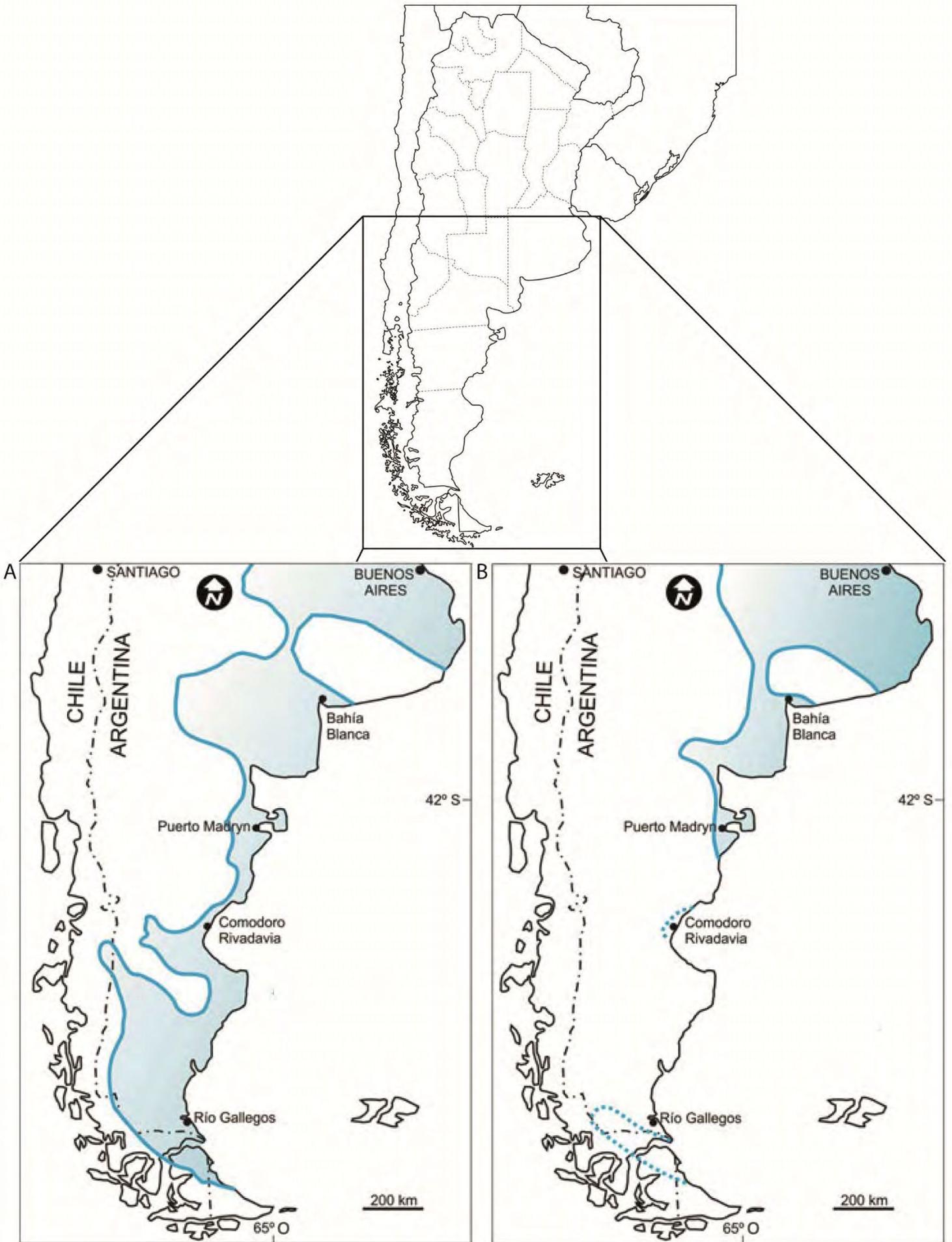


Figura 3.1: Mapa esquemático que indica A- la transgresión “Patagoniense” del Mioceno Temprano y B- la transgresión “Enterriense”.

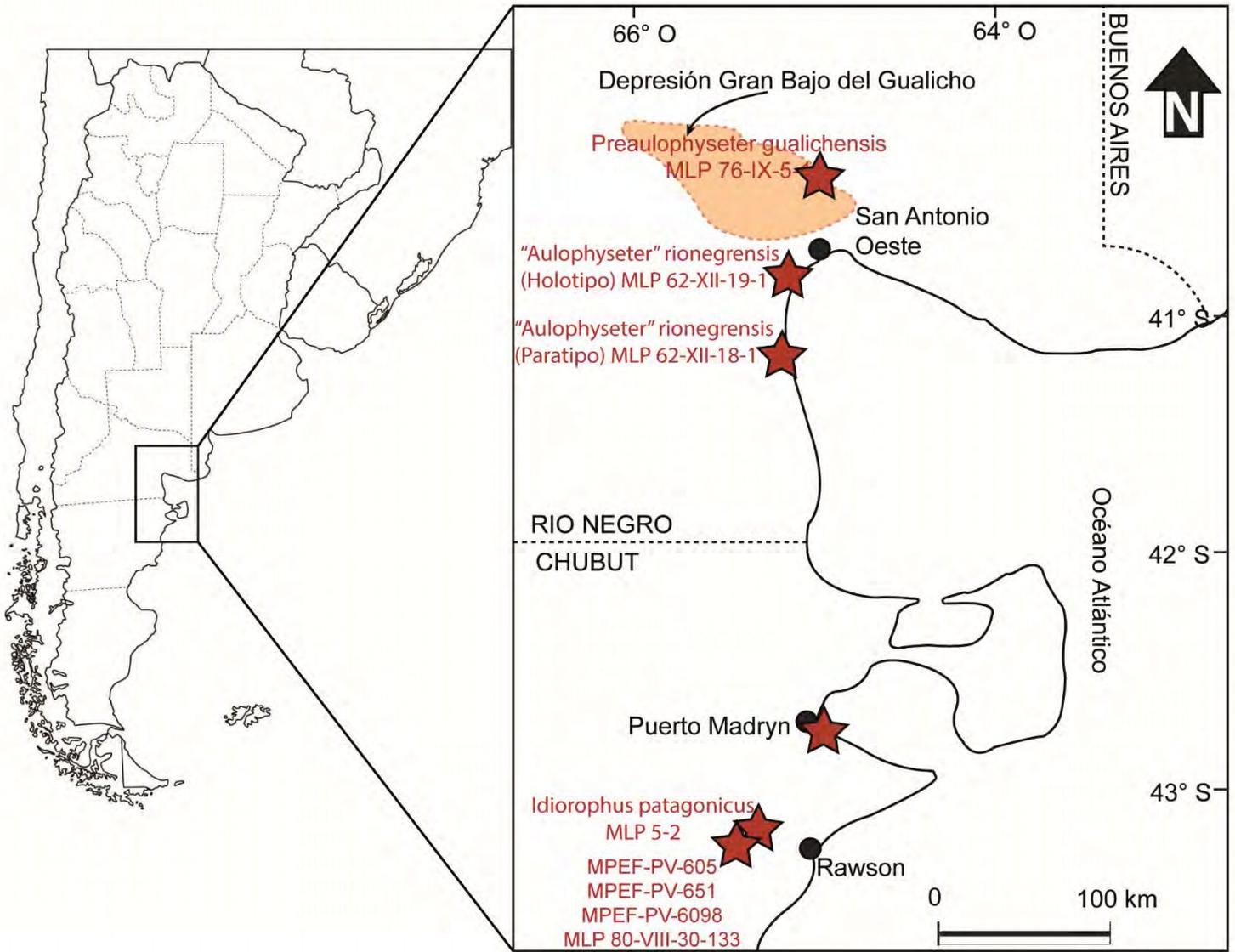
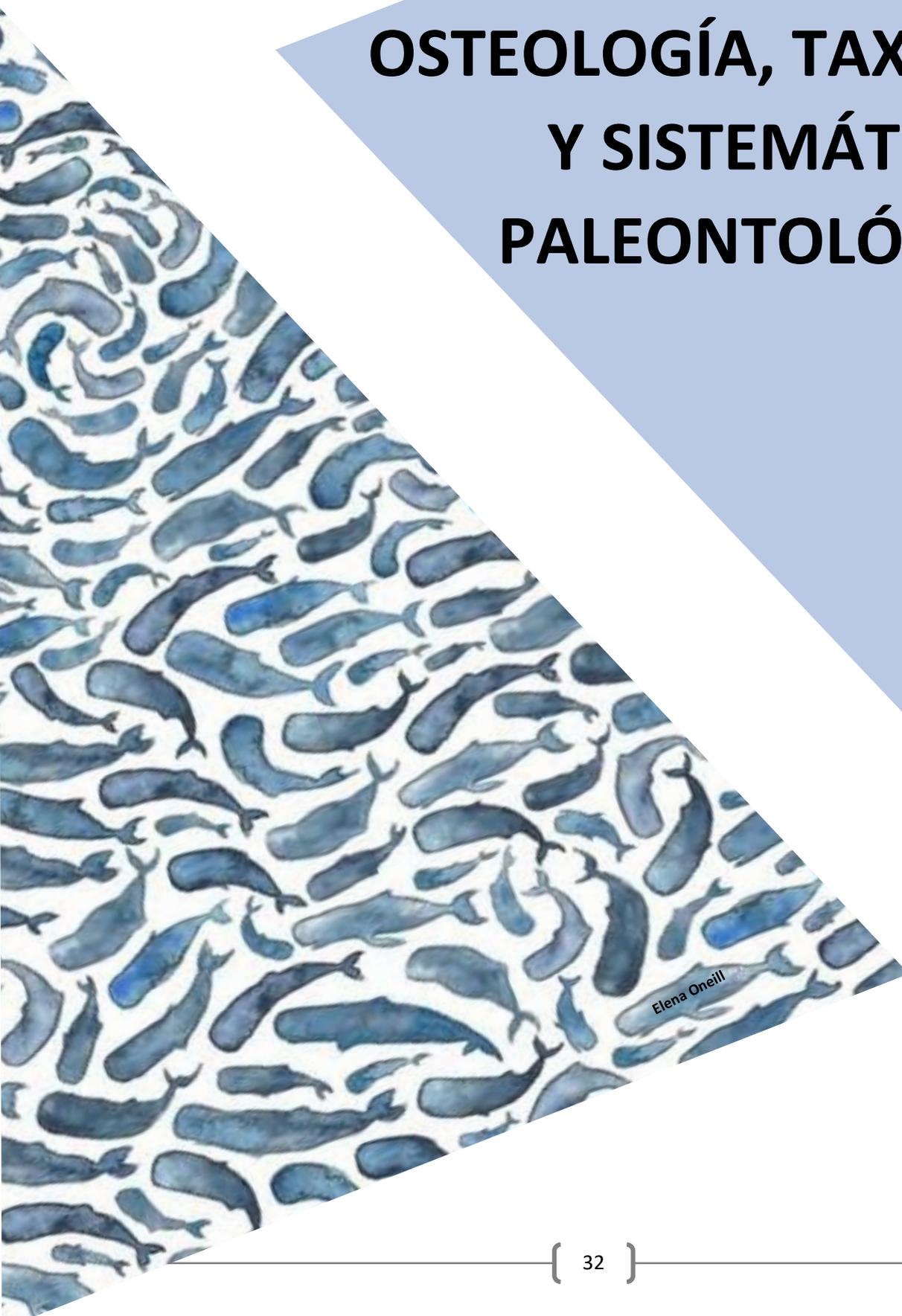
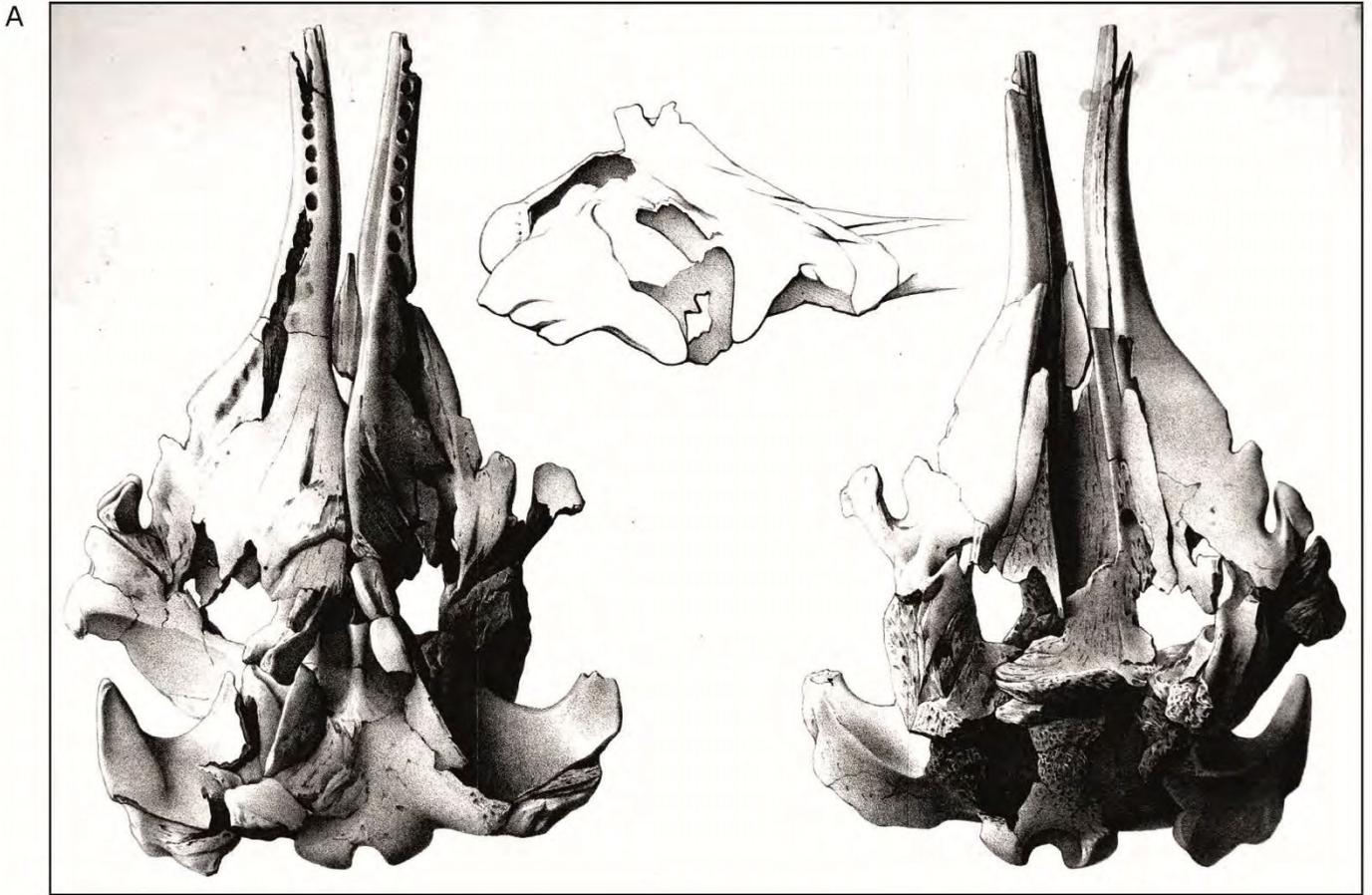


Figura 3.2: Mapa esquemático en el que las estrellas rojas señalan las principales localidades patagónicas de las que se han recuperados los materiales fósiles objeto de estudio de esta tesis.

CAPÍTULO 4: OSTEOLOGÍA, TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA



Elena O'Neill



SECCION: *Quales* AGOTADO

TIRADA: *1ª Serie* TOMO: *Paleontología* VOLUMEN: *2*

AUTOR: LYDEKKER, RICARDO

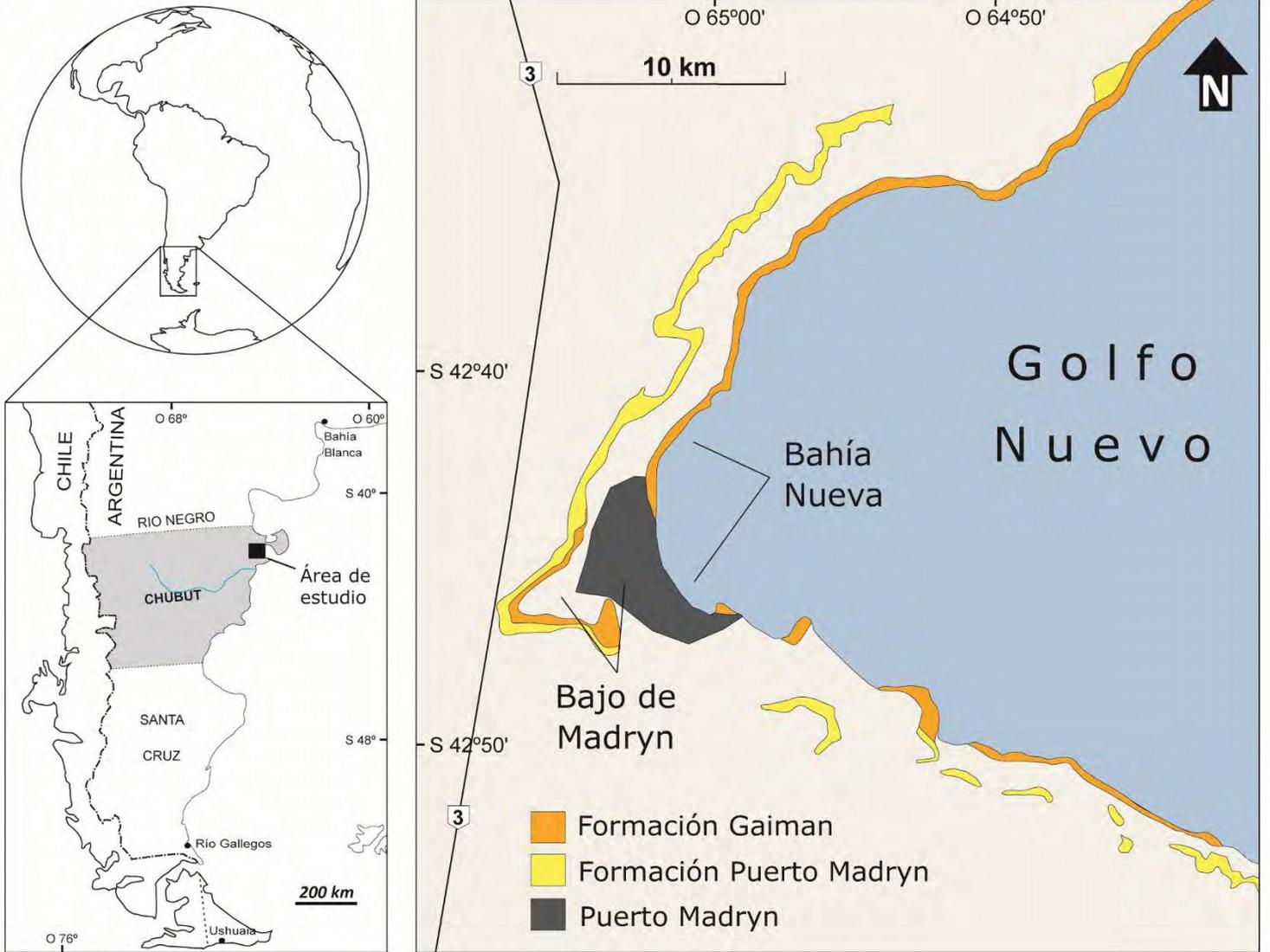
TITULO: Contribución al conocimiento de los vertebrados fósiles de la Argentina. Parte I. (Anales S. 1º, Paleontología 2, 1893).

230 p

FECHA			EXISTENCIA		MOTIVO	
DIA	MES	AÑO	MUSEO	SEPTIMO	SALDO	OTRO
Febrero		2010	35	-	35	Revisión 2009/2010
11	Abril	2009	24	-	7	33 conchas
11	Abril	2009	24	-	33 conchas	1
11	Nov	2010	33	-	33 conchas	1
14	Oct	2011	31	-	33	1
30	Dic	2011	30	-	30	1
14	Oct	2010	28	-	25	3

Figura 4.1: A- Dibujo original del holotipo de *Diaphorocetus poucheti* (litografía realizada por G. Bauer en los talleres artísticos del Museo de La Plata) en vista ventral (izquierda) y dorsal (derecha); B- Portada de la contribución de Lydekker 1893 (1894) “*Anales del Museo de La Plata II; Contributions to a Knowledge of the Fossil Vertebrates of Argentina*” (derecha) y su respectiva ficha del Archivo Histórico del Museo de La Plata (izquierda).

A



B

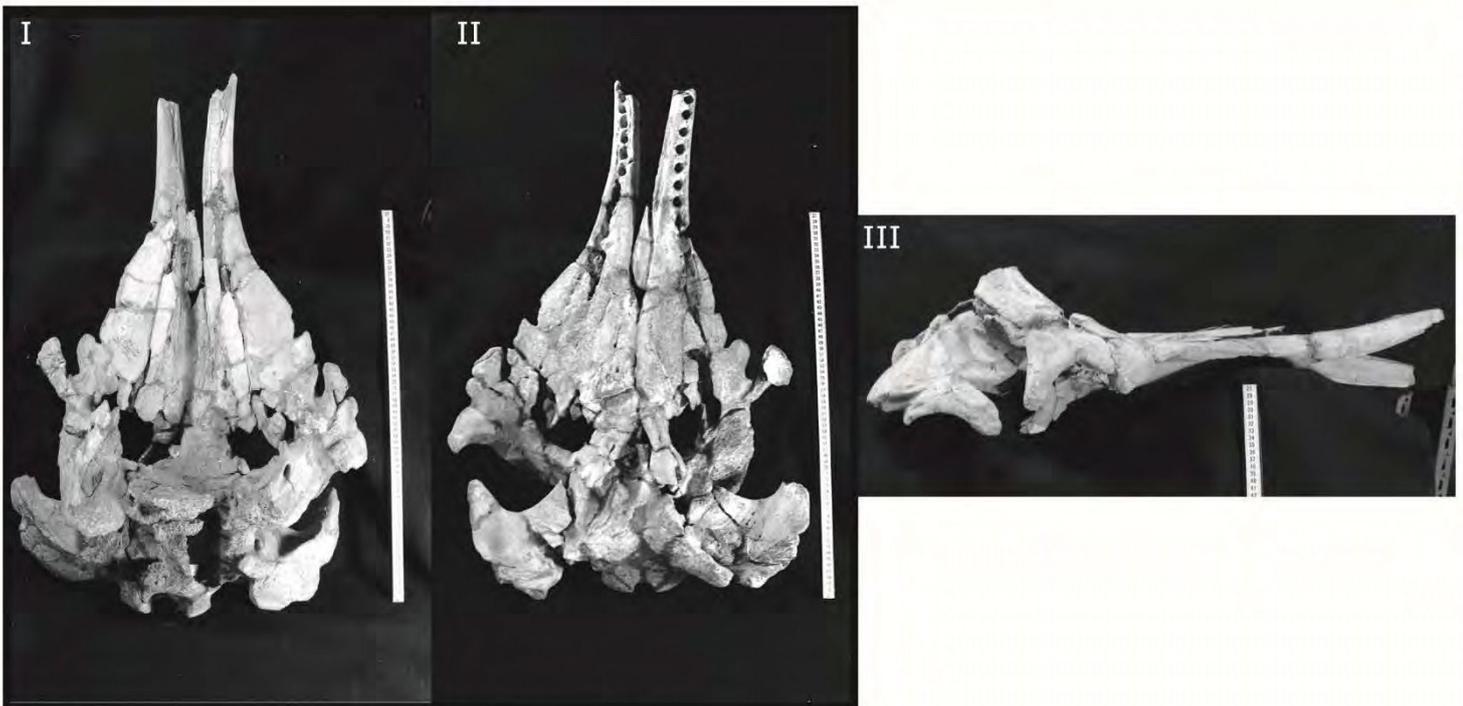


Figura 4.2: A- Mapa del área de estudio en el que se indica los afloramientos de las formaciones Gaiman y Puerto Madryn junto con la ubicación de la ciudad de Puerto Madryn. B- Fotografías del holotipo de *Diaphorocetus poucheti* (MLP 5-6) tomadas por C. de Muizon en la década de los 80 en vista dorsal (I), ventral (II) y lateral (III).

A



5 cm

B

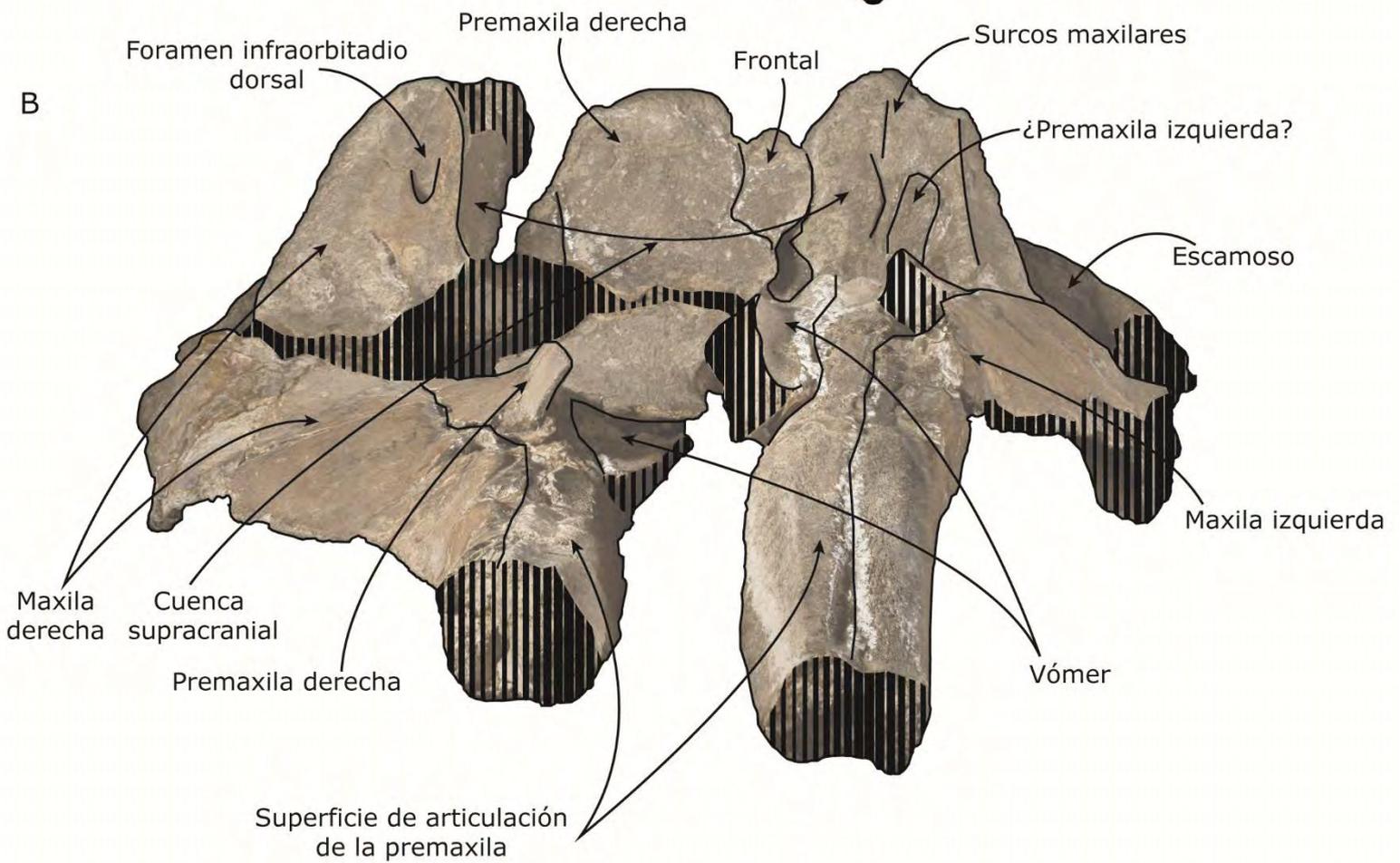


Figura 4.3: Cráneo del holotipo y único material conocido de *Diaphorocetus poucheti* (MLP 5-6) en vista anterior: A- fotografía; B- Dibujo explicativo que señala los huesos del cráneo. Las áreas rayadas indican zonas rotas o muy erosionadas.

A



5 cm

B

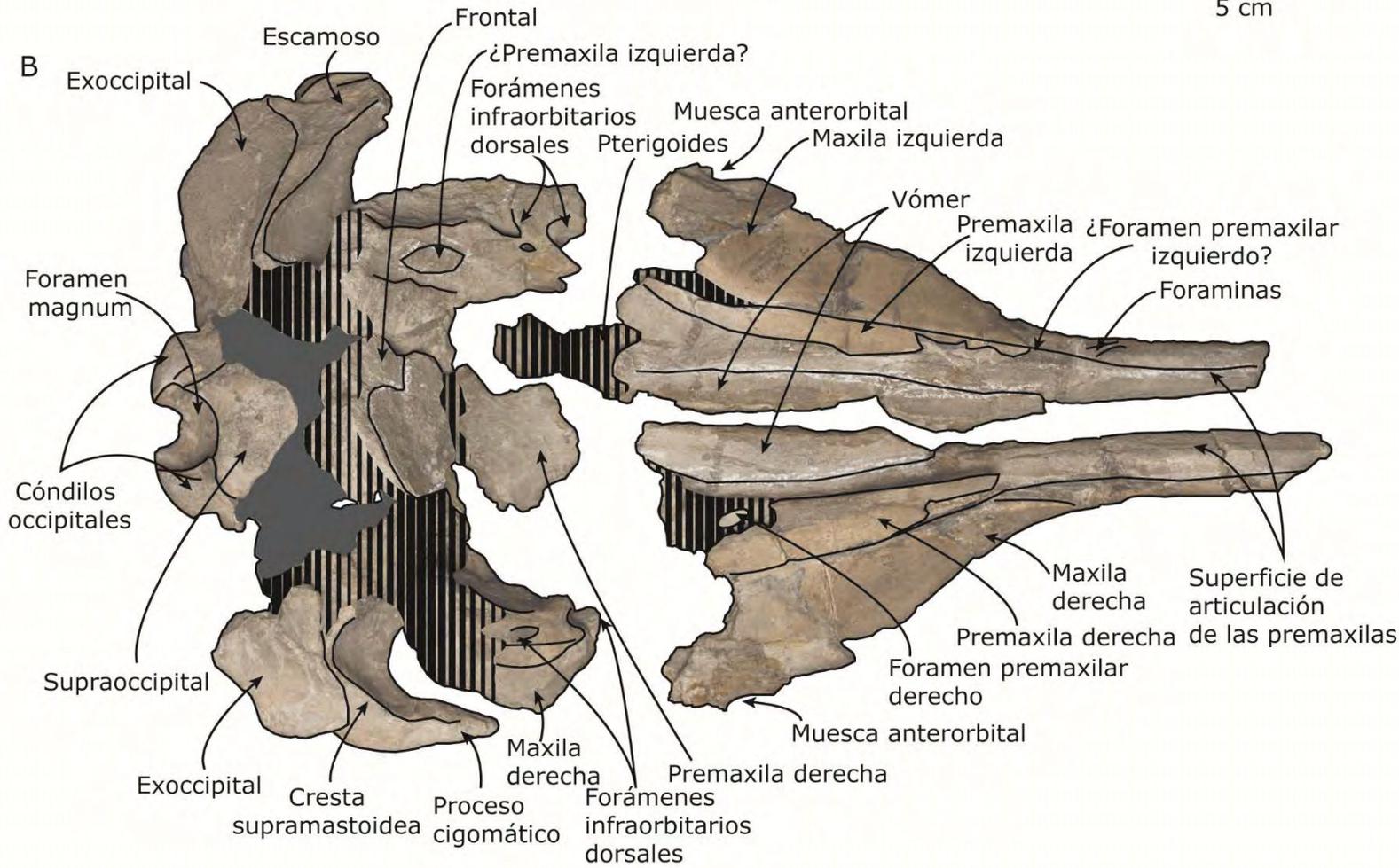


Figura 4.4: Holotipo de *Diaphorocetus poucheti* (MLP 5-6) en vista dorsal: A- fotografía; B- Dibujo explicativo. Las áreas en color gris indican partes faltantes del cráneo. Las áreas rayadas indican zonas rotas o muy erosionadas.

Figura 4.5: Fragmentos del holotipo de *Diaphorocetus poucheti* (MLP 5-6). A- proceso anterorbital derecho de la maxila en vista dorsal; B- proceso anterorbital derecho de la maxila con el lacrimoyugal en vista ventral; C- proceso anterorbital derecho de la maxila con el lacrimoyugal en vista lateral; D- proceso anterorbital izquierdo de la maxila con el lacrimoyugal en vista ventral; E- proceso anterorbital izquierdo de la maxila con el lacrimoyugal en vista dorsal; F- proceso anterorbital izquierdo de la maxila con el lacrimoyugal en vista anterior. Las áreas rayadas indican zonas rotas o muy erosionadas. a: anterior; d: dorsal; l: lateral; m: medial; v: ventral.

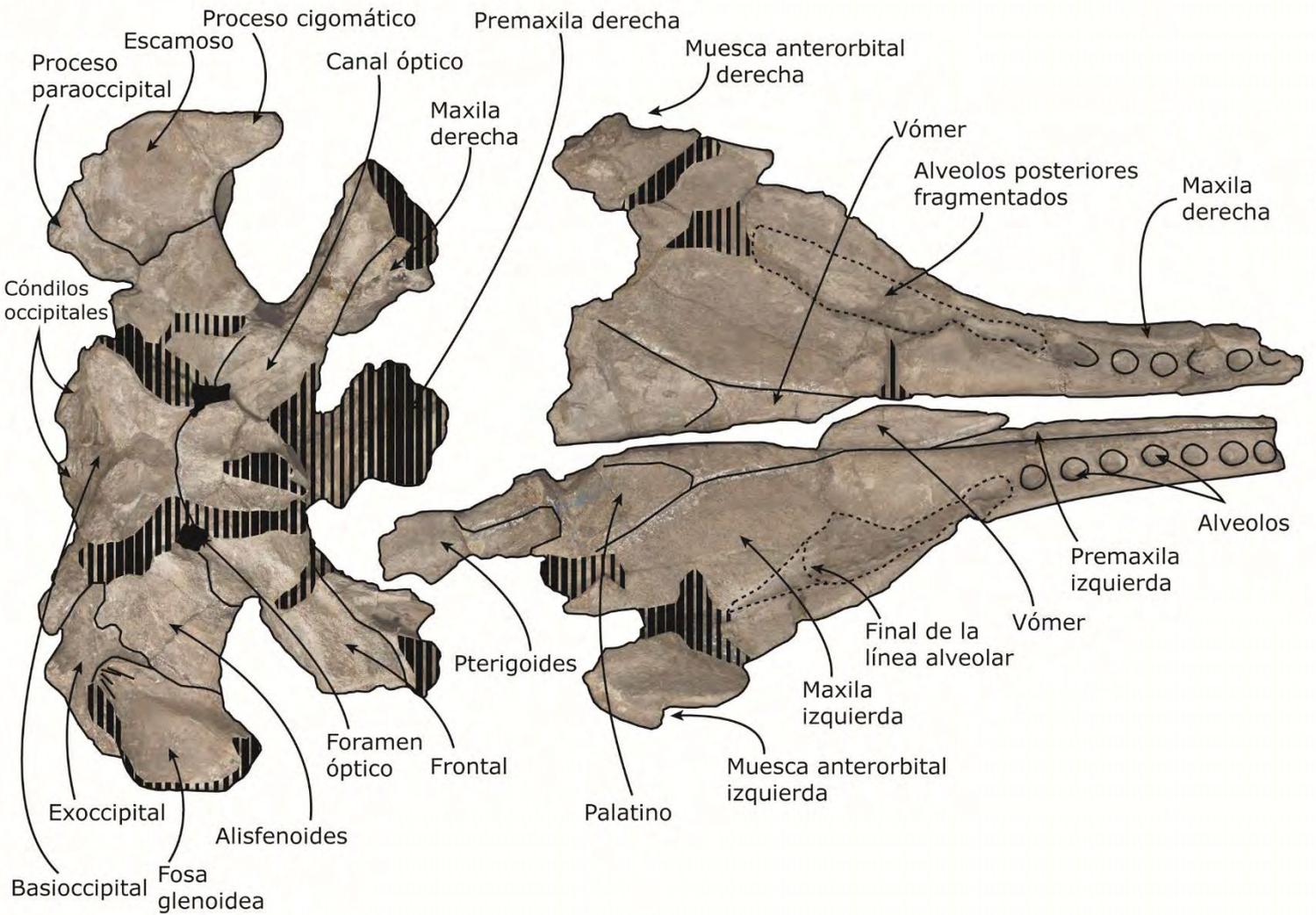
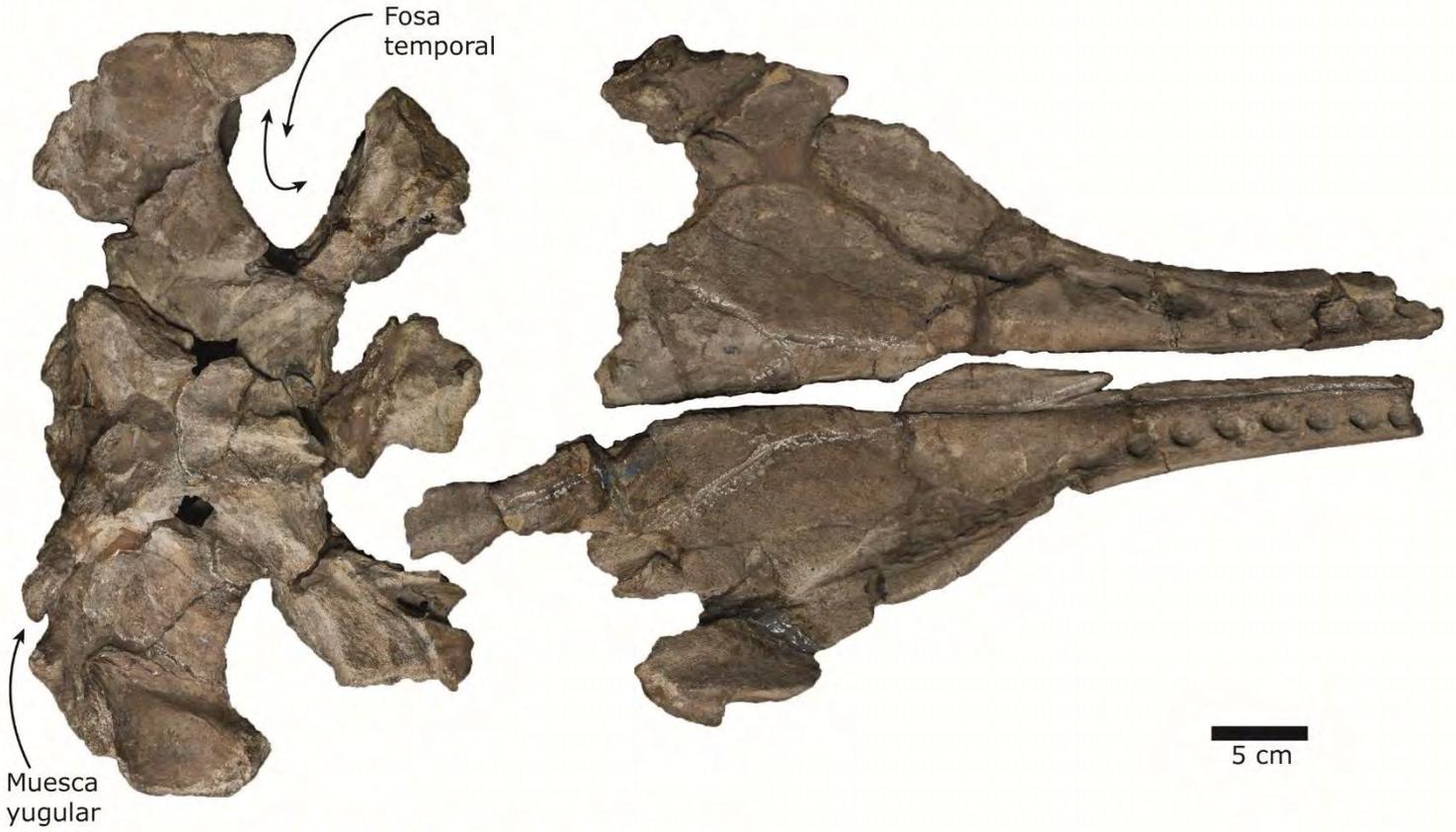


Figura 4.6: Holotipo de *Diaphorocetus poucheti* (MLP 5-6) en vista ventral. A- fotografía; B- Dibujo explicativo. Las áreas negras indican cavidades naturales. Las áreas rayadas indican zonas rotas o muy erosionadas.

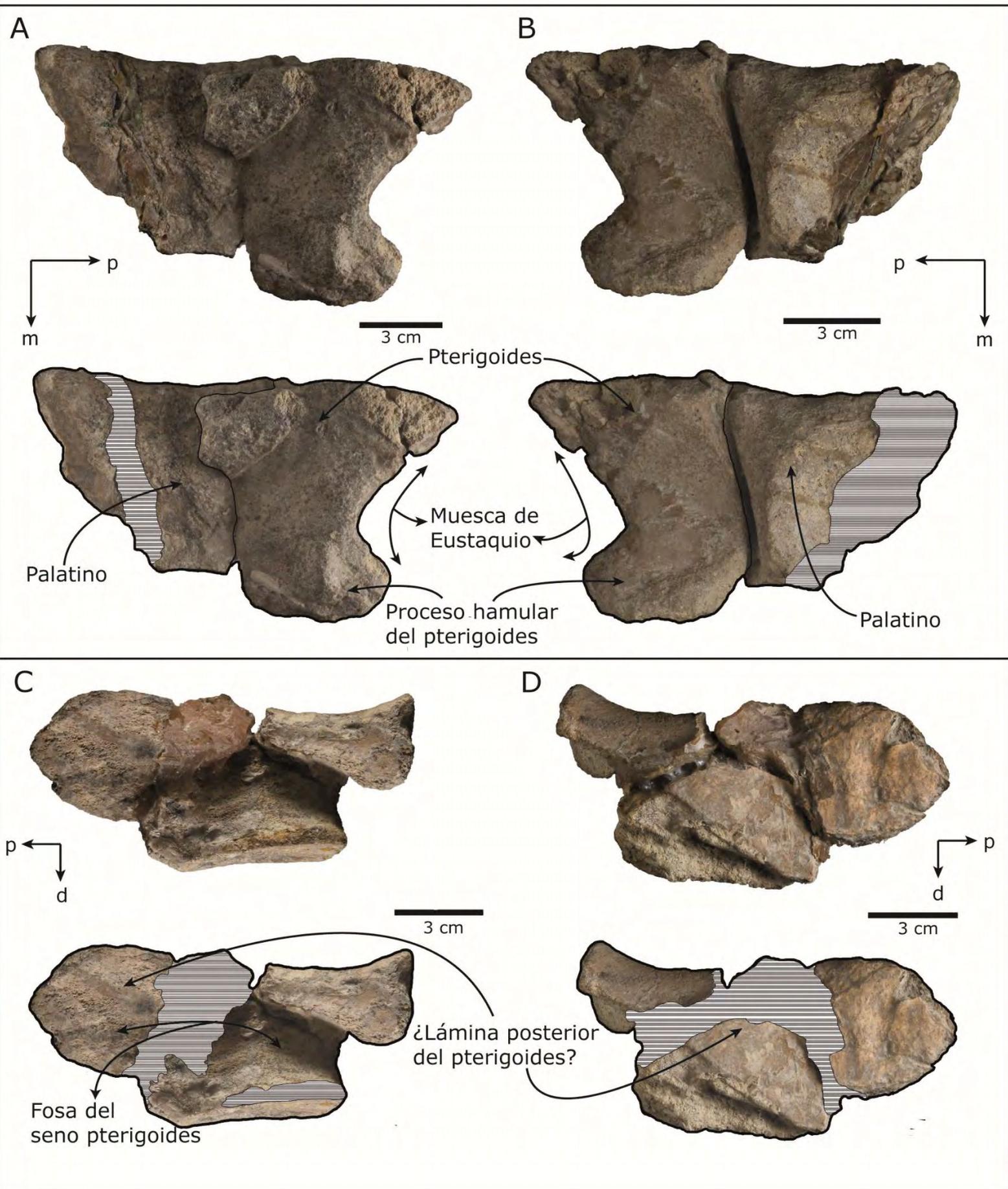
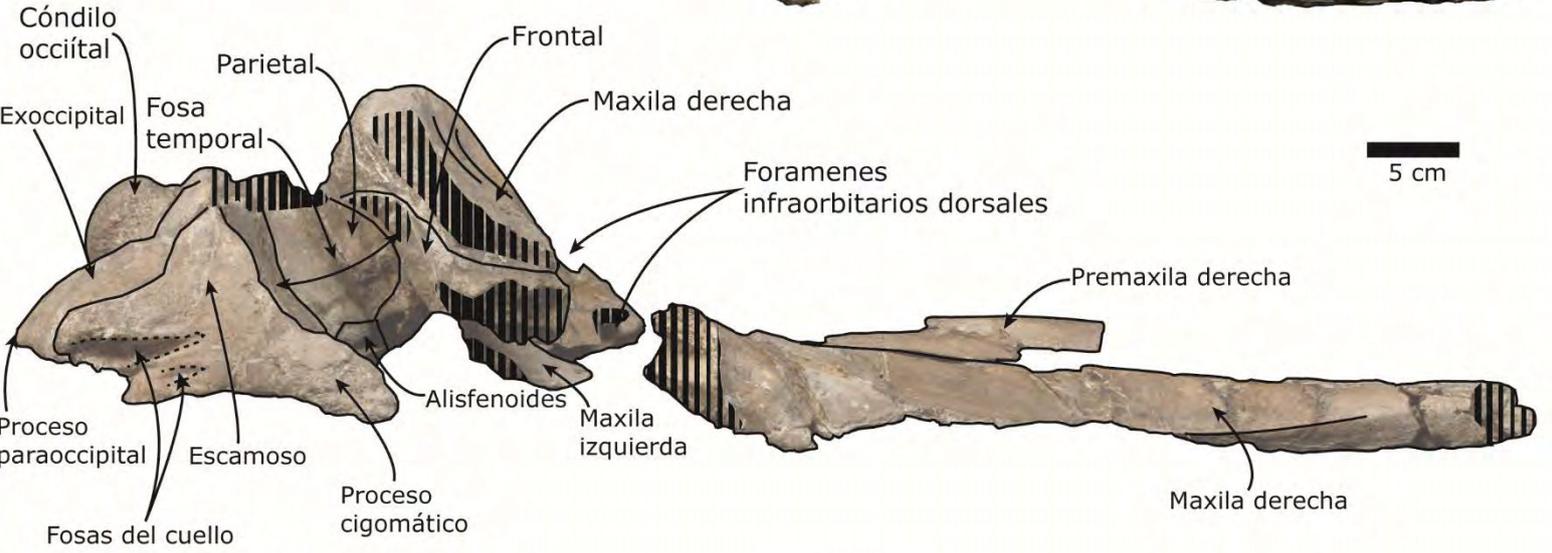


Figura 4.7: Fragmentos del holotipo de *Diaphorocetus poucheti* (MLP 5-6). A- palatino y pterigoides derechos en vista ventral; B- palatino y pterigoides derechos en vista dorsal; C- porción del pterigoides izquierdo en vista medial; D- porción del pterigoides izquierdo en vista lateral. Las áreas rayadas indican zonas rotas o muy erosionadas. d: dorsal; m: medial; v: ventral

A



B

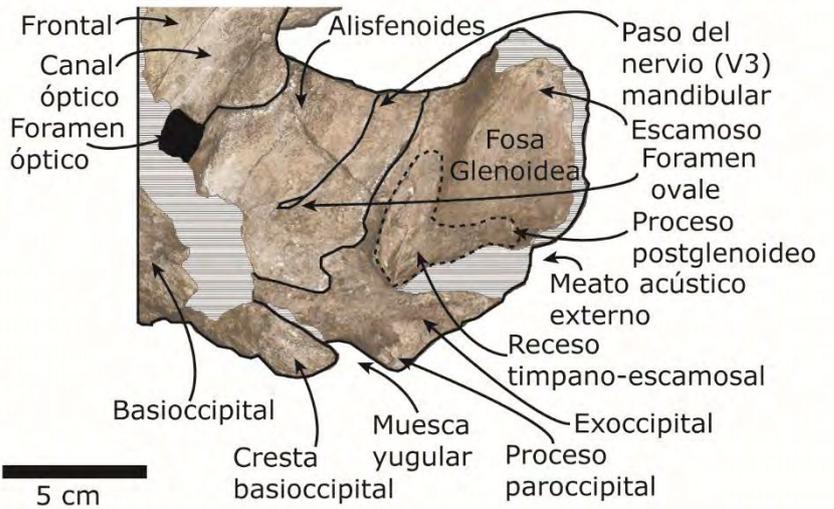


Figura 4.8: A-Holotipo de *Diaphorocetus poucheti* (MLP 5-6) en vista lateral con su respectivo dibujo explicativo; B- Detalle del lado izquierdo del basicráneo del holotipo de *Diaphorocetus poucheti* (MLP 5-6) en vista ventral con su respectivo dibujo explicativo. Las áreas rayadas indican zonas rotas o muy erosionadas. Las áreas negras indican cavidades naturales.



5 cm

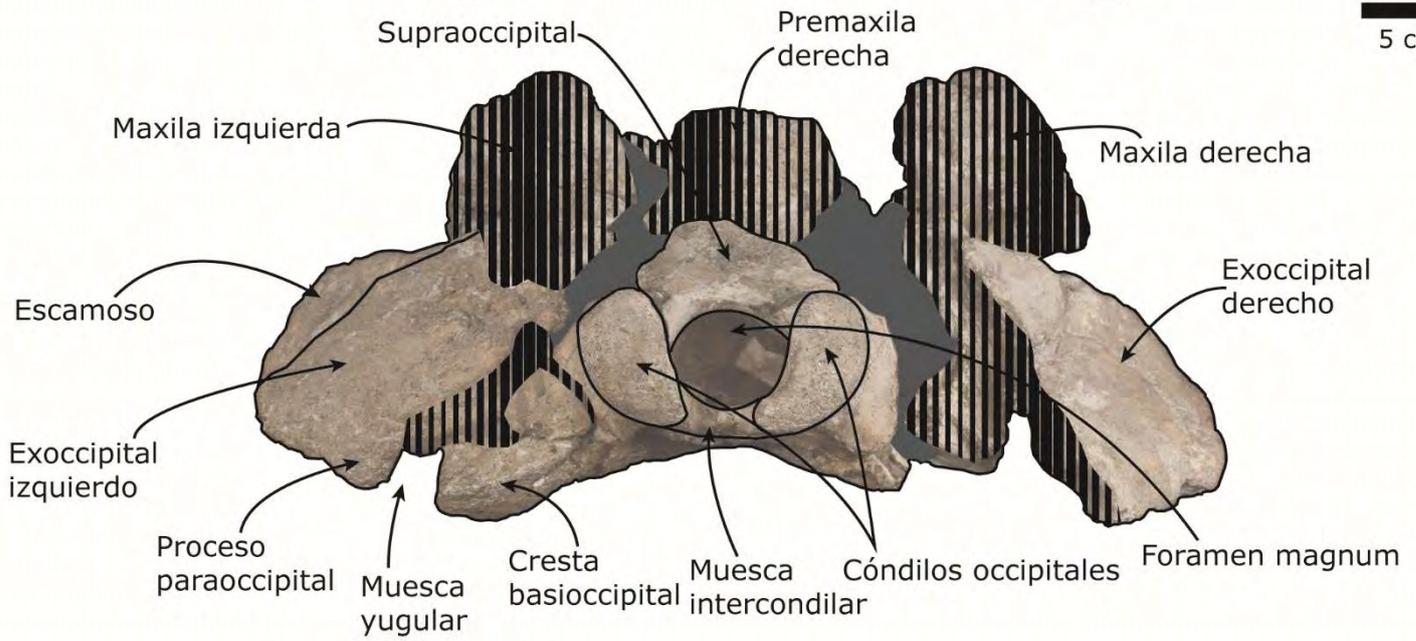
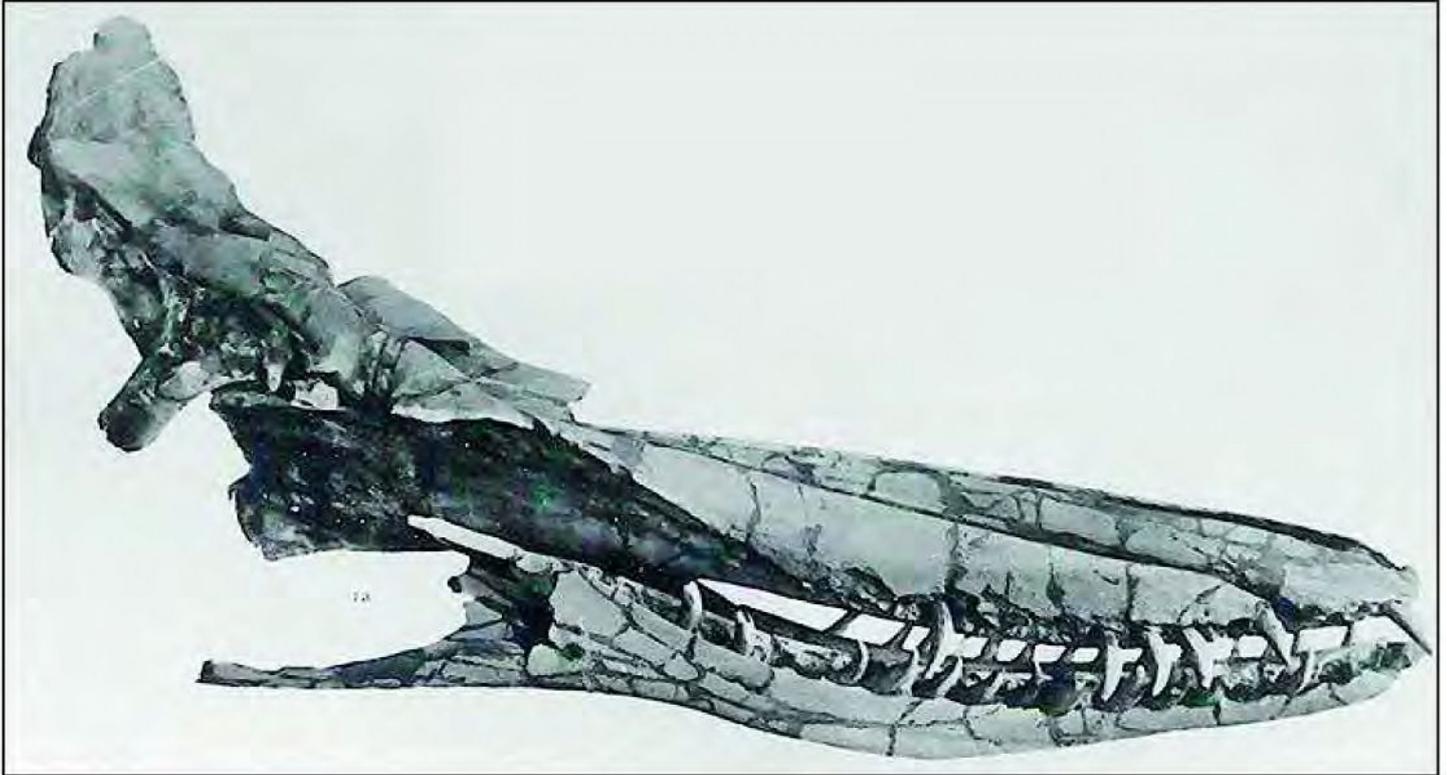


Figura 4.9: Holotipo de *Diaphorocetus poucheti* (MLP 5-6) en vista posterior con su respectivo dibujo explicativo. Las áreas rayadas indican zonas rotas o muy erosionadas. Las áreas en color gris indican partes faltantes del cráneo

A



B

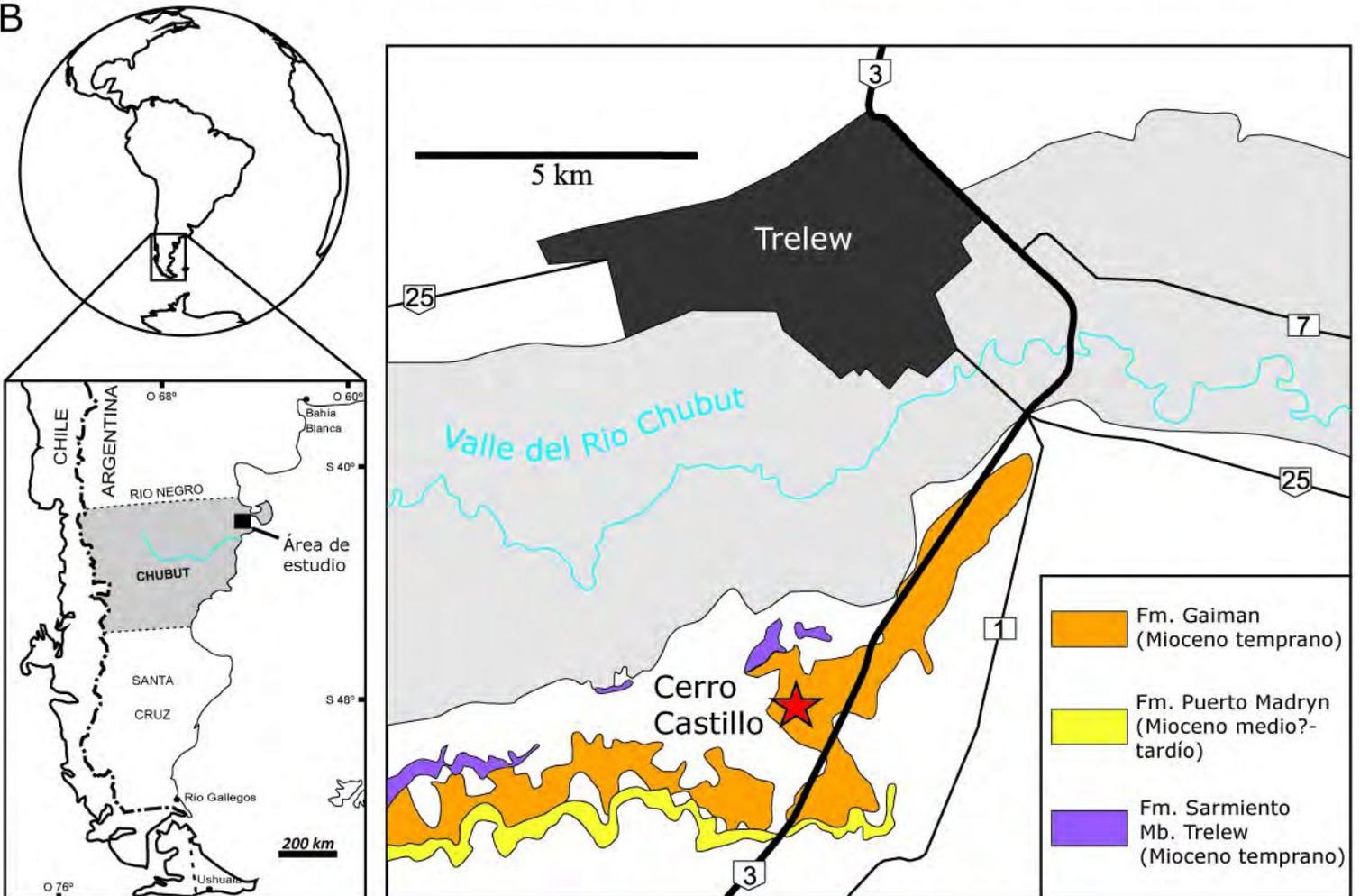


Figura 4.10: A- Ilustración original del holotipo y único material conocido de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2) en vista lateral. B- Mapa del área de estudio indicando los afloramientos de las formaciones Gaiman y Puerto Madryn, junto con la ciudad de Trelew. La flecha roja indica la localidad de la cual se recuperó el material tipo de *Idiorophus patagonicus* (modificado de Buono et al. 2017).

A



B

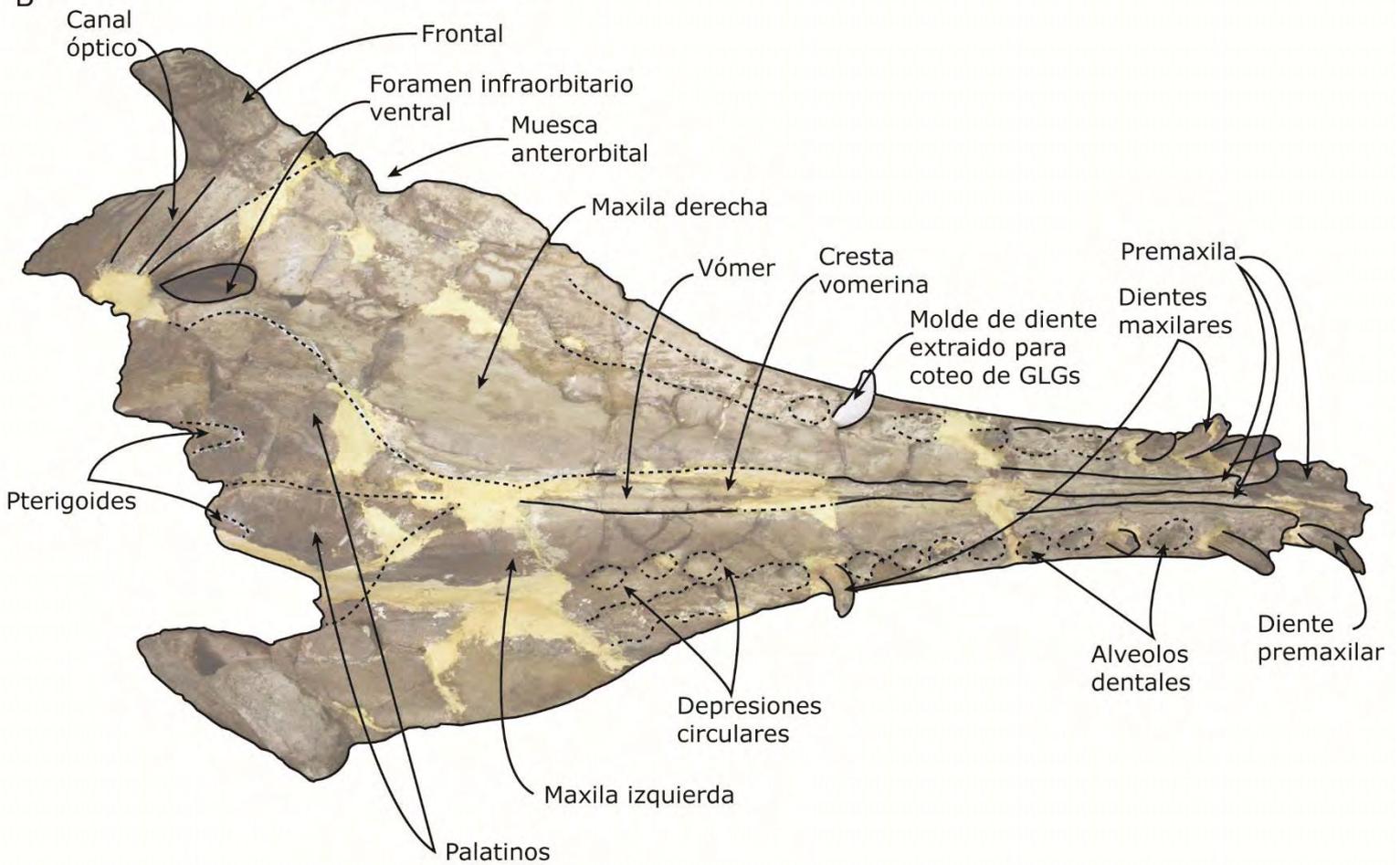
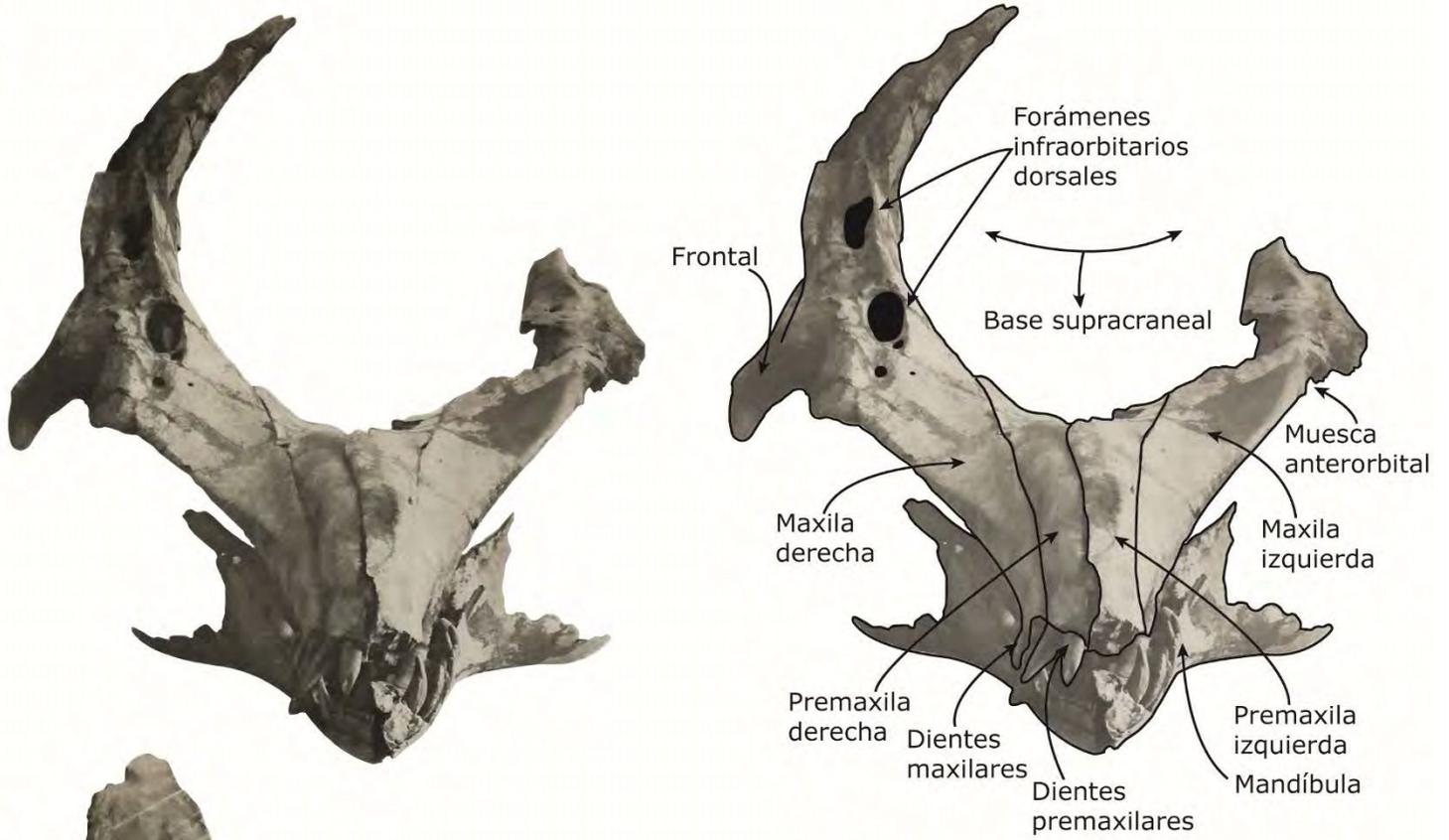


Figura 4.11: Holotipo de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2) en vista ventral. A- fotografía; B- dibujo explicativo. Las líneas punteadas indican límites de huesos (suturas) o de estructuras (línea alveolar) difíciles de trazar debido al estado del material.

A



B

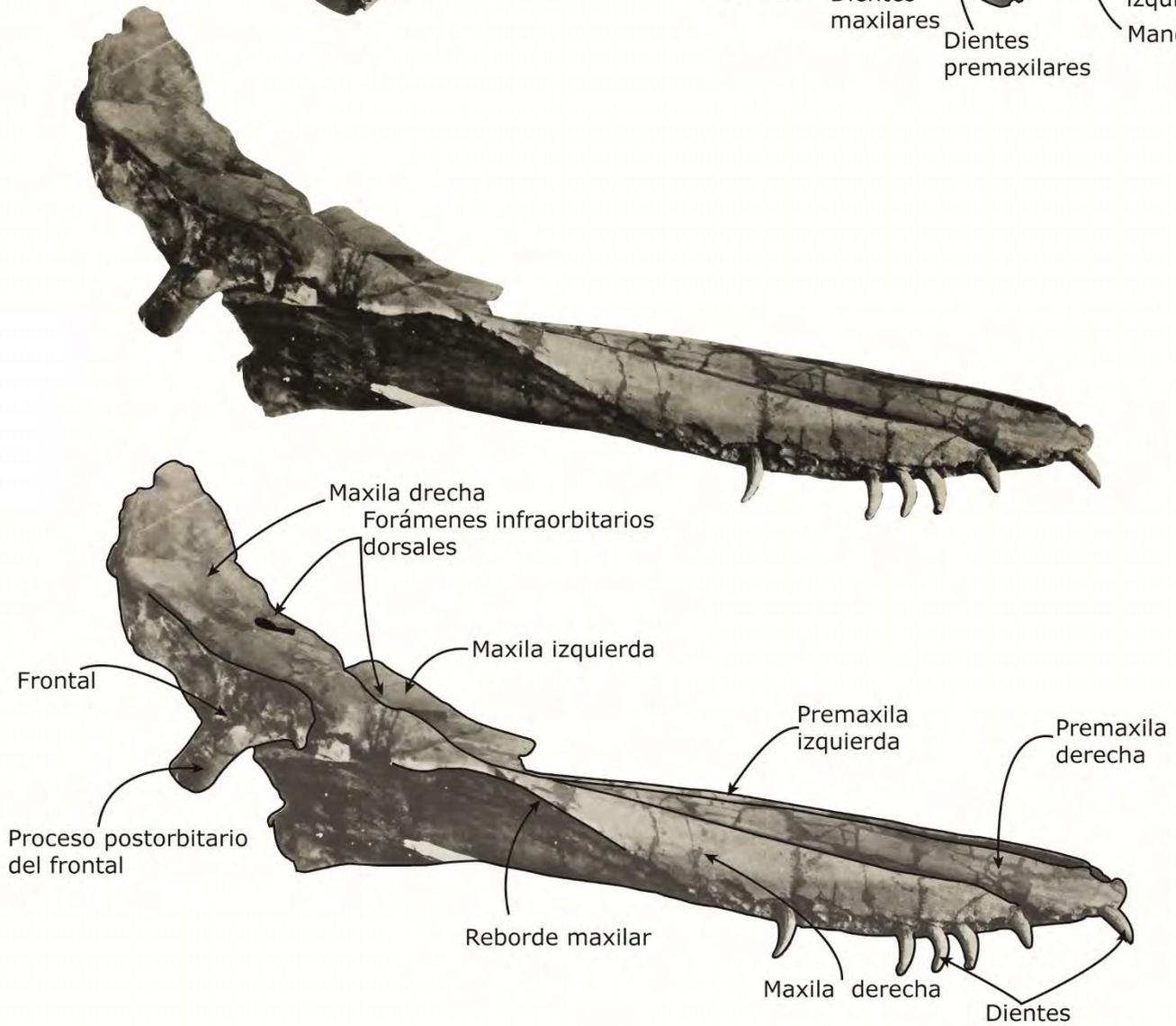


Figura 4.12: Holotipo de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2) y sus respectivos dibujos explicativos en A- vista anterior y B- vista lateral. Ilustraciones tomadas del trabajo de Lydekker 1893 en donde se encuentra la descripción original de la especie. Debido a la pandemia causada por la enfermedad COVID-19 las fotografías en vista dorsal, lateral y anterior de este ejemplar no han podido ser tomadas ya que debido al tamaño y peso del material las mismas requerían una logística dificultosa que implicaba la presencia de al menos tres personas.

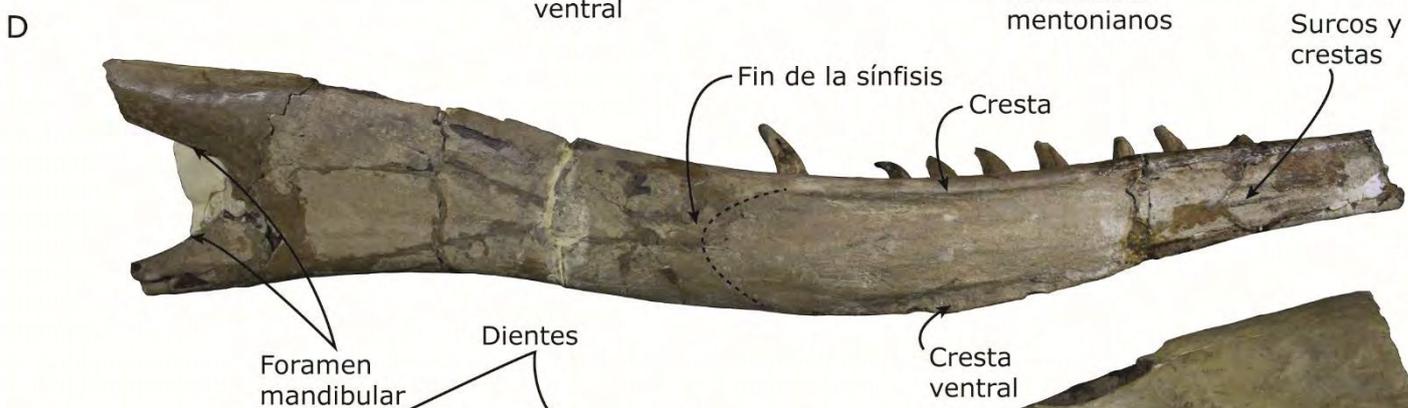
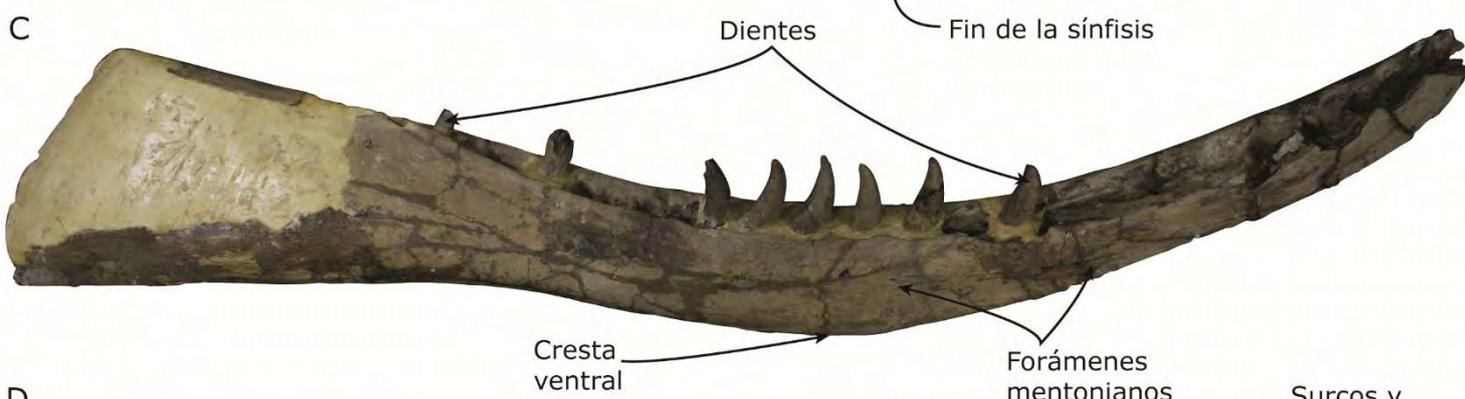
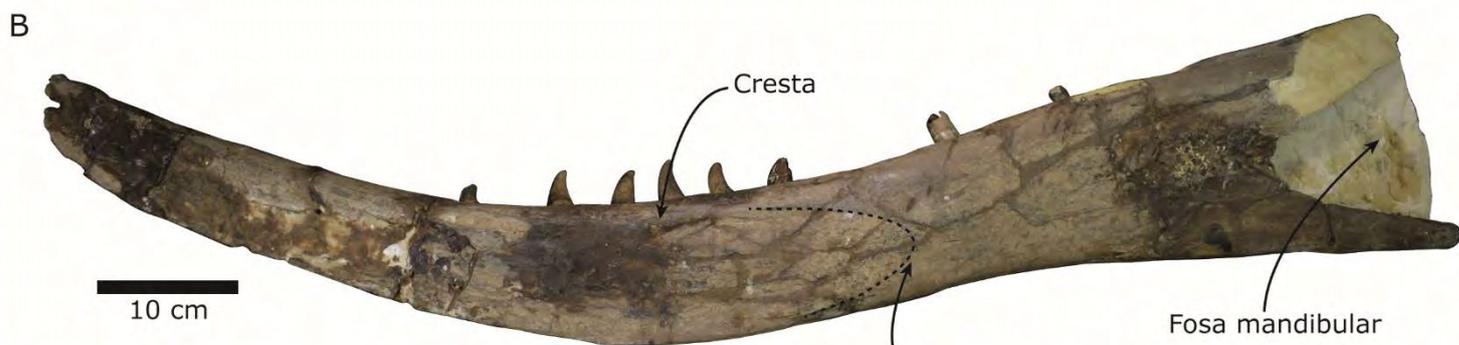


Figura 4.13: A- Mandíbula del holotipo de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2) en vista dorsal; B- dentario derecho del holotipo de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2) en vista medial; C- dentario derecho del holotipo de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2) en vista lateral; D- dentario izquierdo del holotipo de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2) en vista medial; E- dentario izquierdo del holotipo de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2) en vista lateral.

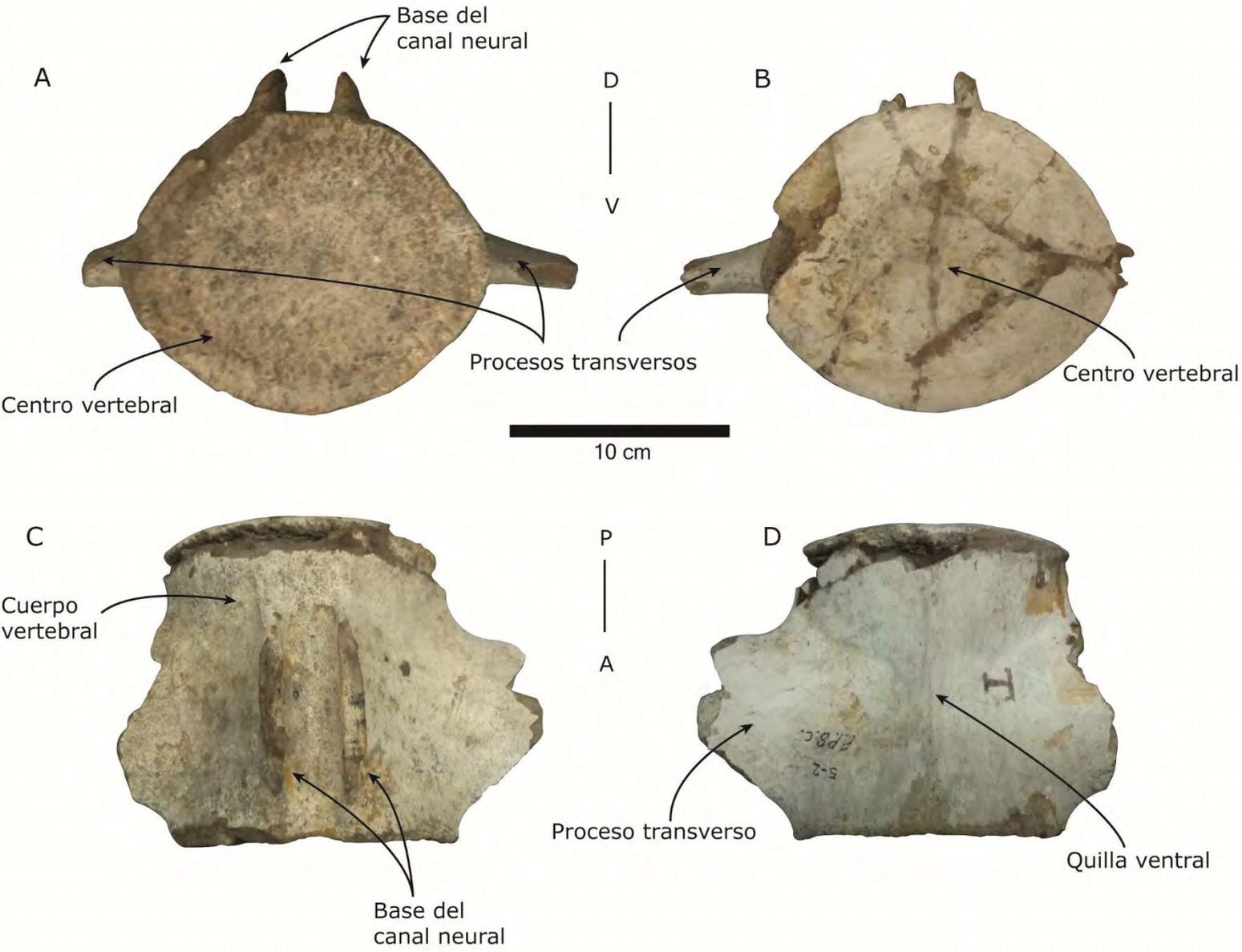


Figura 4.14: Vértebra lumbar del holotipo de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2) en vista A- anterior; B- posterior; C- dorsal; D- ventral. A: anterior; D: dorsal; P: posterior; V: ventral.

Figura 4.15: A- Modelos 3D de los perióticos provenientes del Mioceno de la Provincia de Chubut identificados como Physeteroidea indet. B- Mapa indicando las ciudades de Gaiman y Trelew, en el que se detallan localidades (estrellas rojas) de las cuales fueron recuperados los perióticos: Gaiman (MLP 80-VII-30-133), Bryn Gwyn (MPEF-PV-605 y MPEF-PV-651) y Cerro Castillo (MPEF-PV-6098). AAC: apertura del acueducto coclear; AAV: apertura del acueducto vestibular; MAI: meato auditivo interno.

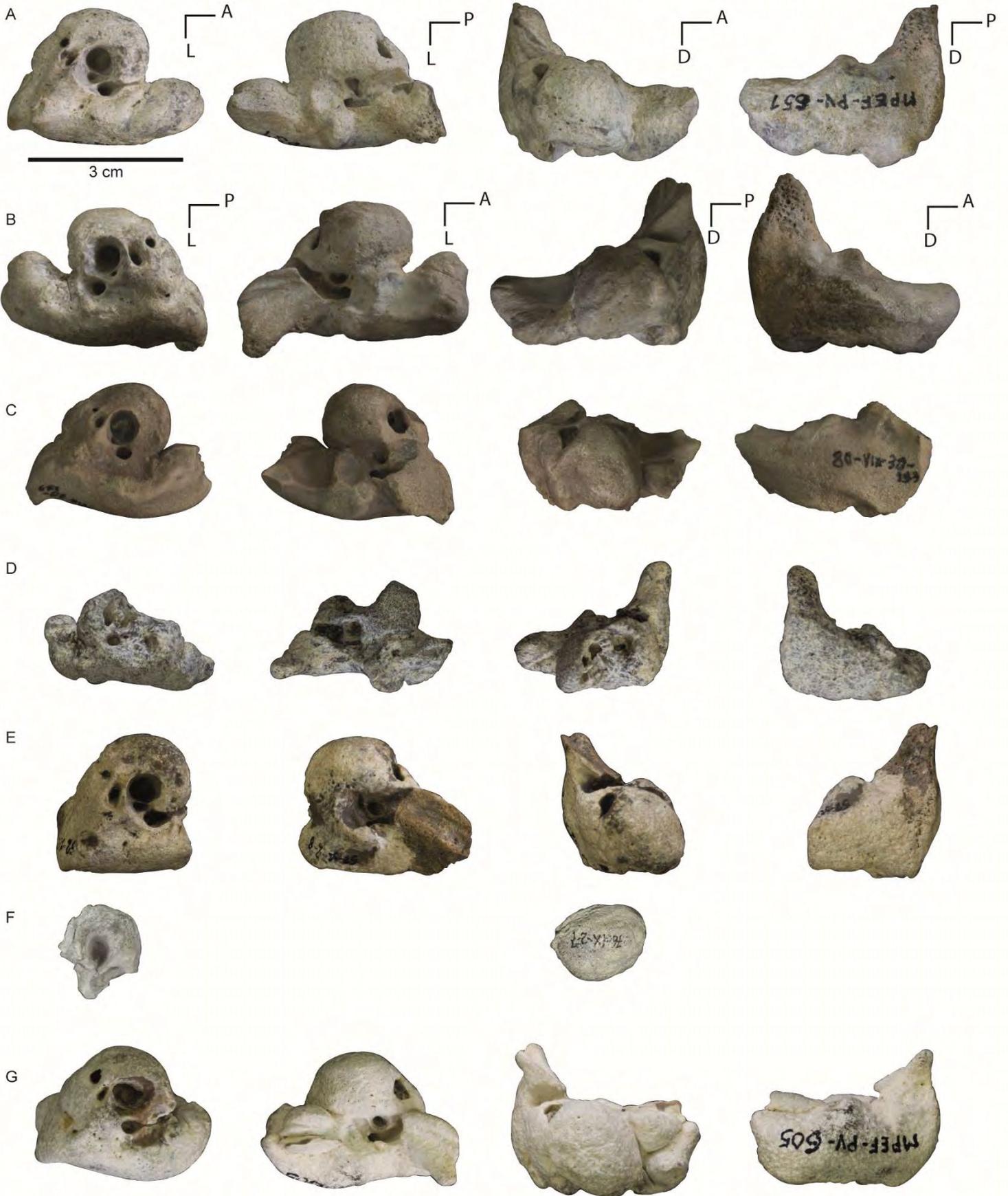


Figura 4.16: Perióticos aislados de Physeteroidea indet. del Mioceno de Patagonia en vistas dorsal, ventral, medial y lateral (de izquierda a derecha). A- MPEF-PV-651, periótico derecho; B- MPEF-PV-6098 periótico izquierdo; C- MLP 80-VIII-30-133a, periótico derecho; D- MLP 80-VIII-30-133b, periótico izquierdo; E- MLP 52-X-2-8, periótico derecho; F- MLP 56-IX-2-7, periótico fragmentario en vista dorsal (izquierda) y medial (derecha); G- MPEF-PV-605, periótico derecho. A: anterior; D: dorsal; L: lateral; P: posterior.

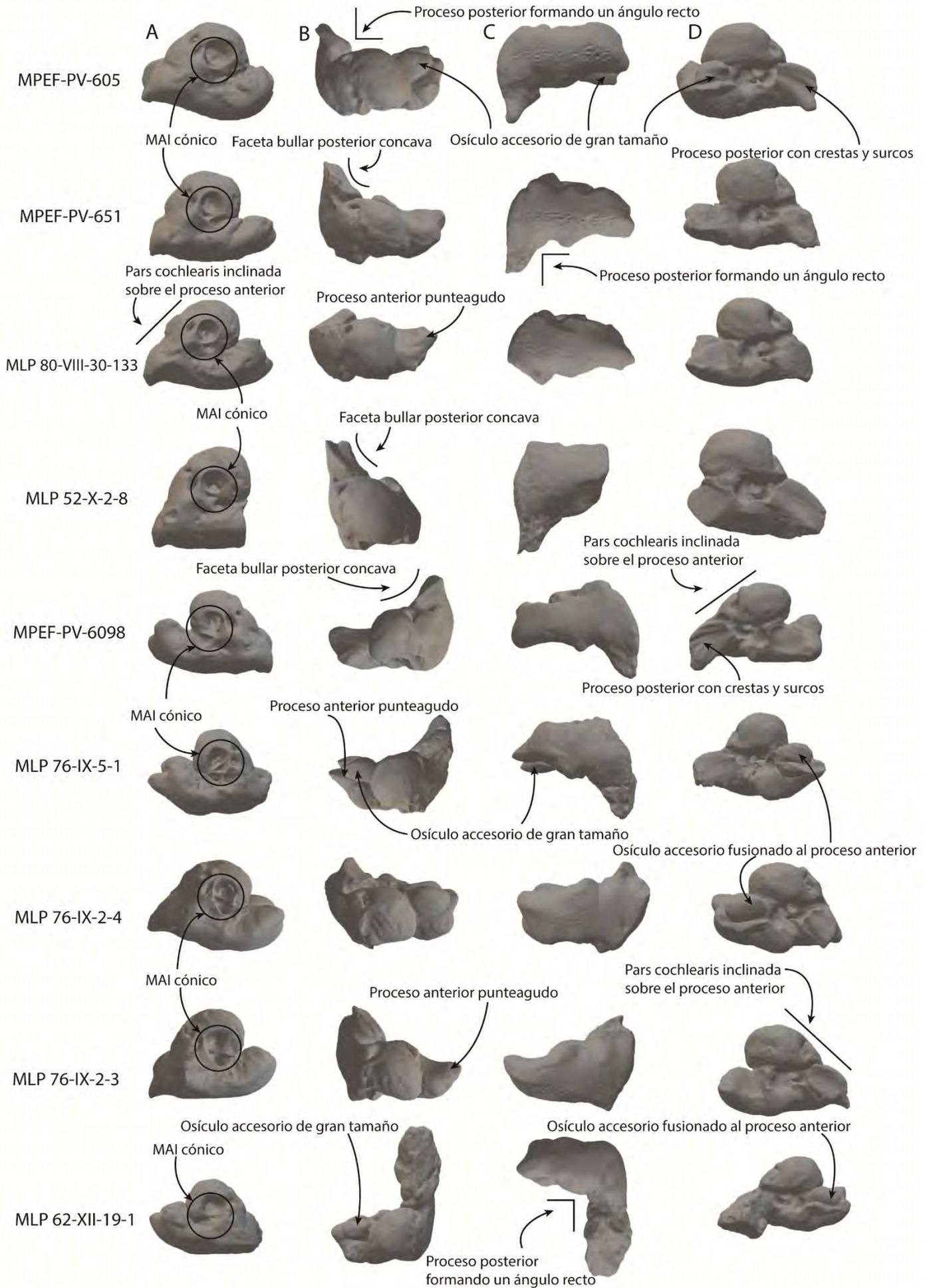


Figura 4.17: Principales características de los perióticos de fiseteroideos estudiados en estas tesis señaladas sobre los modelos 3D de los materiales pertenecientes a Physeteroidea Indet. (MPEF-PV-605, MPEF-PV-651, MLP 80-VIII-30-133, MLP 52-X-2-8, MPEF-PV-6098), a "*Preaulophyseter gualichensis*" (MLP 76-IX-5-1, MLP 76-IX-2-4; MLP 76-IX-2-3) y a "*Aulophyseter*" *rionegrensis*.(MLP 62-XII-19-1). MAI: meato auditivo interno.

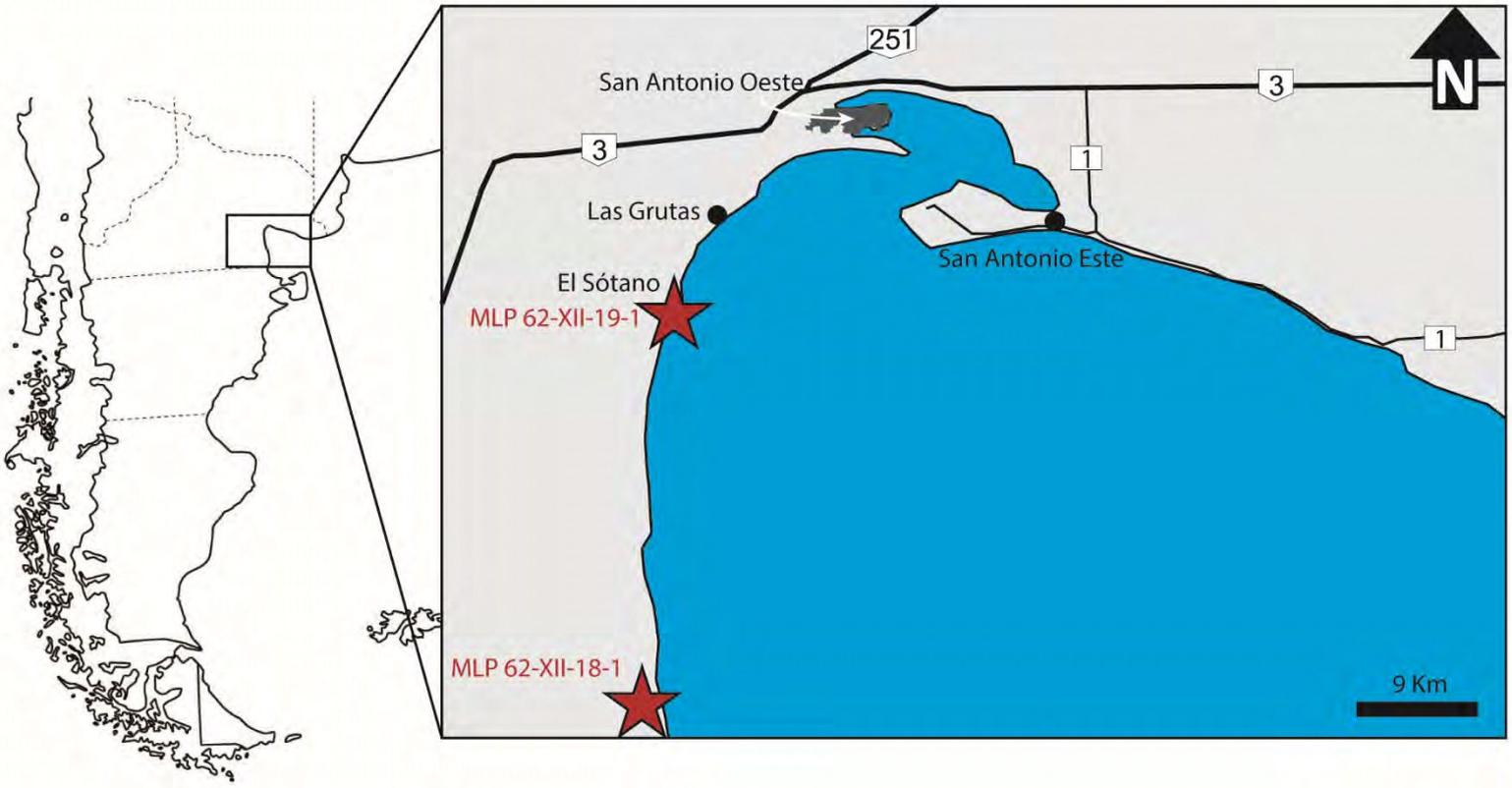
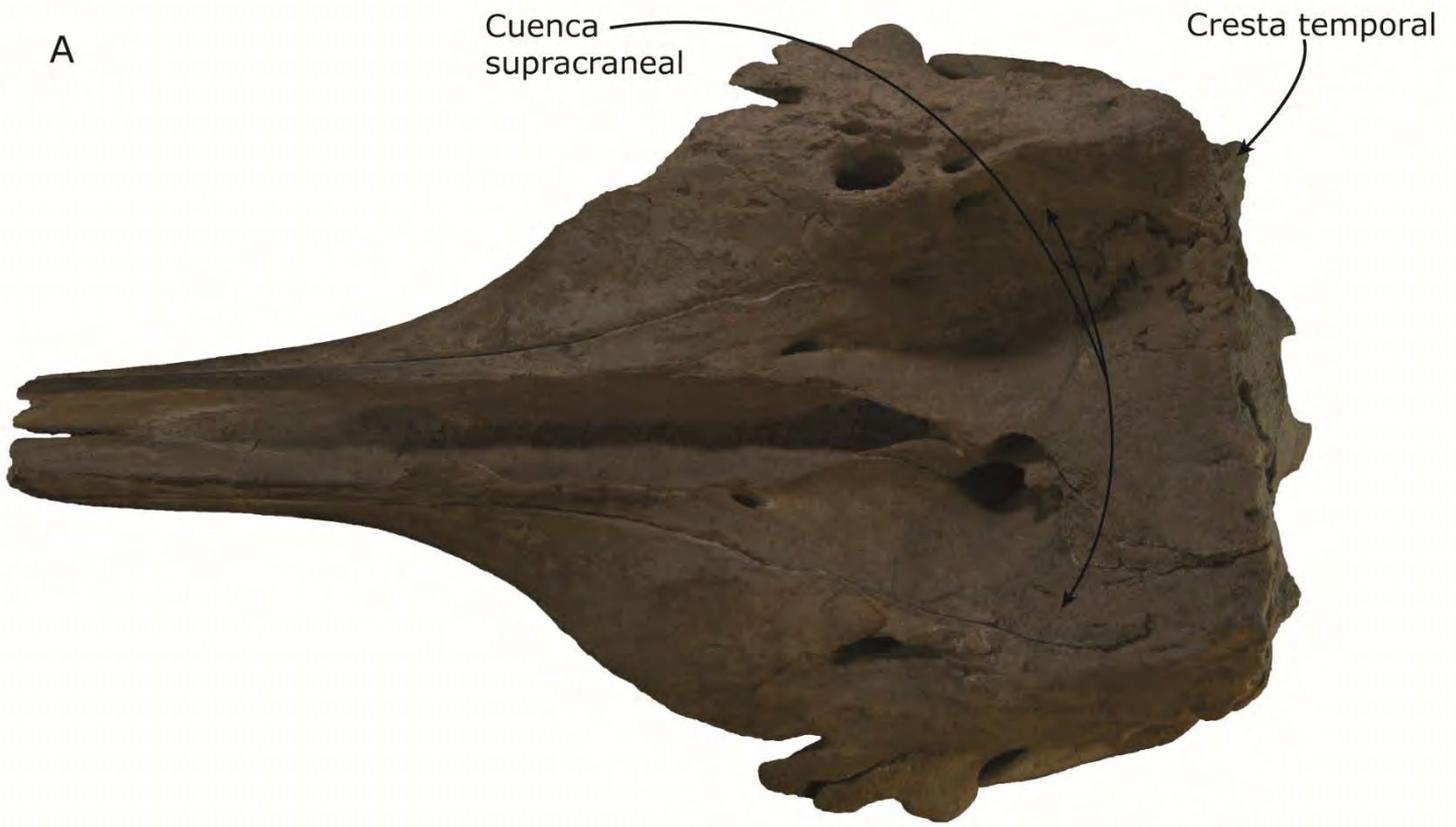


Figura 4.18: Mapa esquemático del área de estudio donde se señala la ciudad de San Antonio Oeste y las localidades (estrellas rojas) de las que fueron recuperados el tipo (MLP 62-XII-19-1) y paratipo (MLP 62-XII-18-1) de *Cozzuliphyseter rionegrensis*.



10 cm

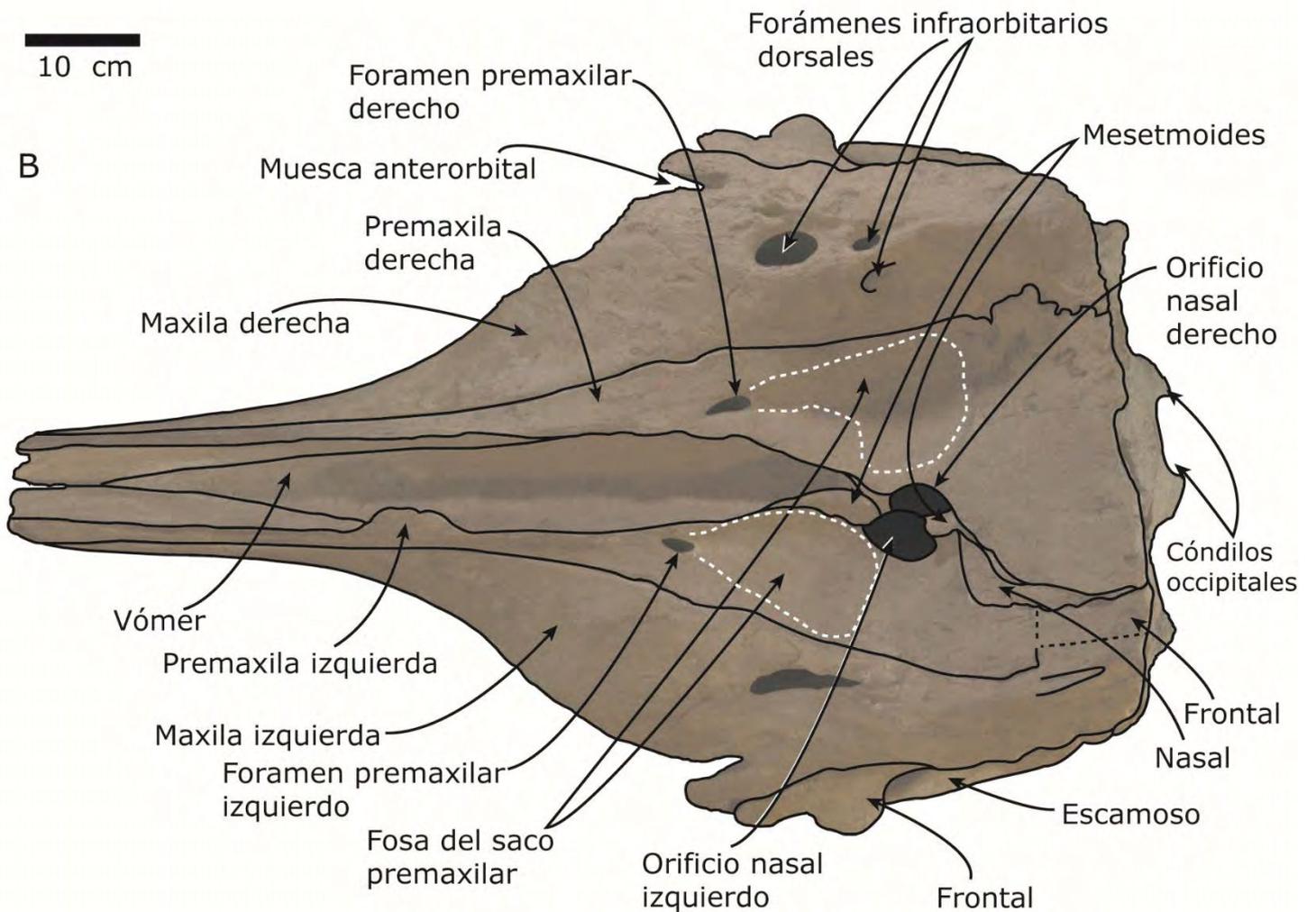
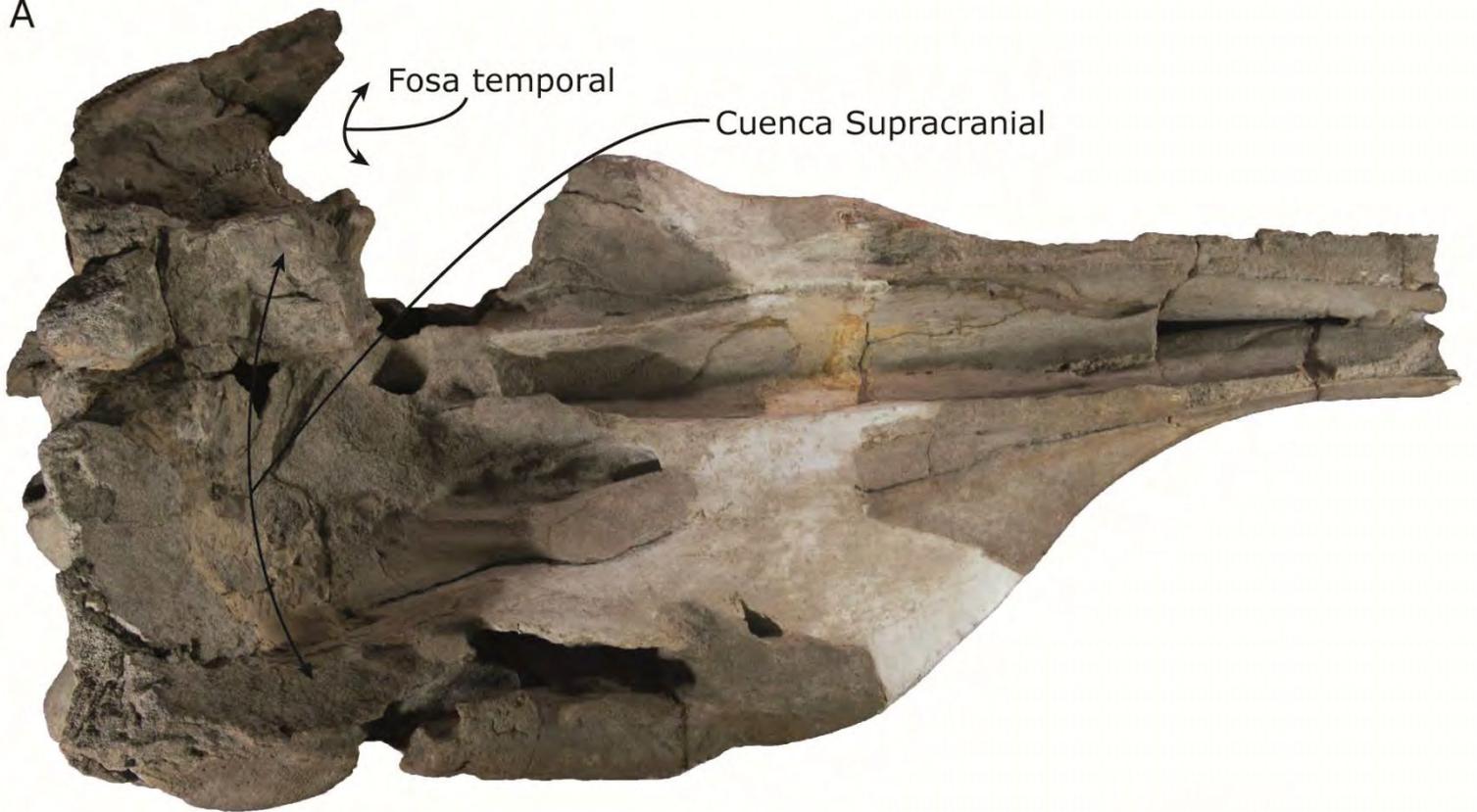


Figura 4.19: Cráneo del holotipo de *Cozzuliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-19-1). A- fotografía en vista dorsal; B- dibujo explicativo. Las líneas punteadas blancas indican depresiones naturales. Las líneas punteadas negras indican suturas dudosas. Las áreas negras indican cavidades naturales.

A



B

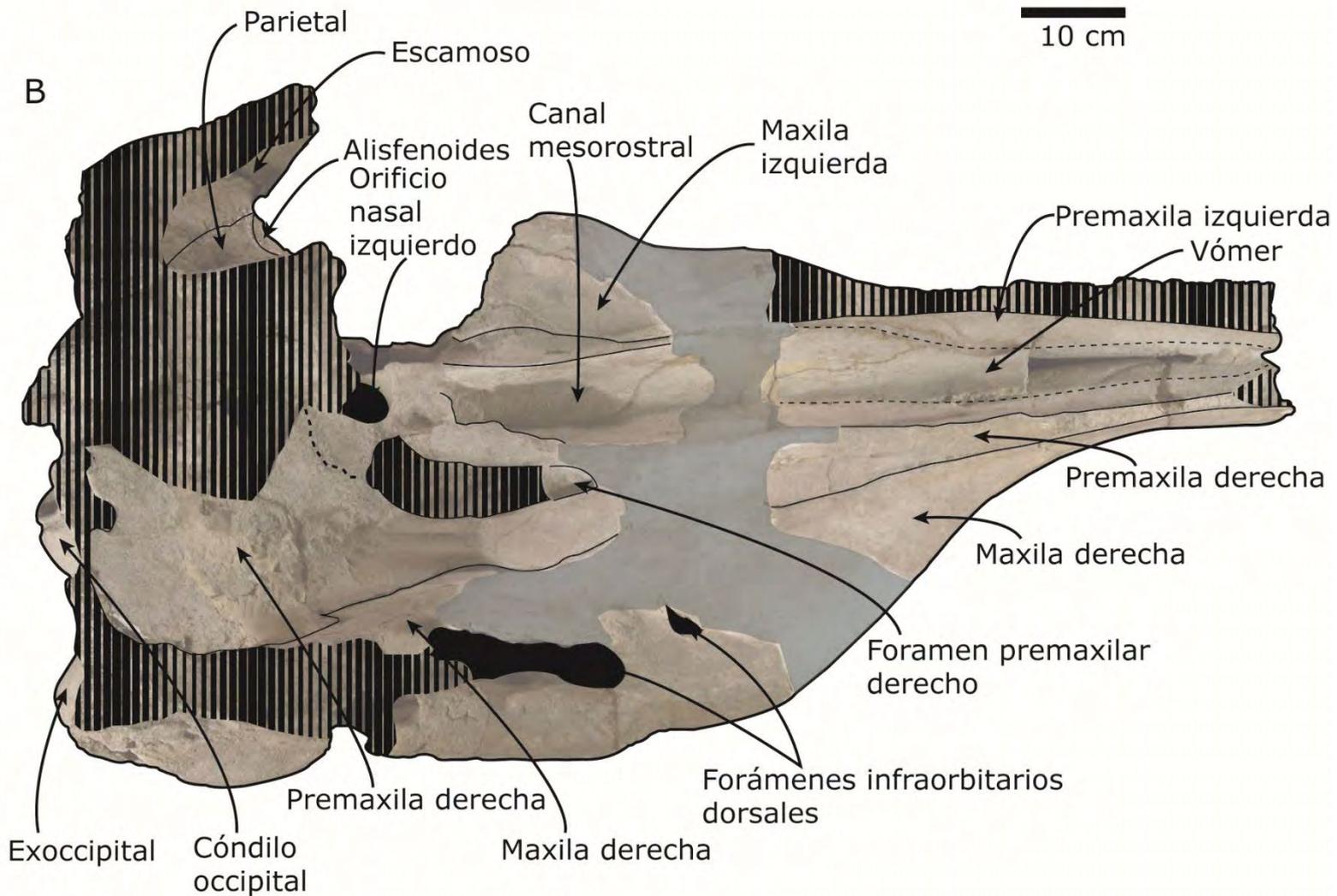


Figura 4.20: Cráneo del paratipo de *Cozzuliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-18-1). A- fotografía en vista dorsal; B- dibujo explicativo. Las líneas punteadas negras indican suturas dudosas. Las áreas negras indican cavidades naturales. Las áreas grises indican porciones que fueron reconstruidas. Las áreas rayadas indican regiones rotas o muy erosionadas.

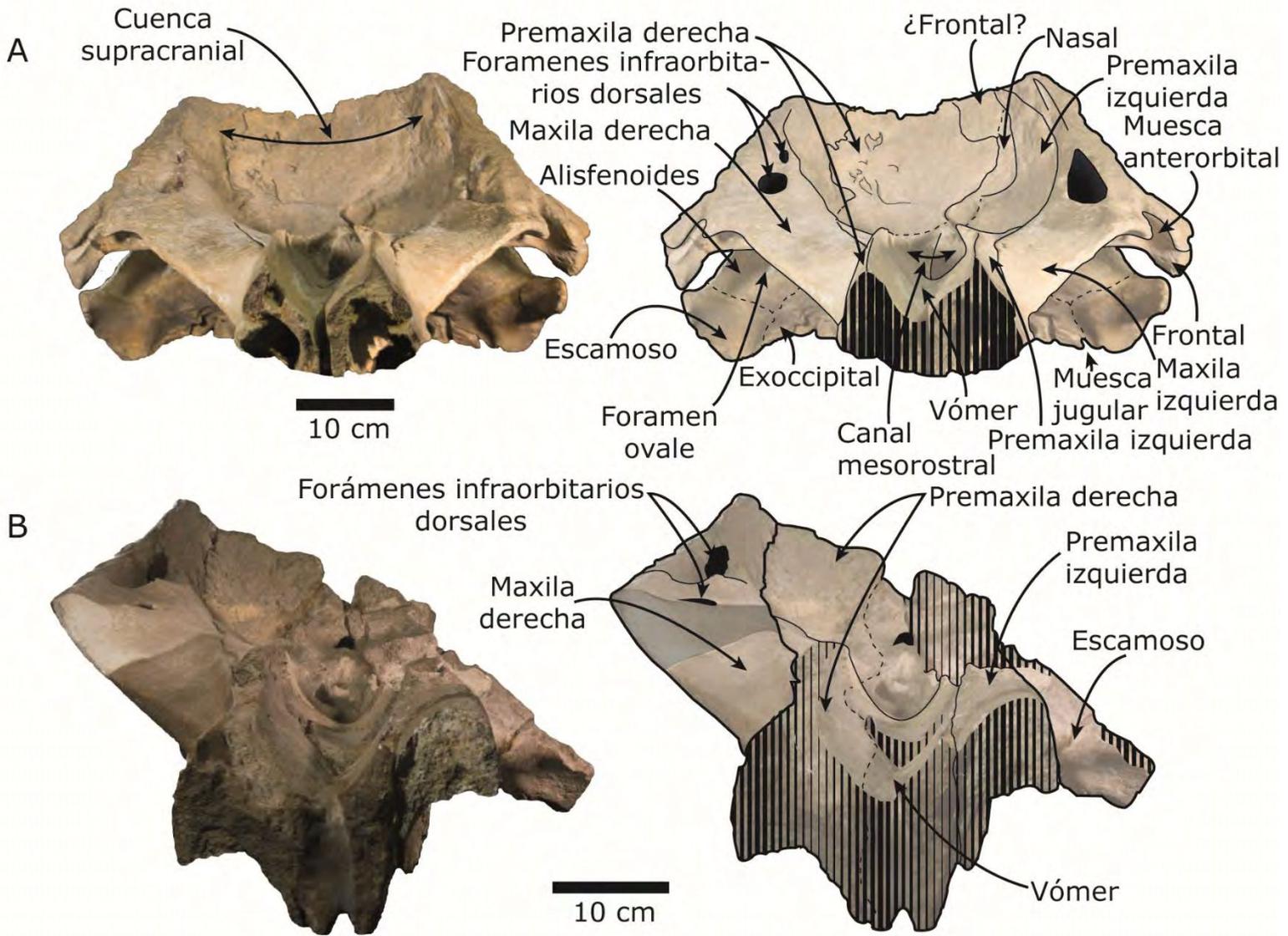


Figura 4.21: Cráneos de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* y sus respectivos dibujos explicativos. A- vista anterior del holotipo (MLP 62-XII-19-1); B- vista anterior del paratipo (MLP 62-XII-18-1). Las líneas punteadas negras indican suturas dudosas. Las áreas negras indican cavidades naturales. Las áreas rayadas indican regiones rotas o muy erosionadas.

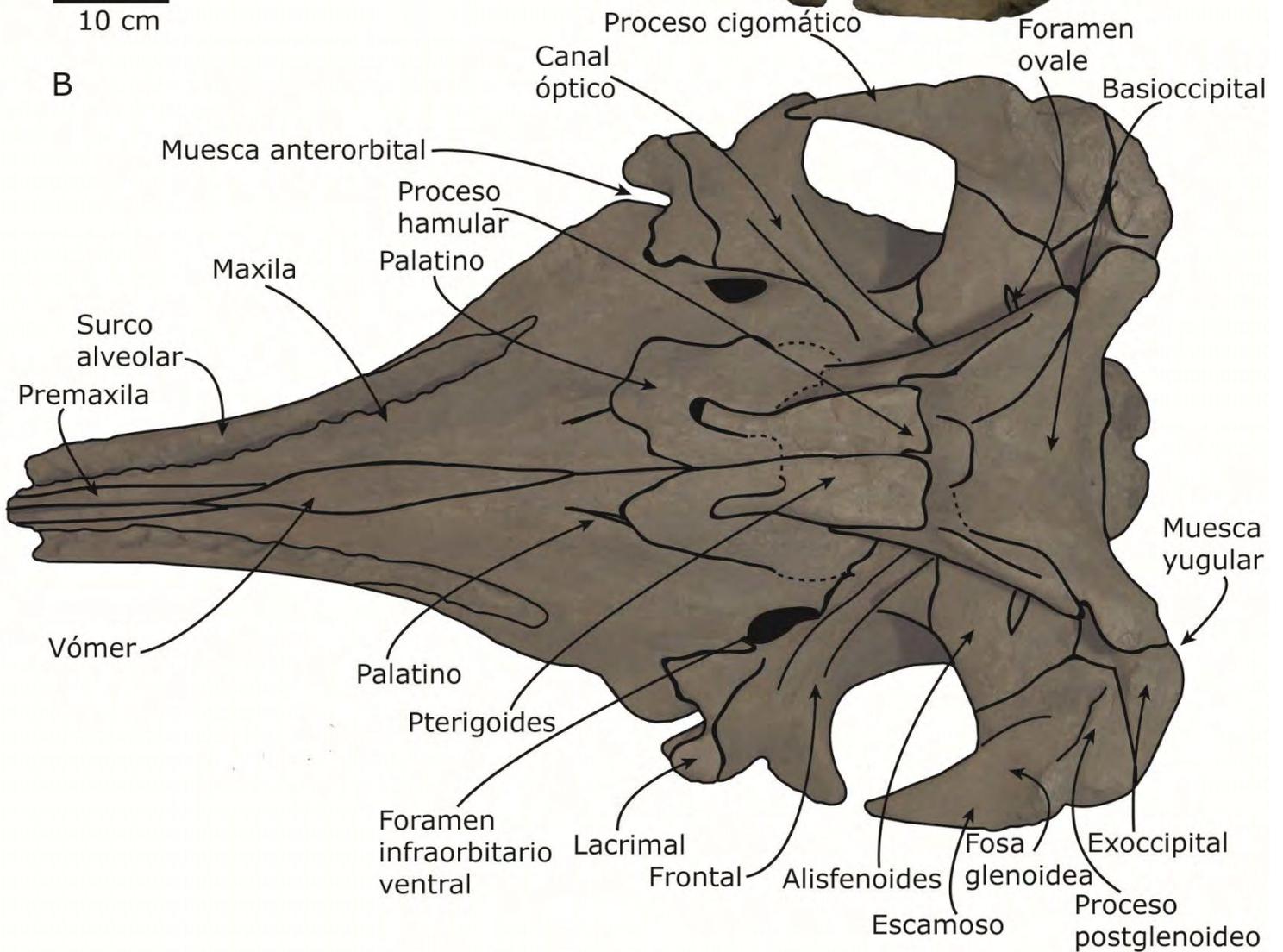
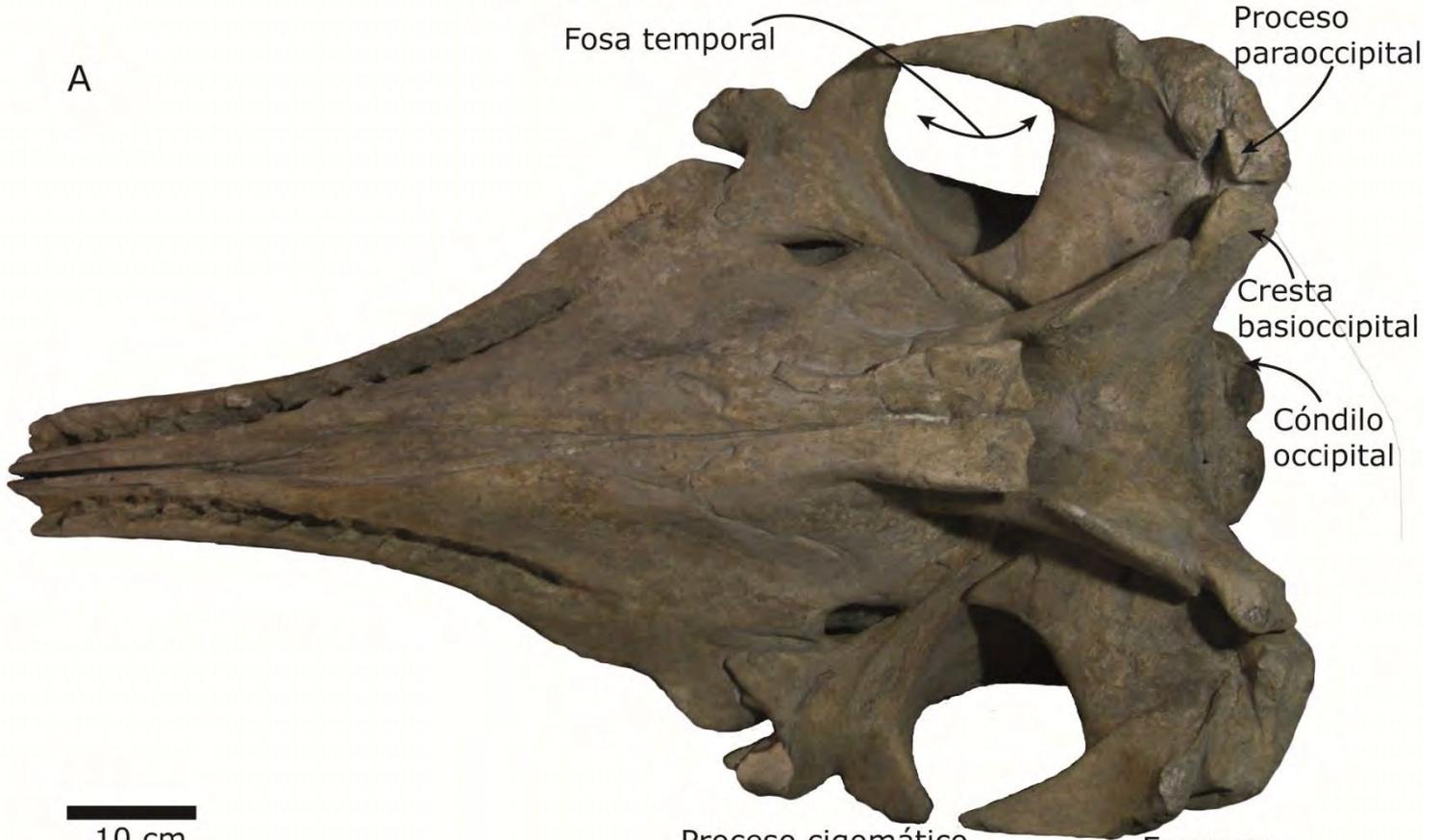
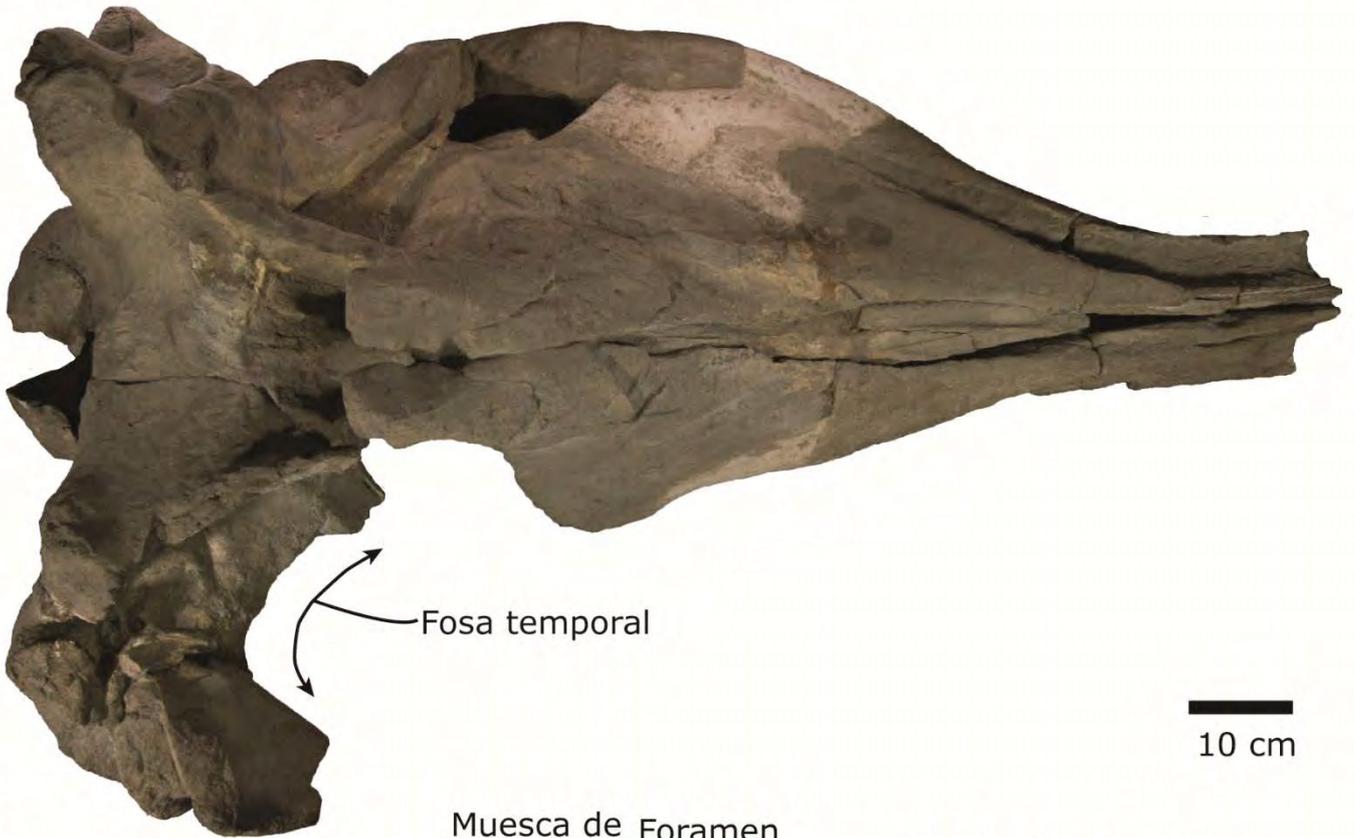


Figura 4.22: Cráneo del holotipo de *Cozzuliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-19-1). A- fotografía de la vista ventral; B- dibujo explicativo. Las líneas punteadas negras indican suturas dudosas. Las áreas negras indican cavidades naturales.

A



B

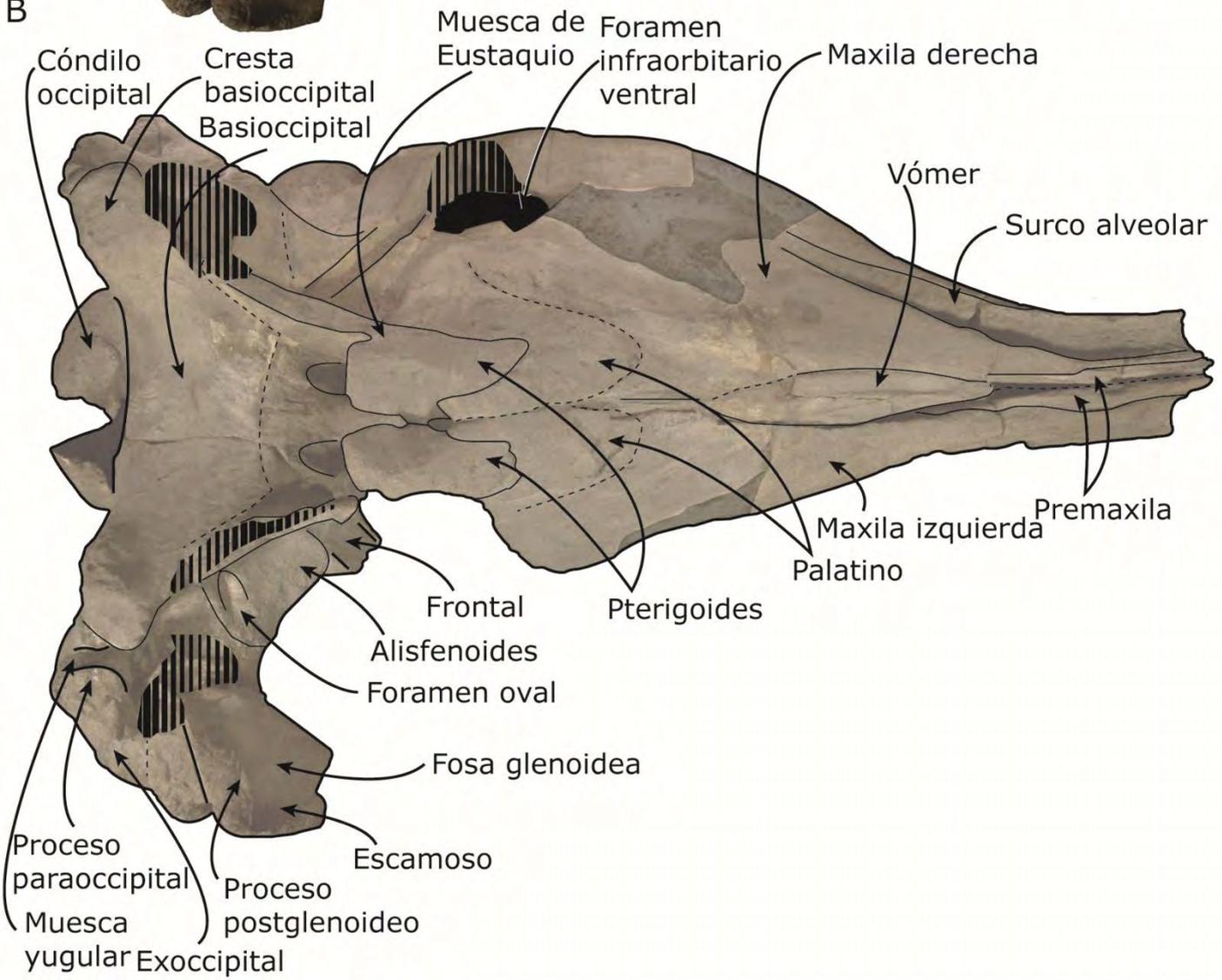


Figura 4.23: Cráneo del paratipo de *Cozzuliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-18-1). A- fotografía de la vista ventral; B- dibujo explicativo. Las líneas punteadas negras indican suturas dudosas. Las áreas negras indican cavidades naturales. Las áreas grises indican porciones que fueron reconstruidas. Las áreas rayadas indican regiones rotas o muy erosionadas.

A



10 cm

B

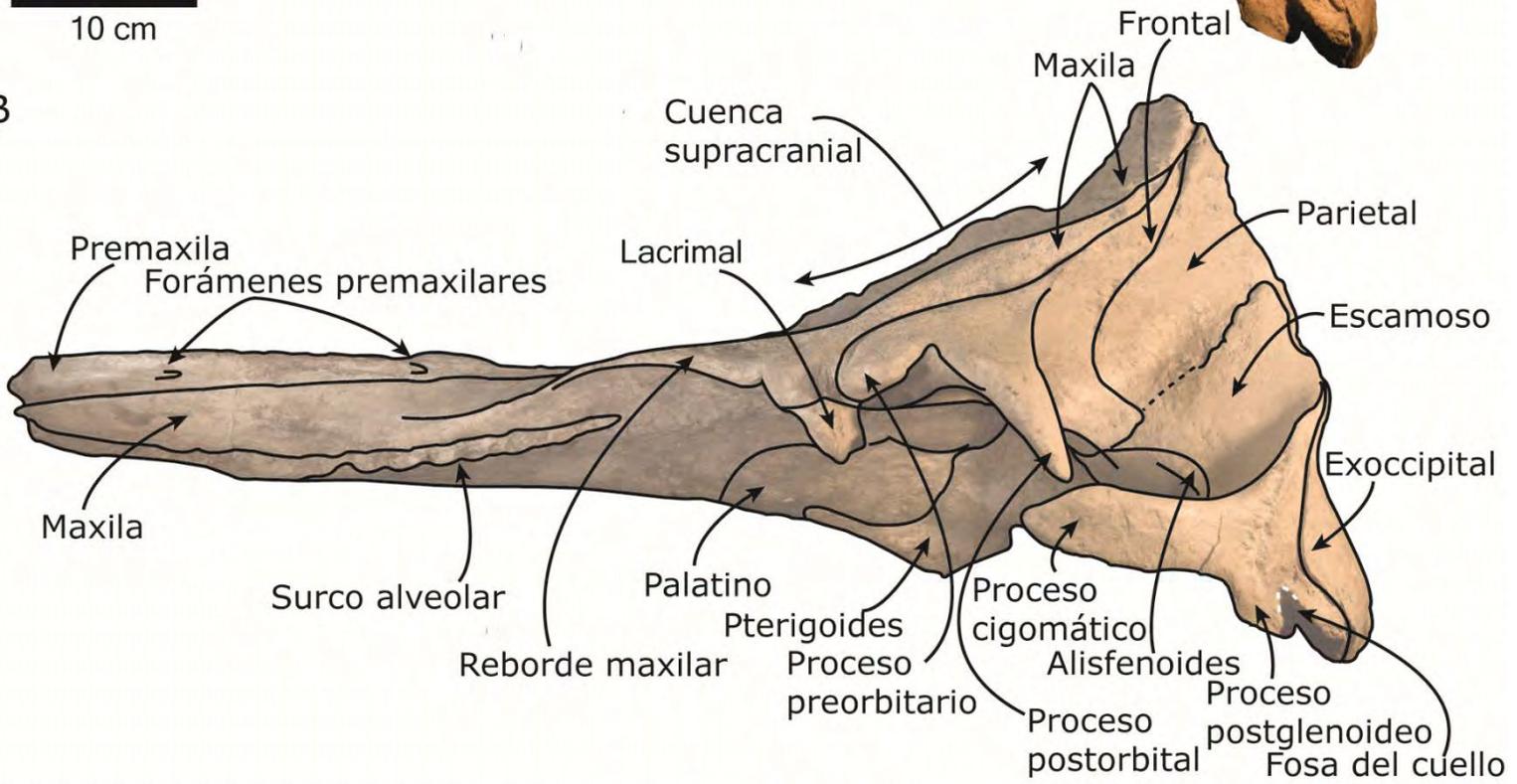


Figura 4.24: Cráneo del holotipo de *Cozzuliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-19-1). A- fotografía de la vista lateral izquierda; B- dibujo explicativo. Las líneas punteadas blancas indican depresiones naturales. Las líneas punteadas negras indican suturas dudosas.

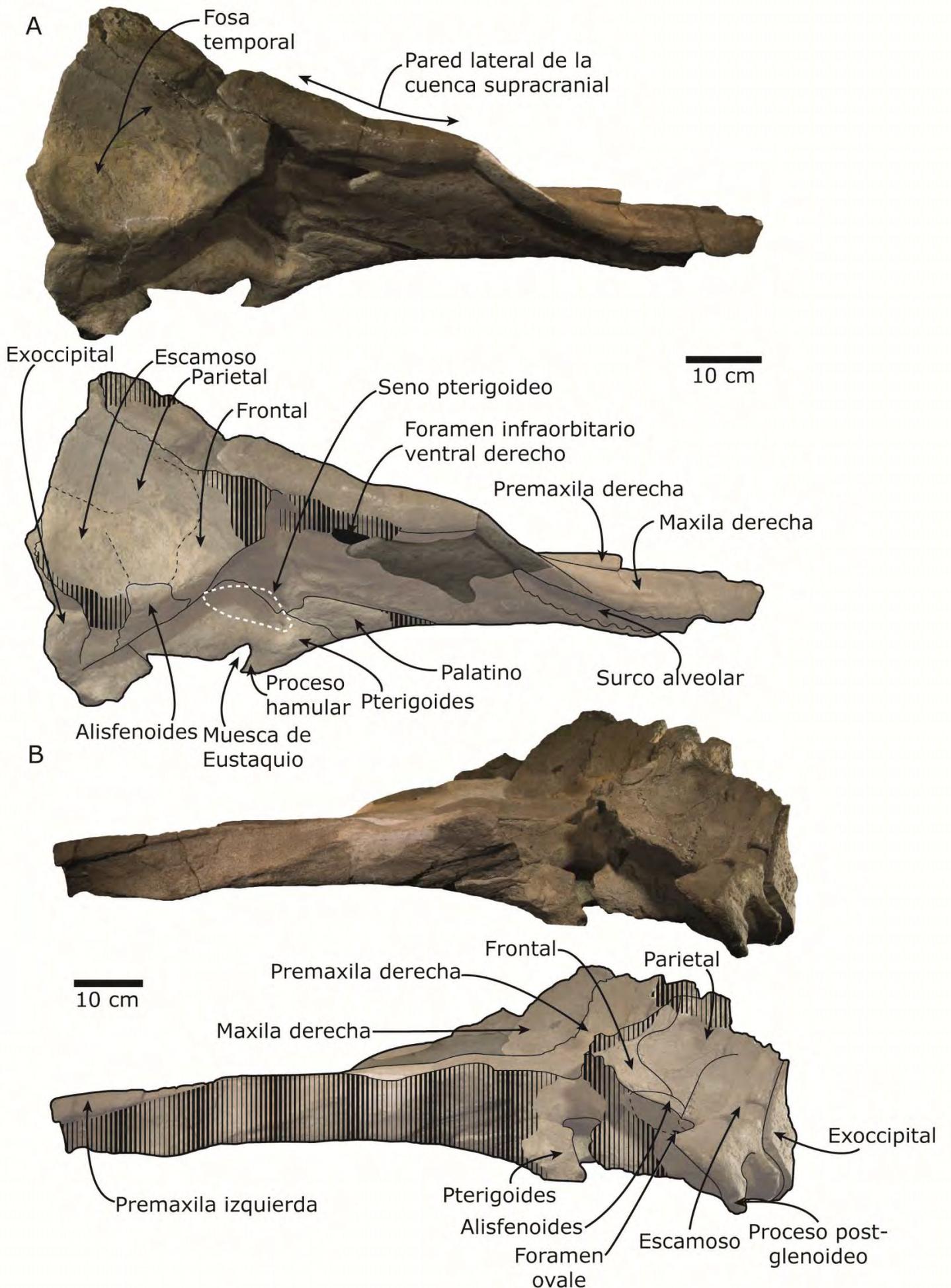


Figura 4.25: Cráneo del paratipo de *Cozzuopliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-18-1). A- fotografía de la vista lateral derecha (arriba) y su respectivo dibujo explicativo (abajo); B- fotografía de la vista lateral izquierda (arriba) y su respectivo dibujo explicativo (abajo). Las líneas punteadas negras indican suturas dudosas. Las áreas negras indican cavidades naturales. Las áreas grises indican porciones que fueron reconstruidas. Las áreas rayadas indican regiones rotas o muy erosionadas. Las líneas punteadas blancas indican depresiones naturales.

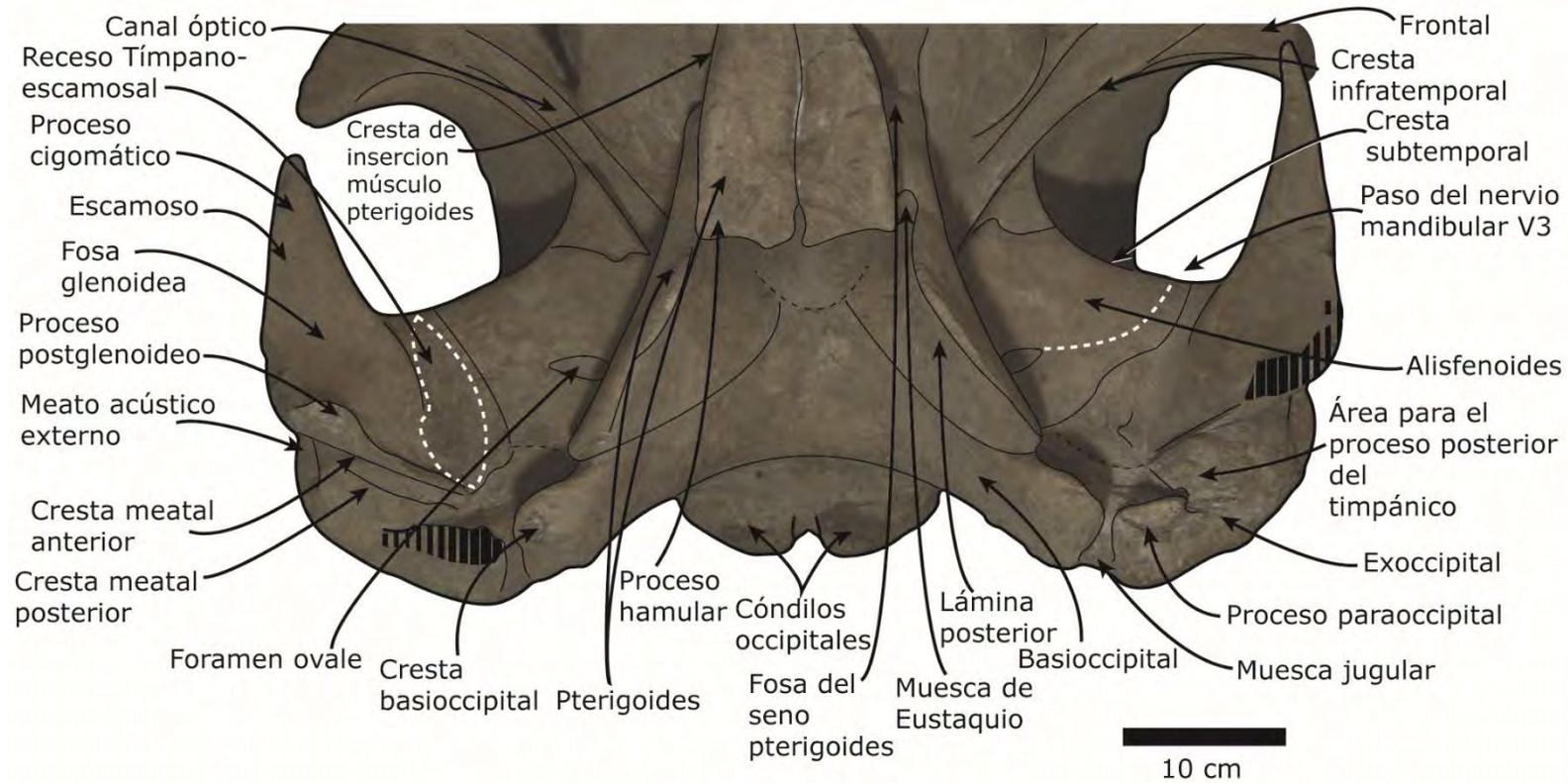


Figura 4.26: Dibujo explicativo del basicráneo del holotipo de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-19-1). Las líneas punteadas negras indican suturas dudosas. Las áreas rayadas indican regiones rotas o muy erosionadas. Las líneas punteadas blancas indican depresiones naturales.

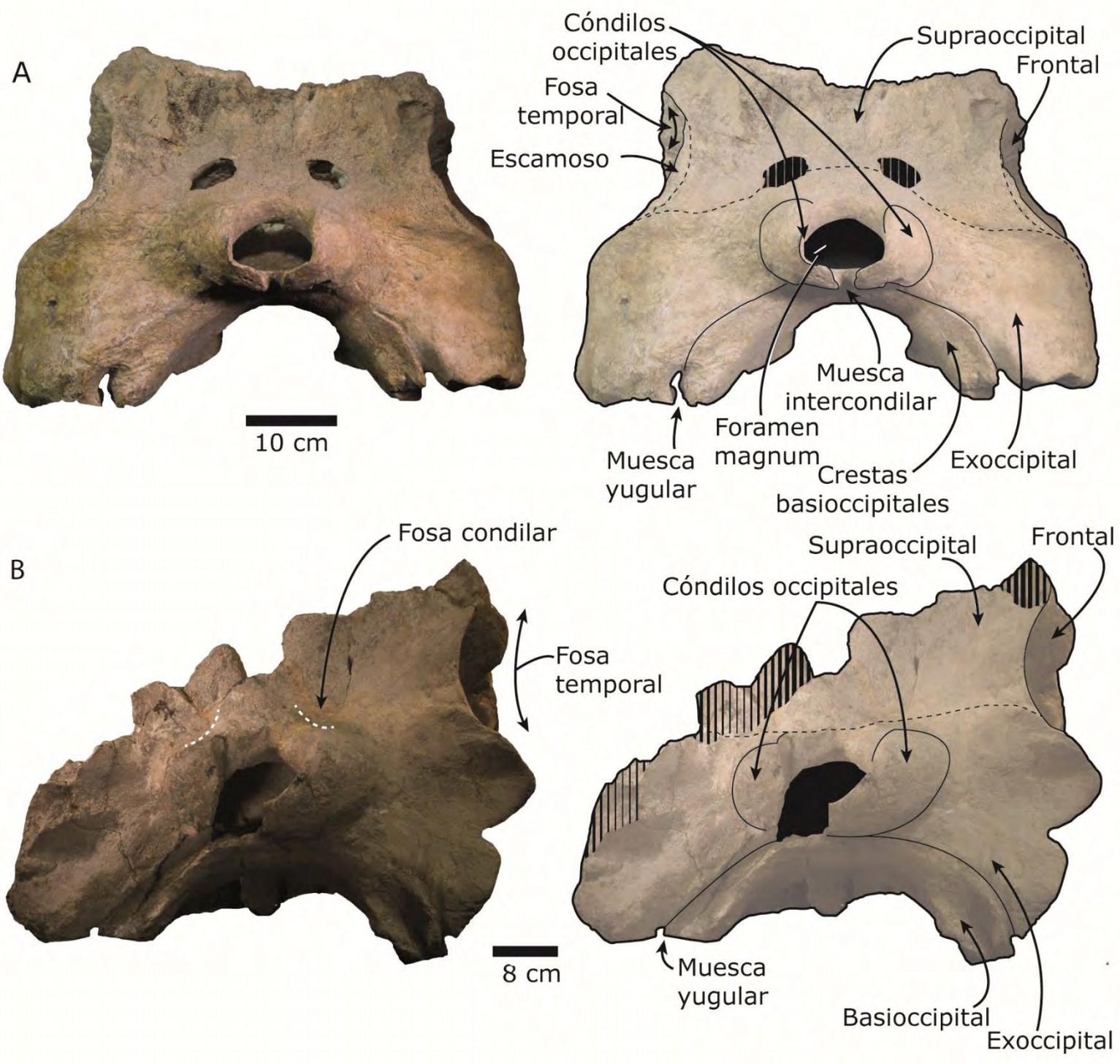


Figura 4.27: Cráneos de *Cozzuoliphyseter rionegrensis*. A- fotografía en vista posterior (izquierda) y dibujo explicativo (derecha) del holotipo (MLP 62-XII-19-1); B- fotografía en vista posterior (izquierda) y dibujo explicativo (derecha) del paratipo (MLP 62-XII-18-1). Las líneas punteadas negras indican suturas dudosas. Las áreas negras indican cavidades naturales. Las áreas rayadas indican regiones rotas o muy erosionadas.

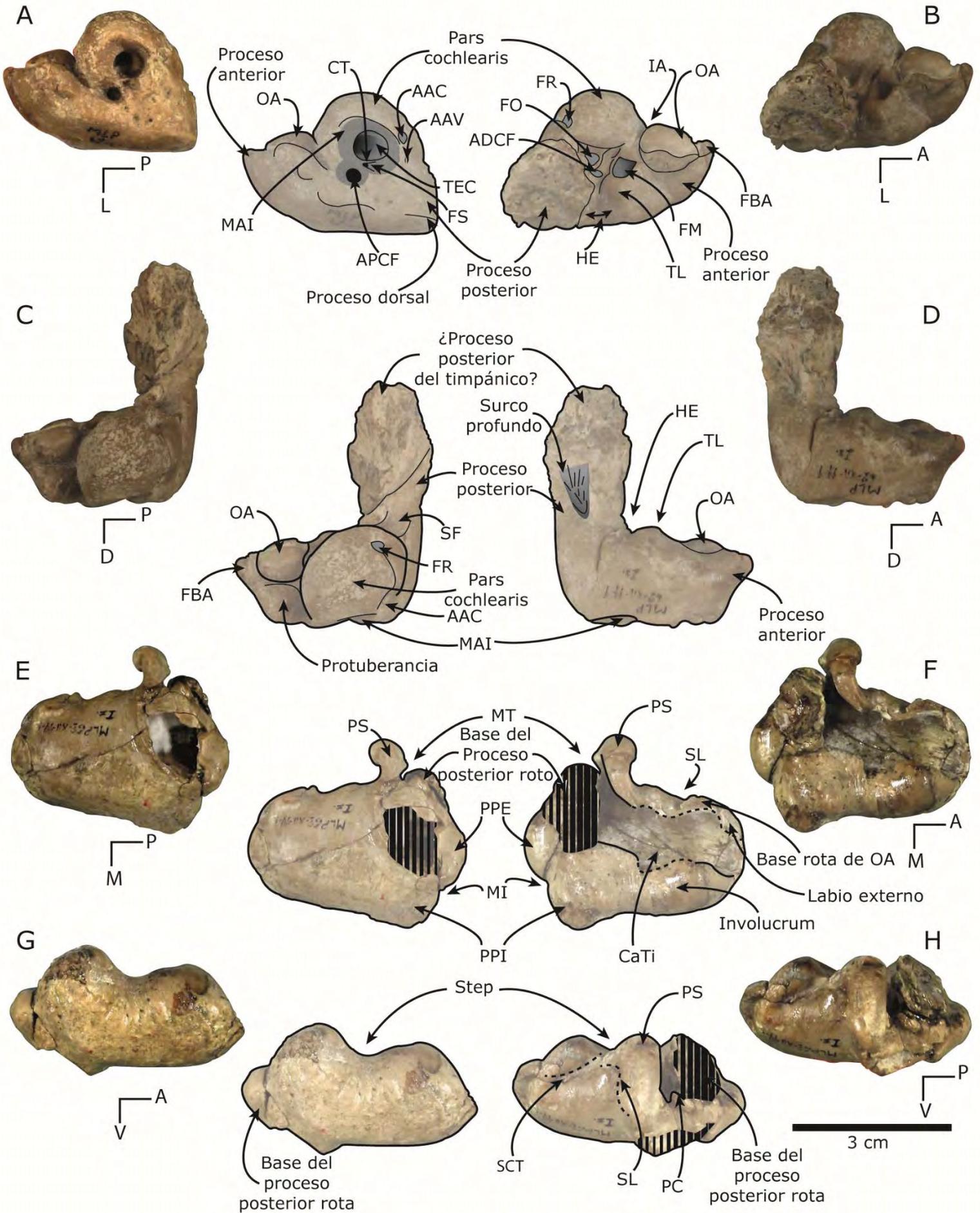


Figura 4.28: Complejo tímpano-periótico del holotipo de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-19-1), fotografías y sus respectivos dibujos explicativos. A- vista dorsal del periótico izquierdo; B- vista ventral del periótico izquierdo; C- vista medial del periótico izquierdo; D- vista lateral del periótico izquierdo; E- vista ventral de la bulla timpánica izquierda; F- vista dorsal de la bulla timpánica izquierda; G- vista medial de la bulla timpánica izquierda; H- vista lateral de la bulla timpánica izquierda. A: anterior; AAC: apertura del acueducto coclear; AAV: apertura del acueducto vestibular; ADCF: apertura distal del canal facial; APCF: apertura proximal del canal facial; CT: cresta transversa; CaTi: cavidad timpánica; D: dorsal; FM: fosa malear; FO: fenestra ovalis; FR: fenestra rotunda; FS: foramen singulare; HE: hiato epitimpánico; IA: incisura anterior; L: lateral; M: medial; MAI: meato auditivo interno; MI: muesca interprominencial; MT: muesca timpánica; OA: osículo accesorio; P: posterior; PC: proceso cónico; ; PPE: prominencia posterior externa; PPI; prominencia posterior interna; PS: proceso sigmoideo; SCT: surco para la cuerda timpánica; SF: surco facial; SL: surco lateral; TEC: tracto espiral cribiforme; TL: tuberosidad lateral; V: ventral. Fotos cortesía de M. A. Cozzuol.

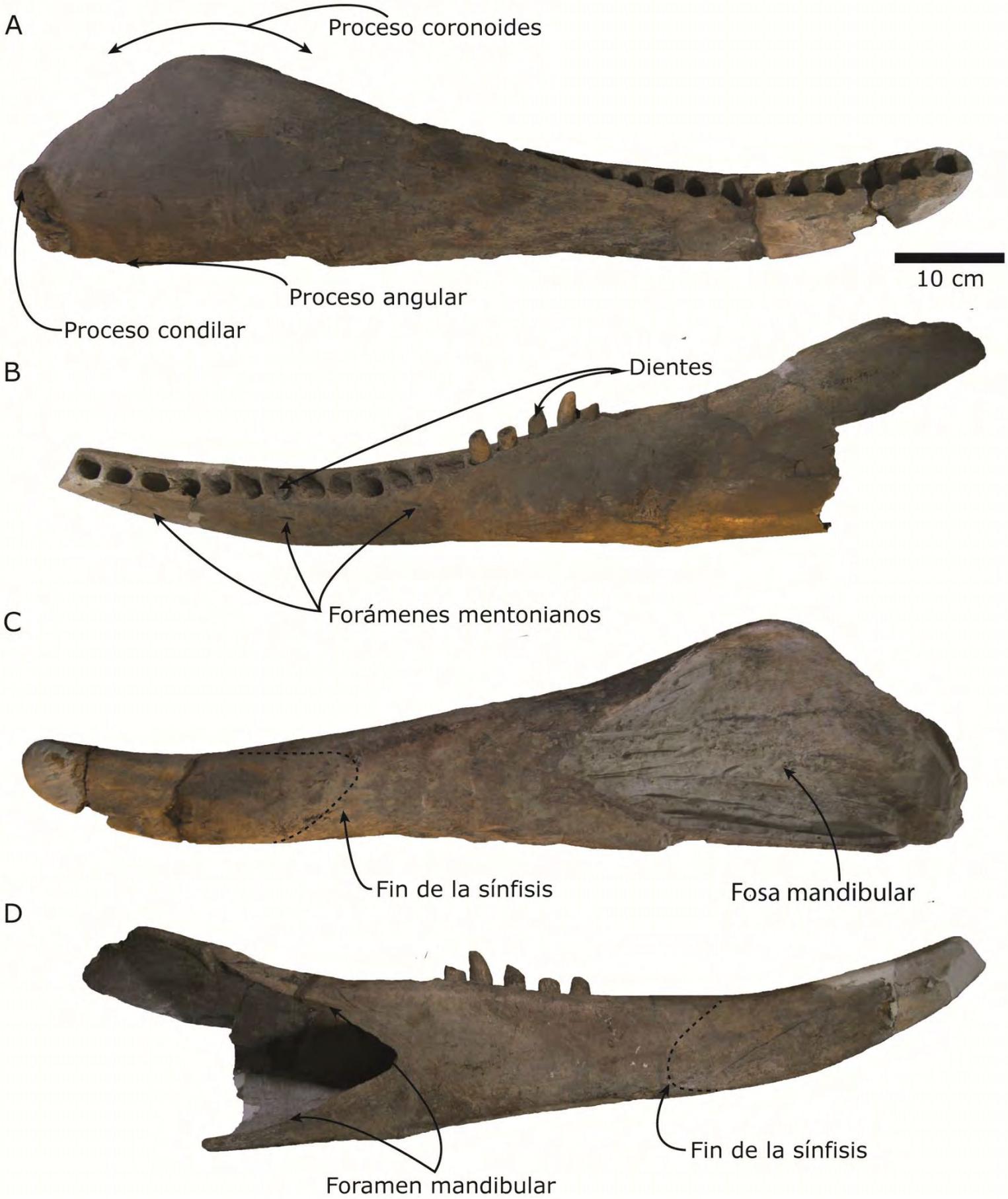
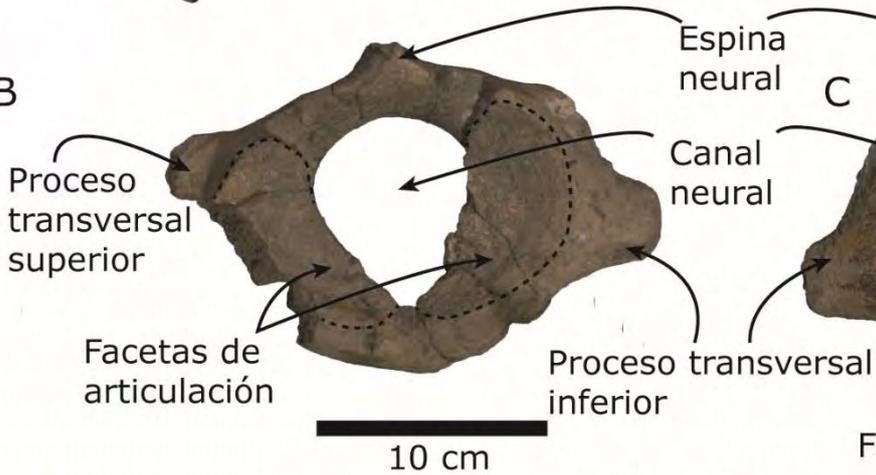


Figura 4.29: Mandíbula del holotipo de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-19-1). A- dentario derecho en vista lateral; B- dentario izquierdo en vista lateral; C- dentario derecho en vista medial; D- dentario izquierdo en vista medial.

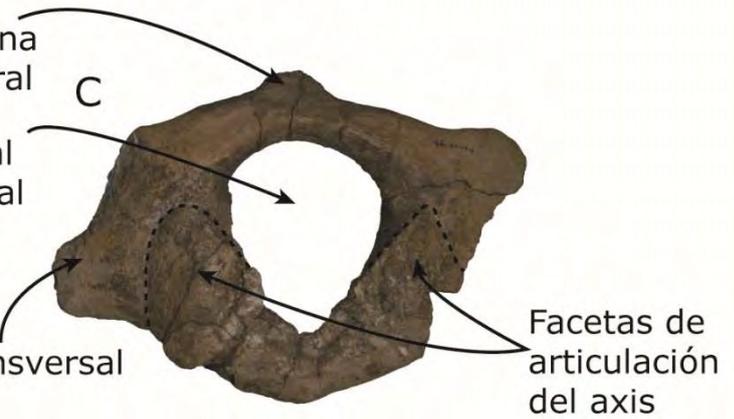
A



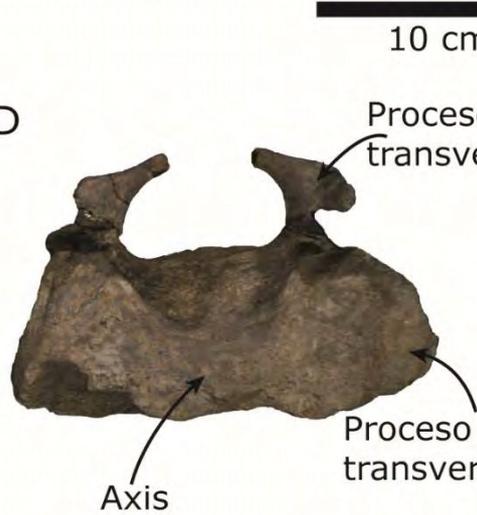
B



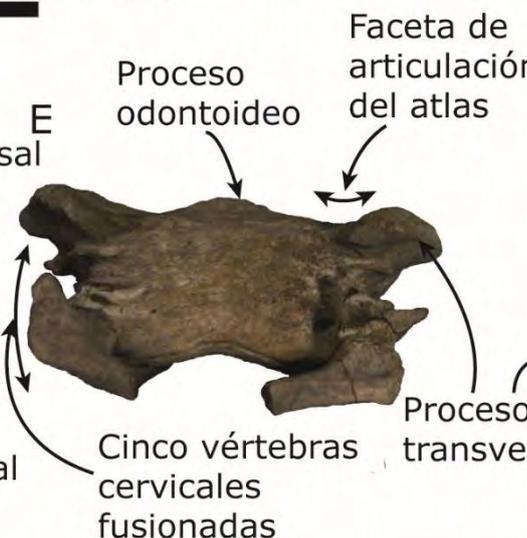
C



D



E



F

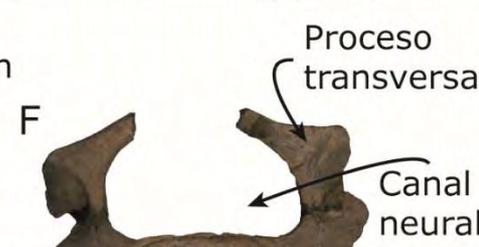


Figura 4.30: Holotipo de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-19-1). A- mandíbula en vista dorsal; B- atlas en vista anterior; C- atlas en vista posterior; D- axis fusionado con las restantes vértebras cervicales en vista anterior; E- axis fusionado con las restantes vértebras cervicales en vista dorsal; F- vista posterior de la séptima vértebra cervical fusionada al resto de las vértebras cervicales.

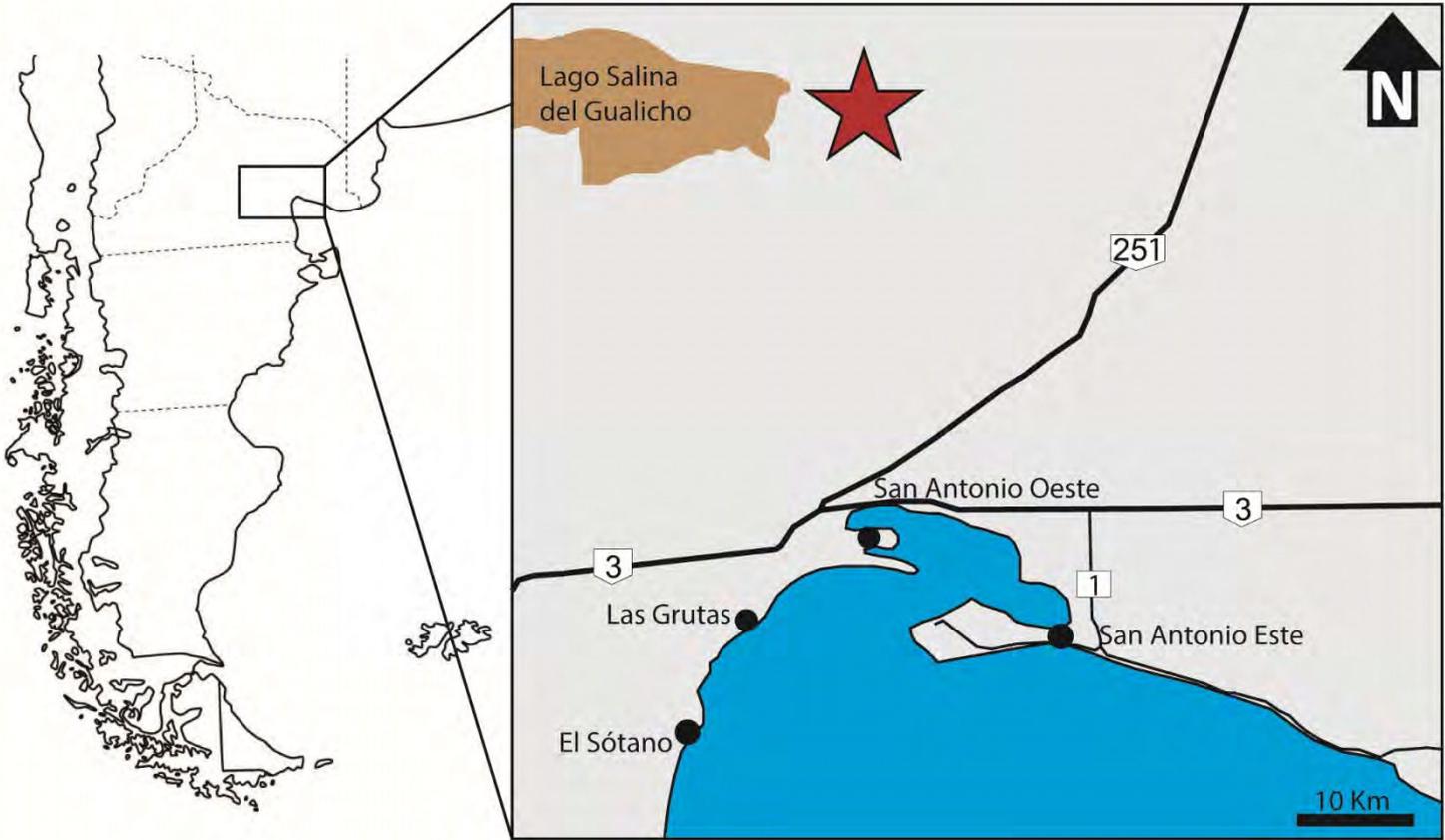


Figura 4.31: Mapa que indica el área de estudio y la localidad (estrella roja) de la que los especímenes fueron colectados.

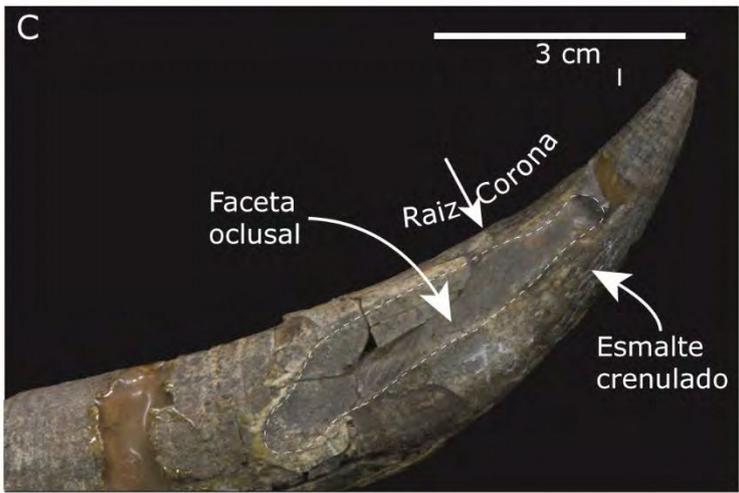
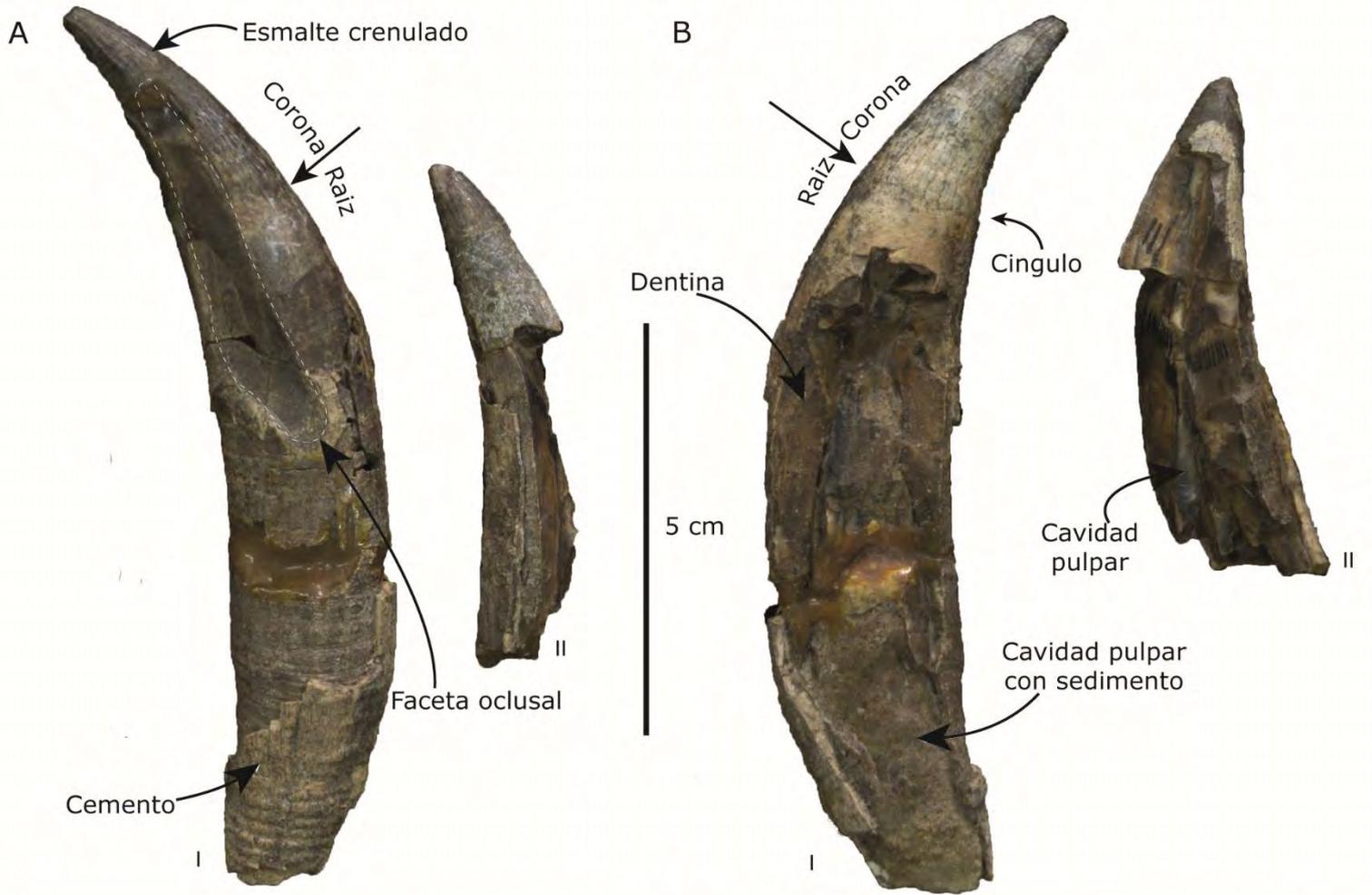


Figura 4.32: Dientes del cachalote Physeteroidea indet. previamente descrito como "*Preaulophyseter gualichensis*" por Caviglia y Jorge 1980 (MLP 76-IX-5-1) proveniente del Mioceno de la formación Gran Bajo del Gualicho. A- vista labial; B- vista lingual; C- detalle de la corona; D- detalle del esmalte. I y II hacen referencia a los dos dientes aislados fragmentarios, el mejor y el peor preservados, respectivamente.

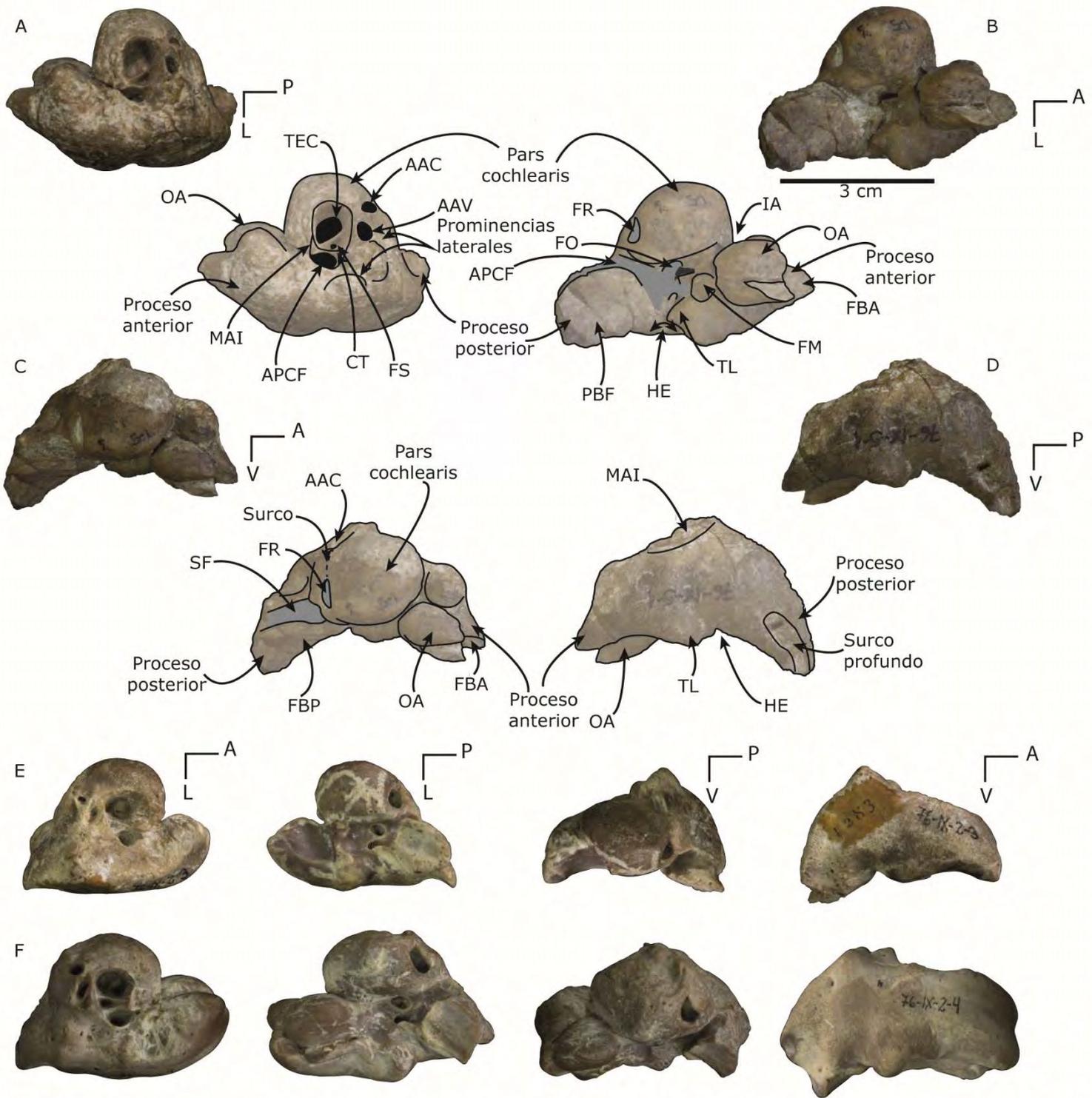


Figura 4.33: Physeteroidea Indet. A- fotografía y dibujo explicativo del periótico izquierdo del *nomen dubium* “*Preaulophyseter gualichensis*” (MLP 76-IX-5-1) en vista dorsal; B- fotografía y dibujo explicativo vista ventral de MLP 76-IX-5-1; C- fotografía y dibujo explicativo vista medial de MLP 76-IX-5-1; D- fotografía y dibujo explicativo vista lateral de MLP 76-IX-5-1; E- fotografía del periótico derecho aislado MLP 76-IX-2-3 en vista dorsal, ventral, medial y lateral (de izquierda a derecha); F- fotografía del periótico derecho aislado MLP 76-IX-2-4 en vista dorsal, ventral, medial y lateral (de izquierda a derecha). A: anterior; AAC: apertura del acueducto coclear; AAV: apertura del acueducto vestibular; APCF: apertura proximal del canal facial (nervio VII); FBA: faceta bullar anterior; FBP: faceta bullar posterior; FM: fosa malar; FO: fenestra ovalis; FR: fenestra rotunda; HE: hiato epitimpánico; IA: incisura anterior; L: lateral; MAI: meato auditivo interno; OA: osículo accesorio; P: posterior; SF: surco facial; TEC: tracto espiral cribiforme (nervio VIII); TL: tuberosidad lateral; V: ventral.

CAPÍTULO 5: ANÁLISIS FILOGENÉTICOS



Elena Oneill

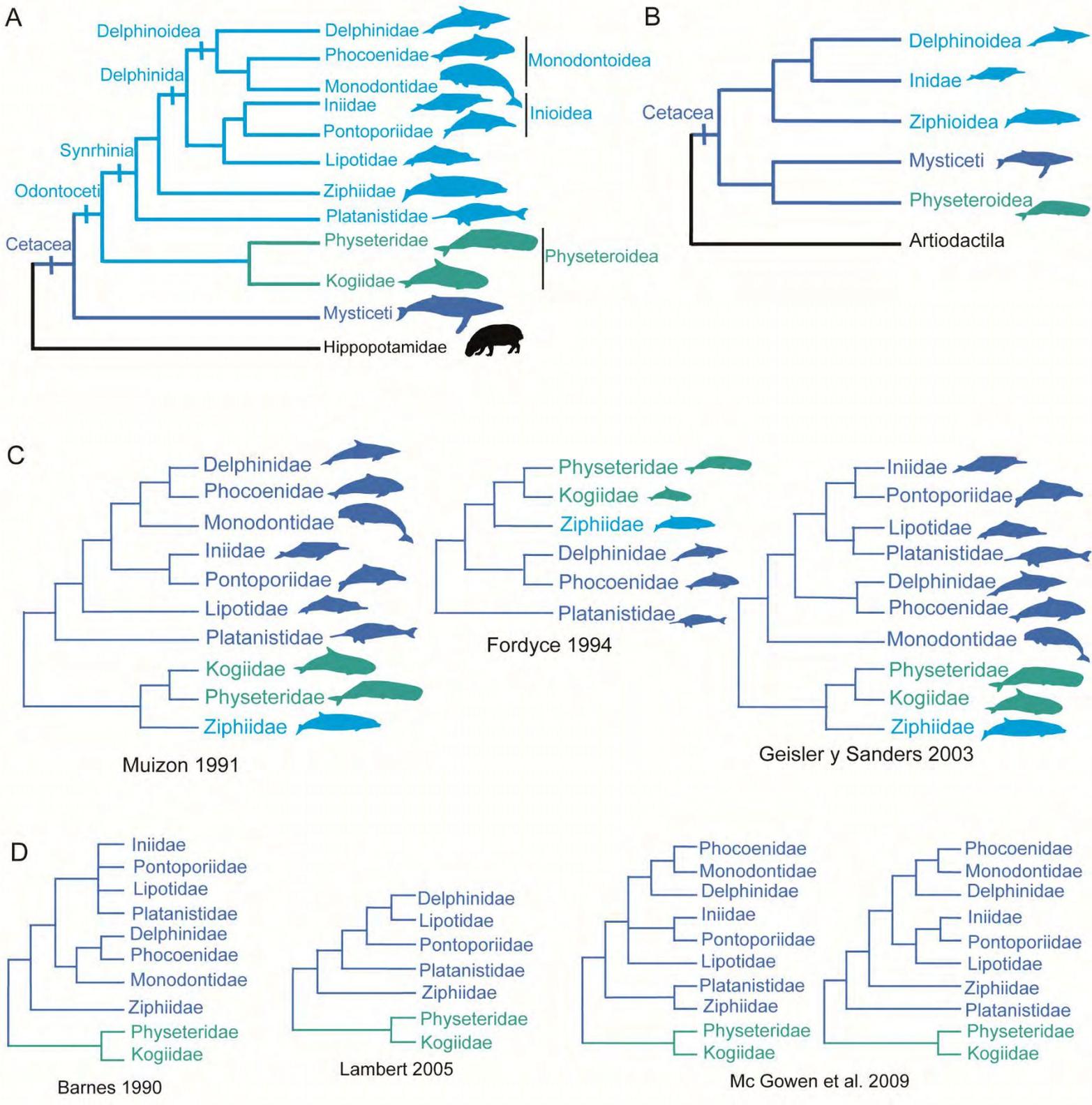


Figura 5.1: A- cladograma esquemático en donde se muestra la monofilia de los Odontoceti (basado en Geisler et al. 2011); B- cladograma esquemático que señala la propuesta de Milinkovitch et al. (1993, 1994) en la cual los Physeteroidea conformarían el grupo hermano de los Mysticeti, convirtiendo a los Odontoceti en un grupo parafilético (basado en Milinkovitch 1995); C- cladogramas esquemáticos que indican los diferentes análisis en los que los Physeteroidea se han recuperado como el grupo hermano de los Ziphiidae; D- cladogramas esquemáticos en donde se muestra a los Physeteroidea como el grupo más basal de los odontocetos.

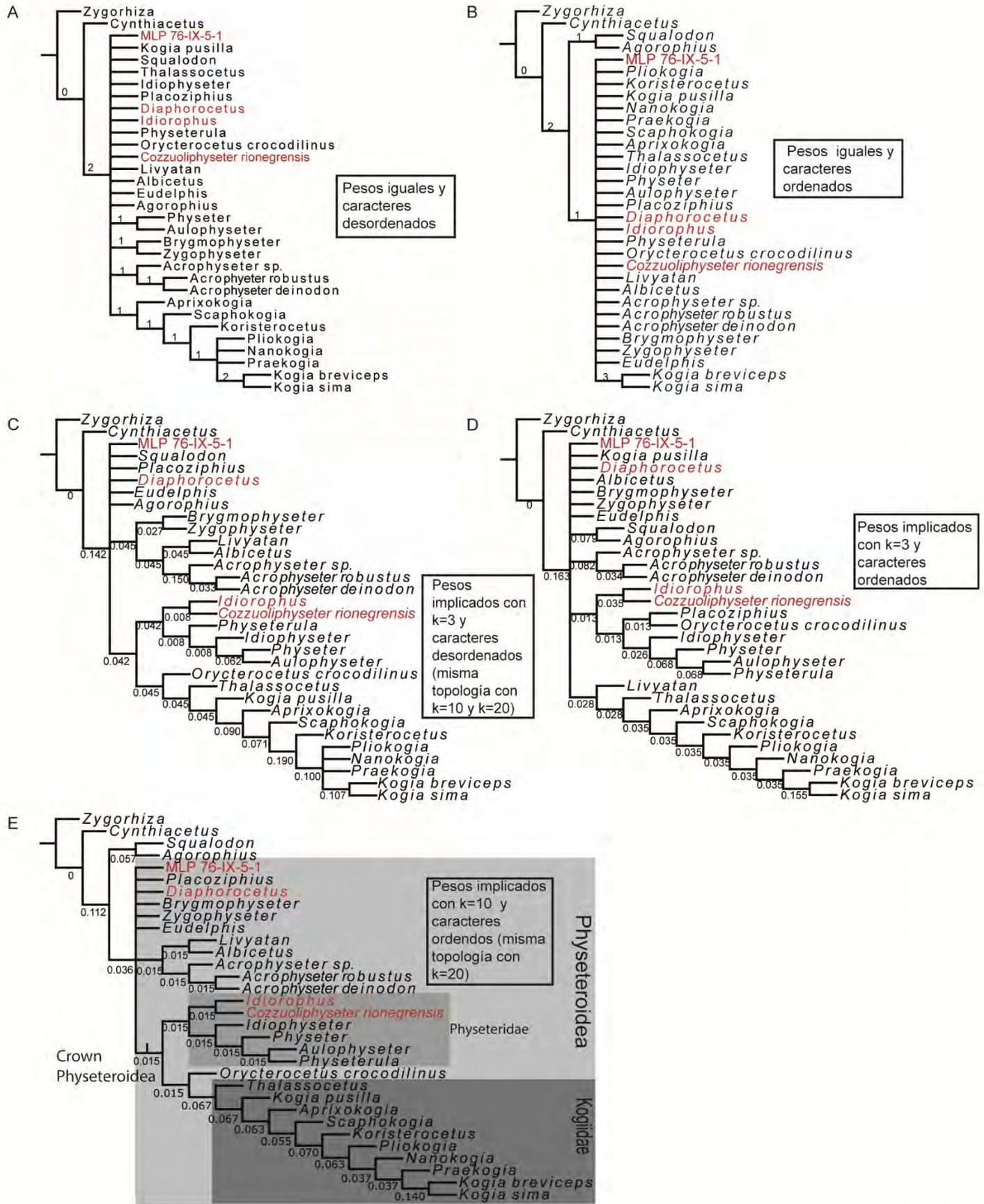


Figura 5.2: Resultados de la primera ronda de análisis cladísticos en los que el taxón MLP 76-IX-5-1 (*Preaulophyseter gualichensis*) fue incluido. A- árbol de consenso estricto resultante de la búsqueda tradicional bajo pesos iguales y caracteres desordenados; B- árbol de consenso estricto resultante de la búsqueda tradicional bajo pesos iguales y caracteres ordenados; C- árbol de consenso estricto resultante de la búsqueda tradicional bajo pesos implicados (k=3) y caracteres desordenados (misma topología para k=10 y k=20); D- Árbol de consenso estricto resultante de la búsqueda tradicional bajo pesos implicados (k=3) y caracteres ordenados; E- Árbol de consenso estricto resultante de la búsqueda tradicional bajo pesos implicados (k=10) y caracteres ordenados (misma topología para k=20). Los números asociados a las ramas indican los valores de Bremer.

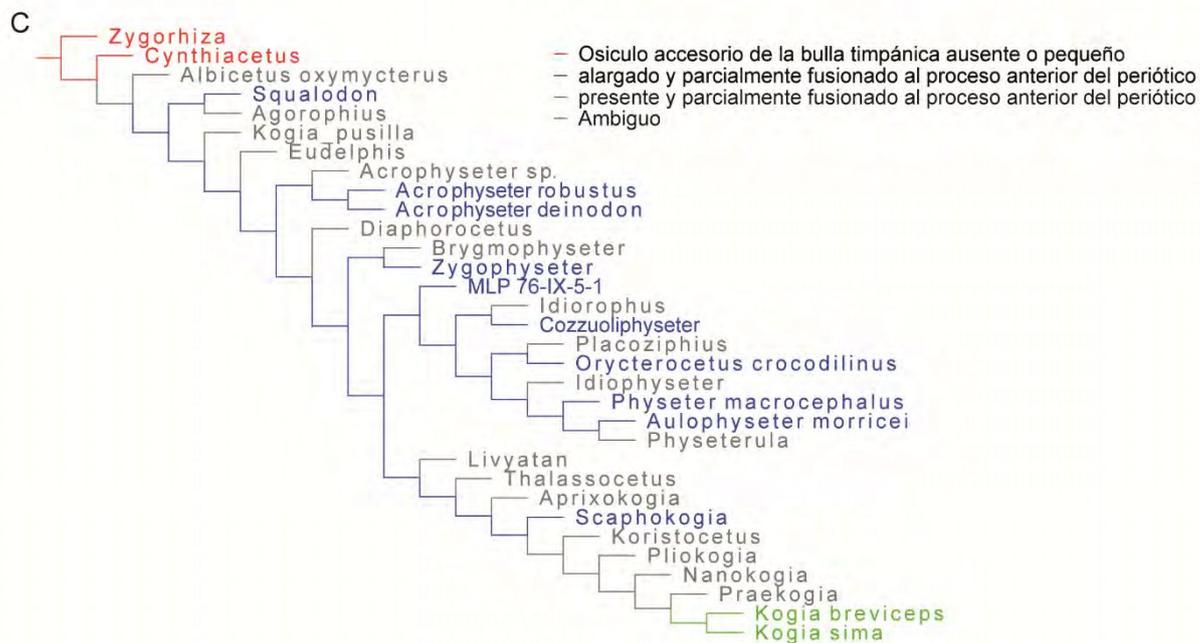
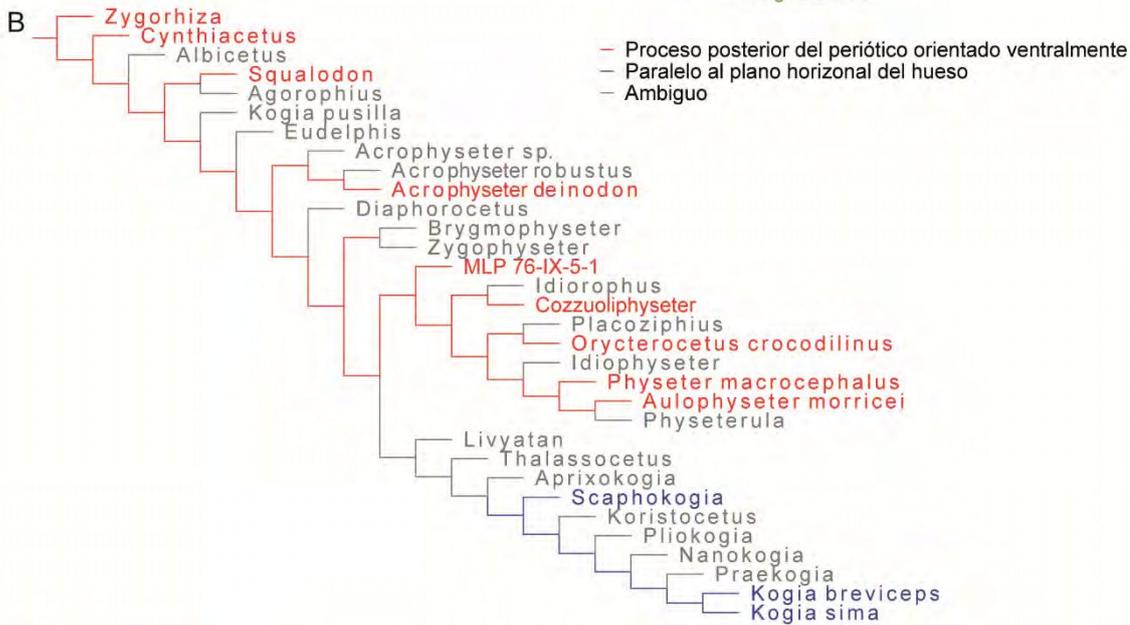
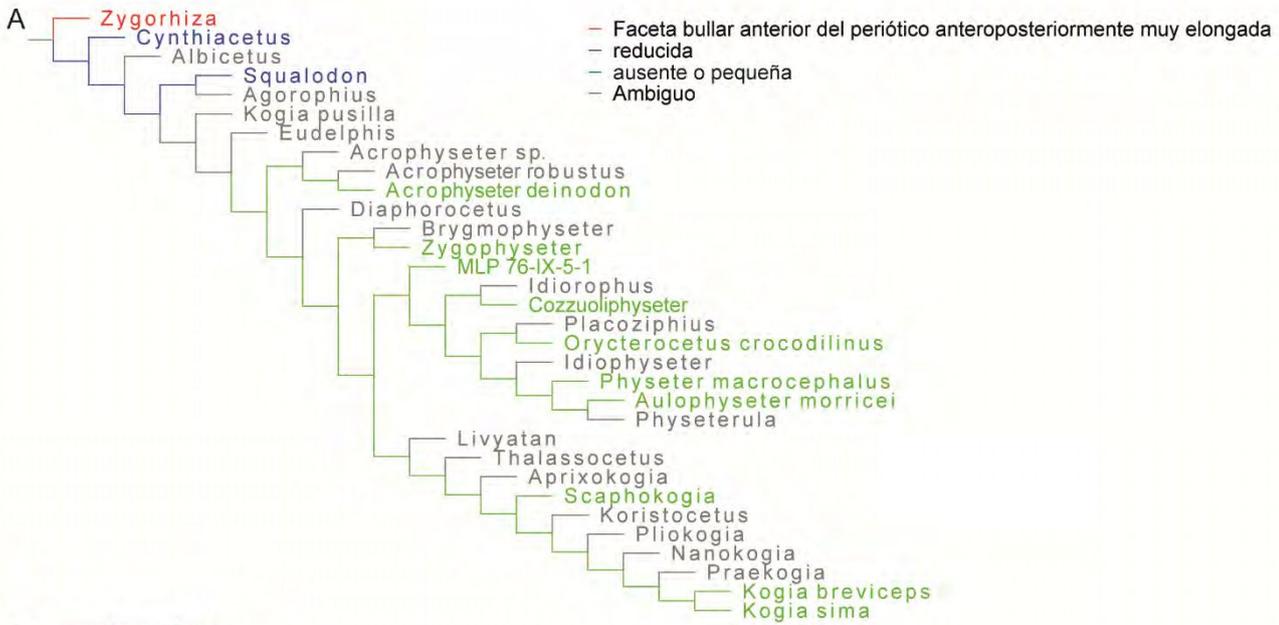


Figura 5.3: Mapeo de los caracteres del complejo tímpano-periótico en los fiseteroideos, sobre una hipótesis filogenética obtenida bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados (primera ronda de análisis). A- carácter 33 (faceta bullar anterior del periótico); B- carácter 34 (extensión posterior del proceso posterior del periótico); C- carácter 35 (osículo accesorio de la bulla timpánica)

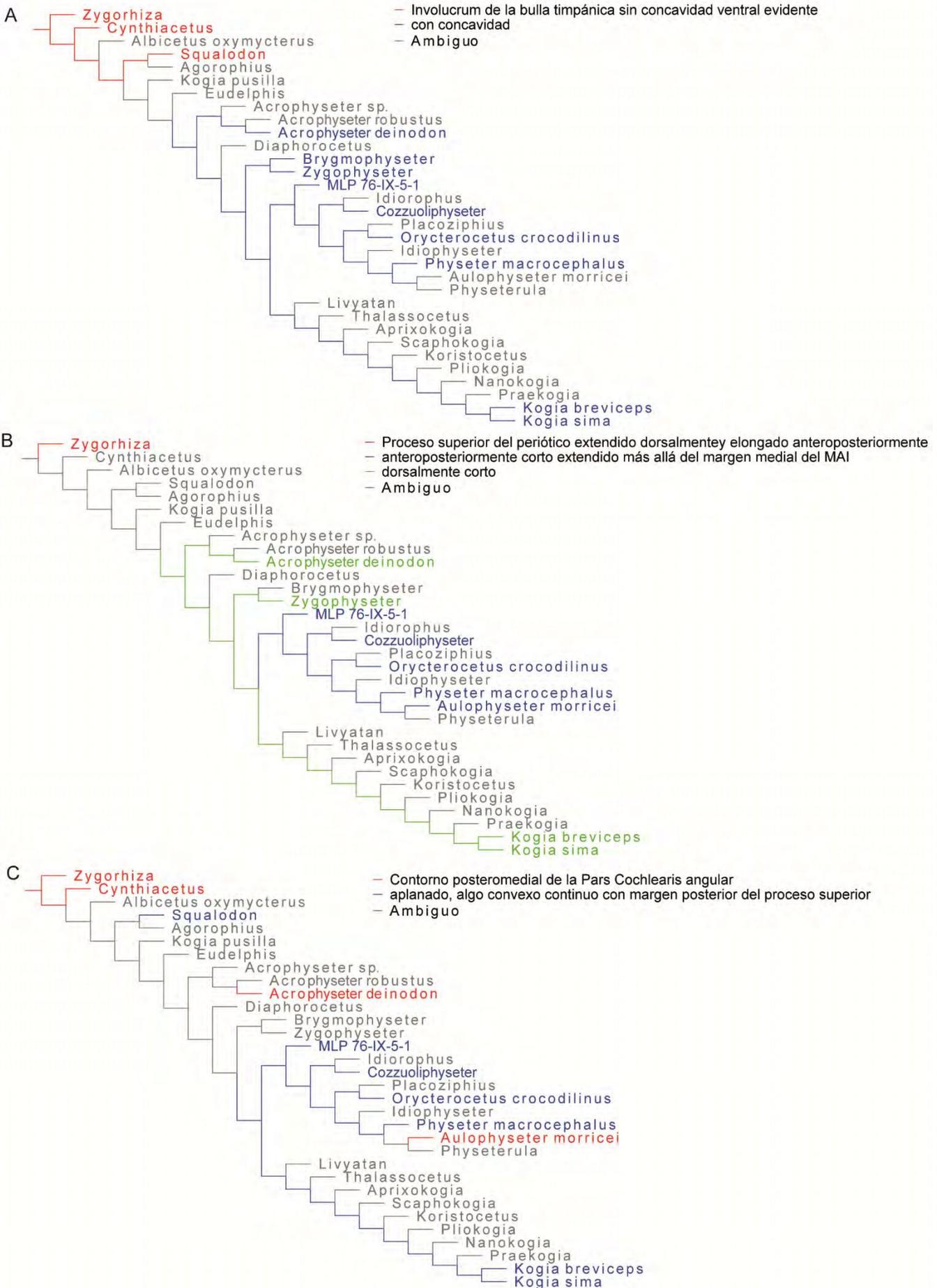


Figura 5.4: Mapeo de los caracteres del complejo tímpano-periótico en los fiseteroideos, sobre una hipótesis filogenética obtenida bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados (primera ronda de análisis). A- carácter 36 (Involucrum de la bulla timpánica con concavidad ventral evidente); B- carácter 49 (proceso superior del periótico); C- carácter 50 (contorno posteromedial de la pars cochlearis)

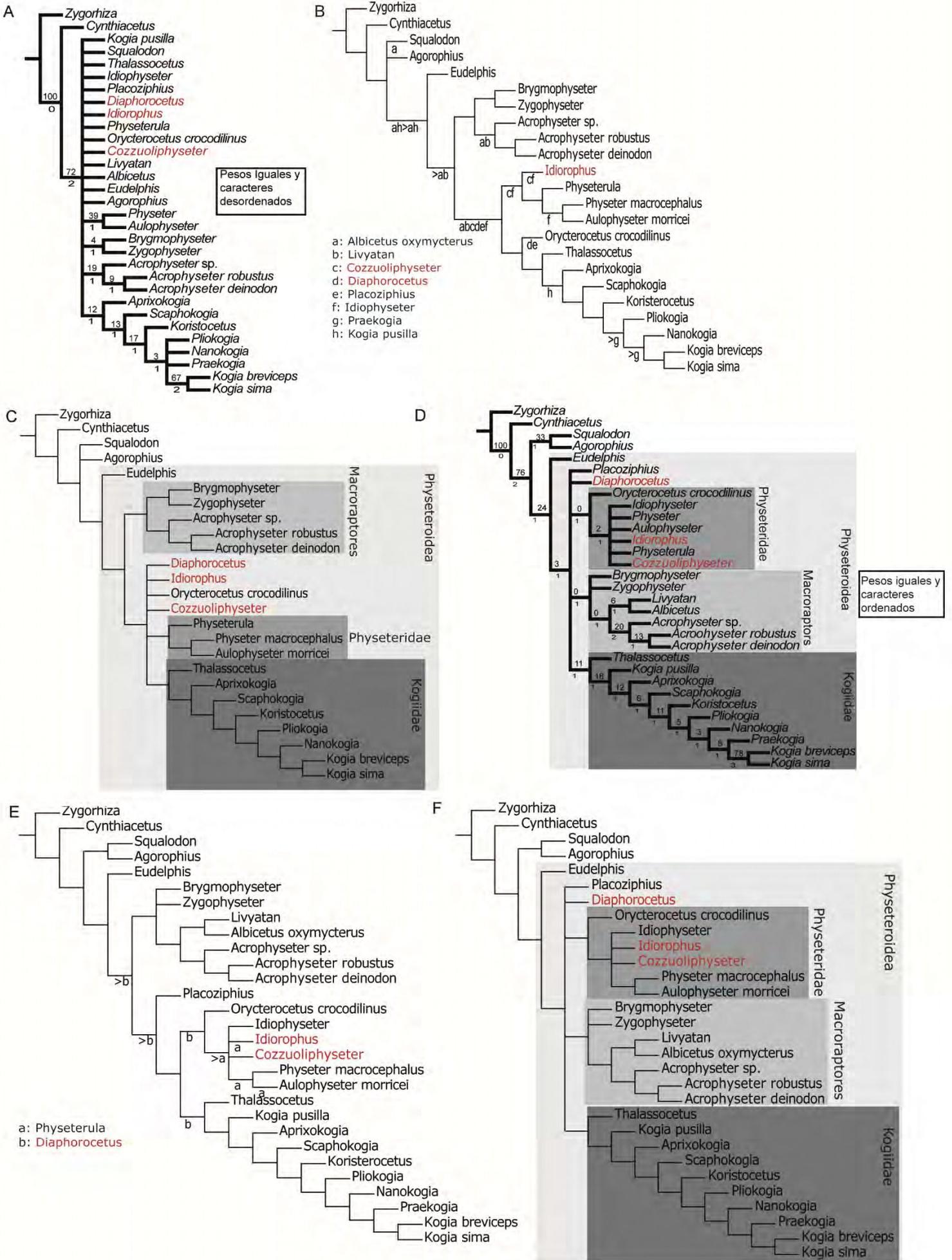


Figura 5.5: Resultados de la segunda ronda de análisis cladísticos en los que el taxon MLP 76-IX-5-1 (*Preaulophyseter gualichensis*) ha sido inactivado. A- árbol de consenso estricto resultante del análisis bajo pesos iguales y caracteres desordenados; B- cladograma que indica las posiciones alternativas de los taxones detectados como inestables por el procedimiento IterPCR en el análisis bajo pesos iguales y caracteres desordenados; C- árbol de consenso estricto reducido bajo pesos iguales y caracteres desordenados; D- árbol de consenso estricto resultante del análisis bajo pesos iguales y caracteres ordenados; E- cladograma que indica las posiciones alternativas de los taxones detectados como inestables por el procedimiento IterPCR en el análisis bajo pesos iguales y caracteres ordenados; F- árbol de consenso estricto reducido bajo pesos iguales y caracteres ordenados.

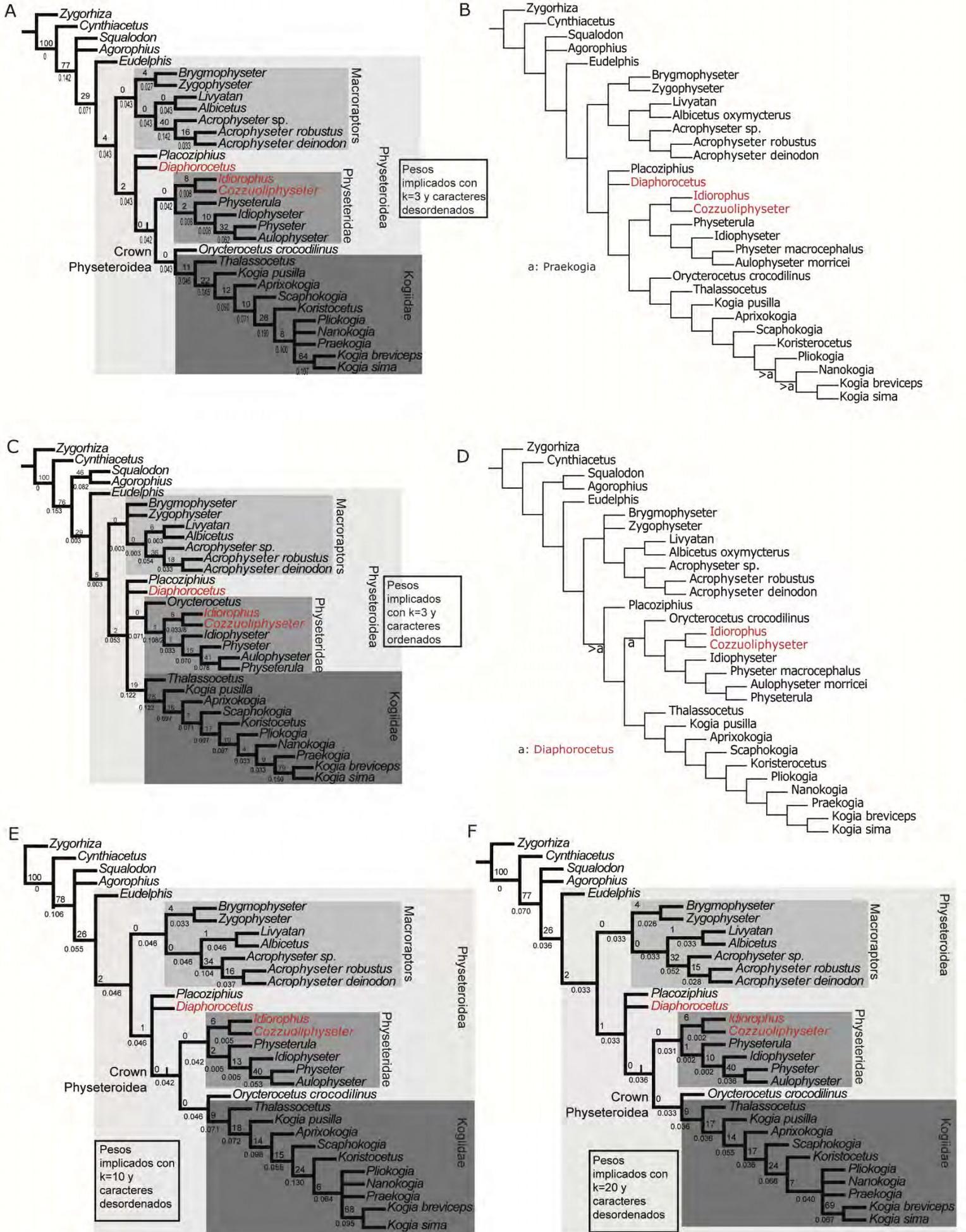


Figura 5.6: A- árbol de consenso estricto resultante del análisis bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres desordenados; B- consenso estricto reducido con las posiciones alternativas del taxon detectado como inestable por el procedimiento IterPCR en el análisis bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres desordenados; C- árbol de consenso estricto resultante del análisis bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados; D- consenso estricto reducido con las posiciones alternativas del taxon detectado como inestable por el procedimiento IterPCR en el análisis bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados; E- árbol de consenso estricto resultante del análisis bajo pesos implicados ($k=10$) y caracteres desordenados; F- árbol de consenso estricto resultante del análisis bajo pesos implicados ($k=20$) y caracteres desordenados. Los números asociados a las ramas son: valores de Bootstrap (arriba) y valores de Bremer (abajo).

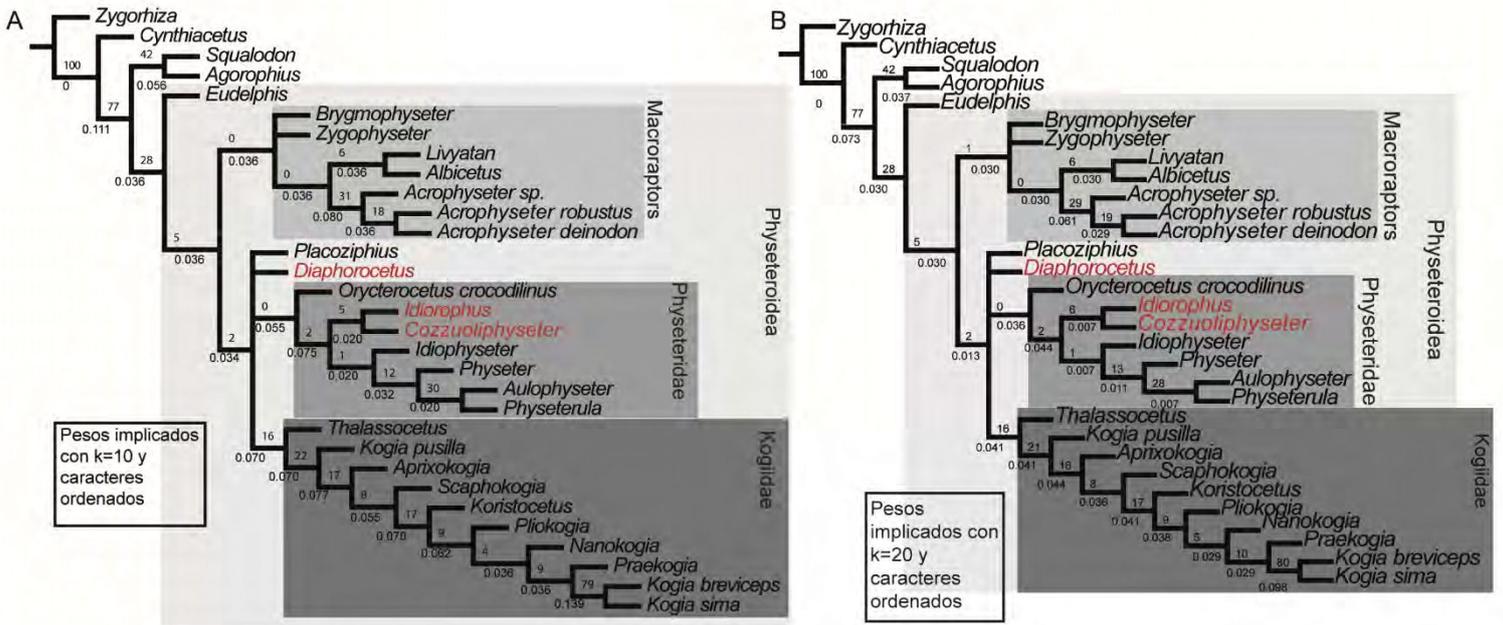


Figura 5.7: A- árbol de consenso estricto resultante del análisis bajo pesos implicados (k=10) y caracteres ordenados; B- árbol de consenso estricto resultante del análisis bajo pesos implicados (k=20) y caracteres ordenados. Los números asociados a las ramas son: valores de Bootstrap (arriba) y valores de Bremer (abajo).

A

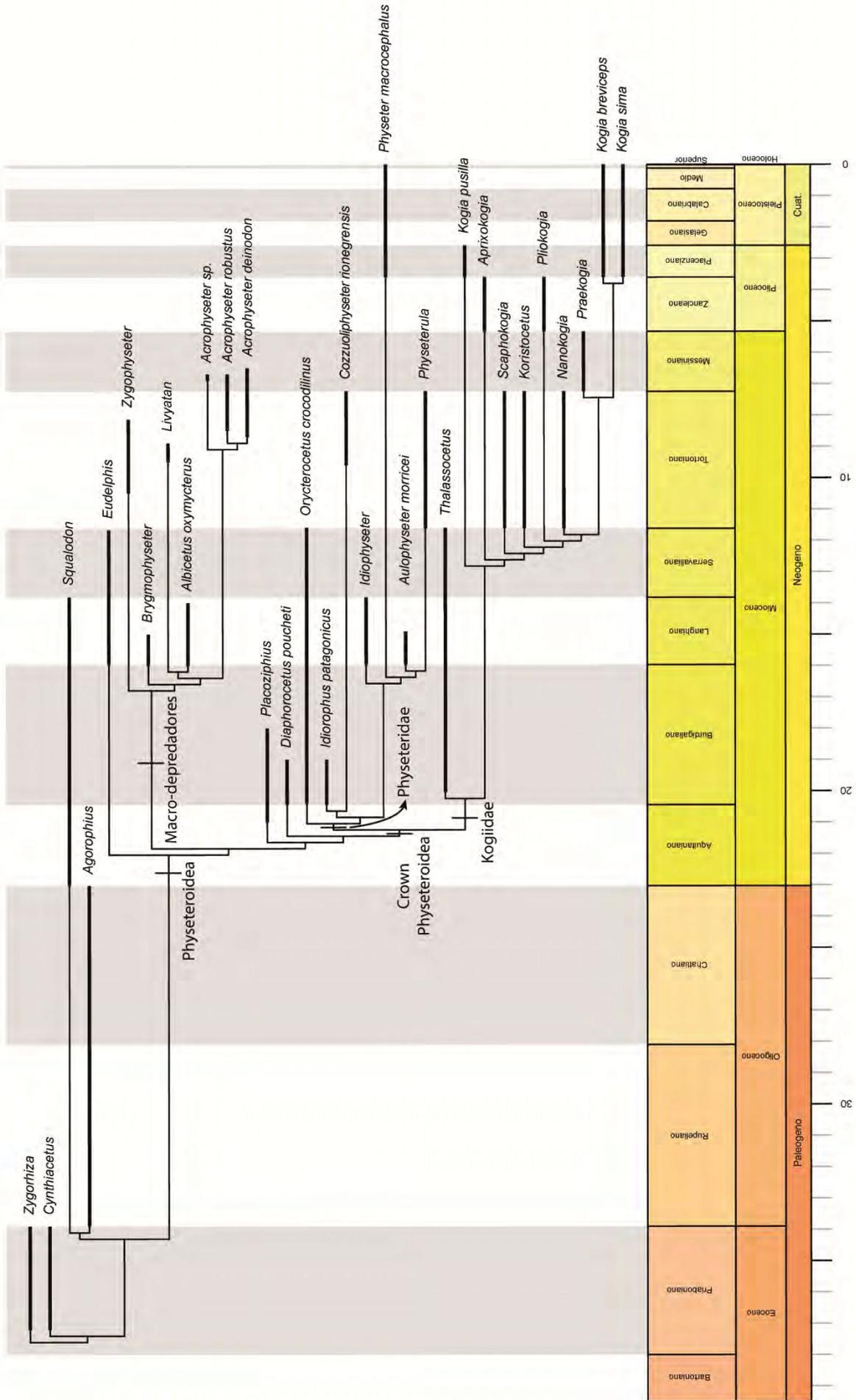


Figura 5.8: Árboles más parsimoniosos calibrados obtenidos en el análisis cladístico bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados. En A *Diaphorocetus* se recupera como el taxon hermano al Crown Physeteroidea. En B *Diaphorocetus* se recupera como el taxon más basal dentro de Physeteridae.



Figura 5.9: Ilustración comparativa entre dientes de fiseteroideos no-kógidos del Mioceno A-F. A- dientes aislados de: *Orycterocetus crocodilinus* (USNM 22926 Cope 1867), formación Calvert entre Maryland y Virginia, EE. UU; B- *Acrophyseter* sp. (MUSM 2182), formación Pisco, Cerro los Quesos, Perú (modificado de Lambert et al. 2016); C- *Zygophyseter varolai* (MAUL 229/1), formación Pietra Leccese, Cisterna Quarry, Italia (modificado de Bianucci y Landini 2006); D- Physeteroidea Indet. (MLP 76-IX-5-1), formación Gran Bajo del Gualicho, Rio Negro, Argentina; E- *Livyatan melvillei* (MUSM 1676), formación Pisco, Cerro Colorado, Perú (modificado de Lambert et al. 2016); F- cachalote gigante actual *Physeter macrocephalus* (MACN 29768; modificado de Pérez et al. 2011); G- diente maxilar de *Eudelphis mortezelensis* (IRSNB M523), formación Berchem, Antwerp, Bélgica (modificado de Lambert 2008); H- diente mandibular de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-2), formación Gaiman, Chubut, Argentina; I- diente mandibular de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-19-1), formación Gran Bajo del Gualicho, Rio Negro, Argentina; J- diente mandibular de *Physeterula dubusi* (IRSNB M527), Antwerp, Bélgica (modificado de Lambert 2008).

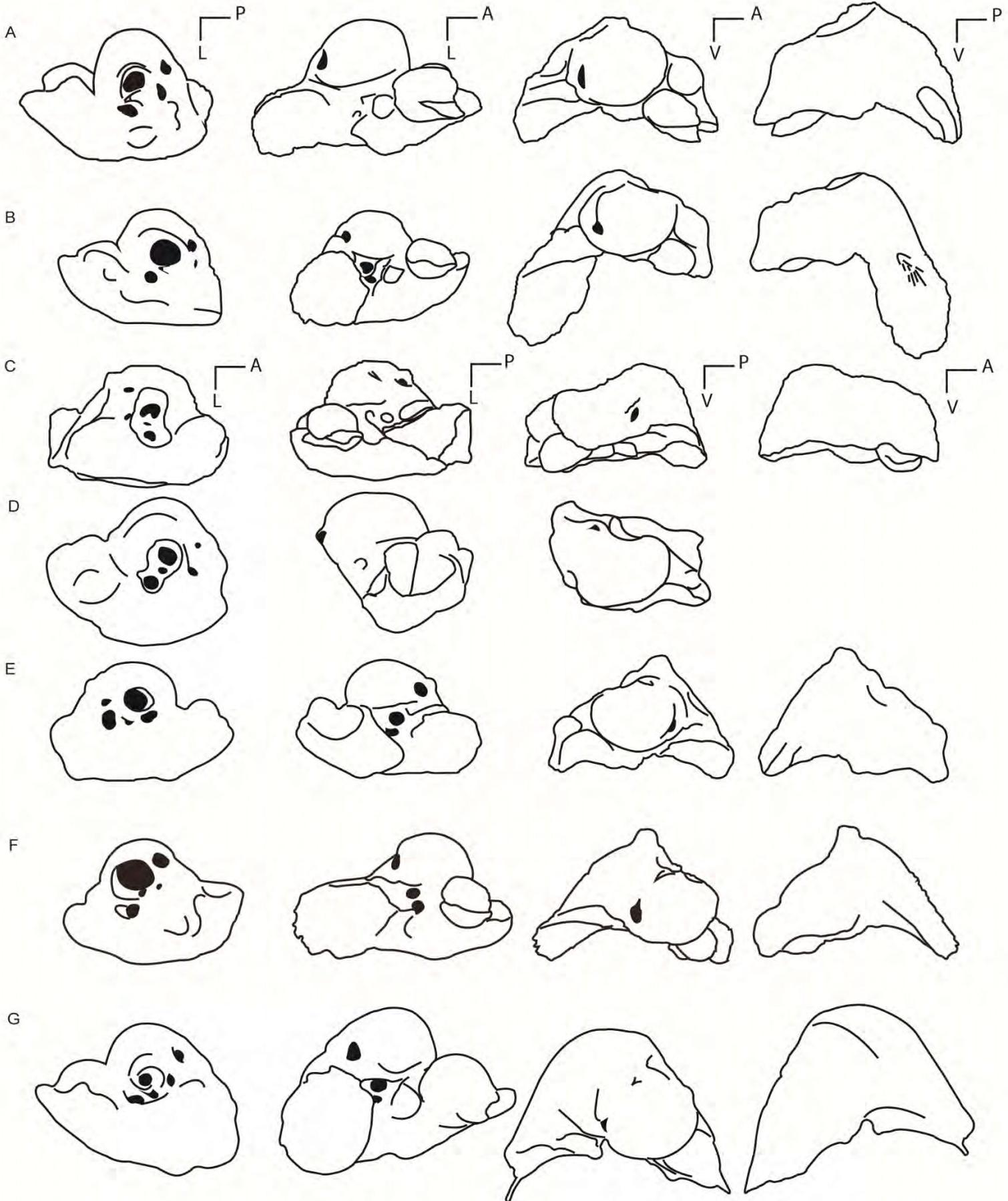
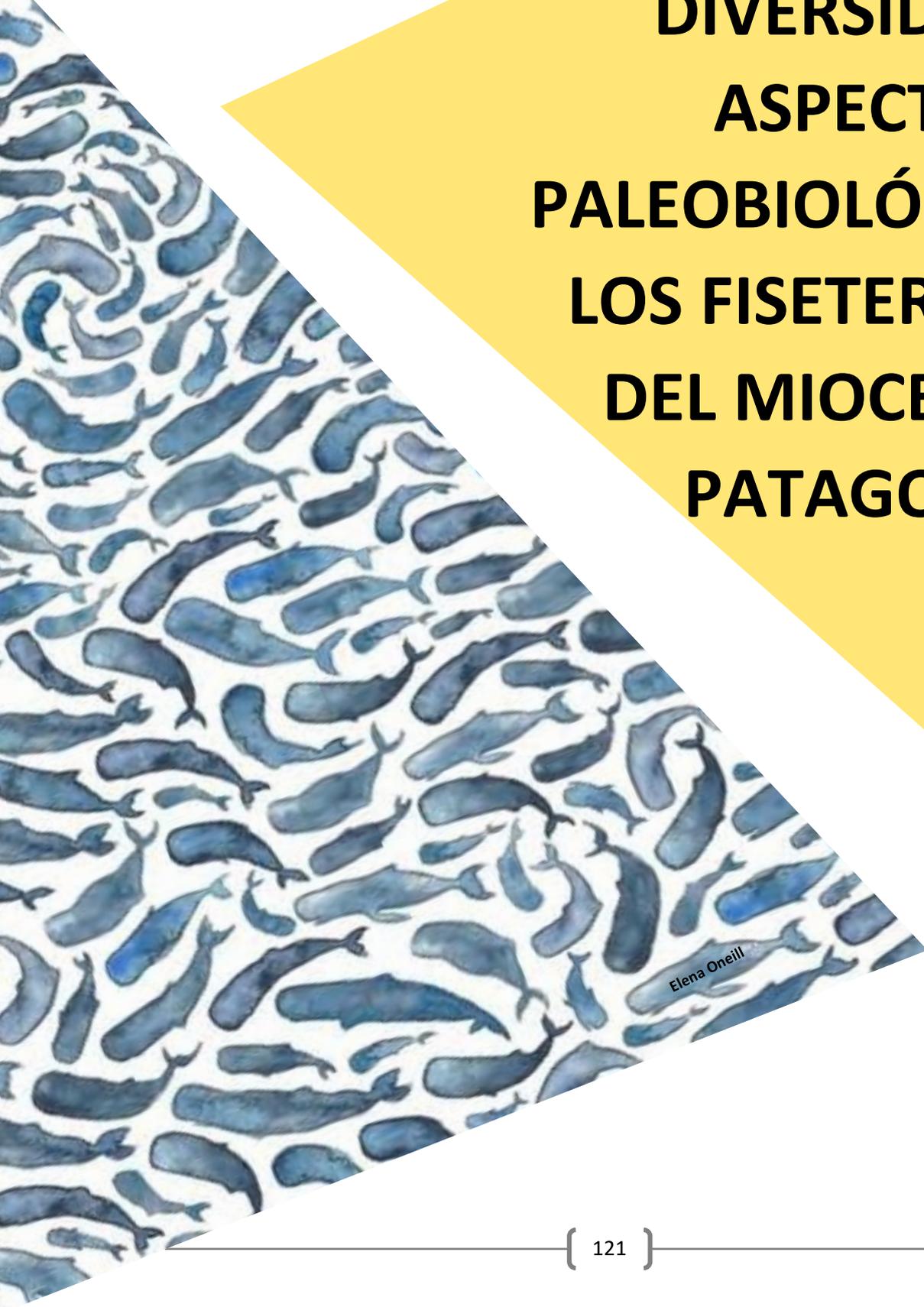


Figura 5.10: Ilustraciones esquemáticas comparativas de los perióticos de: A- Physeteroidea Indet. MLP 76-IX-5-1 (“Preaulophyseter gualichensis”); B- Cozzuoliphyseter rionegrensis; C- Acrophyseter deinodon (modificado de Lambert et al. 2016); D- Zygophyseter varolai (modificado de Bianucci y Landini 2006); E- Aulophyseter morricei (modificado de Kellogg 1927); F- Orycterocetus crocodilinus (modificado de Kellogg 1965); G- Physeter macrocephalus (modificado de Kasuya 1973). Vista dorsal, ventral, medial y lateral (de izquierda a derecha). Las áreas negras indican forámenes anatómicos. Imágenes no escaladas.

CAPÍTULO 6: DIVERSIDAD Y ASPECTOS PALEOBIOLOGICOS DE LOS FISETEROIDEOS DEL MIOCENO DE PATAGONIA



Elena O'Neill

Figura 6.1.1: A- Tablas con los datos crudos tomados de la Paleobiology Database; B- Tabla con el primer análisis de datos en donde se discriminaron los taxones para el análisis de diversidad; C- Tabla final que contiene los taxones utilizados en el análisis de diversidad de esta tesis (Ver Apéndice: Tablas 1.7-1.12)

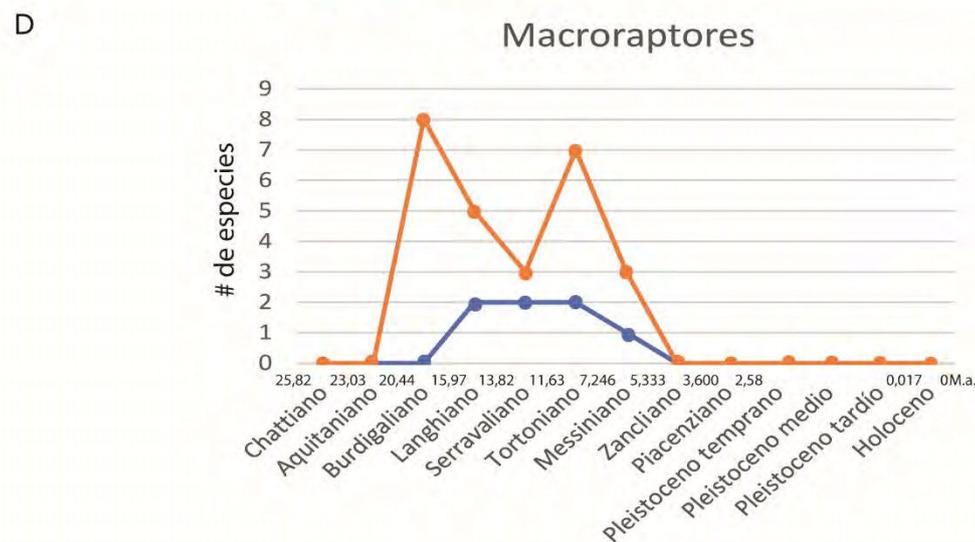
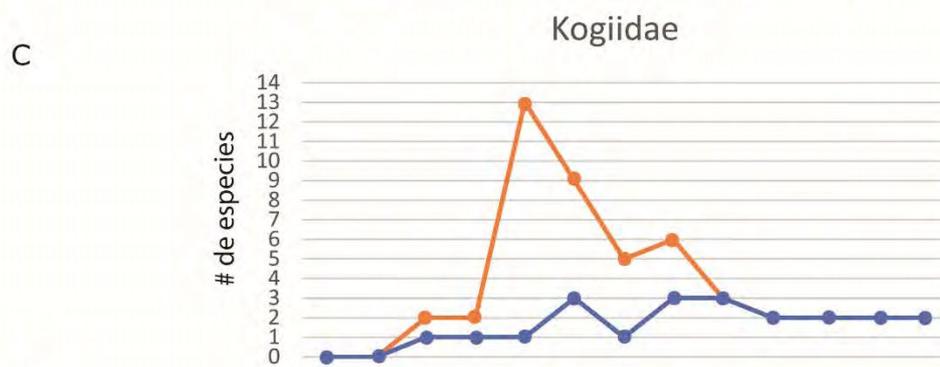
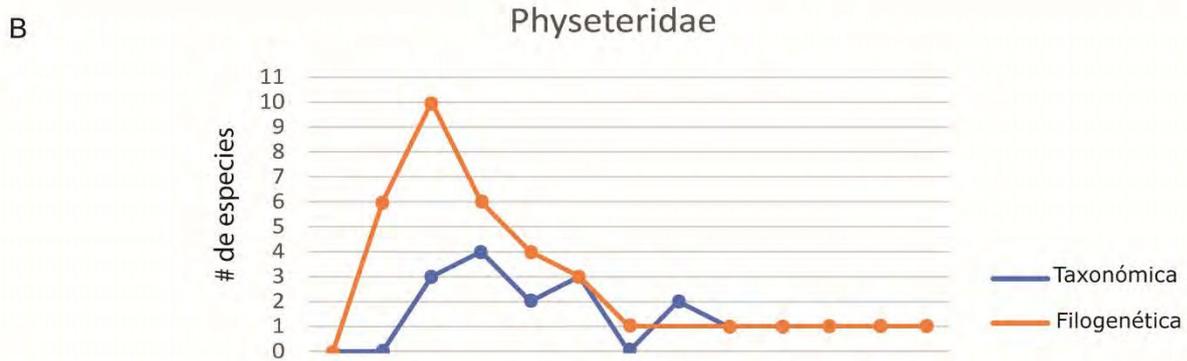
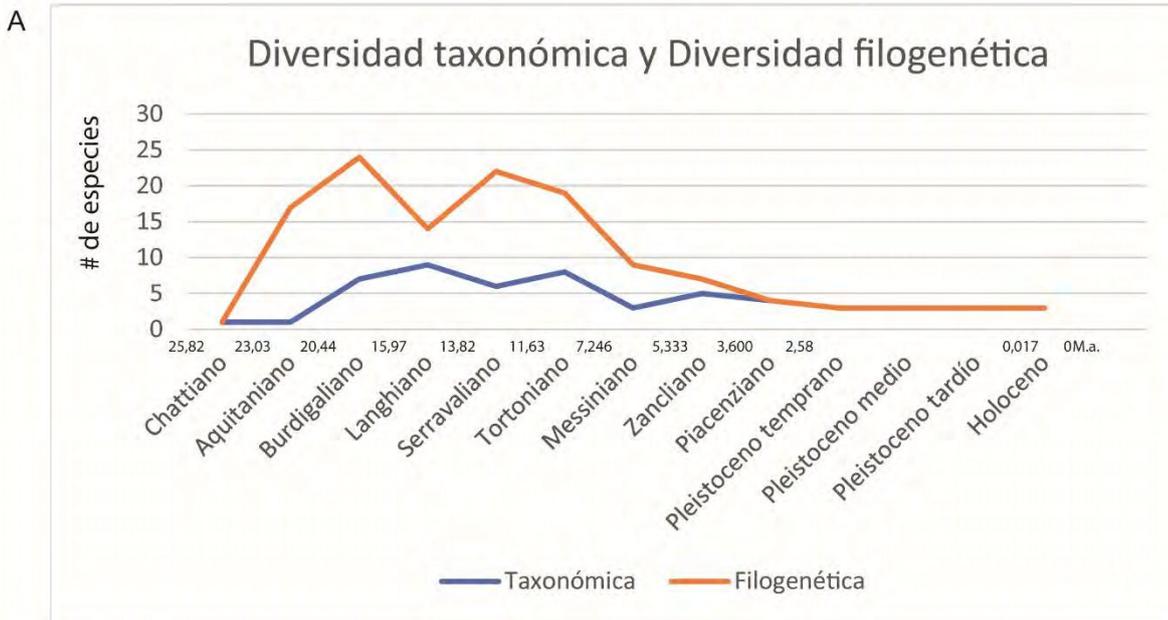
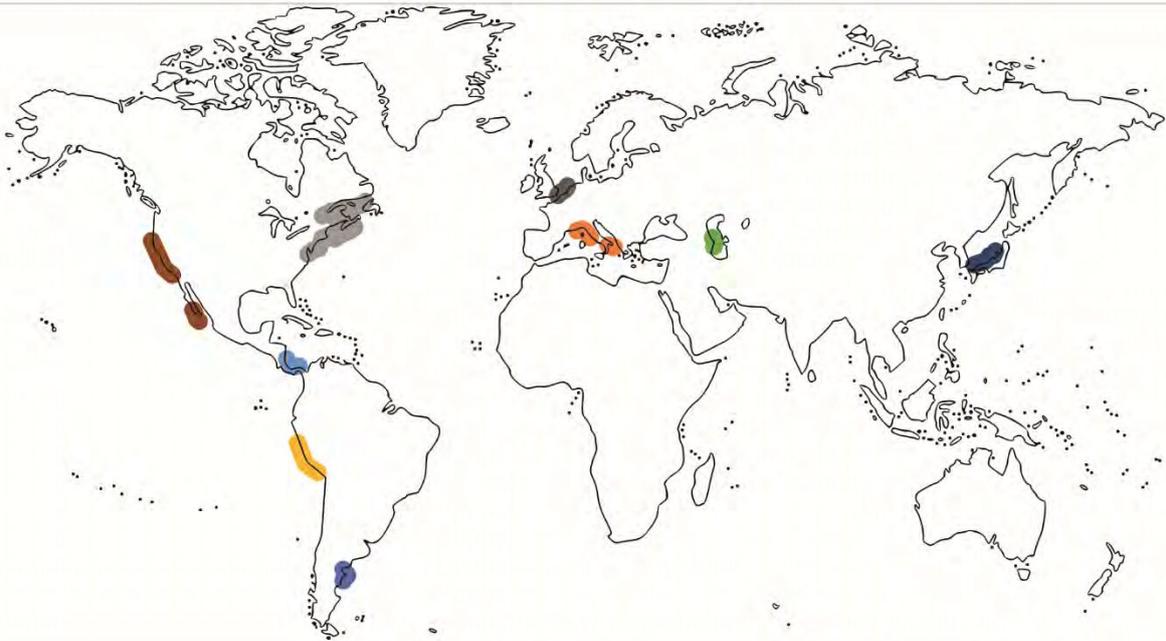
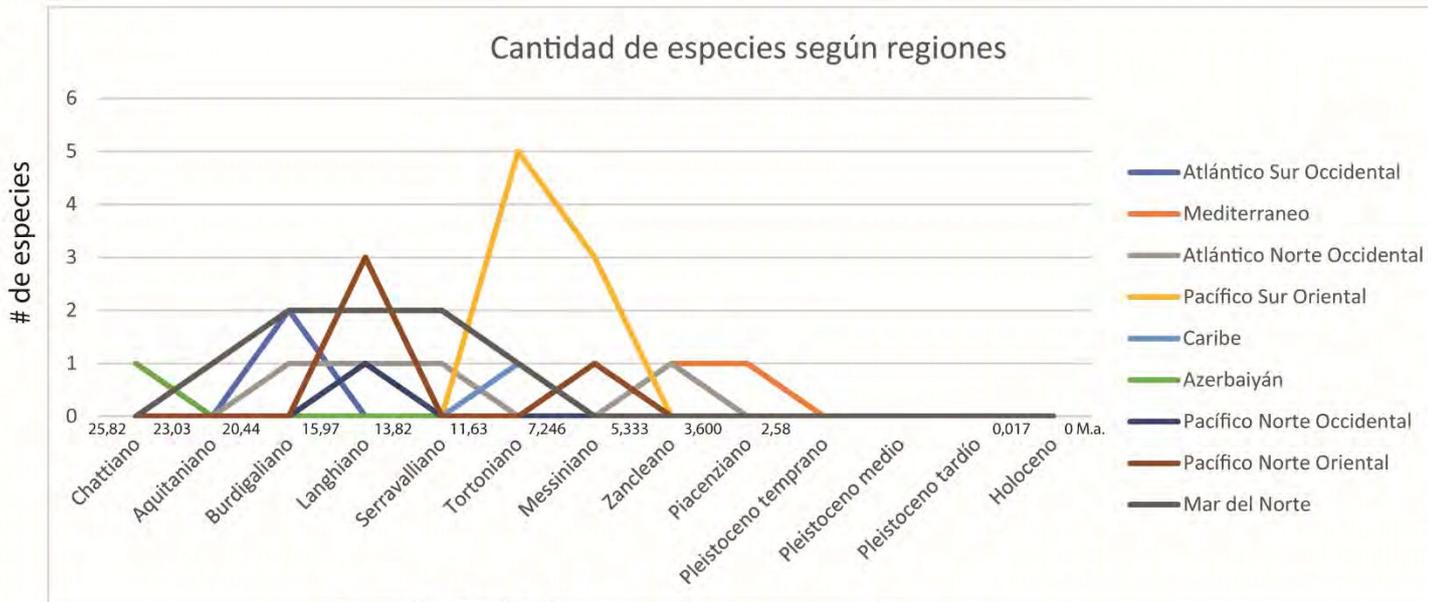


Figura 6.1.2: A- Gráfico que muestra la diversidad taxonómica (línea azul) y la diversidad filogenética (línea naranja) a través del tiempo; B- Gráfico de la diversidad taxonómica y filogenética de los Physeteridae en el Neógeno; C- Gráfico de la diversidad taxonómica y filogenética de los Kogiidae a través del tiempo; D- Gráfico que muestra la diversidad taxonómica y filogenética del clado de los fiseteroideos *macroraptores* durante el Neógeno.

A



B



Figura 6.1.3: A- Gráfico de la diversidad taxonómica de los Physeteroidea discriminada según las regiones del planeta donde se han hallado restos fósiles de este grupo y su mapa respectivo; B- Gráfico de las ocurrencias de los Physeteroidea registradas en la Paleobiology Database durante el Neógeno.

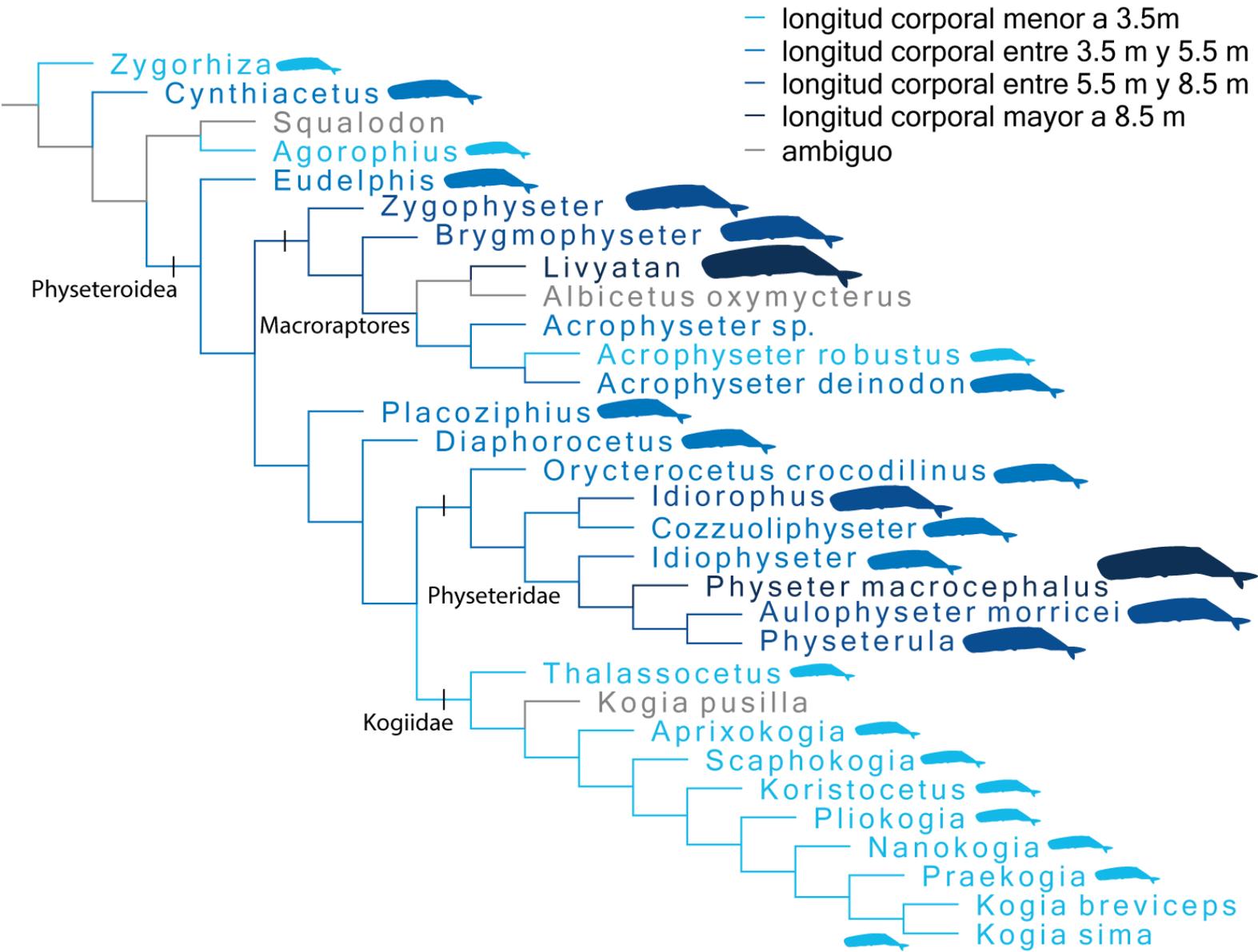


Figura 6.2.1: Optimización de la longitud corporal en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados.

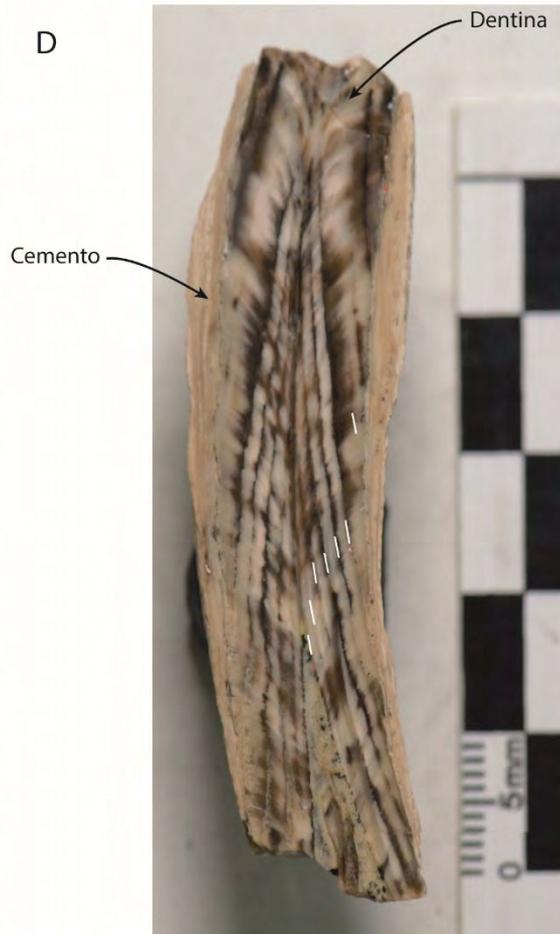
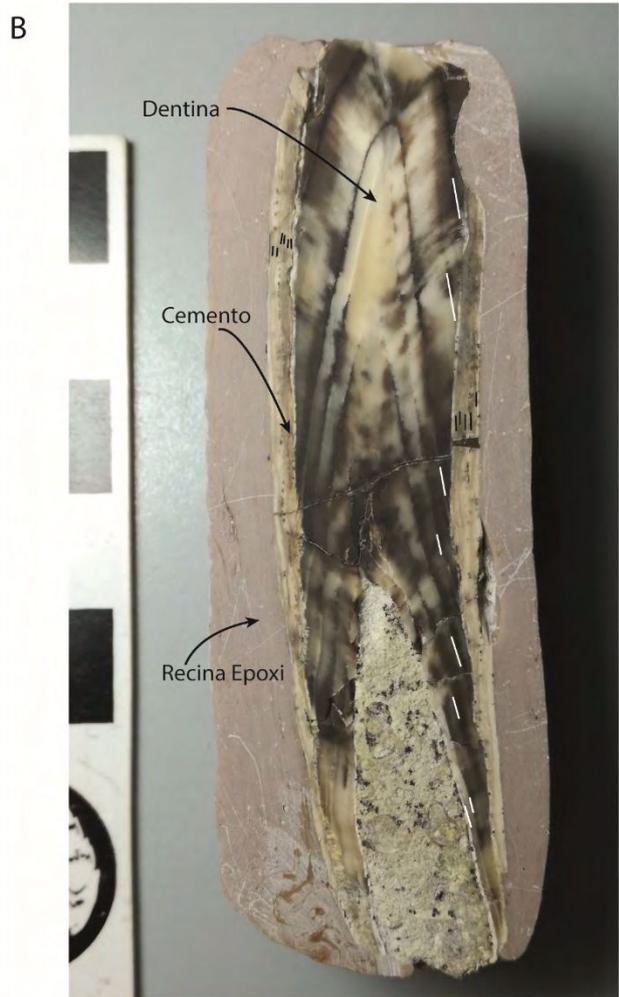
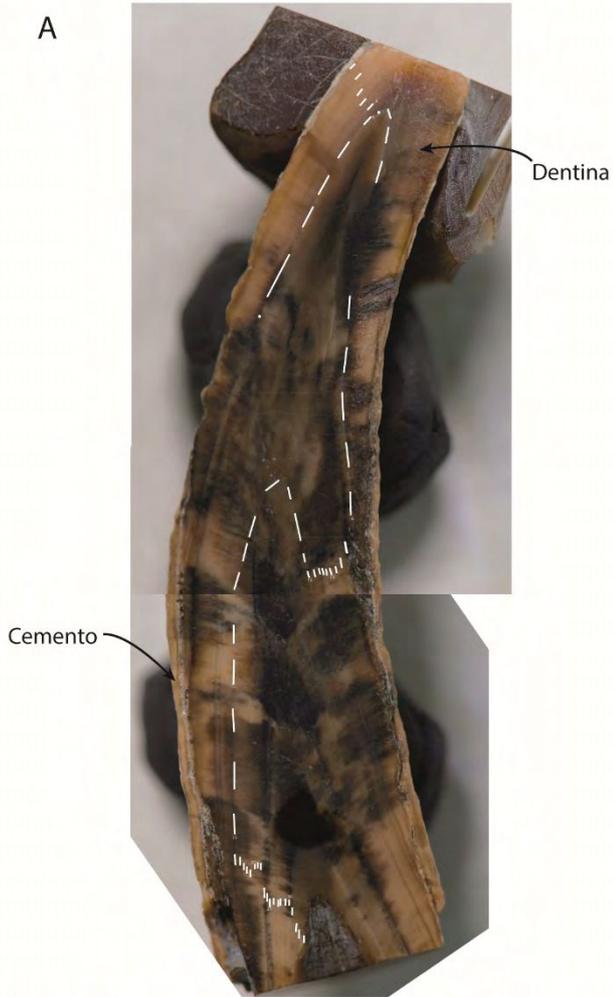


Figura 6.3.1: A- Corte longitudinal del diente de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-19-1; material tipo) dónde se señalan los GLGs contados; B- Pieza dentaria cortada longitudinalmente de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-18-1; paratipo): ejemplar 1; C- Corte longitudinal de un diente aislado de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-18-1; paratipo): ejemplar 2, primera mitad; ; D- Corte longitudinal de un diente aislado de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* (MLP 62-XII-18-1; paratipo): ejemplar 2, segunda mitad.

A



B



Figura 6.3.2: A- Corte longitudinal de una pieza dentaria maxilar de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-6; material tipo): primera mitad donde se señalan los GLGs contados; A- Corte longitudinal de una pieza dentaria maxilar de *Idiorophus patagonicus* (MLP 5-6; material tipo): segunda mitad; C- Diente fragmentario perteneciente al Physeteroidea Indet. MLP 76-IX-5-1 en su corte longitudinal donde se muestran los GLGs contados.

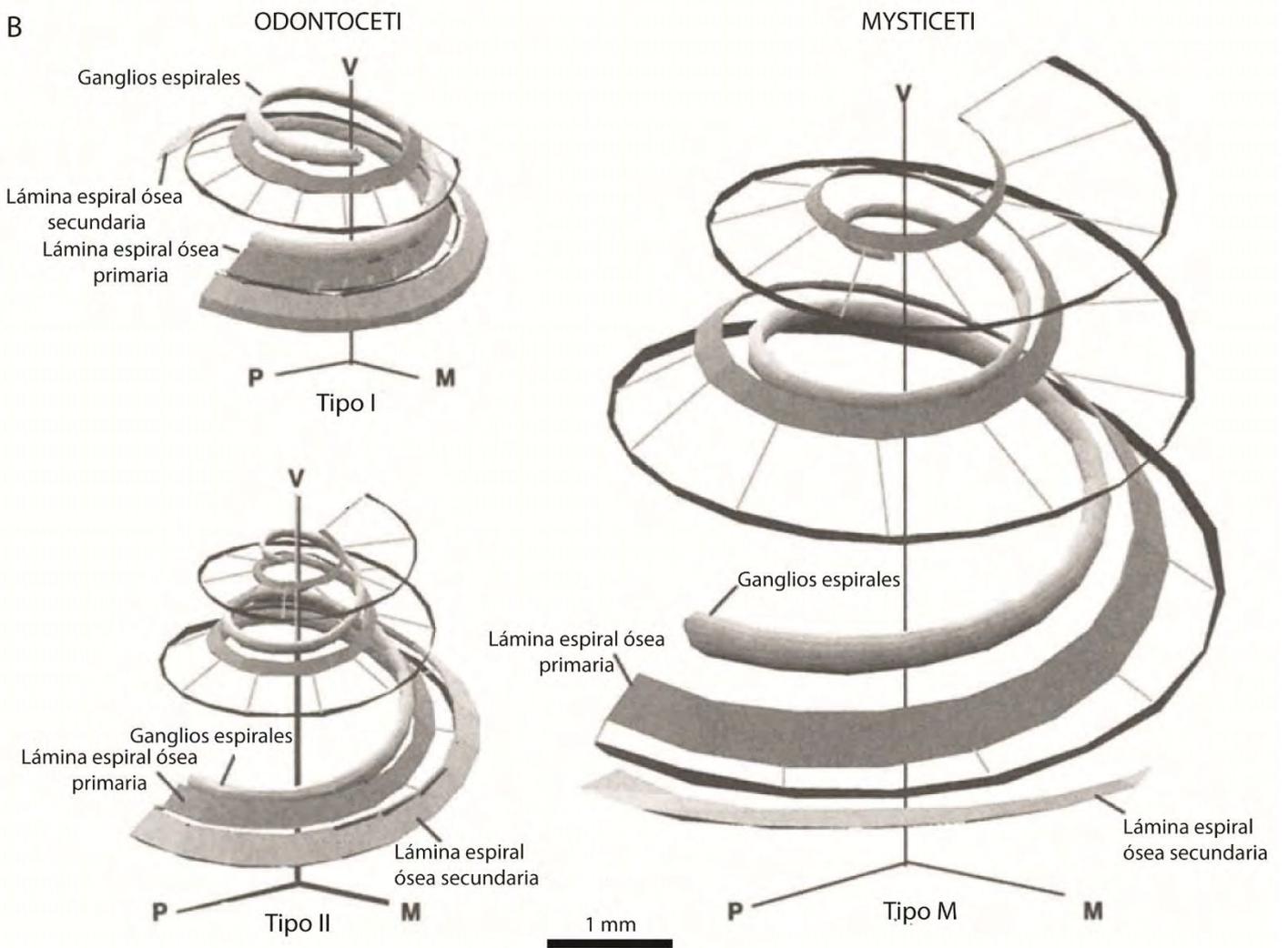
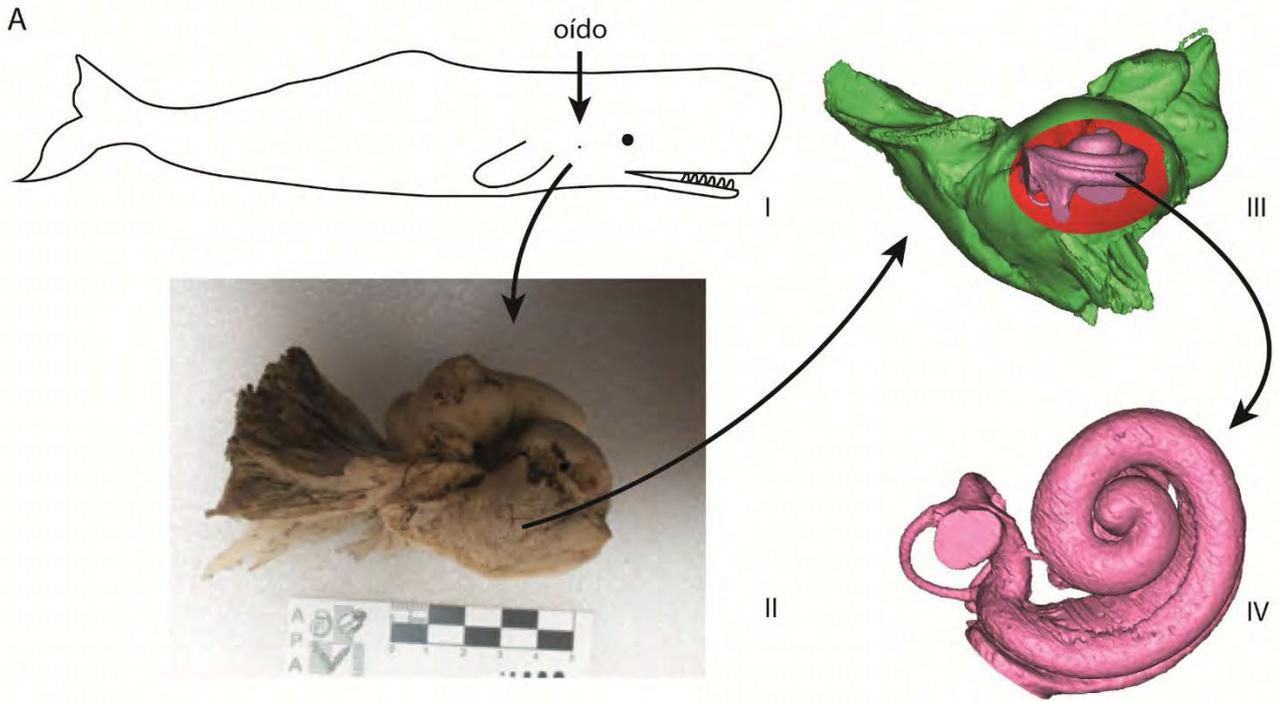


Figura 6.4.1: A- Esquema general de la ubicación del oído en Physeteroidea: I- Esquema de *Physeter macrocephalus* con la ubicación aproximada de la región ótica (basado en Davids et al. 2011); II- complejo tímpano-periótico de *Physeter macrocephalus* (foto cortesía de Mariana Viglino); III- tomografía de períótico de un Physeteroidea gen. et sp. nov. (MPEF-PV-6074) del Mioceno temprano de Patagonia donde se señala la ubicación del oído interno; IV- reconstrucción en 3D del oído interno de un Physeteroidea gen. et sp. nov. (MPEF-PV-6074) del Mioceno temprano de Patagonia (cortesía de Maximiliano Gaetán). B- Tipos morfológicos de cócleas dentro de los cetáceos propuestas por Ketten (1992) (Modificado de Ketten 2000). P: posterior; M: medial; V: ventral.

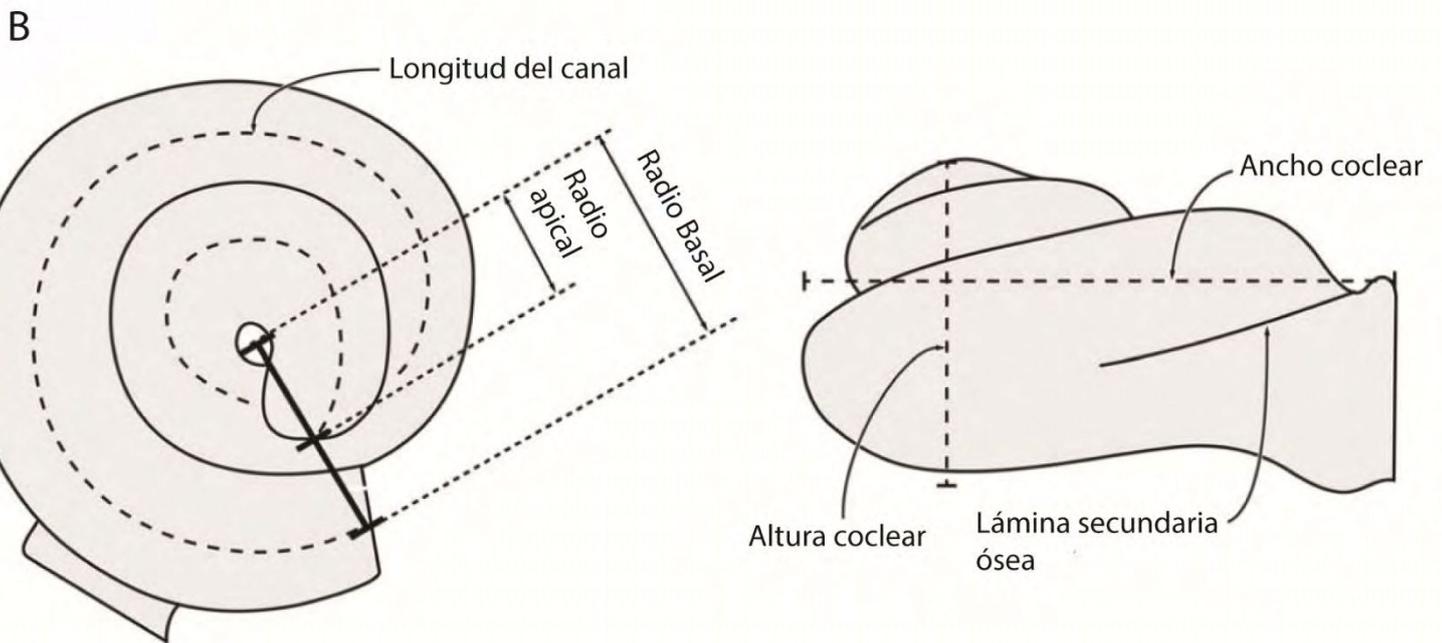
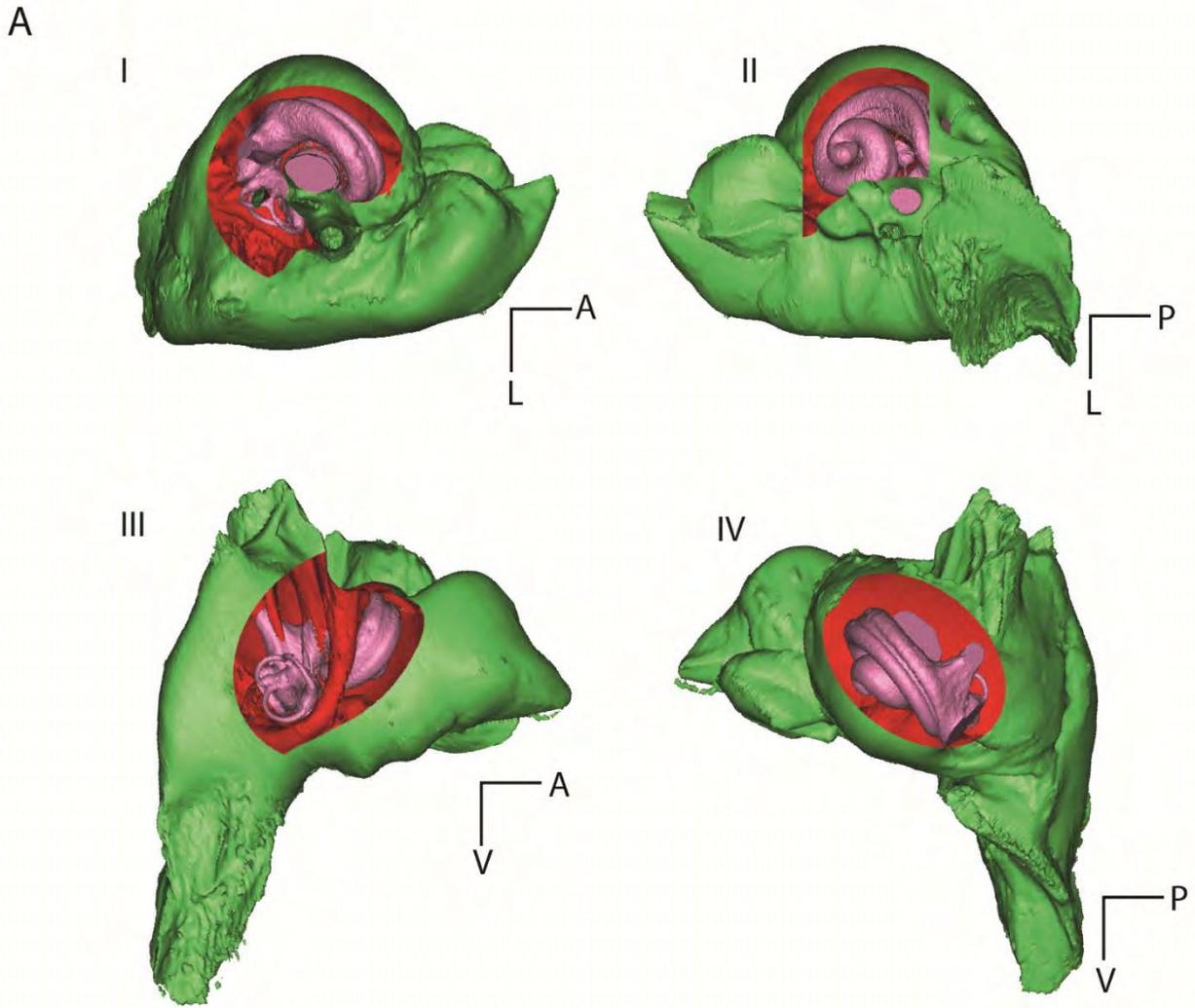


Figura 6.4.2: A- Tomografías del periótico de un Physeteroidea gen. et sp. nov. (MPEF-PV-6074) del Mioceno temprano de Patagonia donde se señala la ubicación del oído interno: I- vista dorsal; II- vista ventral; III- vista lateral; IV- vista medial. B- Esquema de la cóclea en vista vestibular y posterior (de izquierda a derecha) señalando las principales mediciones tomadas (Modificado de Park et al. 2017). A: anterior; L: lateral; P: posterior; V: ventral.

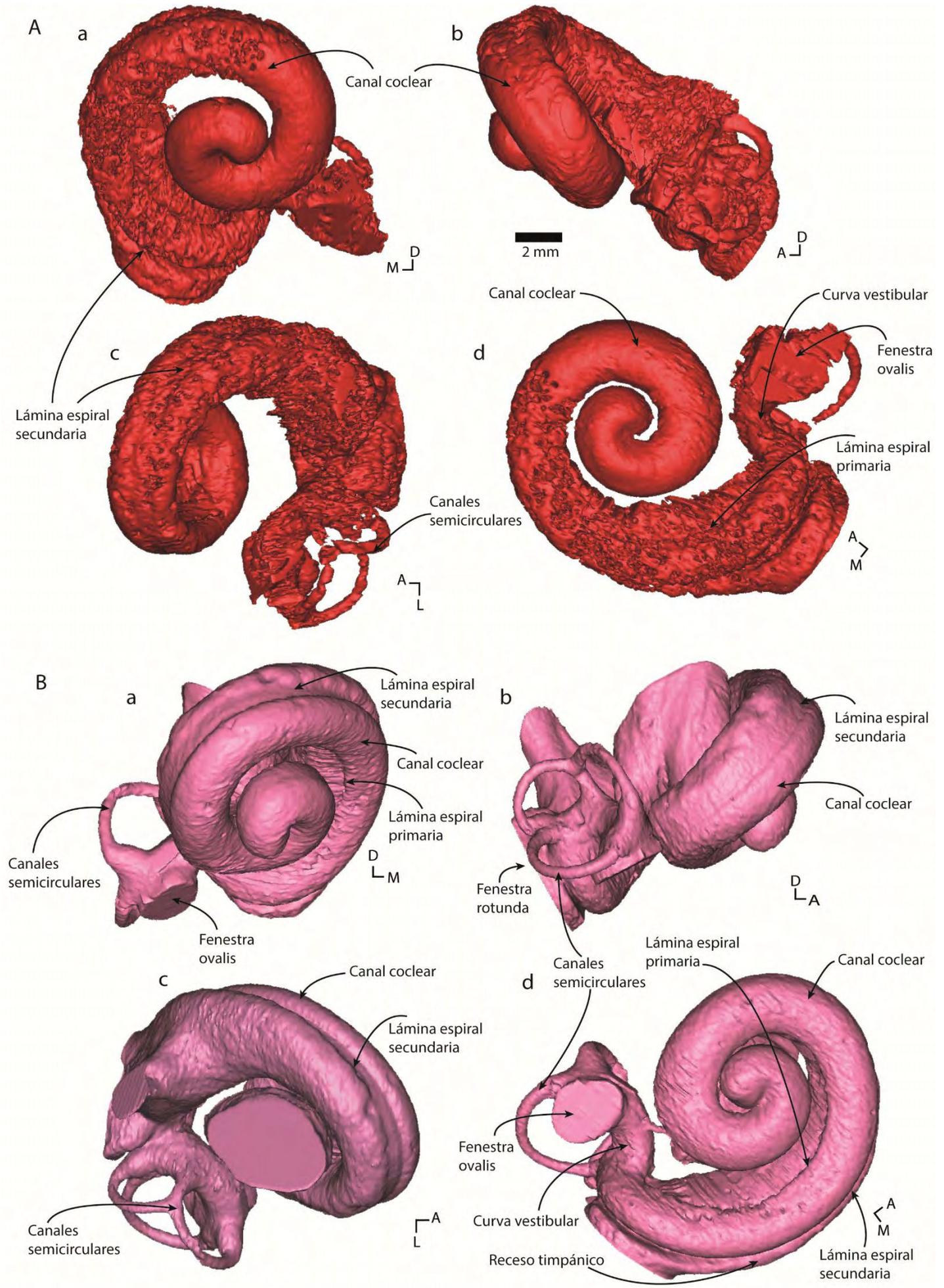


Figura 6.4.3: A- Reconstrucción en 3D del oído interno del Physeteroidea Indet. MLP 76-IX-5-1 proveniente del Mioceno de la Fm. Gran Bajo del Gualicho (Río Negro): a- vista anterior; b- vista lateral; c- vista dorsal; d- vista vestibular. B- Reconstrucción en 3D del oído interno del Physeteroidea gen. et sp. nov. MPEF-PV-6074 proveniente del Mioceno temprano de la Fm. Gaiman (Chubut): a- vista anterior; b- vista lateral; c- vista dorsal; d- vista vestibular. (Cortesía de Maximiliano Gaetán). A: anterior; D: dorsal; M: medial; L: lateral.

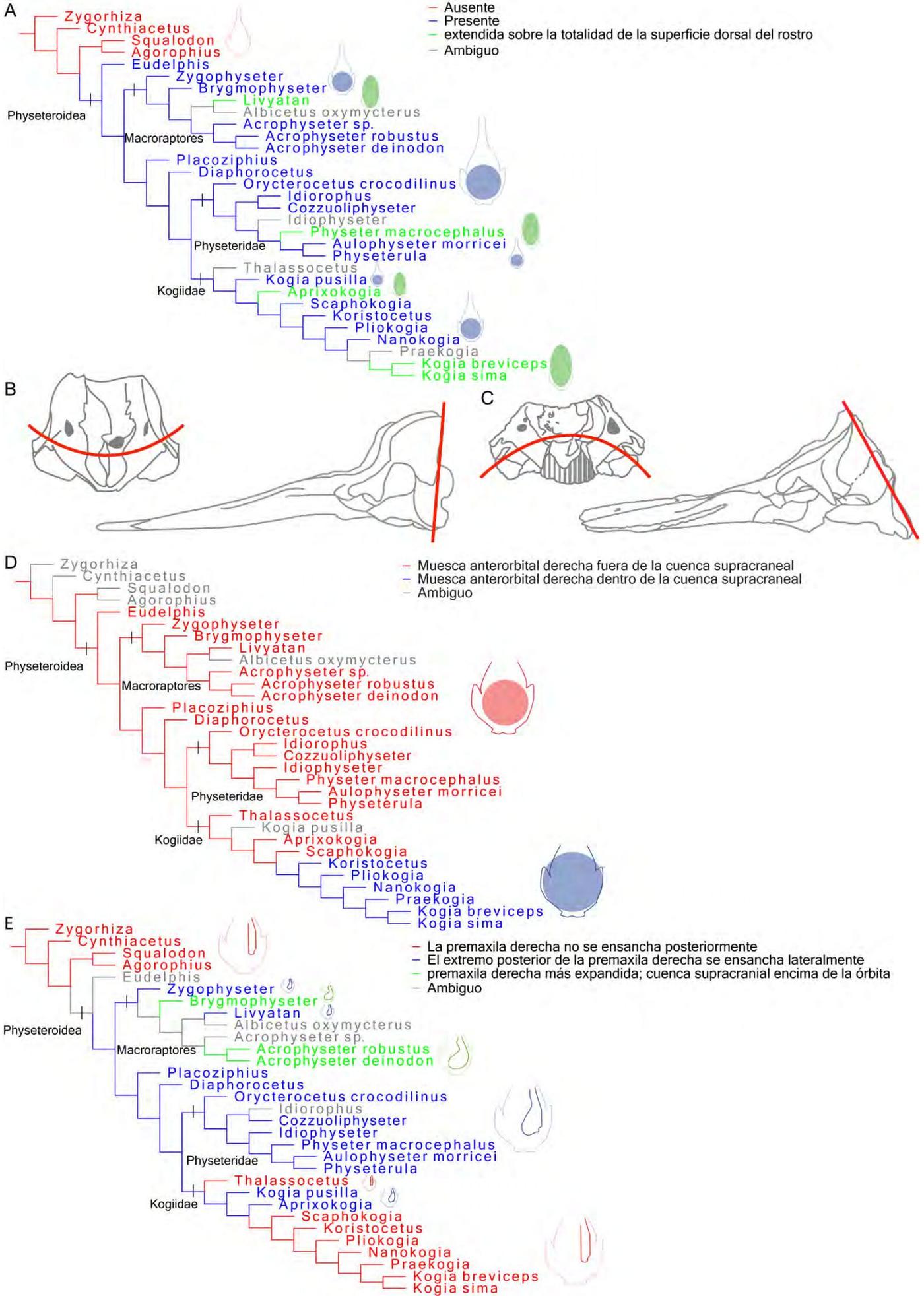
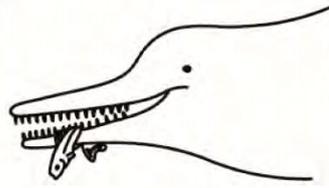


Figura 6.5.1: A- Optimización de la presencia de la cuenca supracranial (carácter 3) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados; B- Vista anterior (izquierda) del cráneo de *Physeter macrocephalus* donde se señala la superficie cóncava del rostro en corte transversal y vista lateral (derecha) que muestra la posición del escudo occipital de *Physeter macrocephalus* generando un ángulo con el eje longitudinal del cráneo de aproximadamente 90° ; C- vista anterior (izquierda) del cráneo de *Cozzuoliphyseter rionegrensis* (Tipo) donde se define la superficie convexa que presenta su rostro en corte transversal y vista lateral (derecha) indicando la posición oblicua del escudo occipital que forma un ángulo inferior a 90° con el eje longitudinal del cráneo; D- Optimización de la inclusión de las muescas anterorbitales a la cuenca supracranial (carácter 11) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados; E- Optimización del ensanchamiento lateral de la premaxila derecha dentro de la cuenca supracranial (carácter 14) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados.

A Alimentación *raptorial*

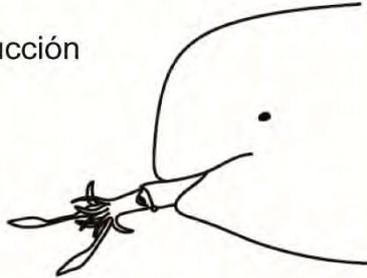
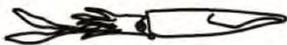


1. Ingestión

2. Transporte

3. Deglución

B Alimentación por succión



1. Ingestión

2. Deglución

C Alimentación por filtración

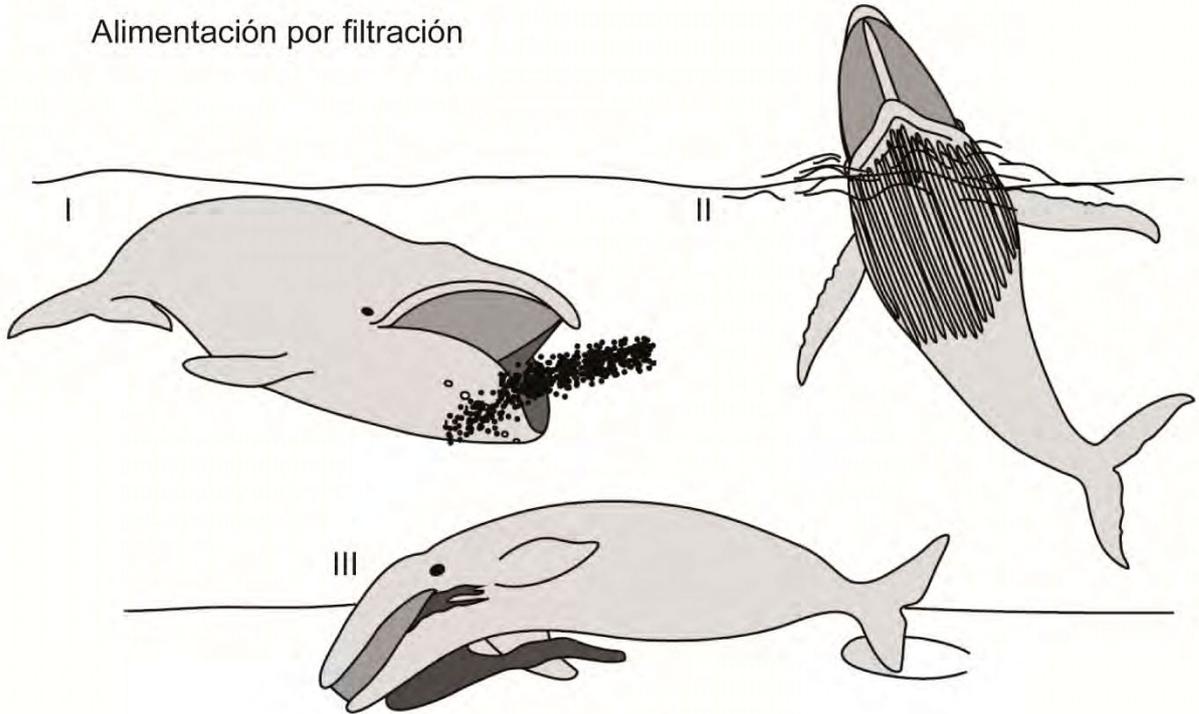


Figura 6.6.1: A- Estrategia de alimentación *raptorial* o *biting*. La subcategoría *grip and tear* y *pierce* son las más comunes entre los odontocetos y dentro de este última el proceso de transporte puede implicar la succión dado lugar a la estrategia de alimentación combinada; B- Estrategia de alimentación por succión, es la más común dentro de los cetáceos; C- Estrategia de alimentación por filtración: I- filtradores continuos, como los balaenidos; II- filtradores intermitentes *lunge*, que ingieren sus presas de un bocado rápido como los rorcuales; III- filtradores intermitentes *suction*, que ingieren sus presas aplicando la succión como las ballenas grises (Modificado de Marx et al. 2016).

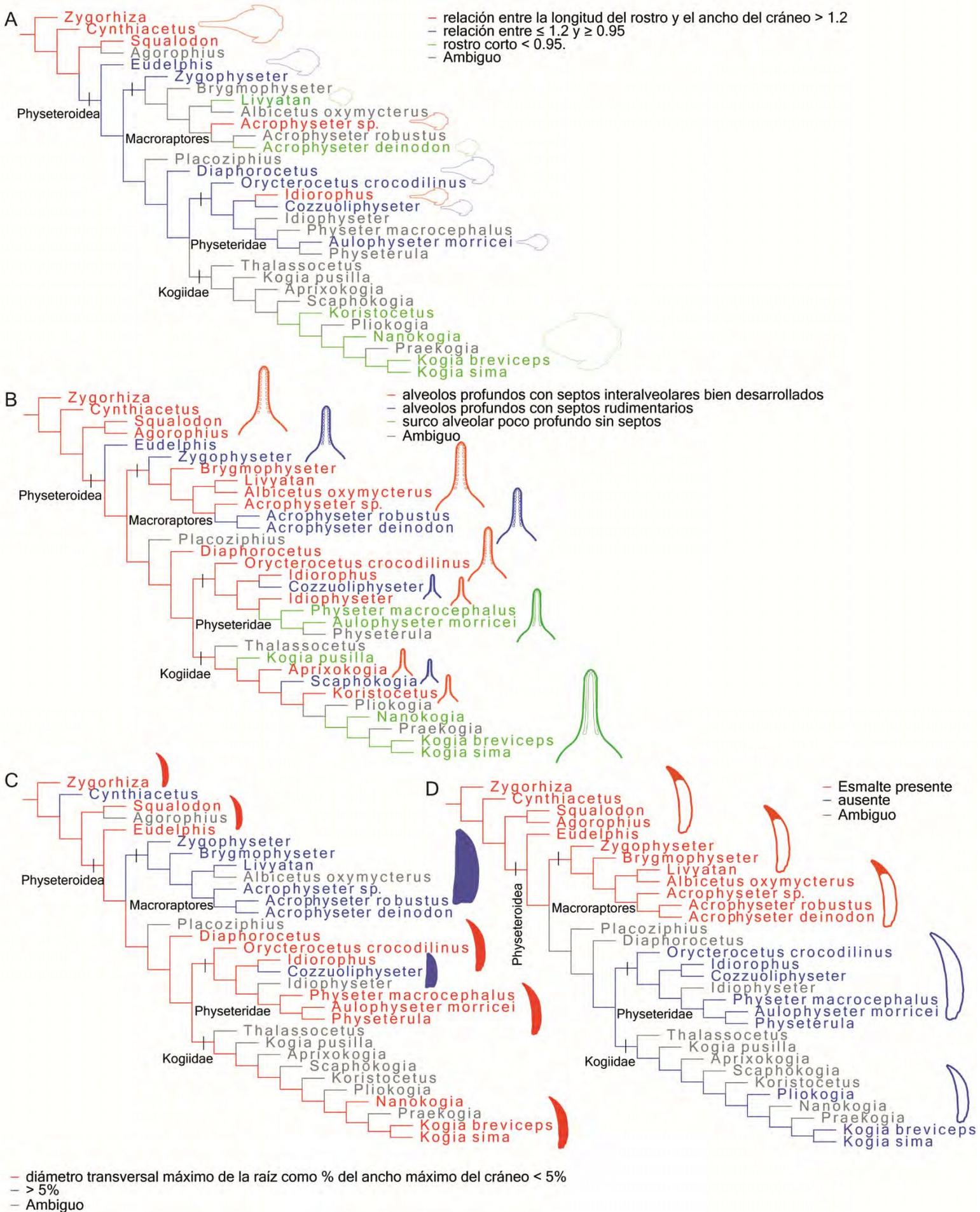


Figura 6.6.2: A- Optimización de la longitud del rostro respecto al ancho bicigomático (carácter 1) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados; B- Optimización de la inserción de los dientes en la maxila (carácter 7) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados; C- Optimización del tamaño de los dientes (carácter 37) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados; D- Optimización de la presencia/ausencia del esmalte dentario (carácter 38) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados.

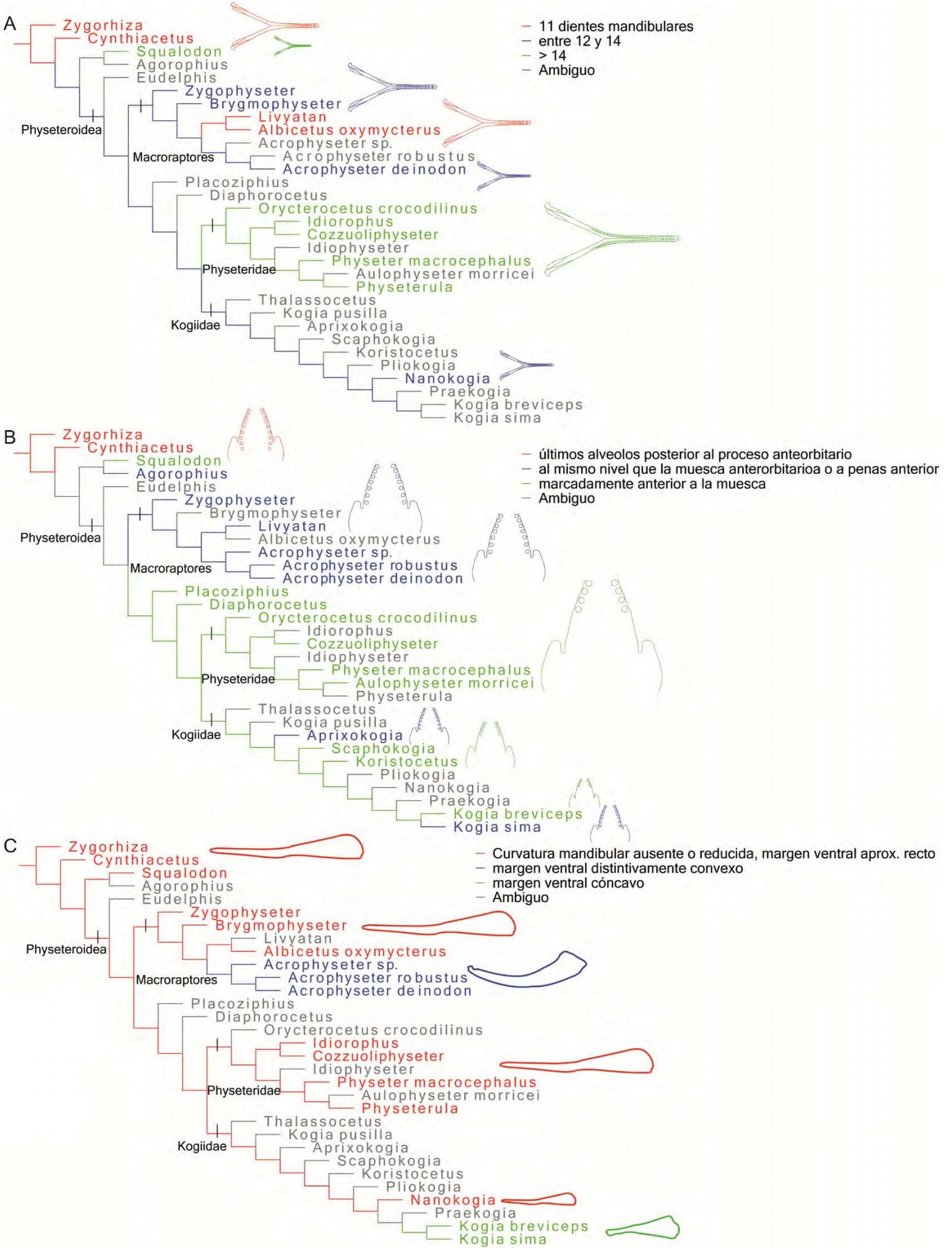


Figura 6.6.3: A- Optimización del número de dientes mandibulares (carácter 39) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados; B- Optimización de la terminación anteroposterior del último alveolo posterior (extensión posterior del surco alveolar; carácter 42) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados; C- Optimización de la curvatura del margen ventral de la mandíbula en vista lateral (carácter 51) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados.

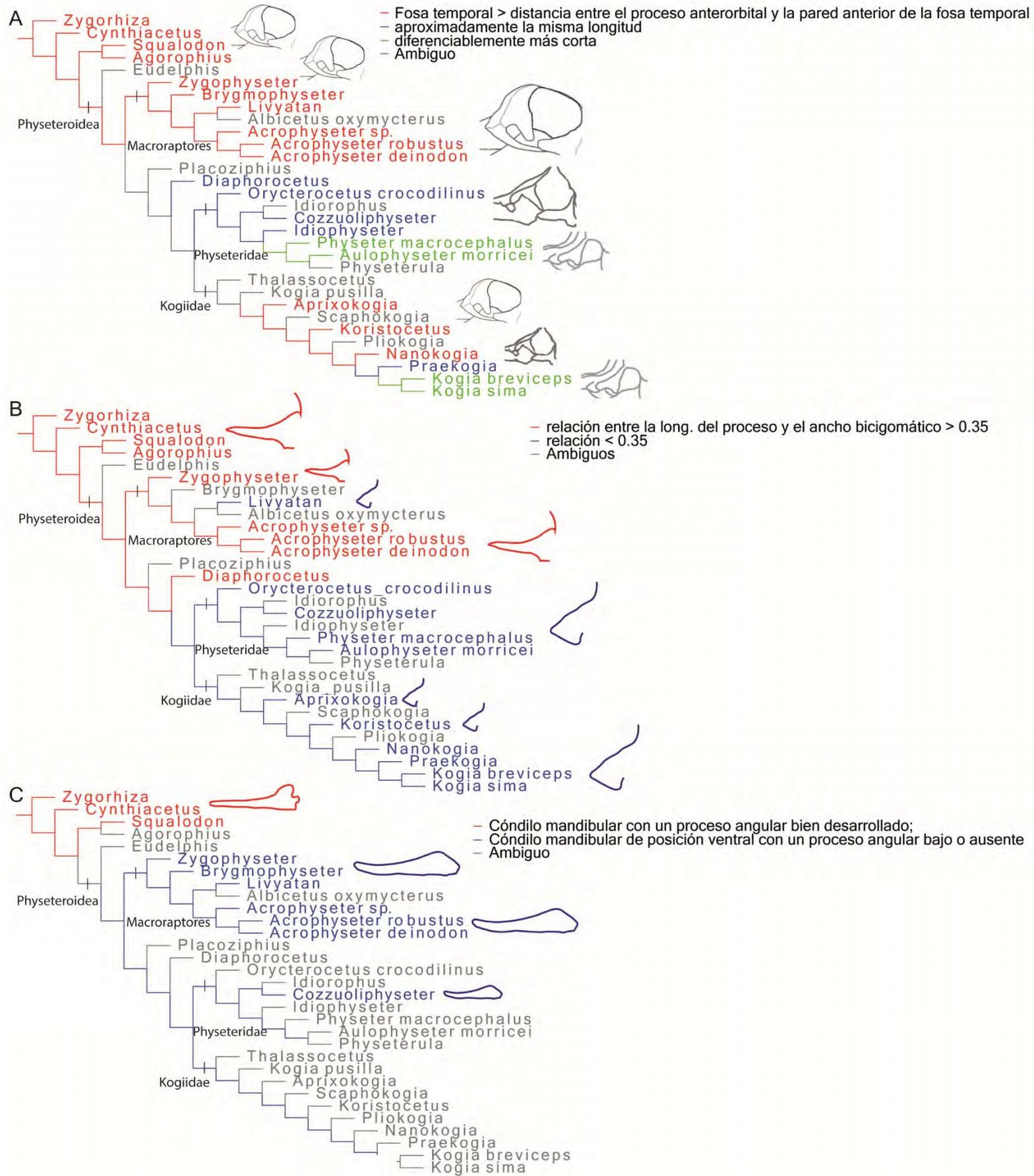


Figura 6.6.4: A- Optimización de la forma y extensión de la fosa temporal (carácter 26) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados; B- Optimización de la longitud del proceso cigomático (carácter 47) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados. Los esquemas representan el largo del proceso cigomático del escamoso; C- Optimización de la posición dorsoventral del cóndilo mandibular (carácter 41) en una de las hipótesis filogenéticas obtenidas bajo el análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados.

Figura 6.7.1: A- Comparación entre el cladograma calibrado obtenido del análisis filogenético bajo pesos implicados ($k=3$) y caracteres ordenados, y la curva de diversidad filogenética de los Physeteroidea; B- Diversidad de diatomeas (productividad primaria; Neptune database), valores de $\delta^{18}O$ obtenidos de los foraminíferos bentónicos (promedio de la temperatura oceánica; Prokoph et al. 2008; Zachos et al. 2001) y cambios en el nivel del mar (Miller et al. 2005). Modificado de Berta y Lanzetti 2020; C- Comparación entre la diversidad de cetáceos, misticetos y odontocetos (Modificado de Berta y Lanzetti 2020).



14 m



1 m

6 m



4 m



3,5 m



3 m

Figura 6.7.2: Comparación de los largos corporales entre los Physeteroidea analizados en esta tesis y las especies actuales *Physeter macrocephalus* y *Kogia breviceps*. (Ilustraciones de las especies actuales realizadas por Carl Buell).

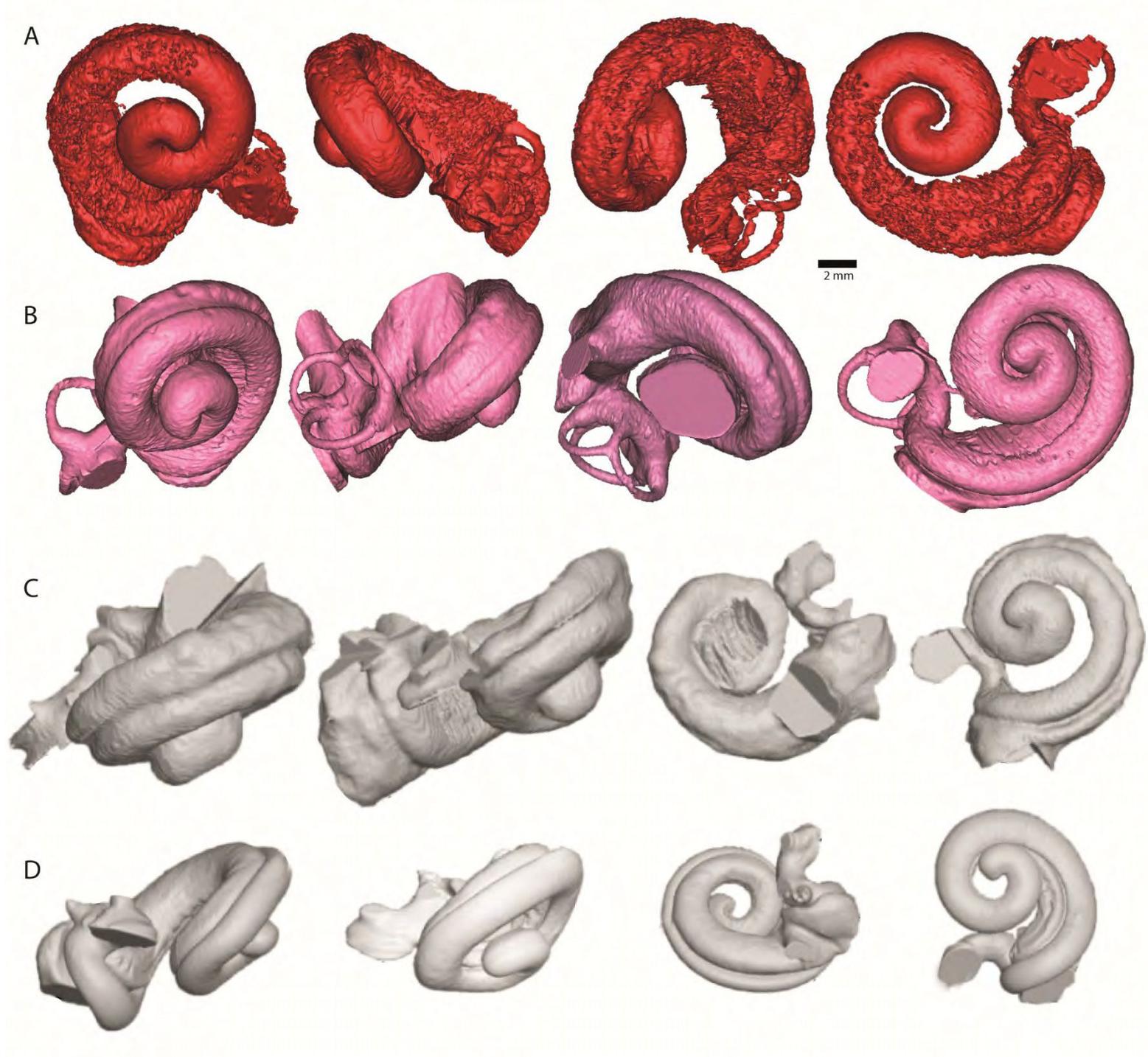


Figura 6.7.3: Comparación entre los oídos internos de diferentes Physeteroidea en vistas anterior, lateral, dorsal y vestibular (de izquierda a derecha): A- Physeteroidea indet. MLP 76-IX-5-1; B- Physeteroidea gen. et sp. nov. MPEF-PV-6074; C- *Physeter macrocephalus* (Modificado de Park et al. 2016); D- *Kogia breviceps* (Modificado de Park et al. 2016).

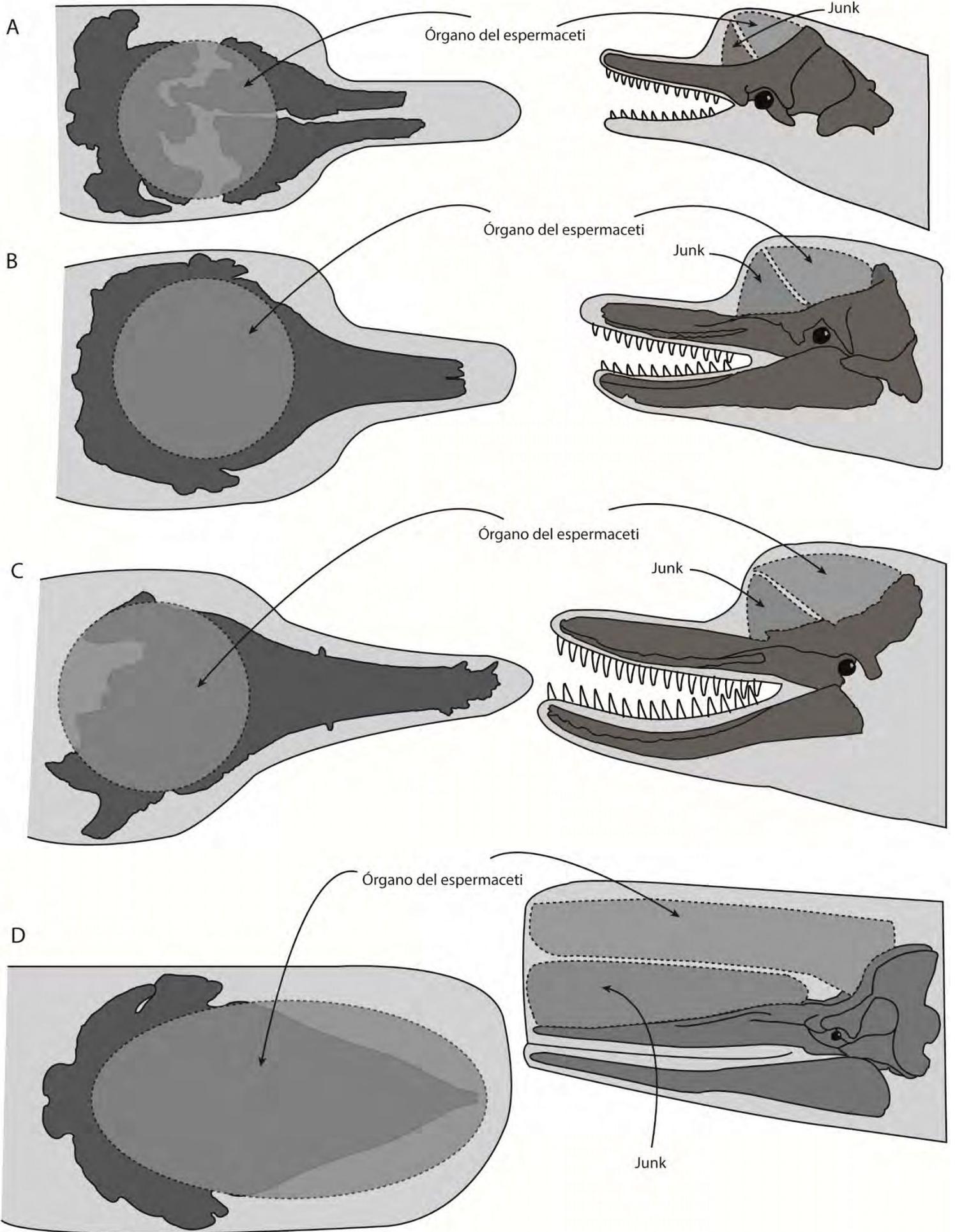


Figura 6.7.4: Ilustración esquemática en vista dorsal (izquierda) y lateral (derecha) de la extensión del órgano del espermaceti en: A- *Diaphorocetus poucheti*; B- *Cozzuoliphyseter rionegrensis*; C- *Idiorophus patagónicus*; D- *Physeter macrocephalus*.