



FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
2013

Tomo II

Evolución de los Balaenidae (MAMMALIA, CETACEA, MYSTICETI) del Mioceno de Patagonia: Sistemática, Filogenia y Aspectos Paleobiológicos

Lic. Mónica R. Buono



Director

Dra. Marta S. Fernández
Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata
CONICET

Co-Director

Dr. Mario A. Cozzuol
Universidade Federal de Minas Gerais
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Zoología



JORGE A. GONZALEZ
2013

TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE
DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES



Índice

Tomo II

| | |
|---|----|
| Indice Tomo II..... | I |
| CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN | |
| Figura 1.1..... | 1 |
| Figura 1.2..... | 2 |
| Figura 1.3..... | 3 |
| Figura 1.4..... | 3 |
| Figura 1.5..... | 4 |
| Figura 1.6..... | 5 |
| Figura 1.7..... | 6 |
| Figura 1.8..... | 7 |
| Figura 1.9..... | 8 |
| Figura 1.10..... | 9 |
| Figura 1.11..... | 9 |
| CAPÍTULO II: MATERIALES Y MÉTODOS | |
| Figura 2.1..... | 10 |
| Figura 2.2..... | 10 |
| Figura 2.3..... | 11 |
| CAPÍTULO III: CONTEXTO GEOLÓGICO | |
| Figura 3.1..... | 12 |
| Figura 3.2..... | 13 |
| Figura 3.3..... | 14 |
| Figura 3.4..... | 15 |
| Figura 3.5..... | 16 |
| Figura 3.6..... | 17 |
| Figura 3.7..... | 18 |
| CAPÍTULO IV: ANATOMÍA Y SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA | |
| Abreviaturas anatómicas..... | 19 |
| Figura 4.1..... | 22 |
| Figura 4.2..... | 23 |
| Figura 4.3..... | 24 |
| Figura 4.4..... | 25 |
| Figura 4.5..... | 26 |



| | |
|--|----|
| Figura 4.6..... | 27 |
| Figura 4.7..... | 28 |
| Figura 4.8..... | 29 |
| Figura 4.9..... | 30 |
| Figura 4.10..... | 30 |
| Figura 4.11..... | 31 |
| Figura 4.12..... | 32 |
| Figura 4.13..... | 33 |
| Figura 4.14..... | 34 |
| Figura 4.15..... | 35 |
| Figura 4.16..... | 36 |
| Figura 4.17..... | 37 |
| Figura 4.18..... | 38 |
| Figura 4.19..... | 39 |
| Figura 4.20..... | 40 |
| Figura 4.21..... | 41 |
| Figura 4.22..... | 42 |
| Figura 4.23..... | 43 |
| Figura 4.24..... | 44 |
| Figura 4.25..... | 45 |
| Figura 4.26..... | 46 |
| Figura 4.27..... | 47 |
| Figura 4.28..... | 48 |
| Figura 4.29..... | 49 |
| Figura 4.30..... | 50 |
| Figura 4.31..... | 51 |
| Figura 4.32..... | 51 |
| Figura 4.33..... | 52 |
| Figura 4.34..... | 53 |
| Figura 4.35..... | 54 |
| CAPÍTULO V: ANÁLISIS FILOGENÉTICO | |
| Figura 5.1..... | 55 |
| Figura 5.2..... | 56 |
| Figura 5.3..... | 57 |
| Figura 5.4..... | 58 |
| Figura 5.5..... | 59 |
| Figura 5.6..... | 59 |
| Figura 5.7..... | 60 |



| | |
|---|----|
| Figura 5.8..... | 60 |
| Figura 5.9..... | 61 |
| Figura 5.10..... | 62 |
| Figura 5.11..... | 62 |
| Figura 5.12..... | 63 |
| CAPÍTULO VI: ASPECTOS PALEOBIOLOGICOS DE LOS BALÉNIDOS MIOCENOS E IMPLICANCIAS EN LA EVOLUCIÓN DE LOS MISTICETOS | |
| Figura 6.1..... | 64 |
| Figura 6.2..... | 65 |
| Figura 6.3..... | 66 |
| Figura 6.4..... | 67 |
| Figura 6.5..... | 67 |
| Figura 6.6..... | 68 |
| Figura 6.7..... | 69 |
| Figura 6.8..... | 70 |
| Figura 6.9..... | 71 |
| Figura 6.10..... | 71 |
| Figura 6.11..... | 72 |
| Figura 6.12..... | 73 |
| Figura 6.13..... | 74 |
| Figura 6.14..... | 75 |
| Figura 6.15..... | 75 |
| Figura 6.16..... | 76 |
| Figura 6.17..... | 77 |
| Figura 6.18..... | 77 |
| Figura 6.19..... | 78 |
| Figura 6.20..... | 78 |
| Figura 6.21..... | 79 |
| Figura 6.22..... | 80 |
| Figura 6.23..... | 81 |
| Figura 6.24..... | 82 |
| Figura 6.25..... | 83 |
| Figura 6.26..... | 84 |
| Figura 6.27..... | 84 |
| Figura 6.28..... | 85 |
| Figura 6.29..... | 86 |
| Figura 6.30..... | 87 |
| Figura 6.31..... | 88 |



| | |
|--------------------------|----|
| Figura 6.32 | 89 |
| Figura 6.33 | 90 |
| Figura 6.34 | 90 |
| Figura 6.35 | 91 |
| Figura 6.36 | 91 |
| Figura 6.37 | 92 |

Capítulo 1

Figuras



Introducción

Buono, M. Evolución de los Balénidos del Mioceno de Patagonia



Figura 1.1. Filogenia esquemática de los Cetacea identificando los distintos grupos. Modificado de Uhen (2010).

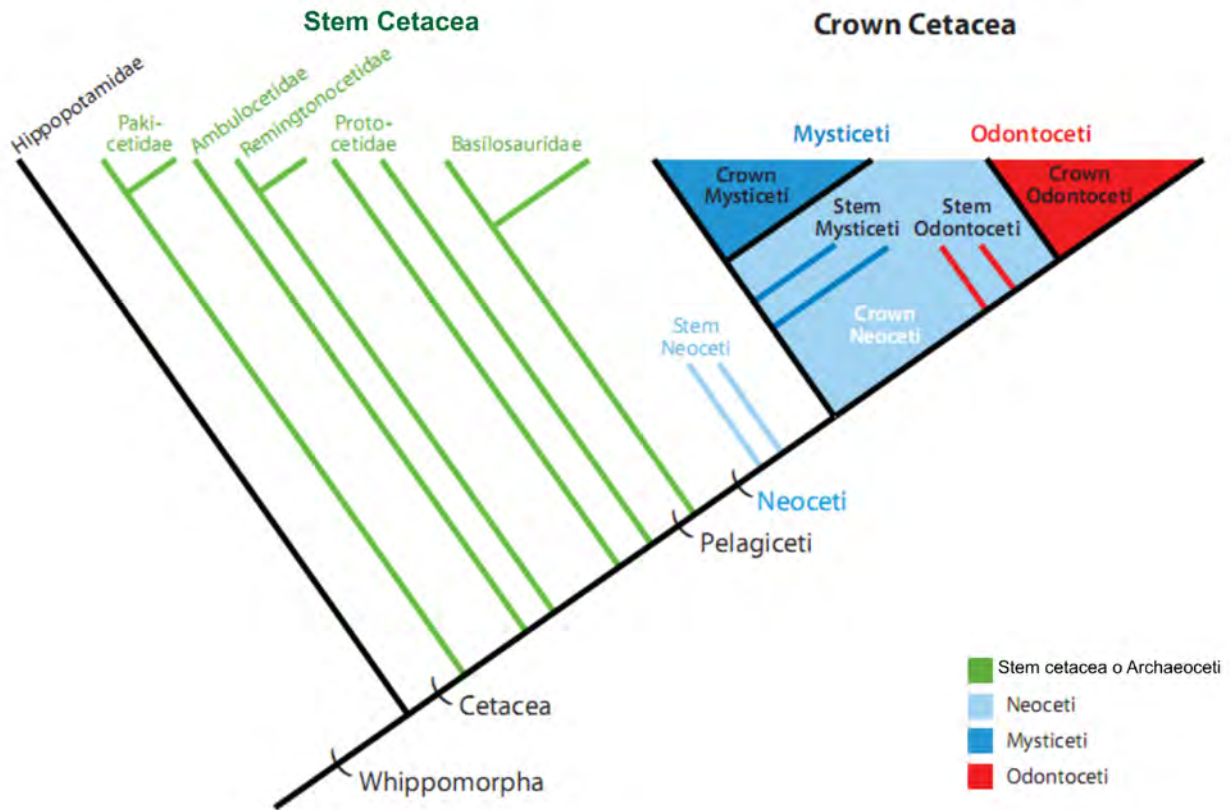




Figura 1.2. Patrón de telescopización del cráneo en odontocetos (a la izquierda) y en mysticetos (a la derecha). A, vista dorsal; B y C, vista lateral. La telescopización se refiere a la elongación de los elementos rostrales (principalmente premaxilares y maxilares; Pmx y Max) y al movimiento dorso-anterior de los elementos posteriores (Supraoccipital, Sup). Como resultado las narinas externas y los huesos nasales están desplazados póstero-dorsalmente en el cráneo. También se detallan las diferencias en la posición de la fosa temporal, órbita entre mysticetos y odontocetos y en el tamaño del cerebro entre ambos grupos (C). Modificado de Rommel et al. (2009).

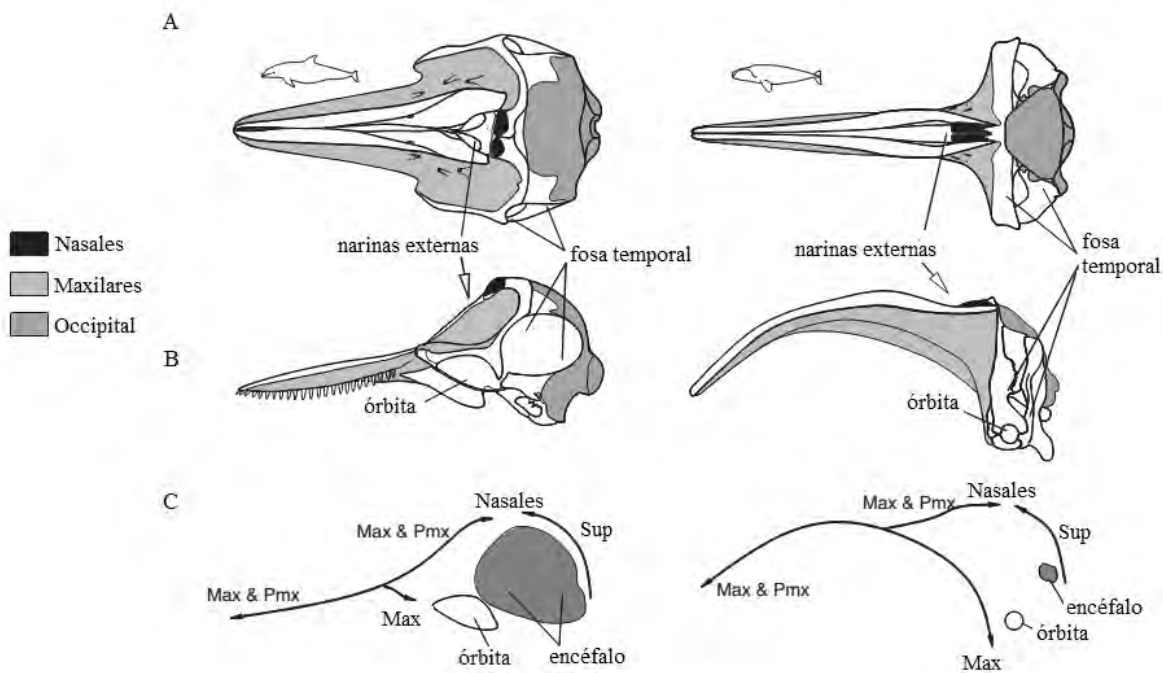




Figura 1.3. Filogenias simplificadas mostrando las hipótesis filogenéticas más recientes de las relaciones de los cetáceos con otros grupos de mamíferos. (A) Hipótesis de Geisler & Theodor (2009) donde se vincula a los cetáceos con los Raoellidae y los Hippopotamidae, la cual se basa en estudios combinados; (B) Hipótesis de Thewissen et al. (2007) la cual posiciona a los cetáceos junto a los Raoellidae pero no con los Hippopotamidae, estudio basado sólo en datos morfológicos. Modificado de Uhen et al. (2010).

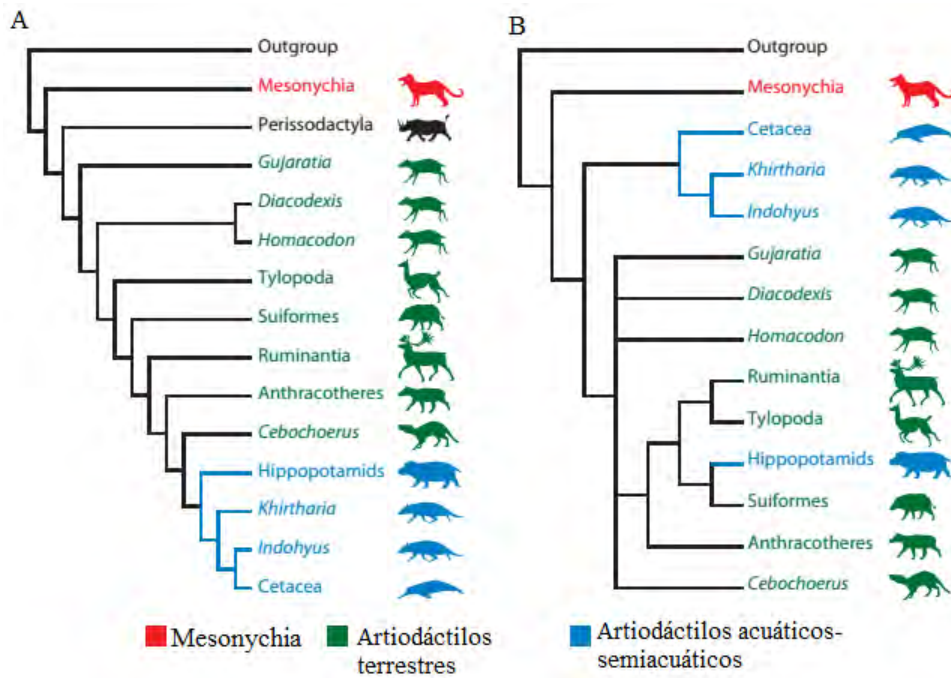


Figura 1.4. Filogenia esquemática de los *stem* cetacea o “arqueocetos” mostrando los biocrones de los distintos grupos.

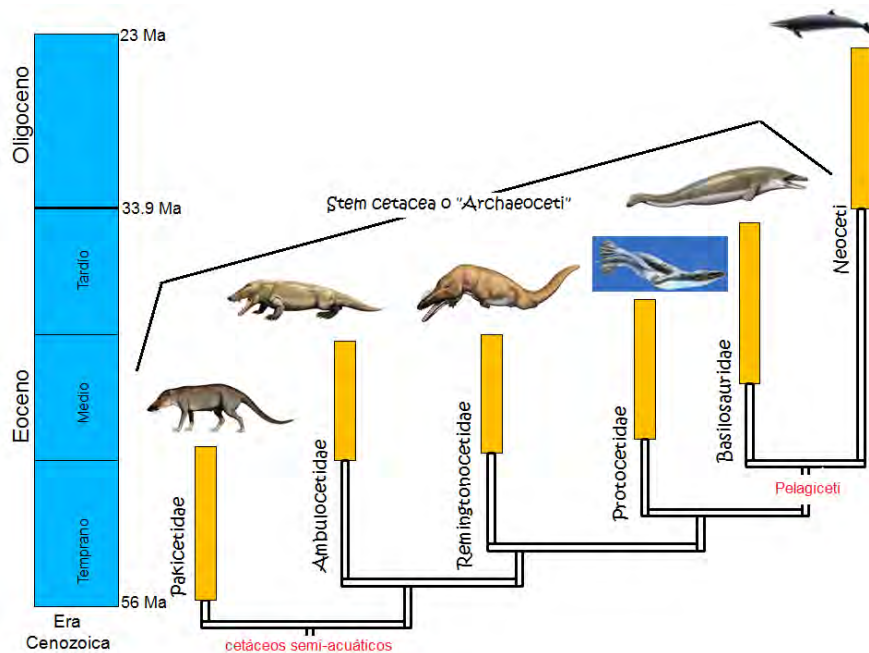




Figura 1.5. Ilustraciones de los representantes de las familias de “arqueocetos”, donde se figura el esqueleto preservado (arriba) y una reconstrucción en vida del animal. (A) Pakicetidae (tomado de Thewissen et al., 2001, y Thewissen lab, reconstrucción de Carl Buell); (B) Ambulocetidae (tomado de Thewissen, 2002 y Thewissen & Williams, 2002 reconstrucción de Carl Buell); (C) Remingtonocetidae (tomado de Thewissen & Bajpai, 2009; reconstrucción de Carl Buell); (D) Protocetidae (tomado de Gingerich et al., 2011; Uhen, 2008); (E) Basilosauridae (tomado de Gingerich et al., 2009).

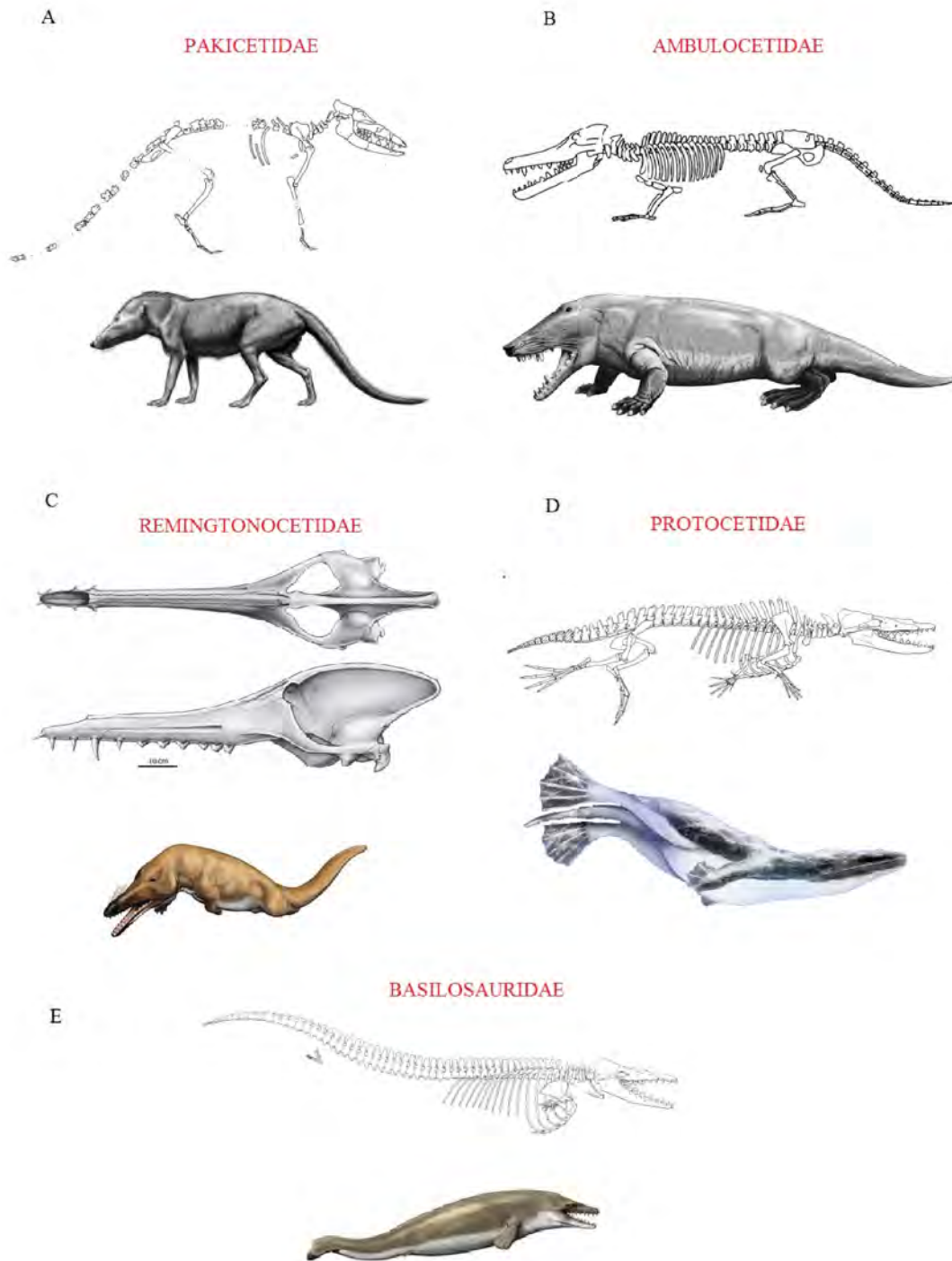
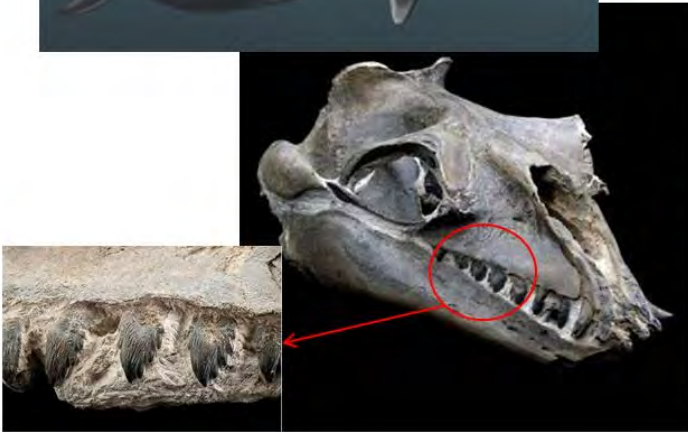




Figura 1.6. Dibujos esquemáticos de los dos grupos de misticetos: los misticetos con dientes (todos extintos) y los misticetos con barbas.

Misticetos dentados



Misticetos edentados

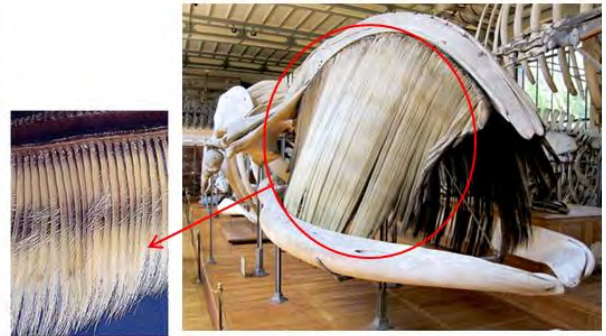




Figura 1.7. Dibujos esquemáticos del cráneo de algunos stem cetácea (*Basilosaurus* y *Zygorhiza*) y de misticetos dentados (*Janjucetus*, *Mammalodon*, *Aetiocetus*, *Chonecetus*) para ejemplificar las diferencias en la morfología. Tomado de Fitzgerald (2010).

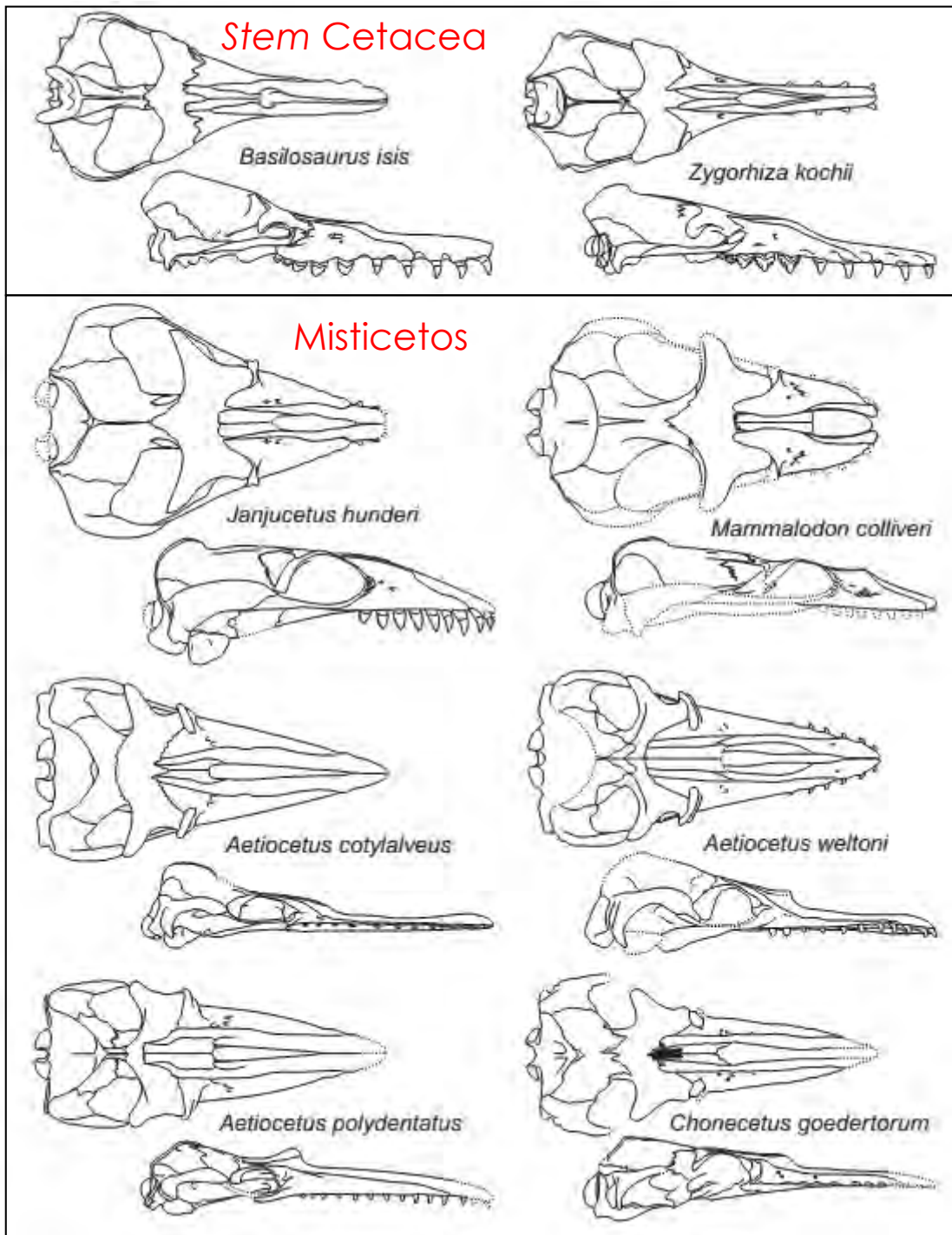




Figura 1.8. Mysticetos con barbas: estrategias de alimentación de los misticetos actuales. Tomado de Gatesy et al. (2012).

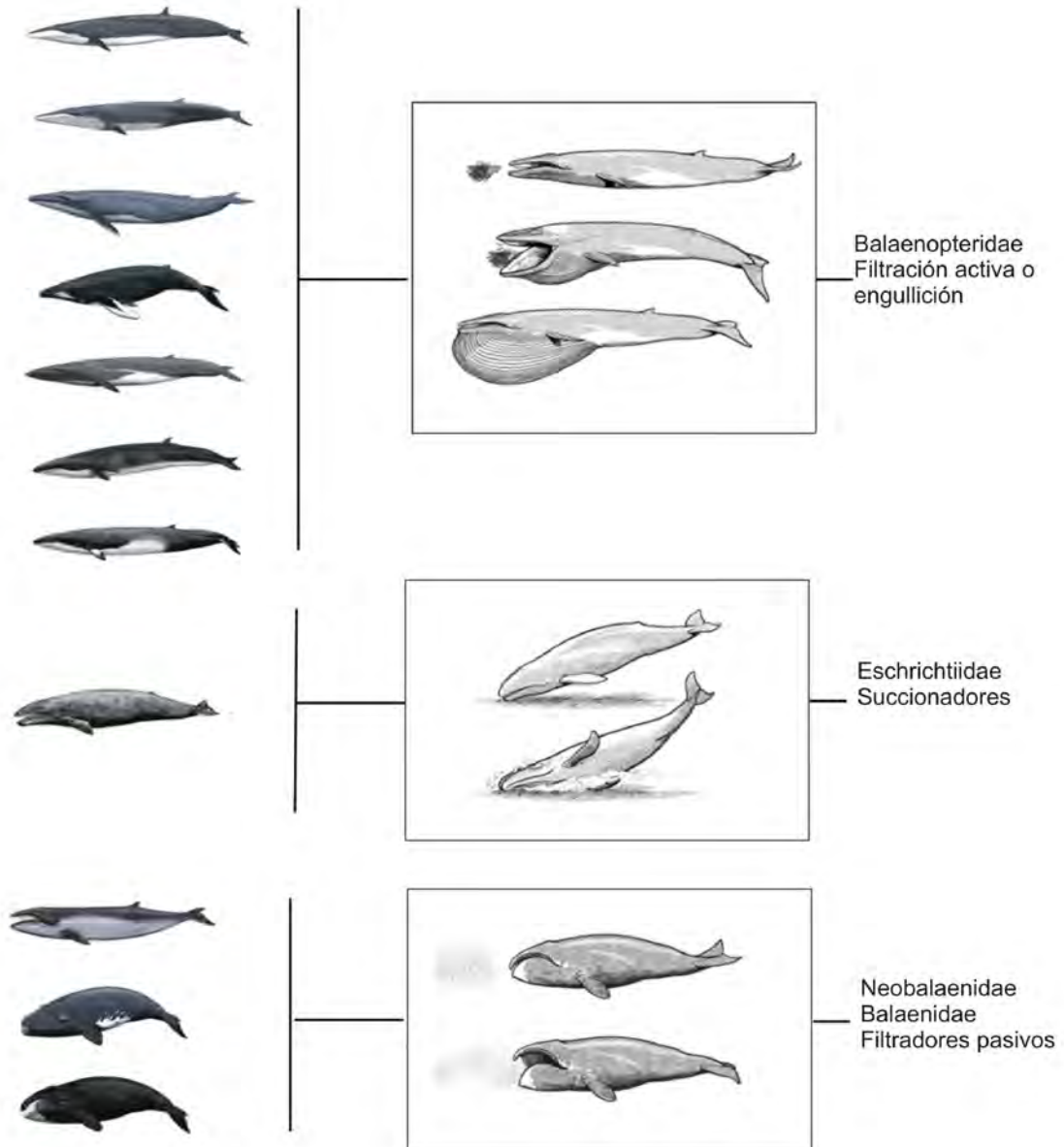




Figura 1.9. Ilustraciones de los representantes de las familias de misticetos actuales mostrando la morfología externa. A, Balaenopteridae; B, *Megaptera*; C, Eschrichtiidae; D, *Caperea*. Ilustraciones de Carl Buell.

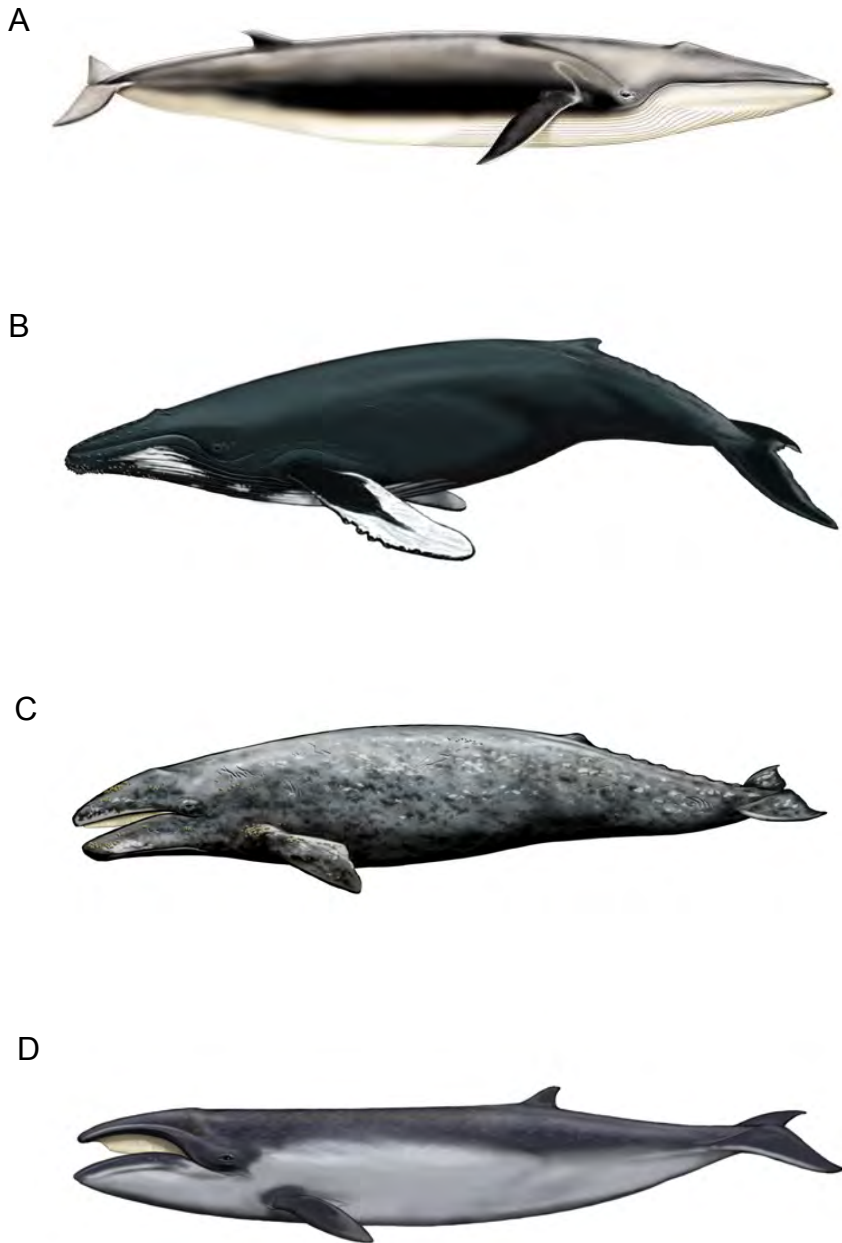
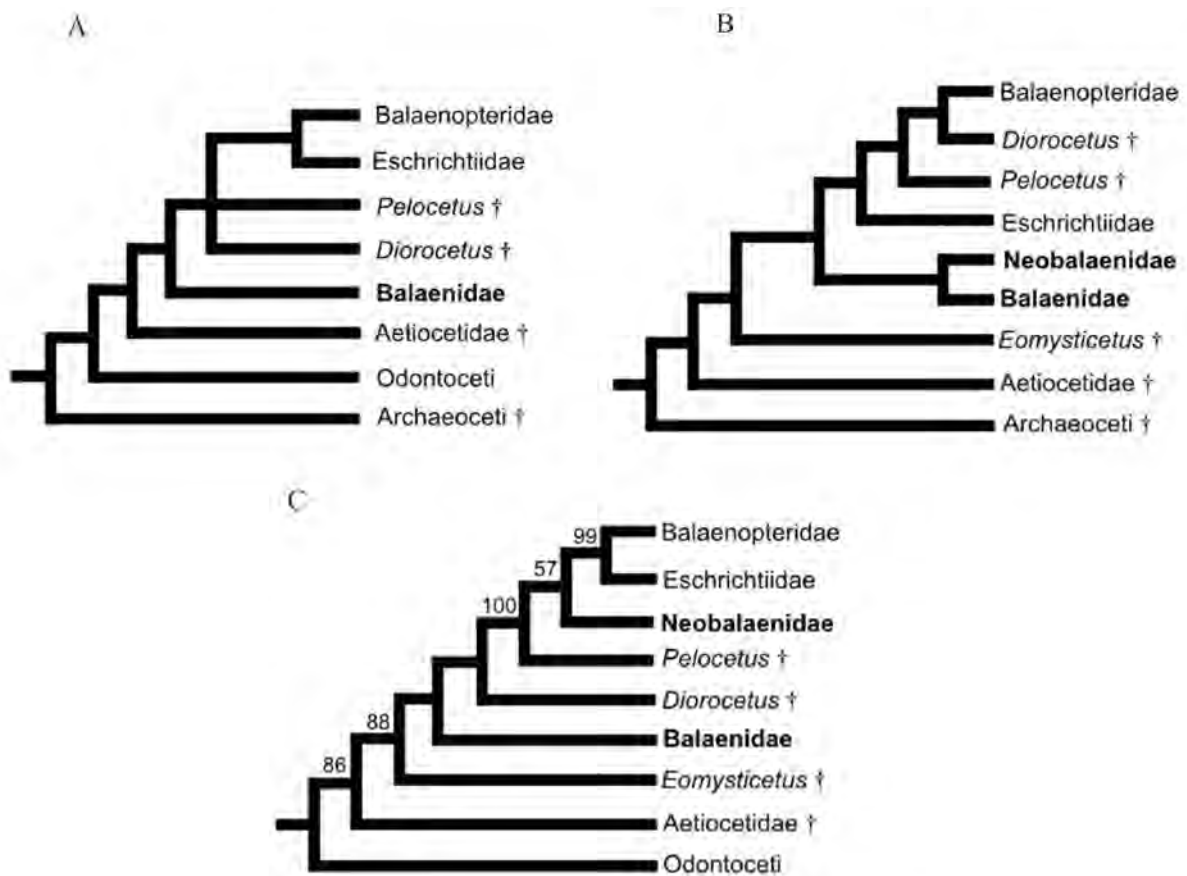




Figura 1.10. Ilustración de un balénido (*Eubalaena sp.*) mostrando la morfología externa. Ilustraciones de Carl Buell.



Figura 1.11. Hipótesis filogenéticas previas donde los Balaenidae se recuperan como el grupo más basal de misticetos con representantes actuales. A, Kimura & Ozawa (2002); B, Steeman, 2007; C, Marx (2010).



Capítulo 2

Figuras



Materiales y Métodos

Buono, M. Evolución de los Balénidos del Mioceno de Patagonia



Figura 2.1. Planos anatómicos de orientación del cuerpo de mysticetos. Modificado de Zhu et al. (2001).

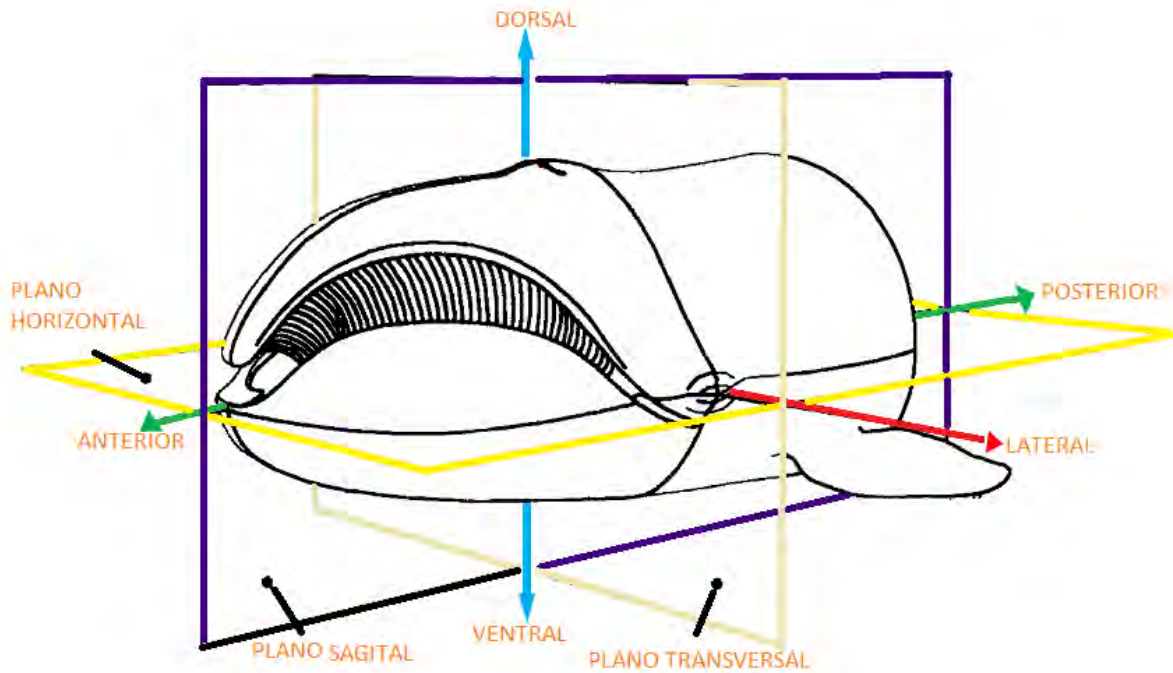


Figura 2.2. Principales vistas anatómicas del cráneo de mysticetos utilizadas en las descripciones anatómicas.

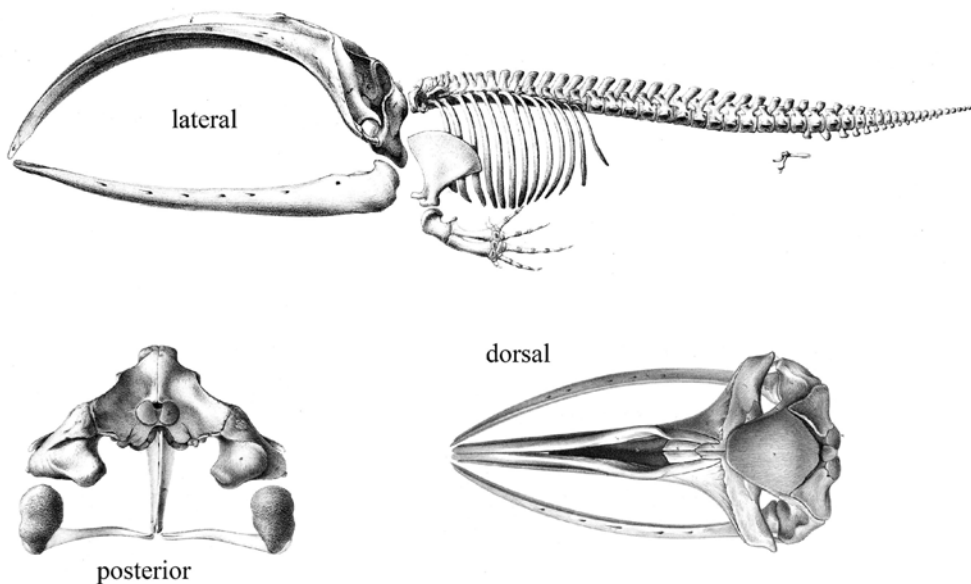
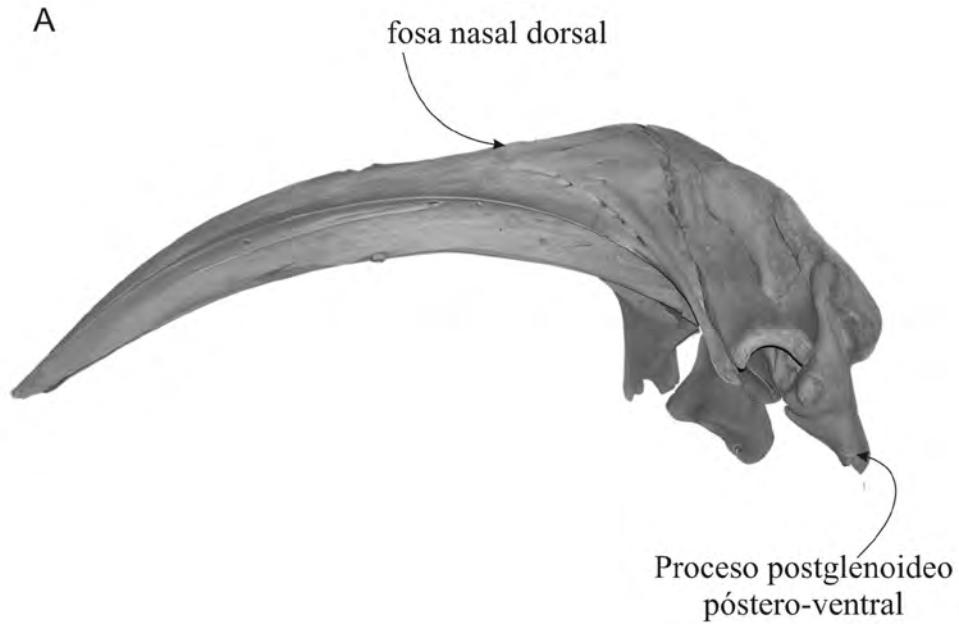
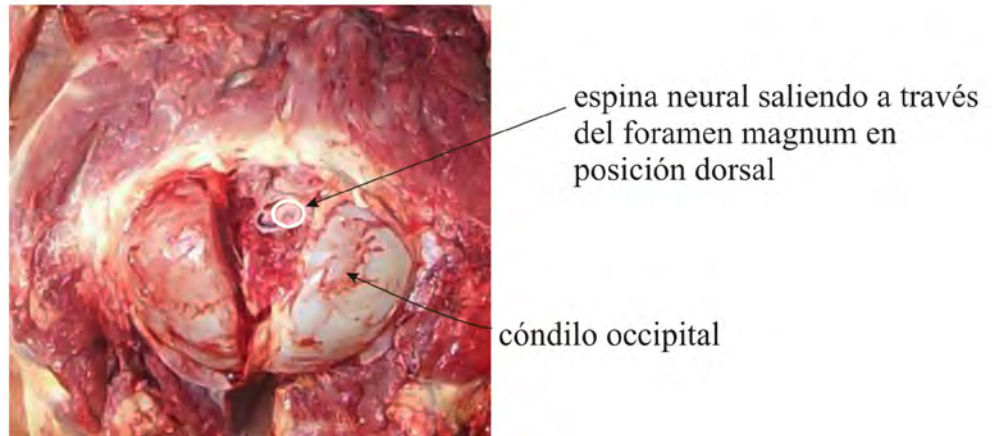




Figura 2.3. Landmarks anatómicos utilizados para la orientación del cráneo. A, orientación del proceso postglenoideo y posición de la fosa nasal; B, Posición del foramen magnum y de la espina neural.



B



Capítulo 3

Figuras



Contexto Geológico

Buono, M. Evolución de los Balénidos del Mioceno de Patagonia



Figura 3.1. Mapa mostrando la transgresión “Patagoniense” durante el Oligoceno tardío-Mioceno temprano.





Figura 3.2. Mapa mostrando la transgresión del mar “Enterriense” durante el Mioceno tardío.

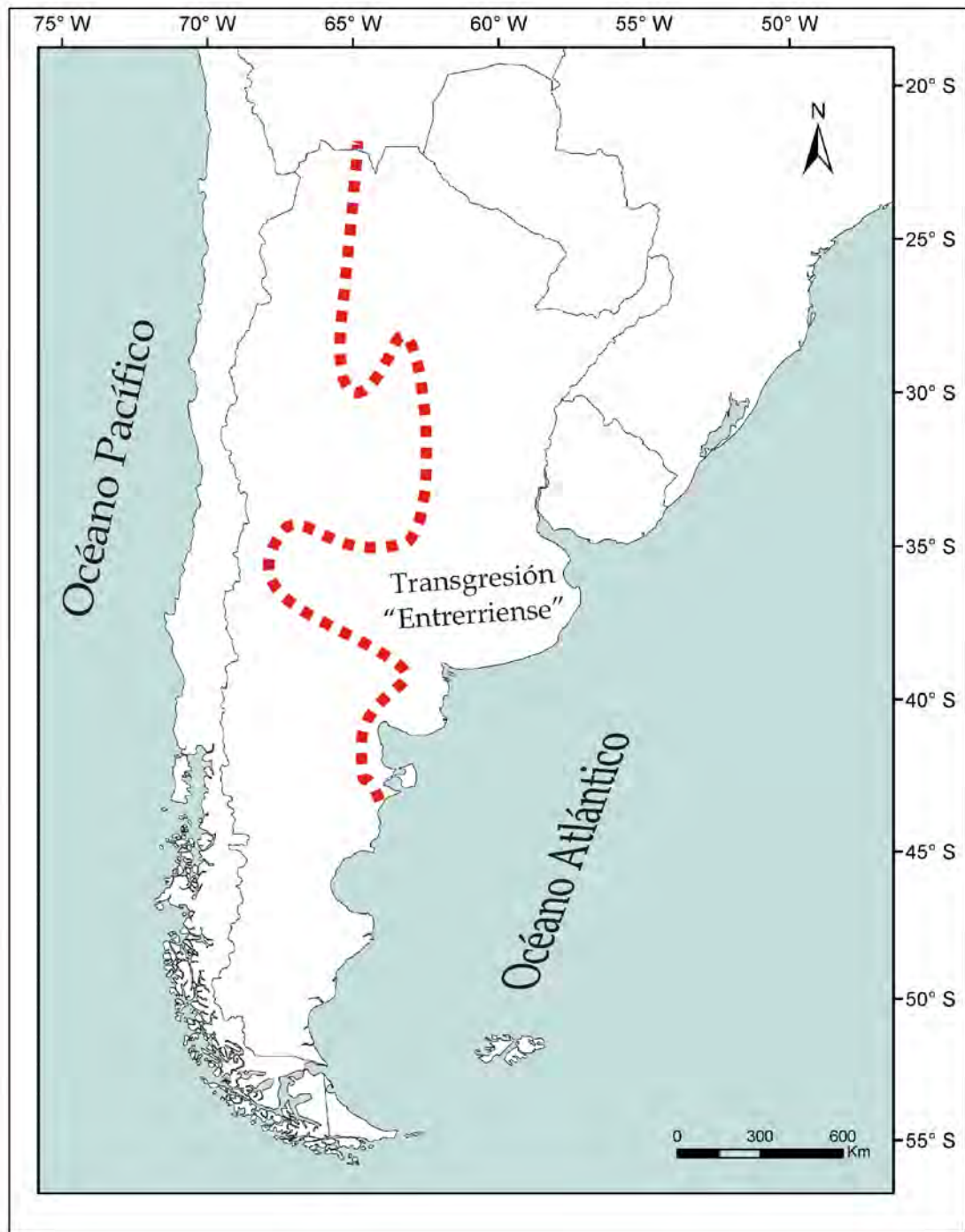
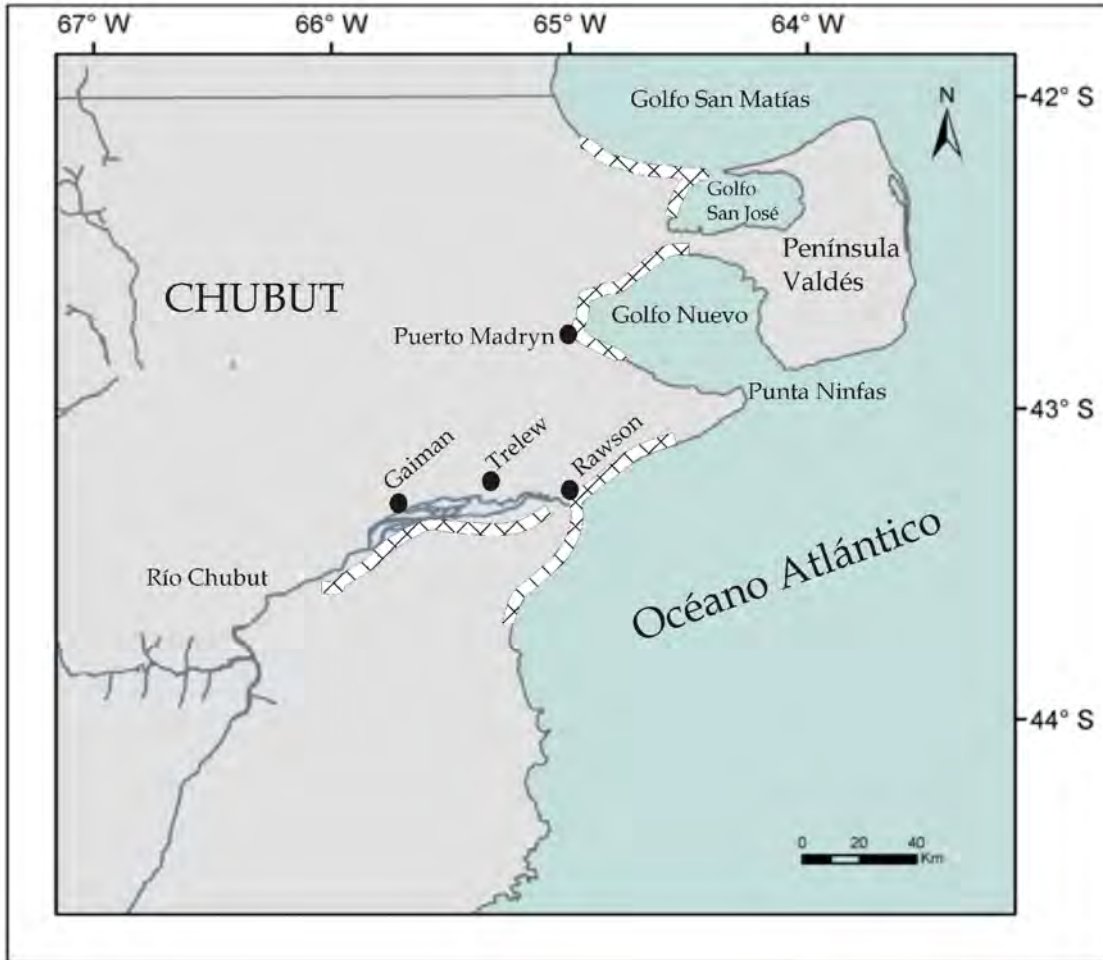




Figura 3.3. Afloramientos de la Formación Gaiman en el área del Valle inferior del Río Chubut y alrededores de la ciudad de la ciudad de Puerto Madryn.



XXXXXXXXX Afloramientos de la Formación Gaiman



Figura 3.4. Afloramientos de la Formación Puerto Madryn en el área de Península Valdés y alrededores de la ciudad de Puerto Madryn.

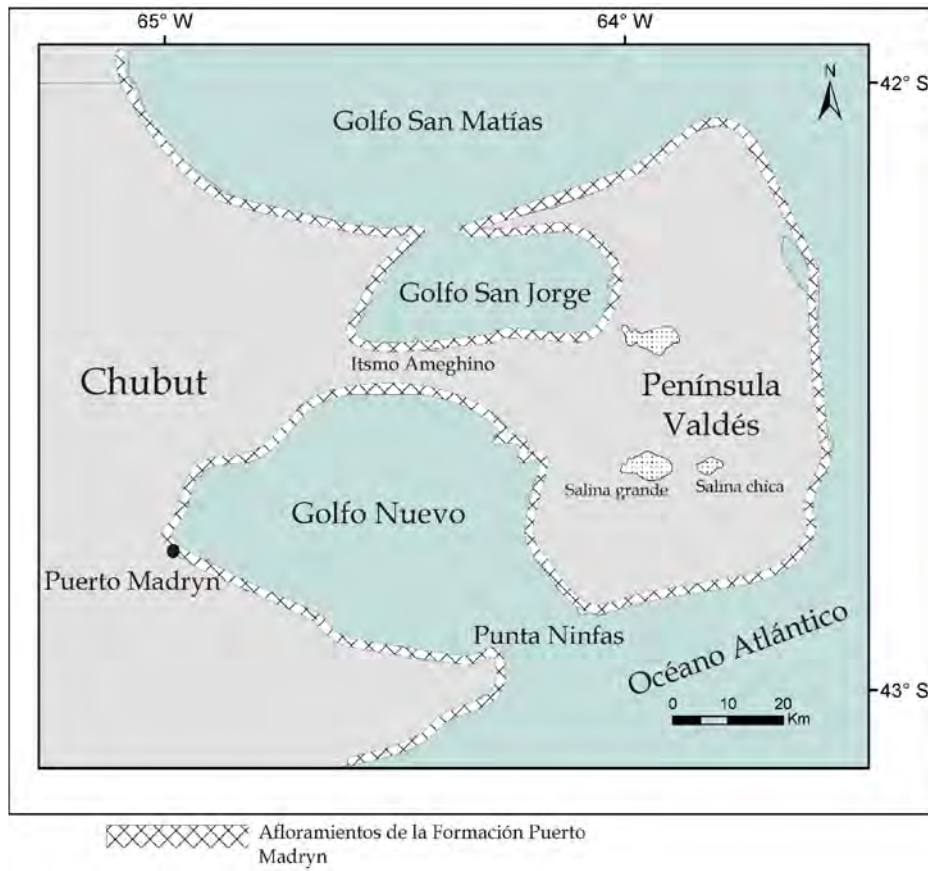




Figura 3.5. Principales localidades fosilíferas de la Formación Gaiman (indicadas con una estrella celeste) en el Valle inferior del Río Chubut donde se encuentran vertebrados marinos.

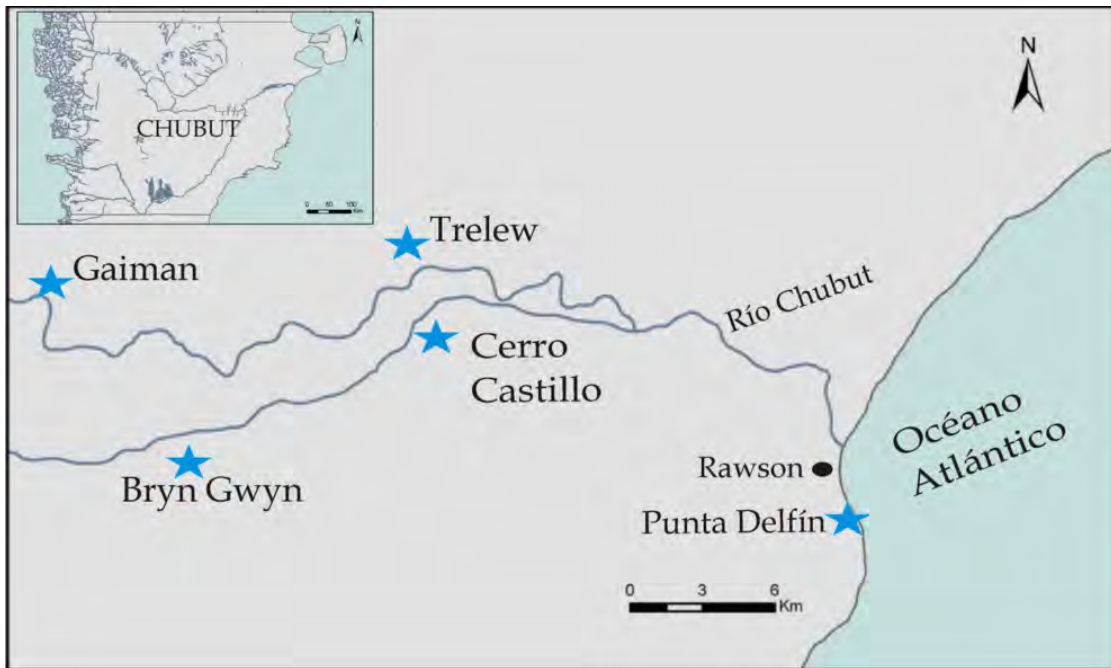




Figura 3.6. Principales localidades fosilíferas de la Formación Puerto Madryn (indicadas con una estrella celeste) donde se encuentran vertebrados marinos.

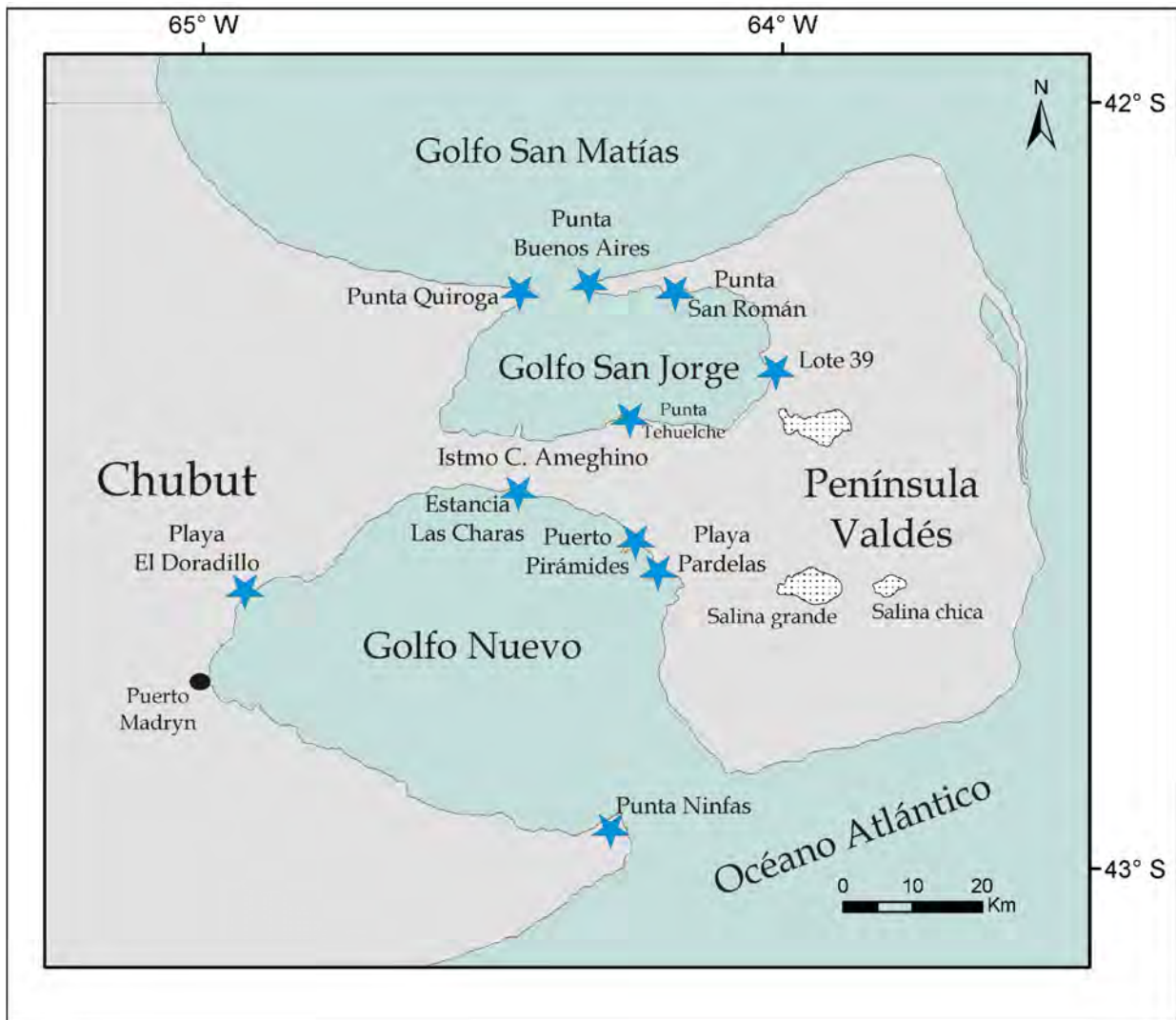
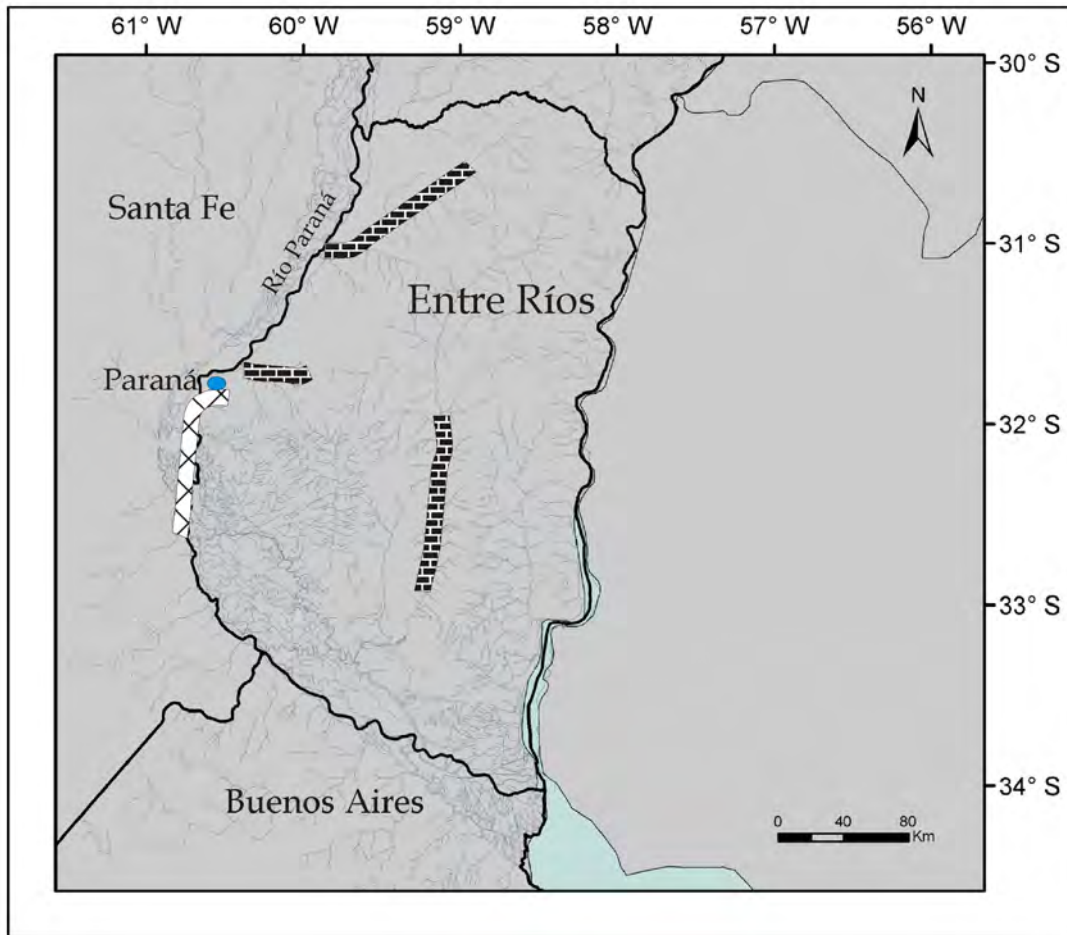




Figura 3.7. Afloramientos de la Formación Paraná y de la Formación Ituizangó en la provincia de Entre Ríos.



Afloramientos de la Formación Ituizangó en la provincia de Entre Ríos



Afloramientos de la Formación Paraná en la provincia de Entre Ríos

Capítulo 4

Figuras



Anatomía y Sistemática Paleontológica

Buono, M. Evolución de los Balénidos del Mioceno de Patagonia



Abreviaturas anatómicas:

A: anterior
AI VII: apertura interna del canal facial (Nervio VII)
Al: aliesfenoides
ATE: abertura del tubo de eustaquio
Be: basiesfenoides
BO: basioccipital
BT: bulla timpánica
Cbo: cresta basioccipital
CCP: cresta coclear posterior
Cel: cresta escamosa lateral
Civ: cresta del involucro
CMb: cuerpo mandibular
Cme: cresta medial
CMEx: cresta medial del exoccipital
CN: cresta nugal
CO: cóndilo occipital
CoMa: cóndilo mandibular
Cop: canal óptico
CP: cresta paraoccipital
CT: cresta temporal
CTv: cresta transversales del involucro
D: dorsal
EPc: elevación postcoronoidea
Es: escamoso
Et: etmoturbinales
Ex: exoccipital
FBP: fisura basiesfenoides-preesfenoides
FC: fenestra coclear
FC c: fenestra coclear cresta
FCD: fosa condiloidea dorsal
FC sa: fenestra coclear surco anterior
FC sp: fenestra coclear surco posterior
Fcv: foramen carotídeo ventral
FE: fosa estilomastoidea
FEL: foramen endolinfático
Fep: fosa estapedial
FG: fosa glenoidea
Fio: forámenes infraorbitarios
FM: fosa para el martillo
Fmb: foramen mandibular
Fme: forámenes mentonianos
Fmg: foramen magnum
FMT: fosa para la membrana timpánica
FN: fosa nasal
FO: foramen óptico
FOv: foramen oval
FP: foramen perilinfático
Fps: foramen pseudoval
Fpt: fosa pterigoidea



Fr: frontal
Fr CL: frontal crestas laterales
Fr FM: frontal fosa medial
FS: fosa supraoccipital
Fsg: fisura sigmoidea
Fsp: fosa del seno posterior
FT: fosa temporal
HC: hiato craneal
Ip: interparietal
Iv: involucro
L: lateral
LA: lóbulo anterior
LG: "laminar gap"
LM: lóbulo medial
LP: lóbulo posterior
M: medial
MAE: meato auditivo externo
MAI: meato auditivo interno
MI: muesca intercondilar
Mx: maxilar
MY: muesca yugular
Na: nasal
O: órbita, margen dorsal
Pa: parietal
Pal: palatino
PAM: proceso ascendente del maxilar
PAn: proceso anterior
PC: pars coclearis
PCn: proceso cónico
PCo: proceso coronoides
PdA: pedicelo anterior
PdP: pedicelo posterior
Pe: periótico
Pfa: proceso falciforme
PIO: placa infraorbitaria del maxilar
PL: proyección lateral de la tuberosidad ventro-lateral del periótico
PLM: proceso lateral del maxilar
Pm: promontorio
Pmx: premaxilar
PNFr: proceso narial del frontal
PP: proceso paraoccipital
PPC: proceso posterior compuesto del periótico
PPg: proceso postglenoideo
PPo: proceso postorbitario del frontal
PPro: proceso preorbitario del frontal
PPT: proceso posterior timpánico
Pre: preesfenoides
PS: proceso sigmoideo
PSF: proceso supraorbitario del frontal
Pt H: hamulus pterigoideo
Pt Id: pterigoides lámina dorsal
Pt Il: pterigoides lámina lateral



- Pt Im:** pterigoides lámina media
- Pt Iv:** pterigoides lámina ventral
- PZ:** proceso zigomático
- Rmb:** rama mandibular
- Sla:** surco lateral de la bulla timpánica
- Slo:** surco longitudinal de la bulla timpánica
- SM:** surco milohioideo
- Sml:** surco medio lateral de la bulla timpánica
- SNf:** surco para la salida del nervio facial (VII)
- SO:** supraoccipital
- STT:** surco para el músculo tensor timpánico
- S V₃:** salida inferida de la rama mandibular del nervio trigémino
- Su C:** sutura coronal
- SuP-E:** sutura parieto-escamosal
- V:** ventral
- VIII:** salida nervio craneal vestibulococlear (VIII)
- VM:** ventana maxilar
- VO:** vómer
- Yu:** yugal



Figura 4.1. *Eubalaena australis* (USNM 267612). A, Vista dorsal del cráneo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. Escala 20 cm. Foto: Felix Marx.

A



B

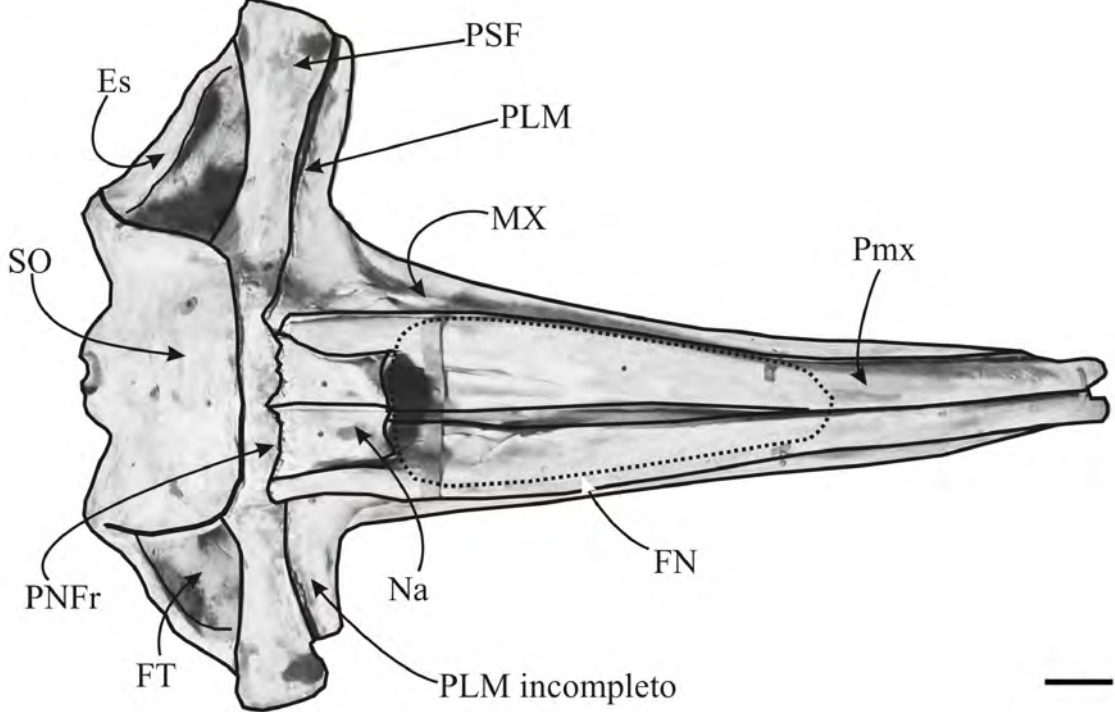




Figura 4.2. *Eubalaena australis* (MLP 1508). A, Vista lateral del cráneo y mandíbula; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. Escala 20 cm.

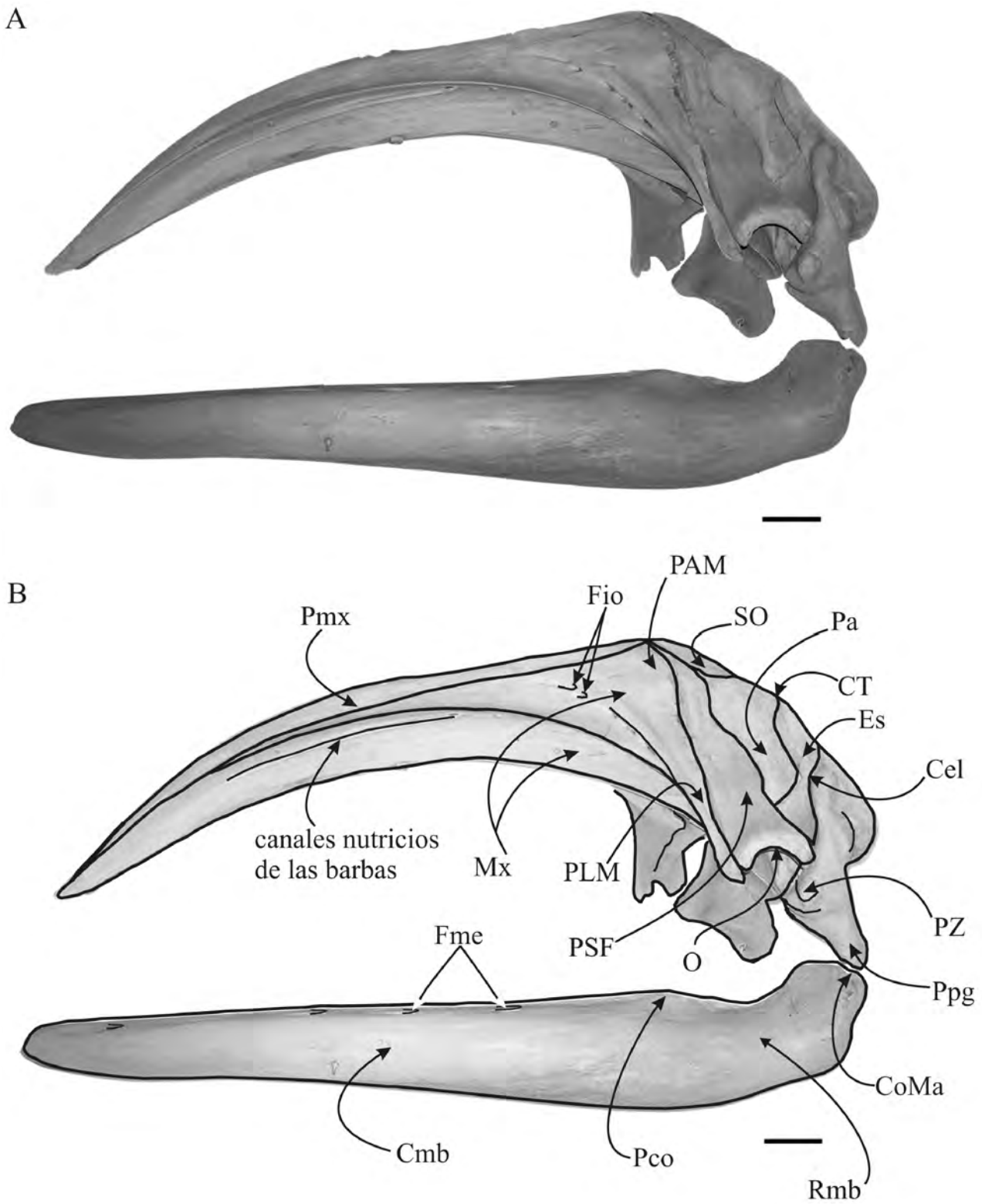




Figura 4.3. *Eubalaena australis* (USNM 267612). A, Vista posterior del cráneo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. Escala 20 cm.

A



B

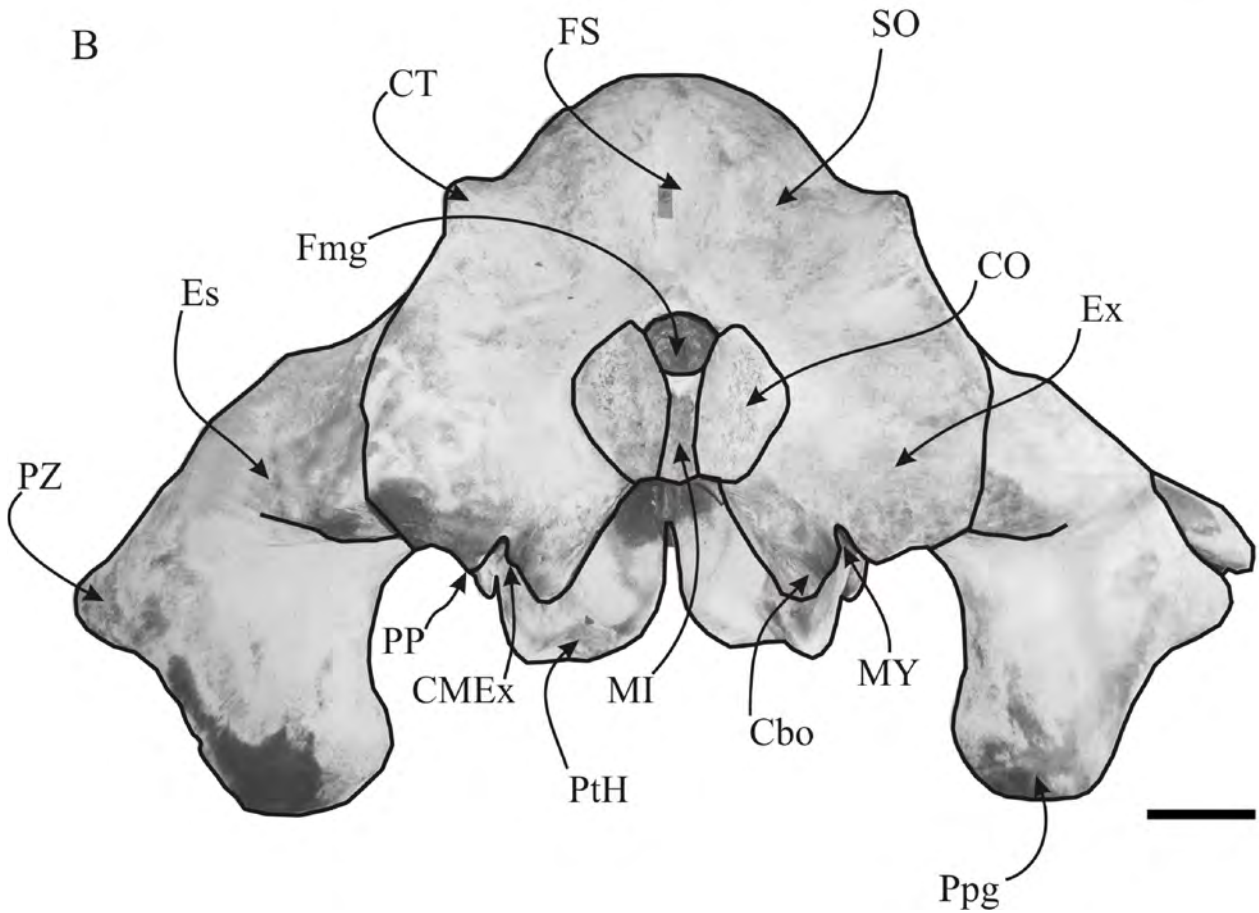




Figura 4.4. *Eubalaena australis* (MLP 1508). A, vista ventral del basicráneo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. Escala 20 cm.

A



B

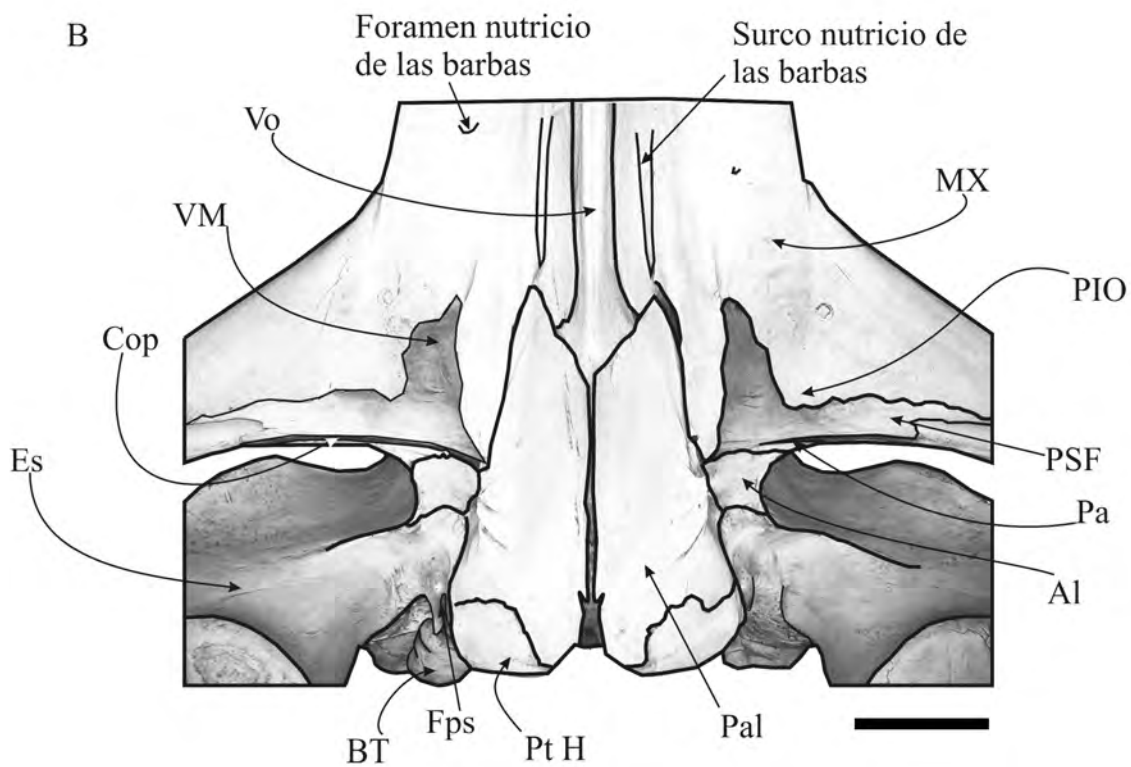




Figura 4.5. *Eubalaena australis* (CNPMMAMM 748, neonato). Cráneo en sección sagital mostrando las suturas cartilagosas entre los huesos y las porciones engrosadas y delgadas del supraoccipital.

Escala: 10 cm

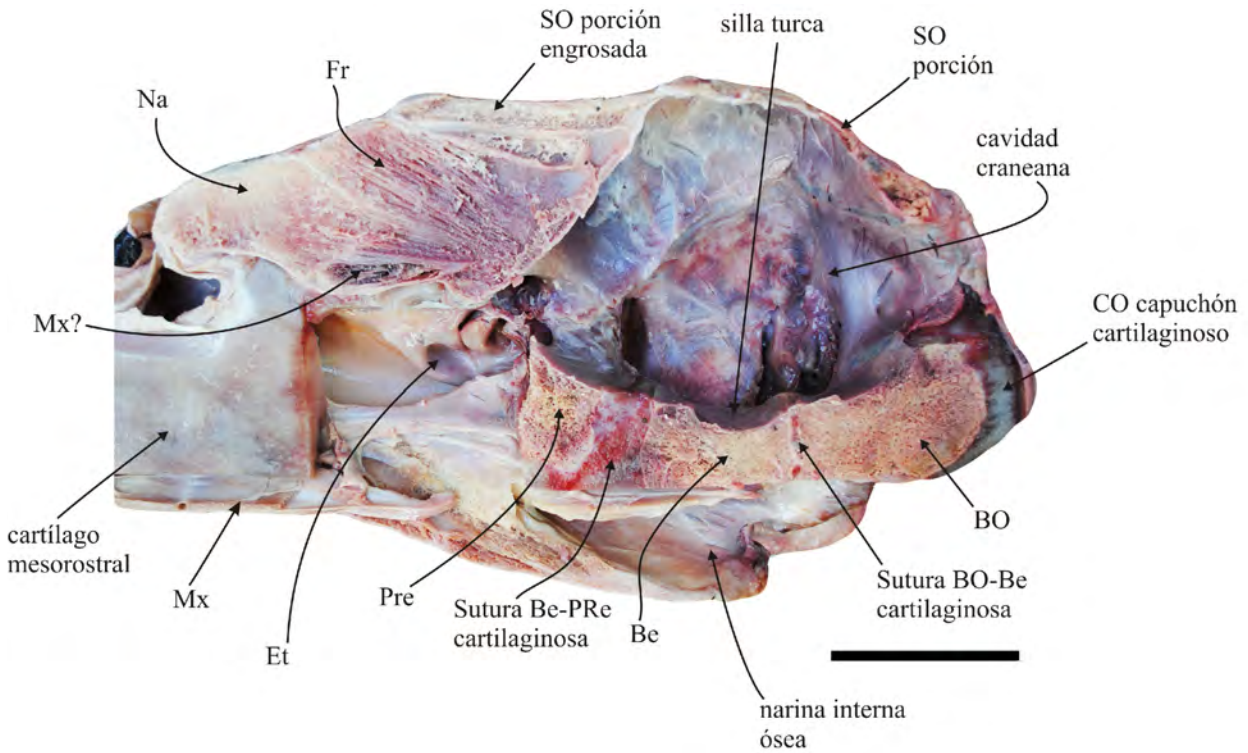




Figura 4.6. *Eubalaena australis* (MoNZ 2239). A, vista ventro-posterior del lateral derecho del basicráneo; B, detalle de la región de la fosa pterigoidea en vista ventro-posterior. Sin Escala. Fotos Ewan Fordyce.

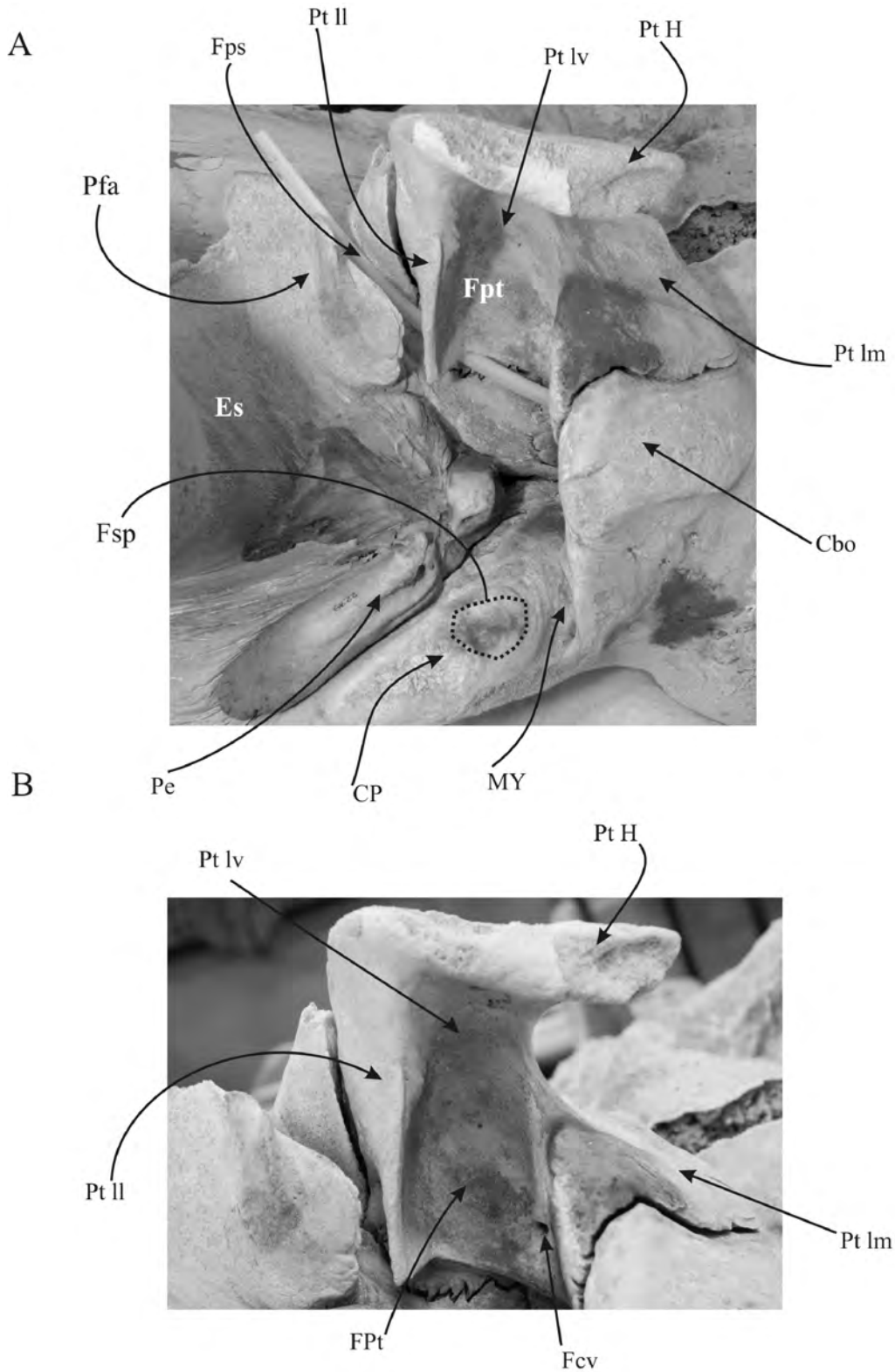




Figura 4.7. *Eubalaena australis* (MACN 54.119) vista lateral de la región orbital en detalle. Escala 20 cm.

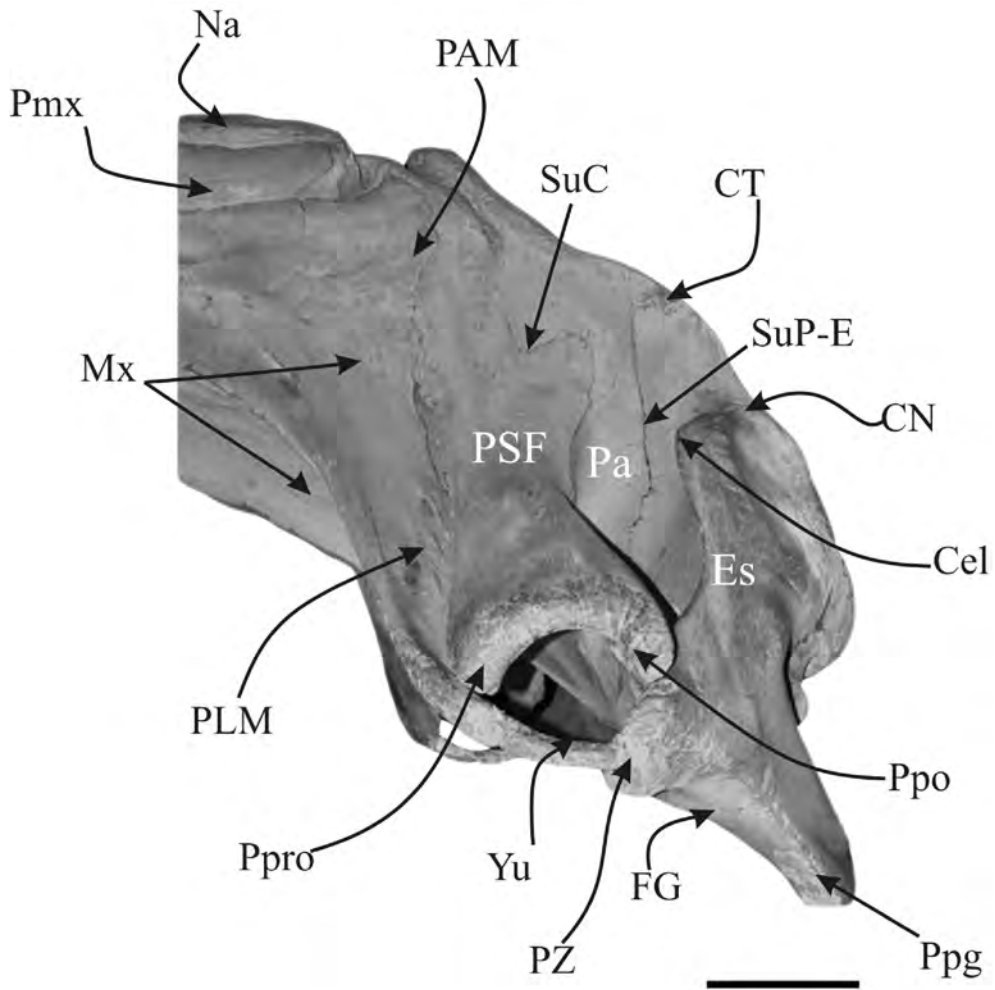




Figura 4.8. *Eubalaena australis*, periótico (S/N). A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista medial; D, vista lateral. Escala: 3 cm.

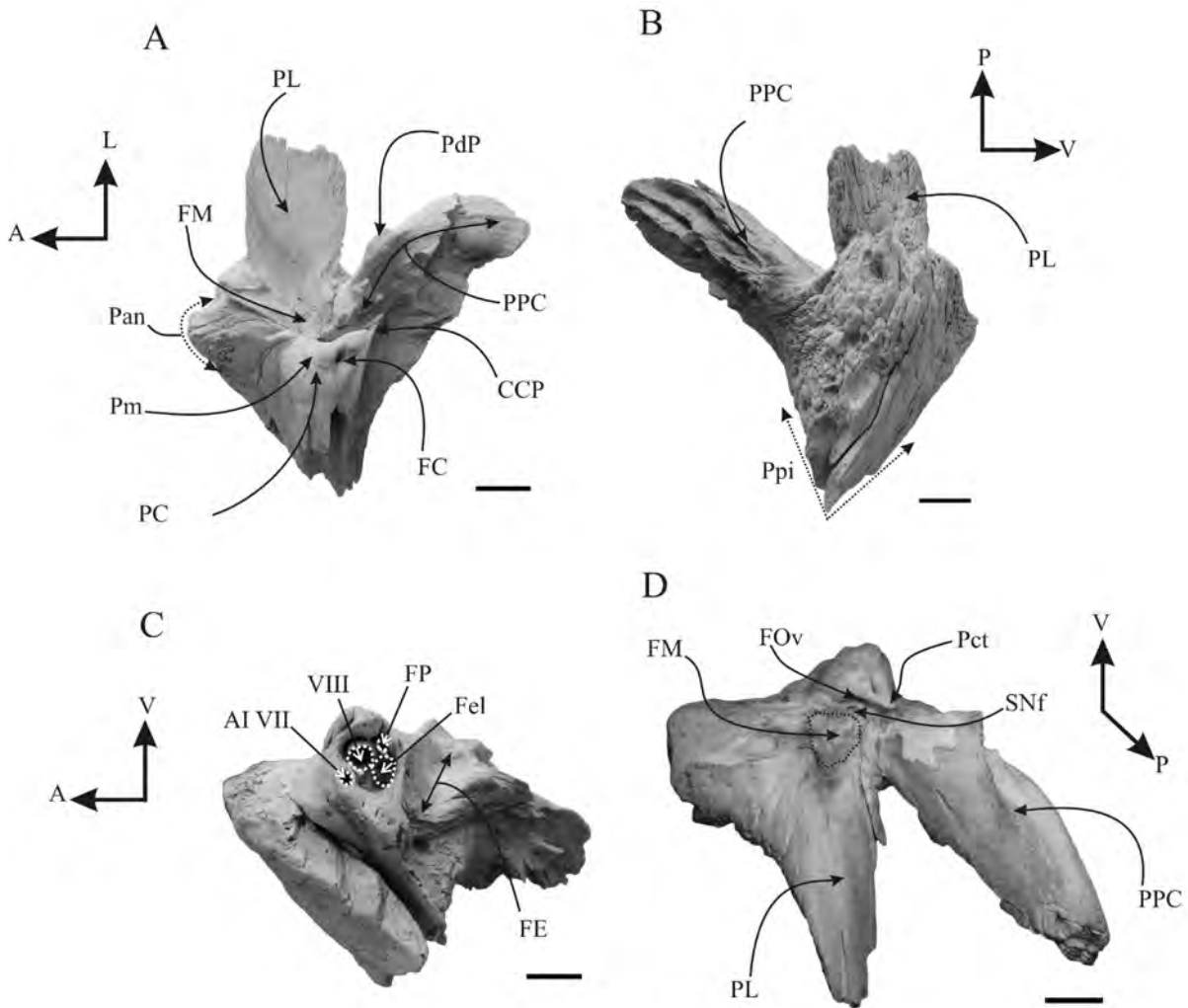




Figura 4.9. *Eubalaena australis*, bulla timpánica (OU 226). A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista anterior; D, vista lateral; E, vista medial. Escala 2 cm.

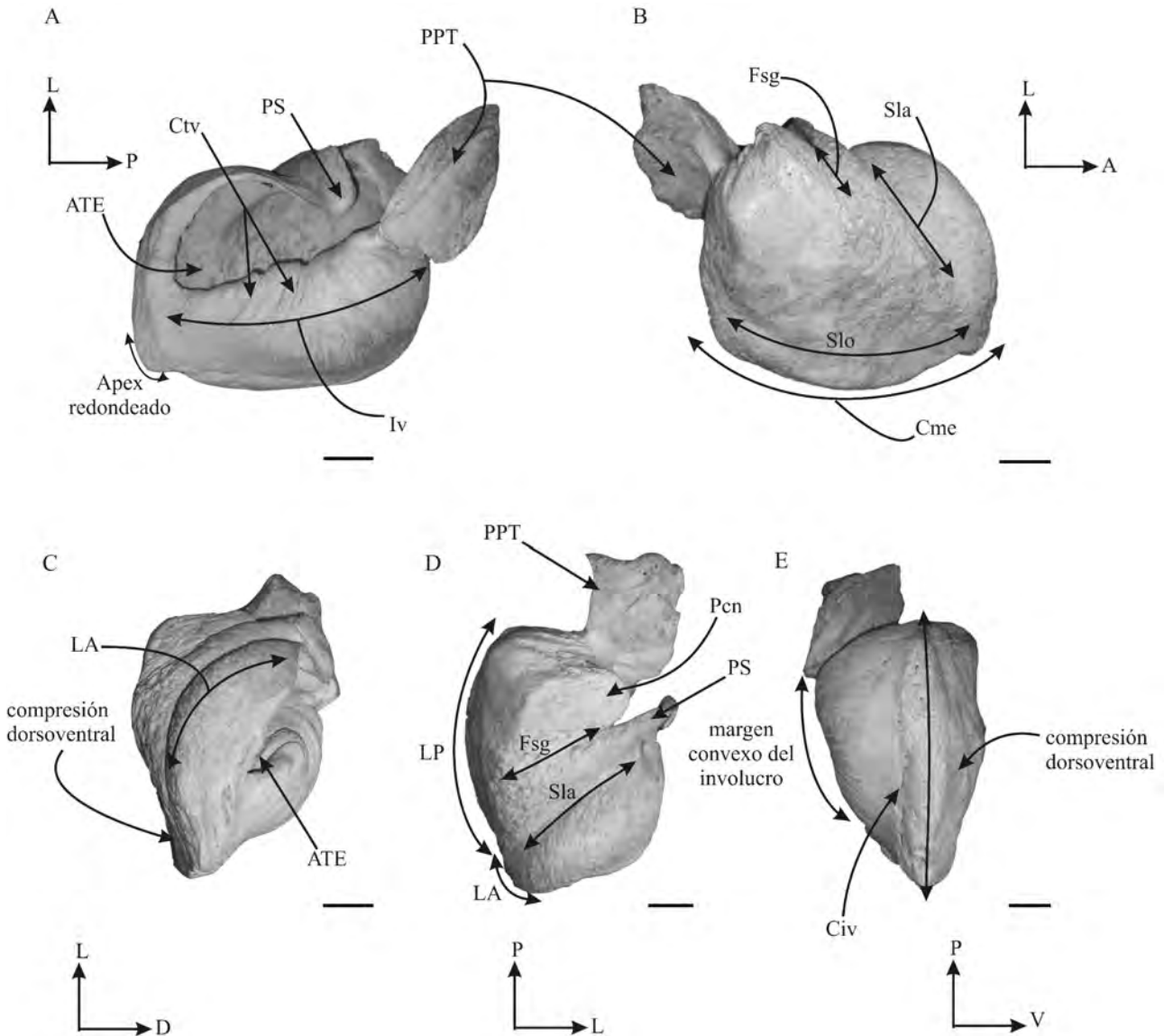


Figura 4.10. *Eubalaena australis* mandíbula (CNPMM S/N). Vista póstero-medial de la mandíbula izquierda con el detalle de las estructuras anatómicas de esta región. Escala 10 cm.

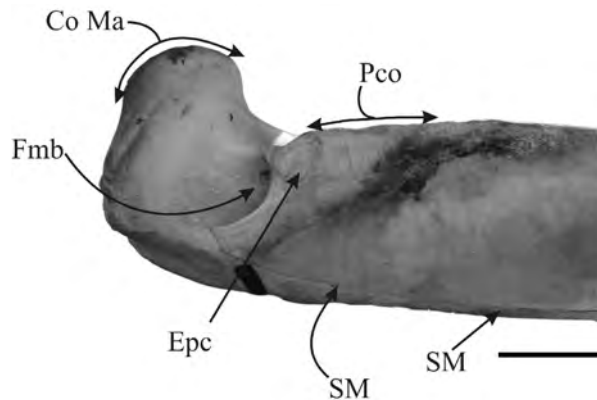




Figura 4.11. A, Mapa indicando la procedencia geográfica del holotipo y ejemplar referido de *Morenocetus parvus*; B, detalle de la región del Valle del río Chubut con la localidad tipo de *Morenocetus* y una foto ilustrativa de la misma.

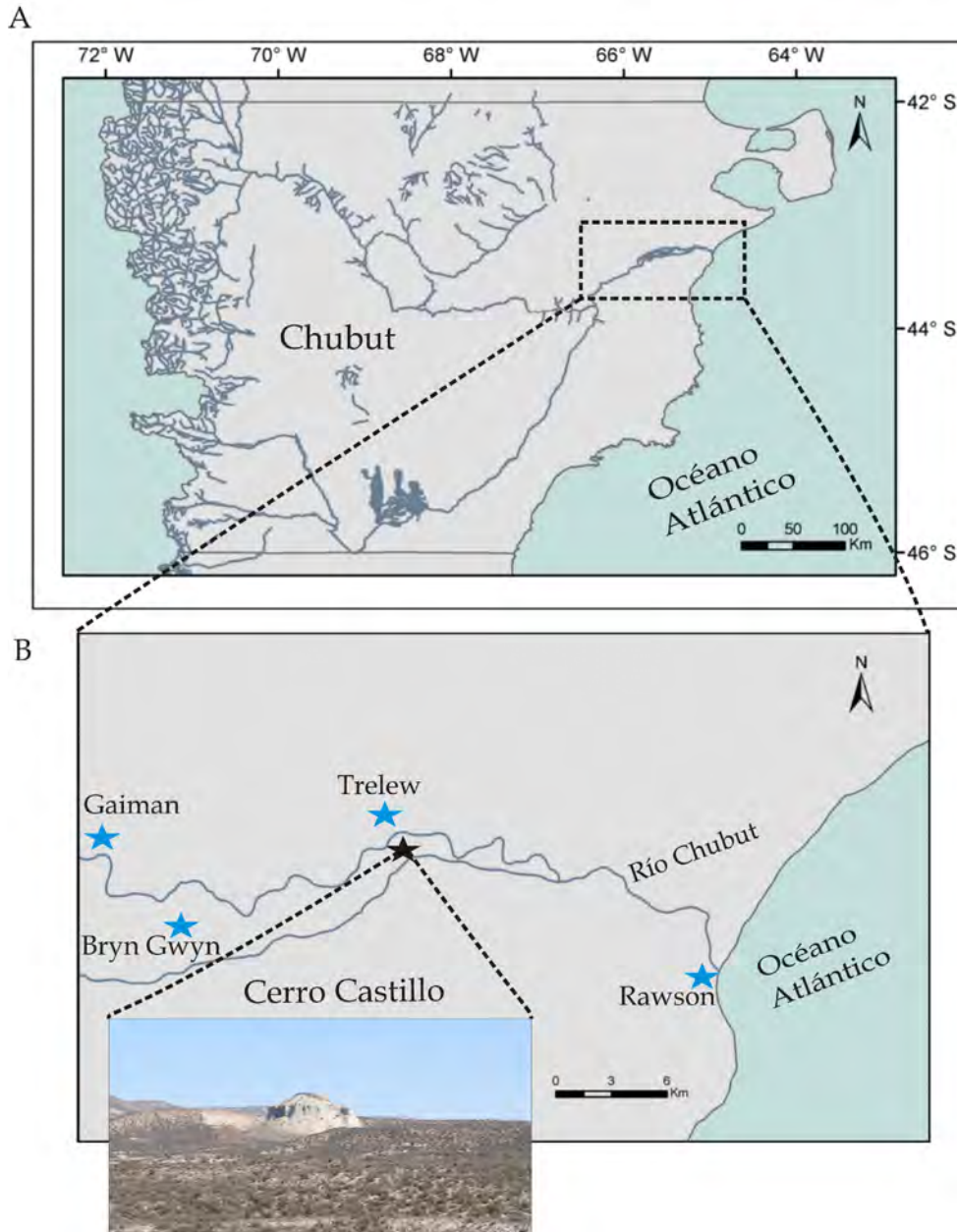




Figura 4.12. Perfil estratigráfico de la Formación Gaiman del área de Trelew y alrededores. La parte inferior de la secuencia se corresponde con los niveles aflorantes en Cerro Castillo. El nivel de procedencia estratigráfica exacto de los ejemplares referidos a *Morenocetus parvus* no fue especificado por Cabrera (1926). Tomado de Scasso & Castro (1999).

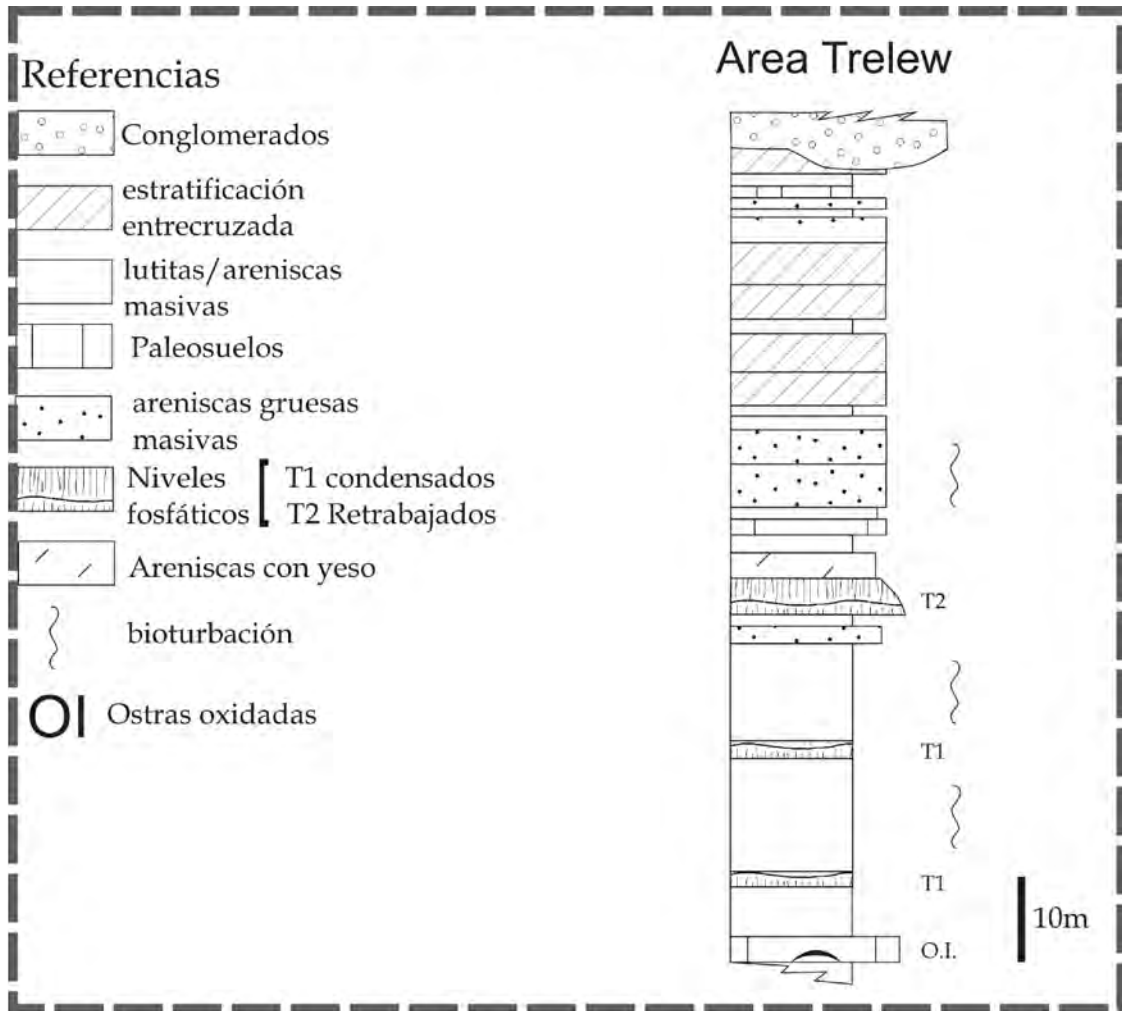




Figura 4.13. *Morenocetus parvus* (holotipo, MLP 5-11). A, vista dorsal del cráneo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. Escala 10 cm.

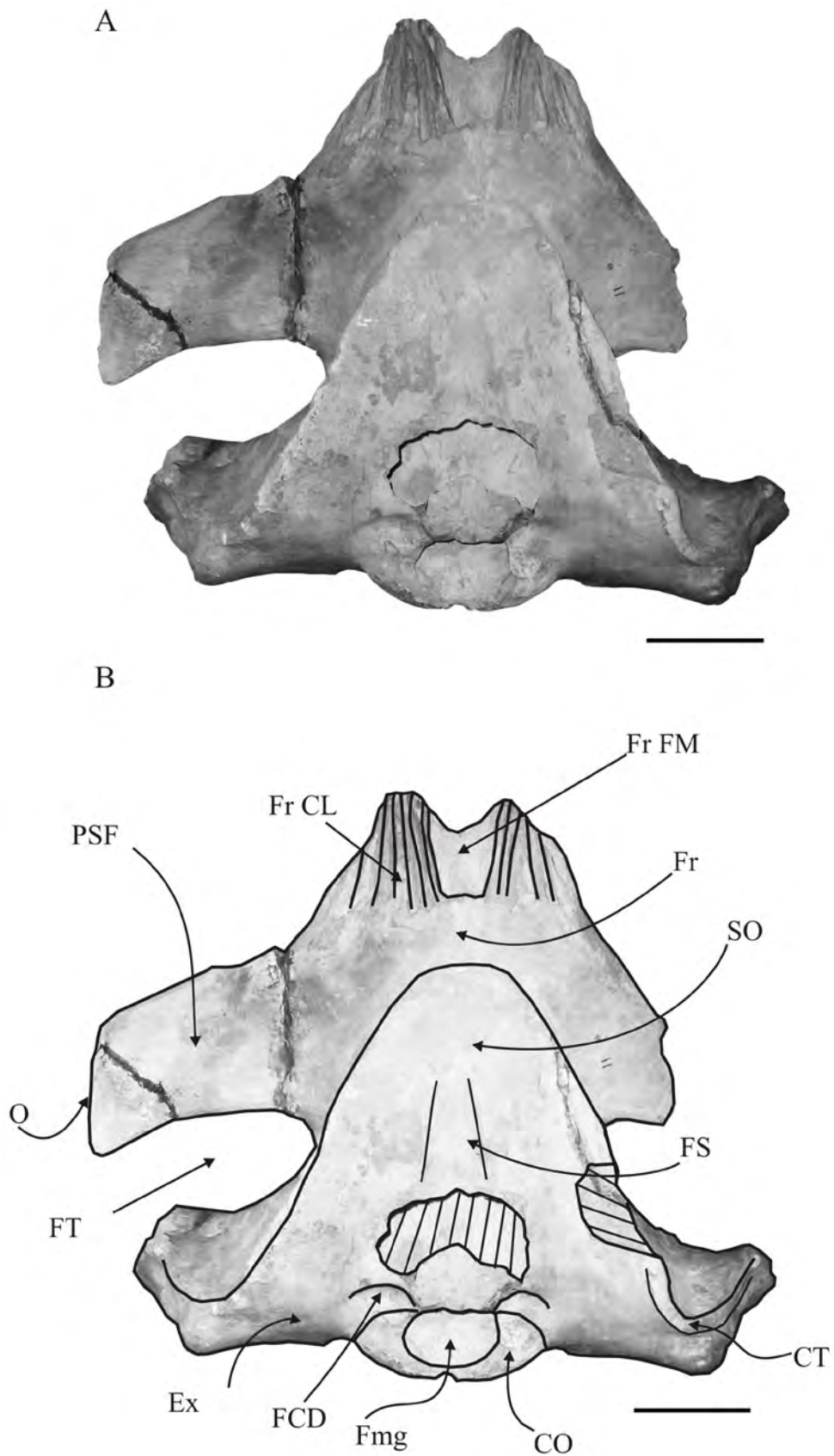




Figura 4.14. *Morenocetus parvus* (holotipo, MLP 5-11). A, vista lateral izquierda del cráneo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. Escala 10 cm.

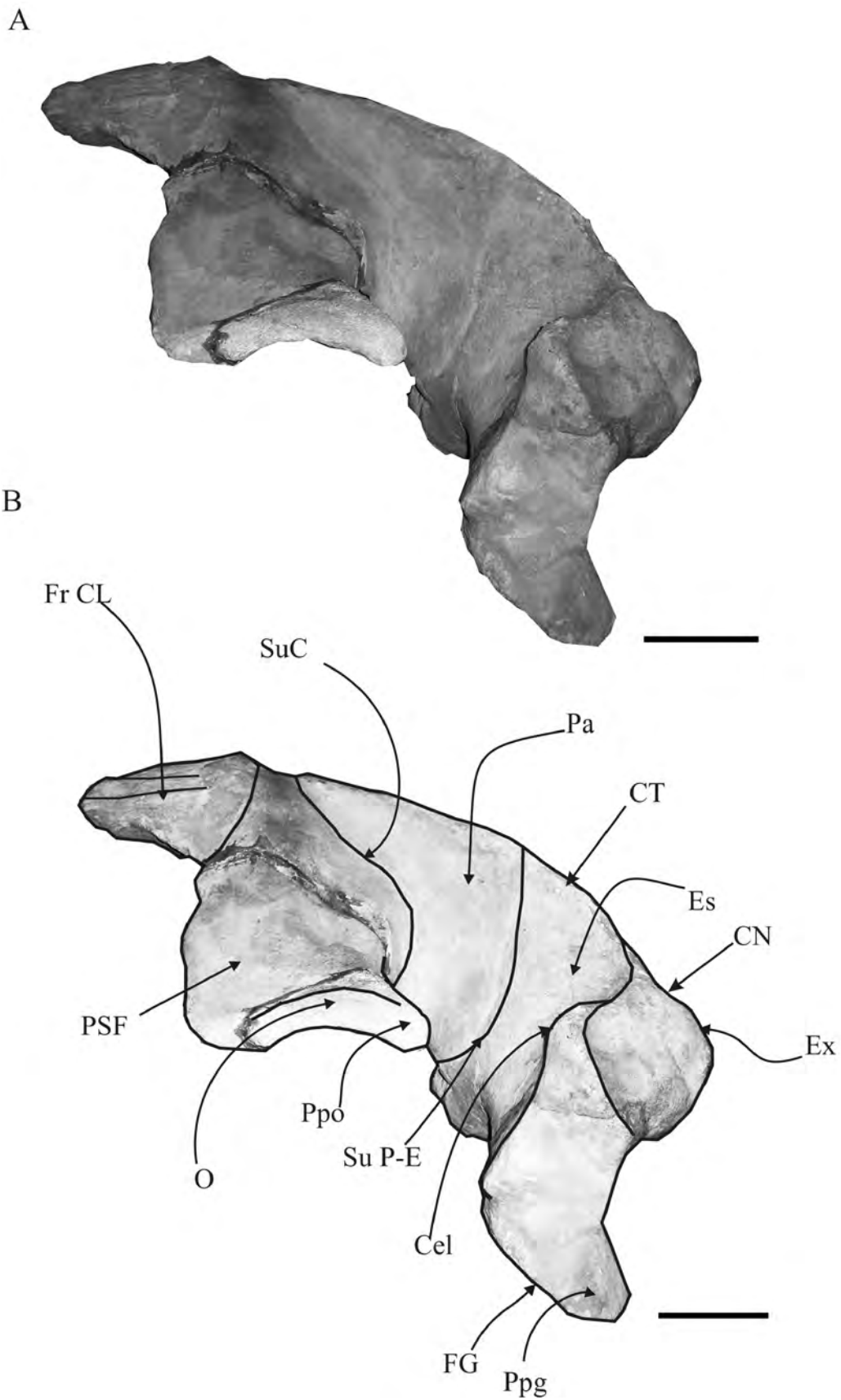




Figura 4.15. *Morenocetus parvus* (holotipo, MLP 5-11). A, vista posterior del cráneo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. Escala 10 cm.

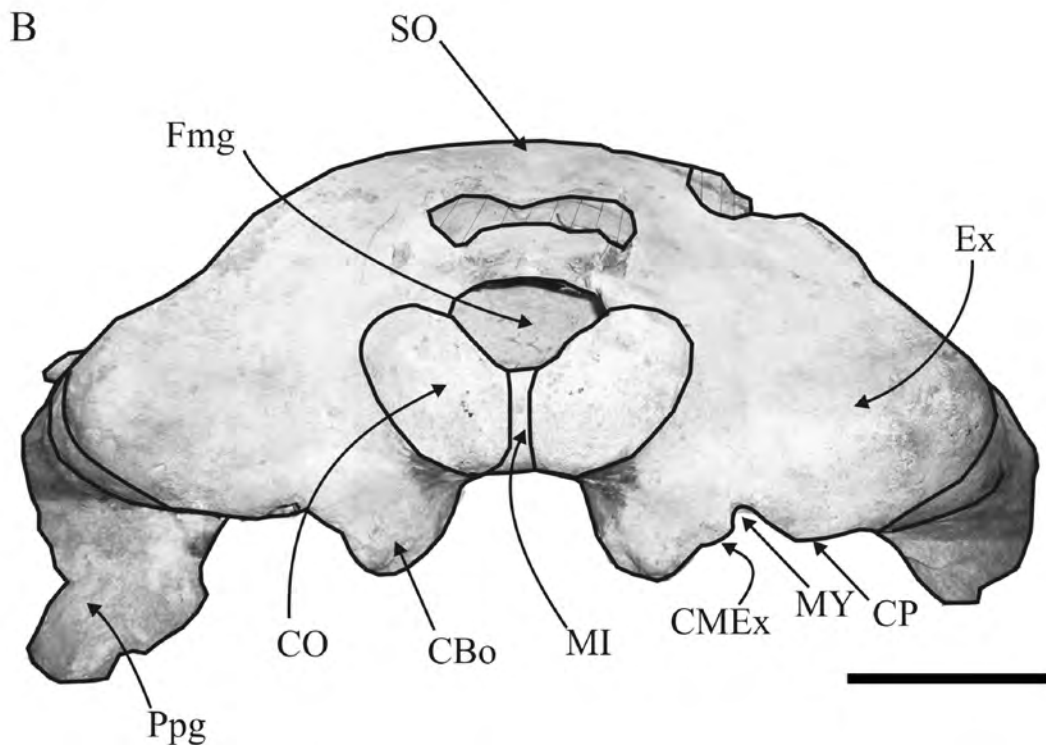




Figura 4.16. *Morenocetus parvus* (holotipo, MLP 5-11). A, vista ventral del cráneo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas, las áreas con rayas indican sectores faltantes o erosionados. Escala 10 cm.

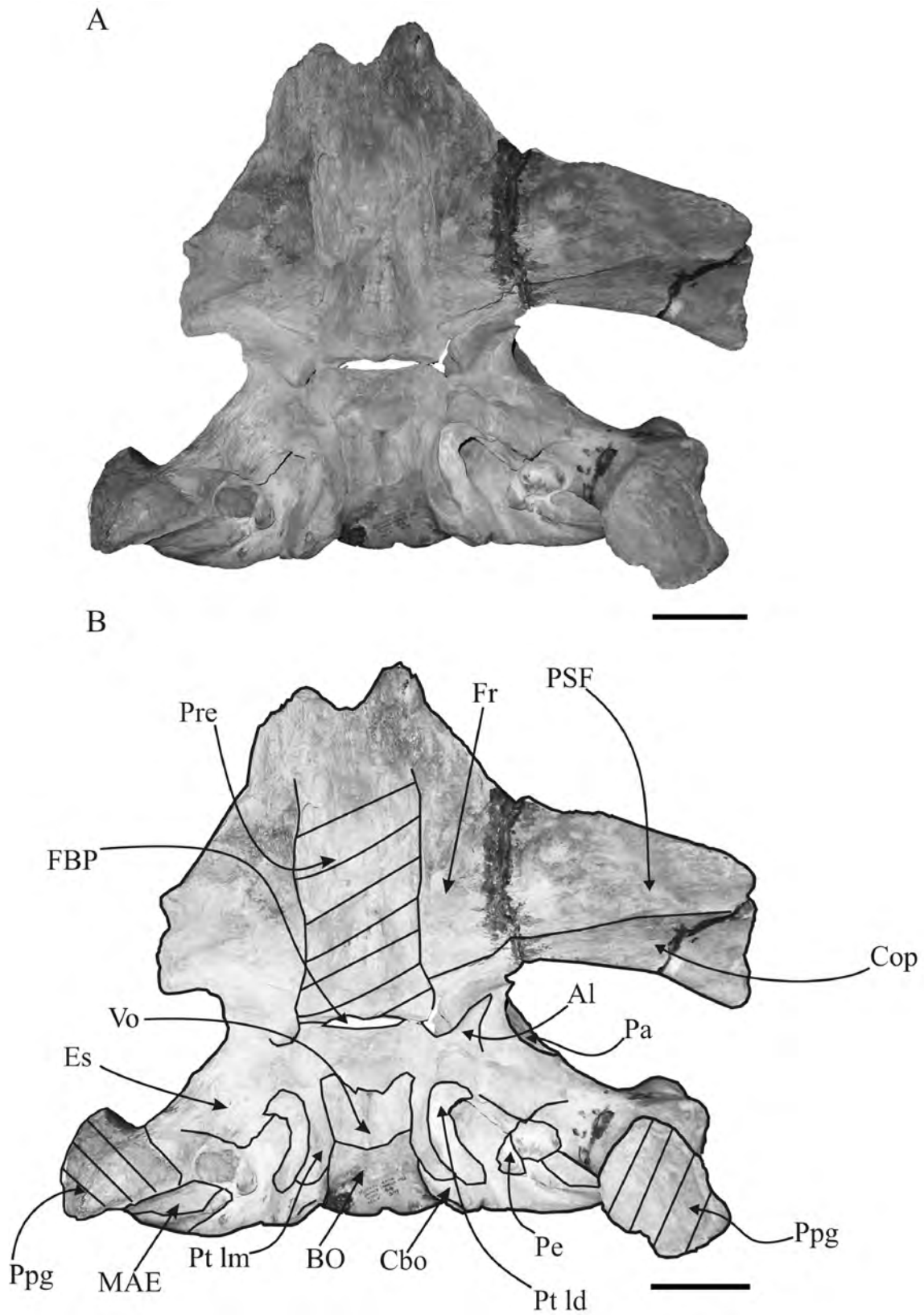




Figura 4.17. *Morenocetus parvus* (holotipo, MLP 5-11). Vista ventral del lateral izquierdo donde se muestra en detalle la región auditiva. Escala 6 cm.

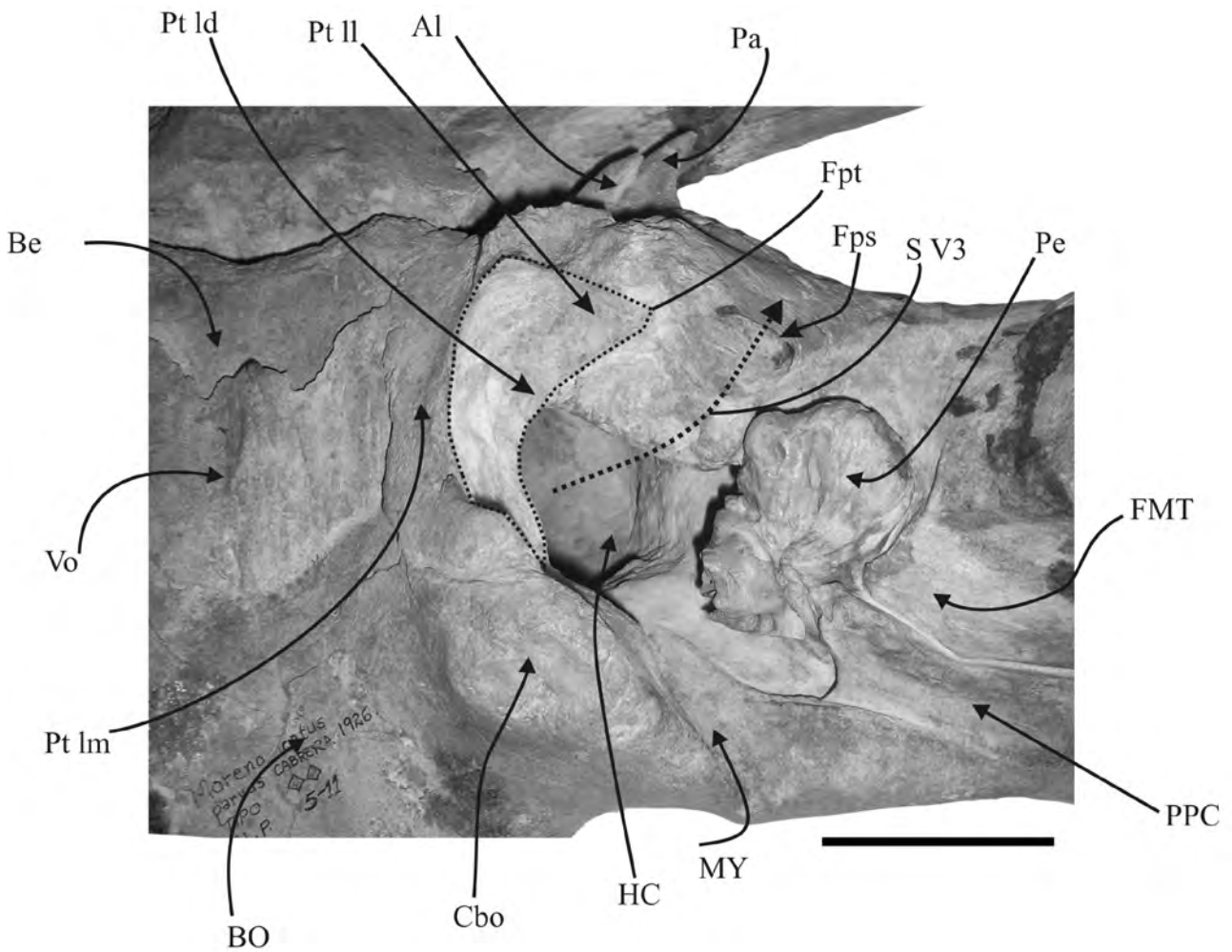




Figura 4.18. *Morenocetus parvus* (holotipo, MLP 5-11). A, vista ventral del periótico izquierdo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas; C, vista posterior del periótico izquierdo; D, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. Escala A-B: 2 cm; Escala C-D=1 cm.

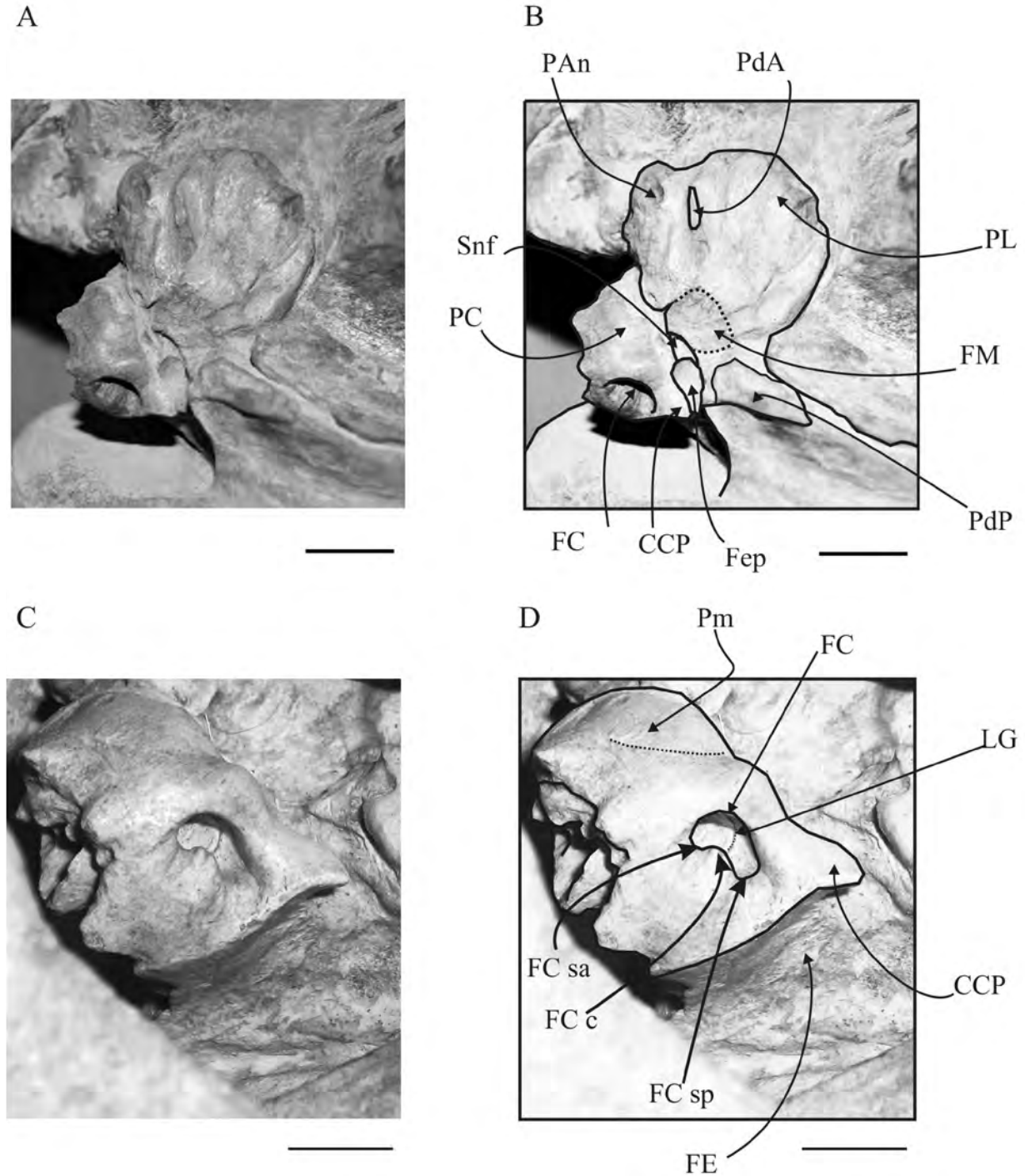




Figura 4.19. *Morenocetus parvus* (ejemplar MLP 5-15). A, vista posterior del cráneo; B, vista lateral izquierdo indicando el proceso zigomático preservado Escala A: 10 cm; Escala B=5 cm.

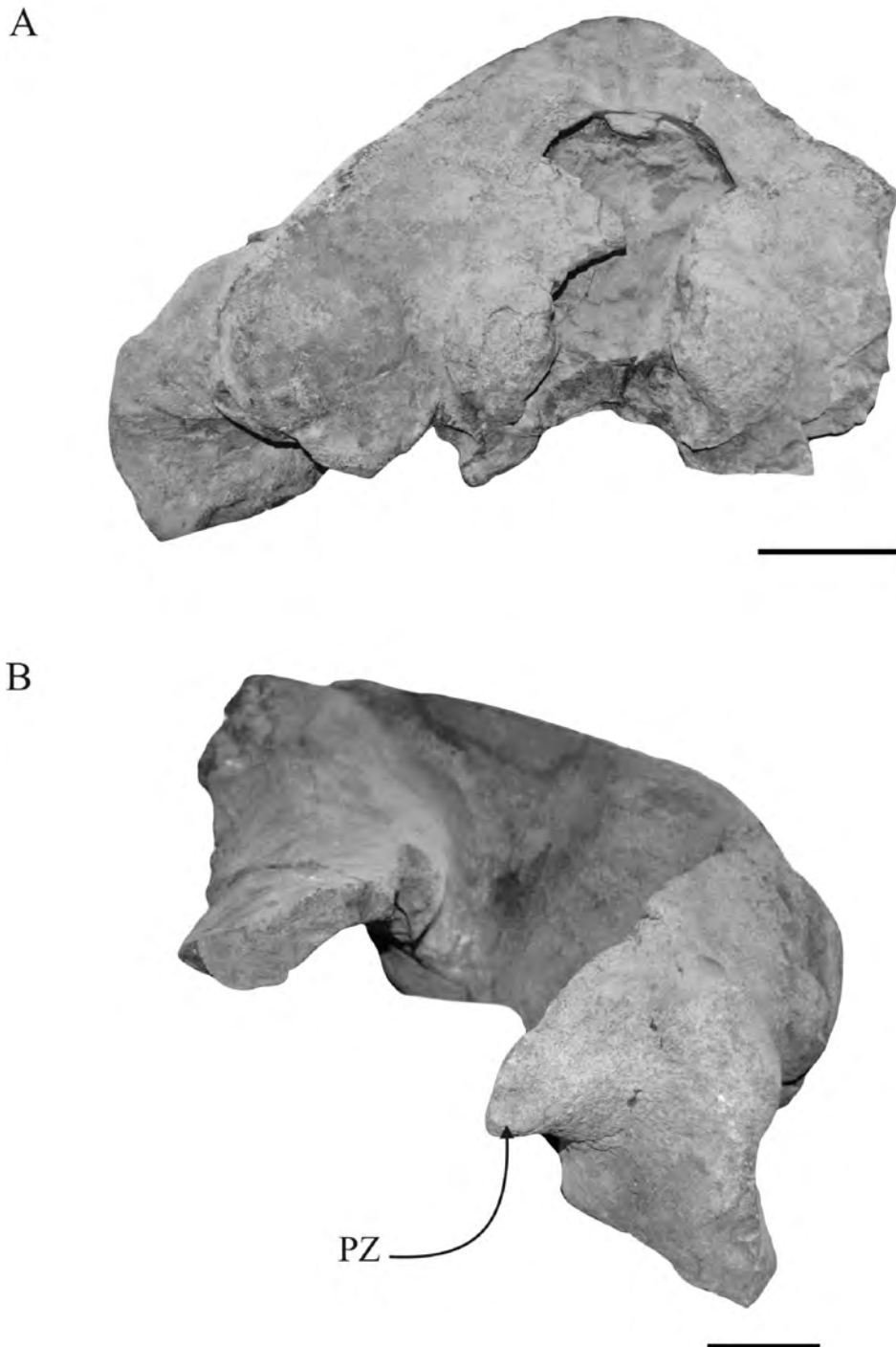




Figura 4.20. Procedencia geográfica de los ejemplares referidos al Taxón A. Las estrellas celestes indican las localidades en Península Valdés donde fueron colectados los ejemplares: Playa Punta Pardelas (MPEF-PV-1122); Puerto Pirámides (CH-P33-01); Lote 39 (MPCNyO 290).

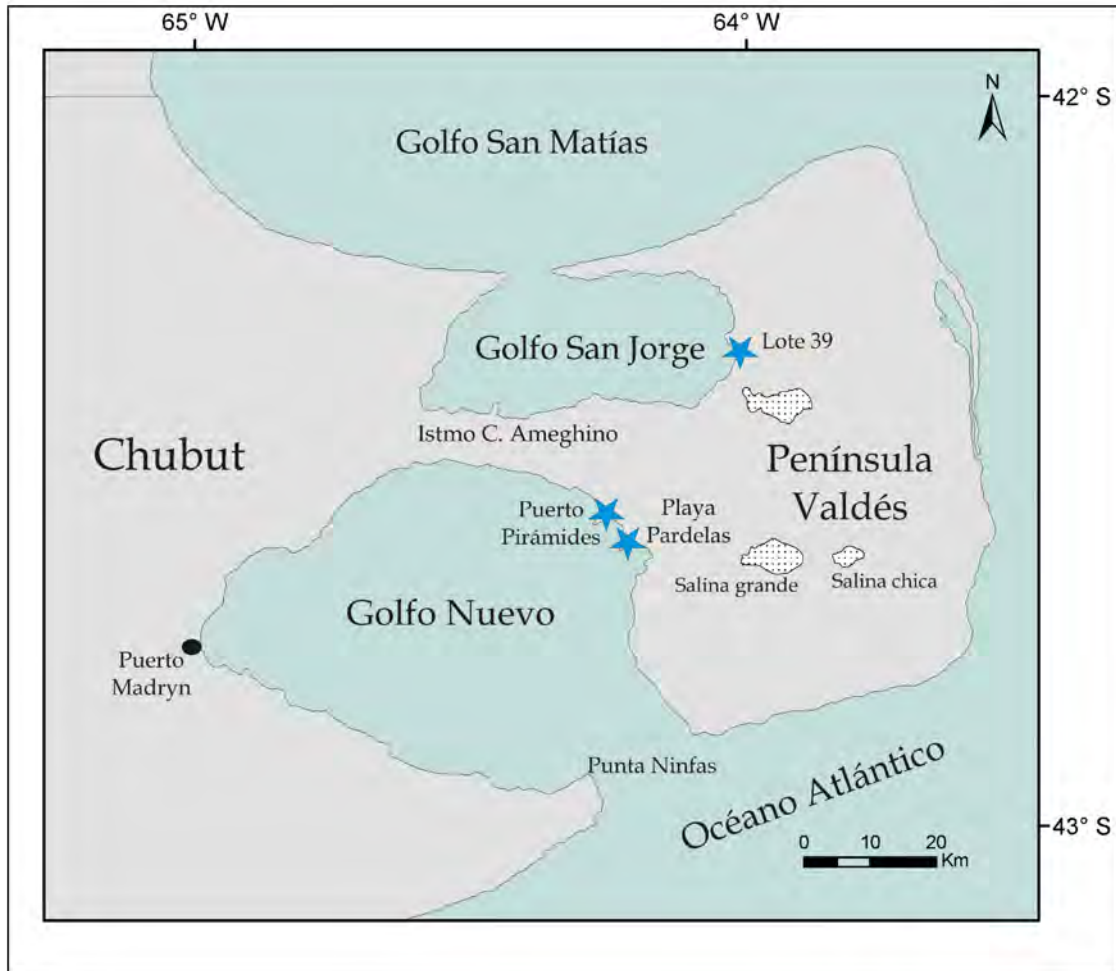




Figura 4.21. Procedencia estratigráfica de los ejemplares referidos al Taxón Perfil estratigráfico de la Formación Puerto Madryn correspondiente a la localidad Puerto Pirámides (izquierda) y de Lote 39 (derecha). Se indica la procedencia estratigráfica de los ejemplares con una flecha roja. Tomado de Scasso et al. (2001) y del Río et al. (2001).

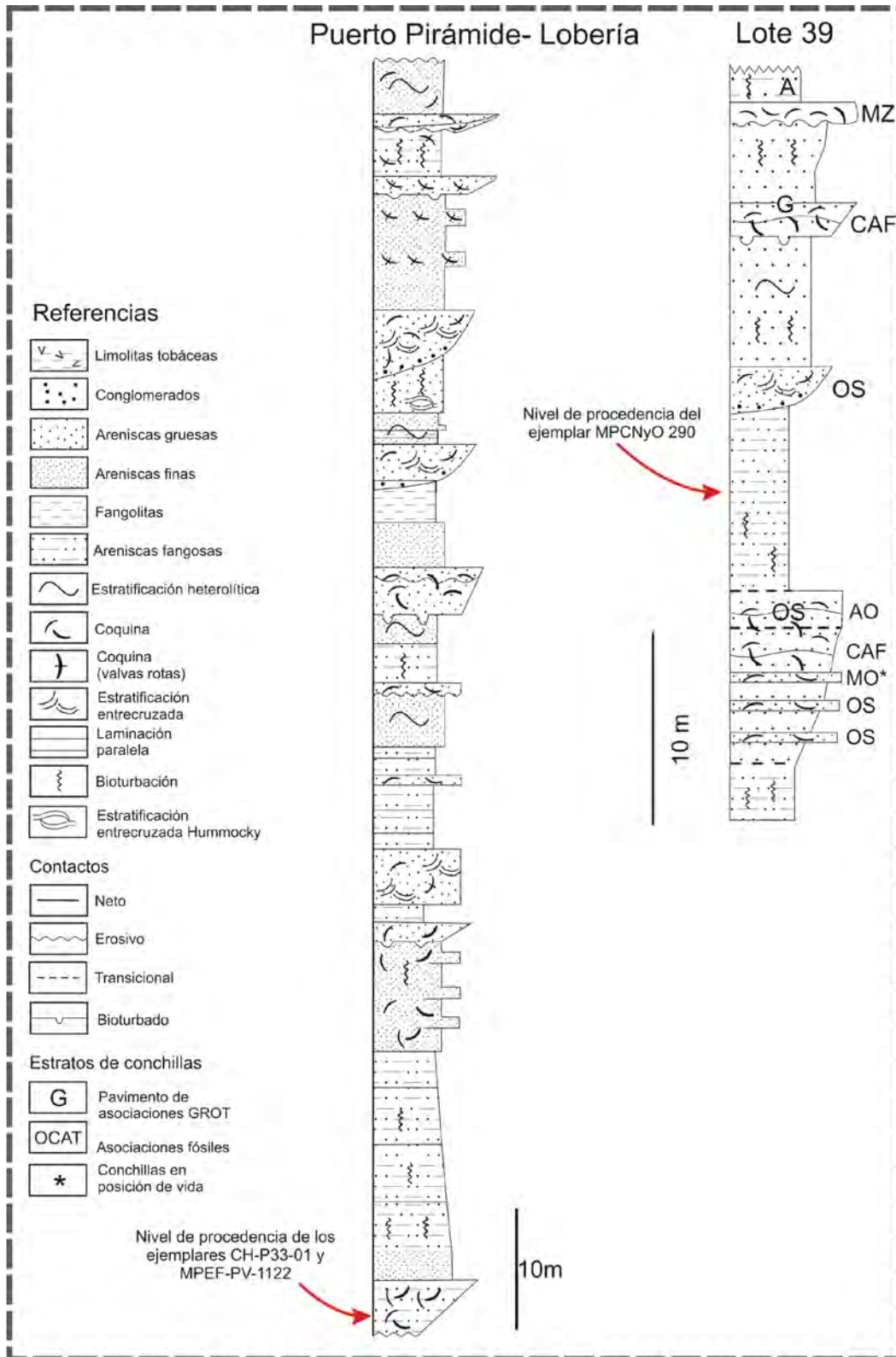




Figura 4.22. Taxón A (holotipo, MPEF-PV 1122). A, vista dorsal del cráneo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. Escala=5 cm.

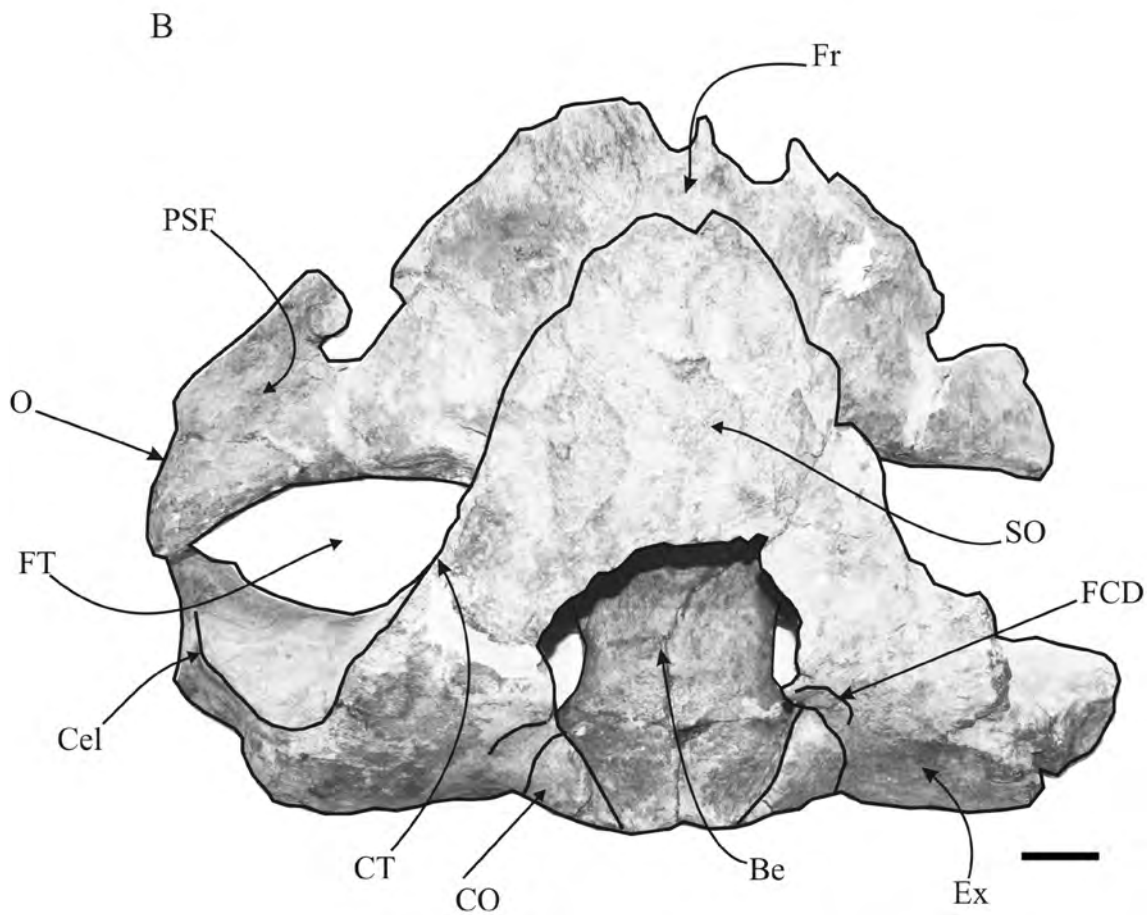




Figura 4.23. Taxón A (holotipo, MPEF-PV 1122). A, vista lateral izquierda del cráneo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. Escala=5 cm.

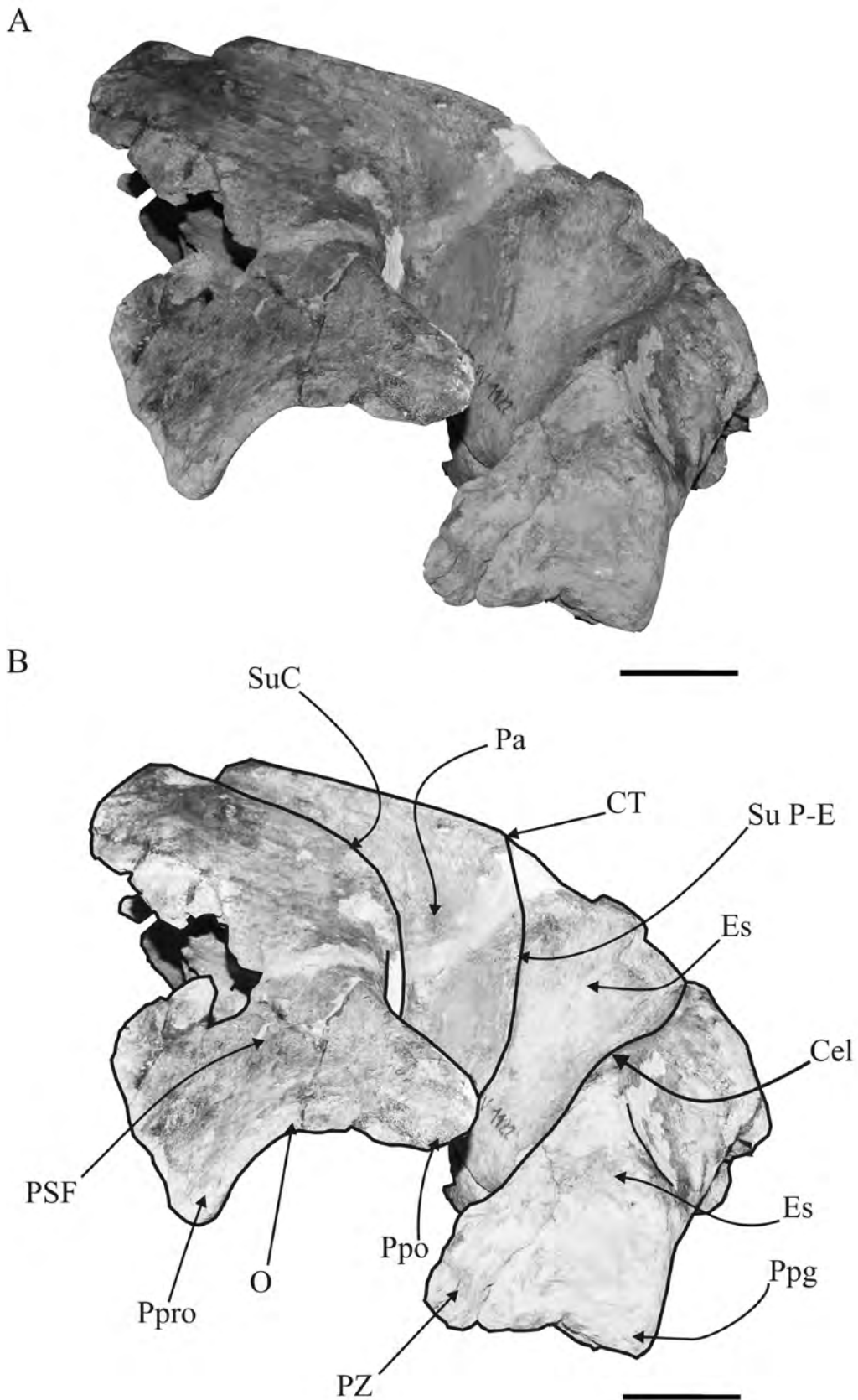




Figura 4.24. Taxón A (paratipo, CH-P33-01). A, vista ventral del cráneo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. Escala=5 cm.

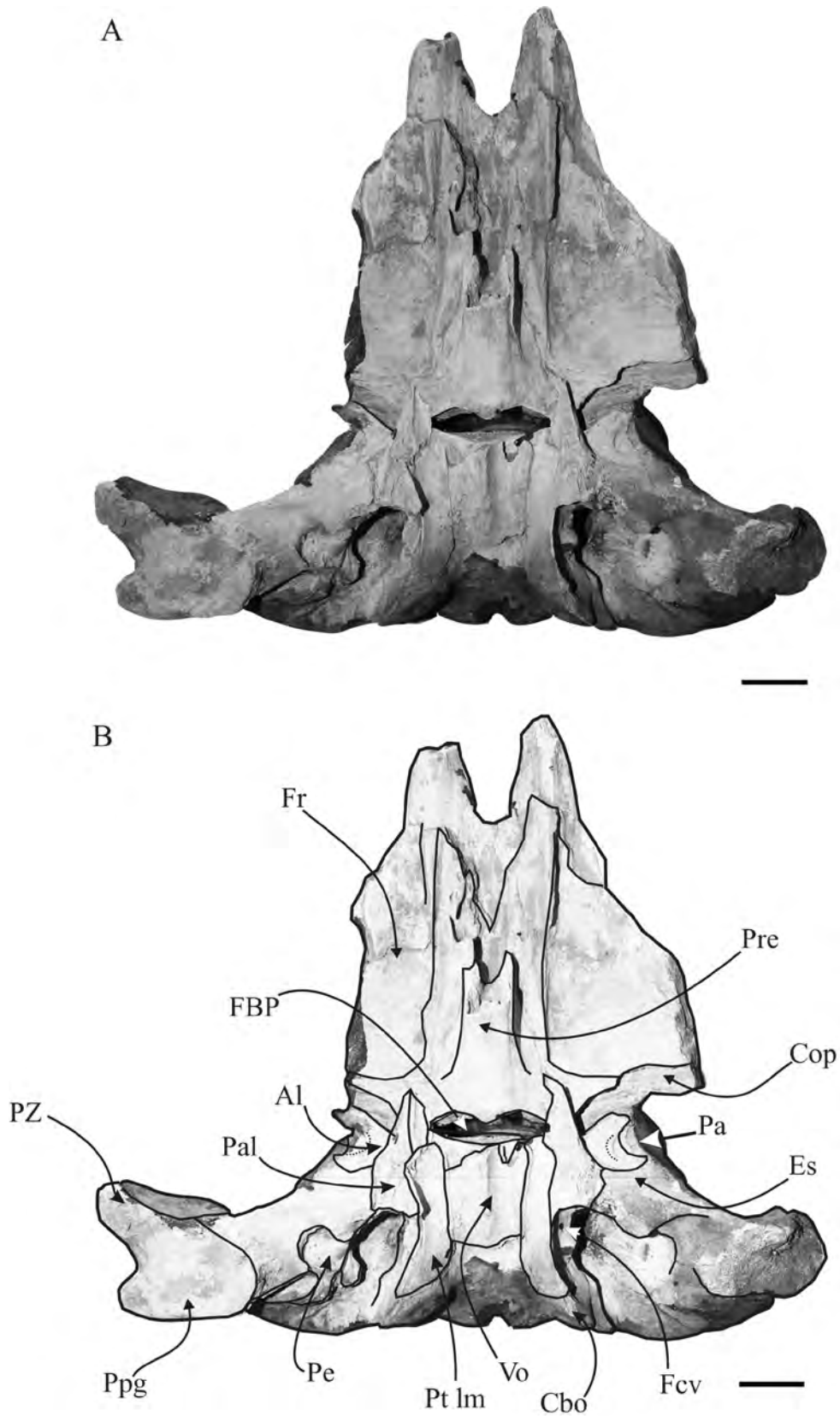




Figura 4.25. Taxón A (holotipo, MPEF-PV 1122). A, vista posterior del cráneo; B, dibujo donde se indican las estructuras anatómicas. El área rayada representa porción faltante. Escala=5 cm.

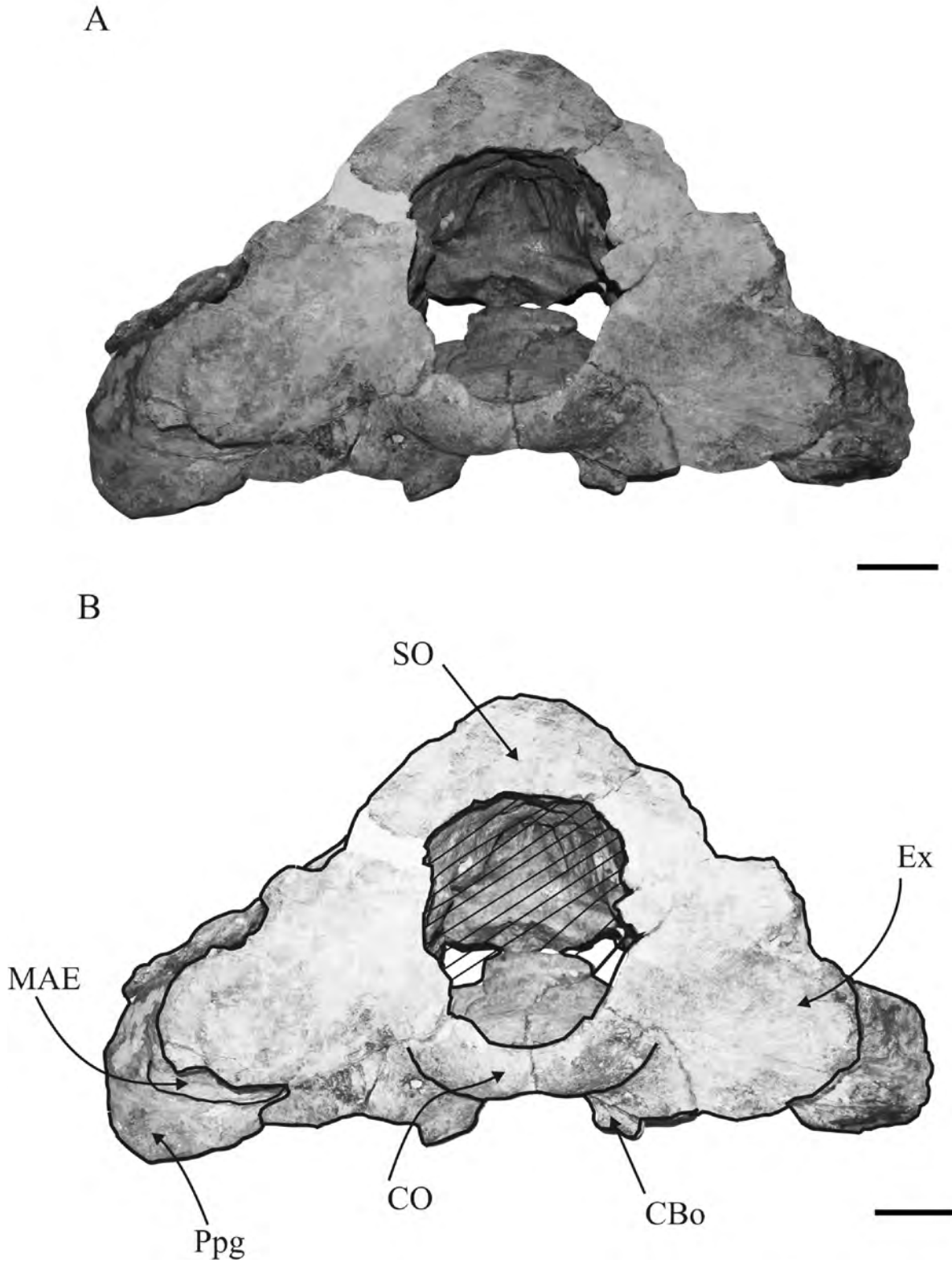




Figura 4.26. Taxón A (paratipo, CH-P33-01). Vista ventral del lateral derecho del cráneo mostrando en detalle la región auditiva. Escala=5 cm.

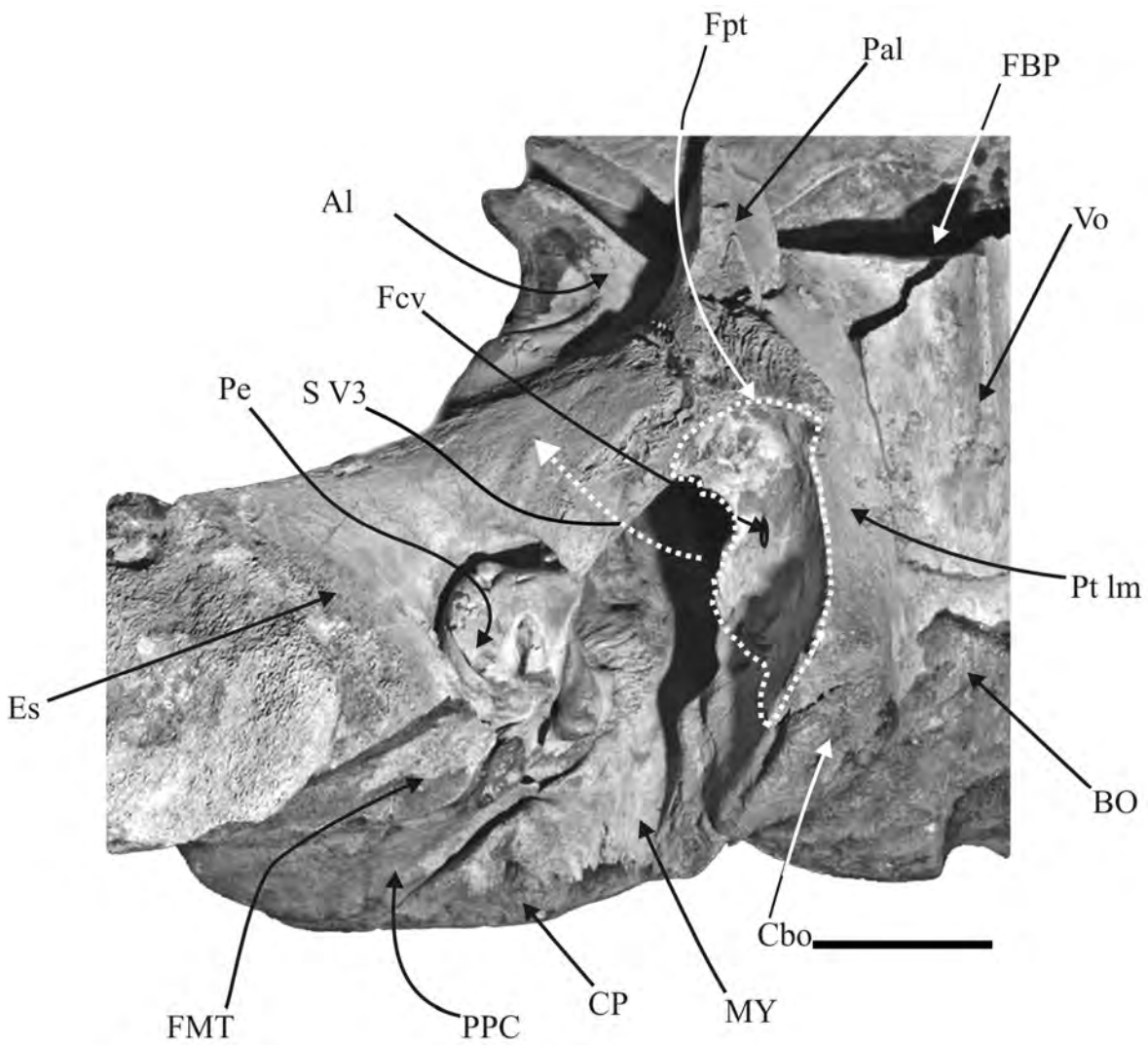




Figura 4.27. Taxón A (MPCNyO 290). A, vista dorsal del cráneo; B, vista posterior del lateral derecho; C, vista ventro-lateral izquierda a nivel de la región ótica del cráneo. Escala A-B: 5 cm; Escala C: 3 cm.

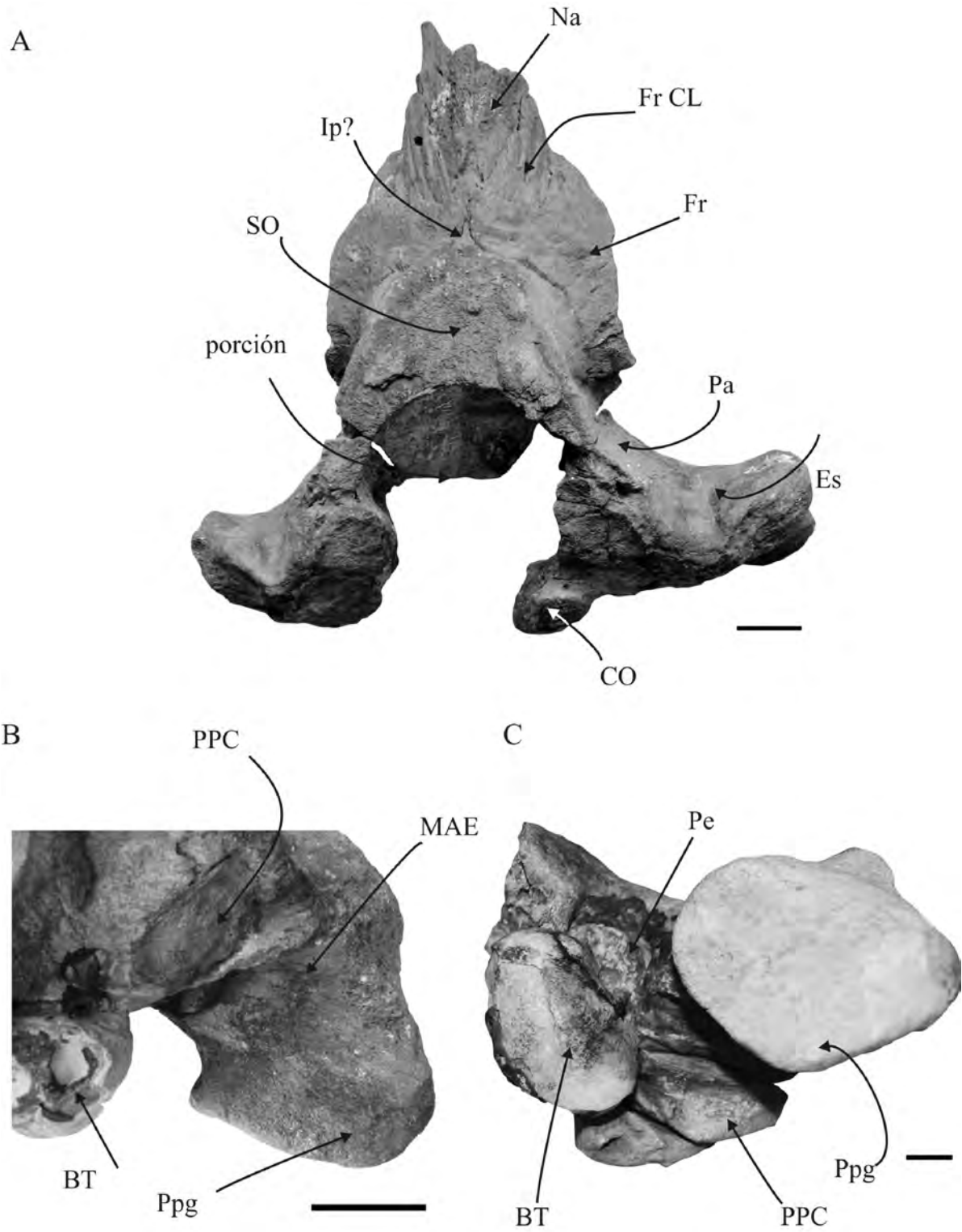




Figura 4.28. Taxón A (holotipo, MPEF-PV 1122) maxilares. A, vista dorsal; B, ventral; C, lateral izquierdo. Escala A-B: 10 cm; Escala C: 5 cm.

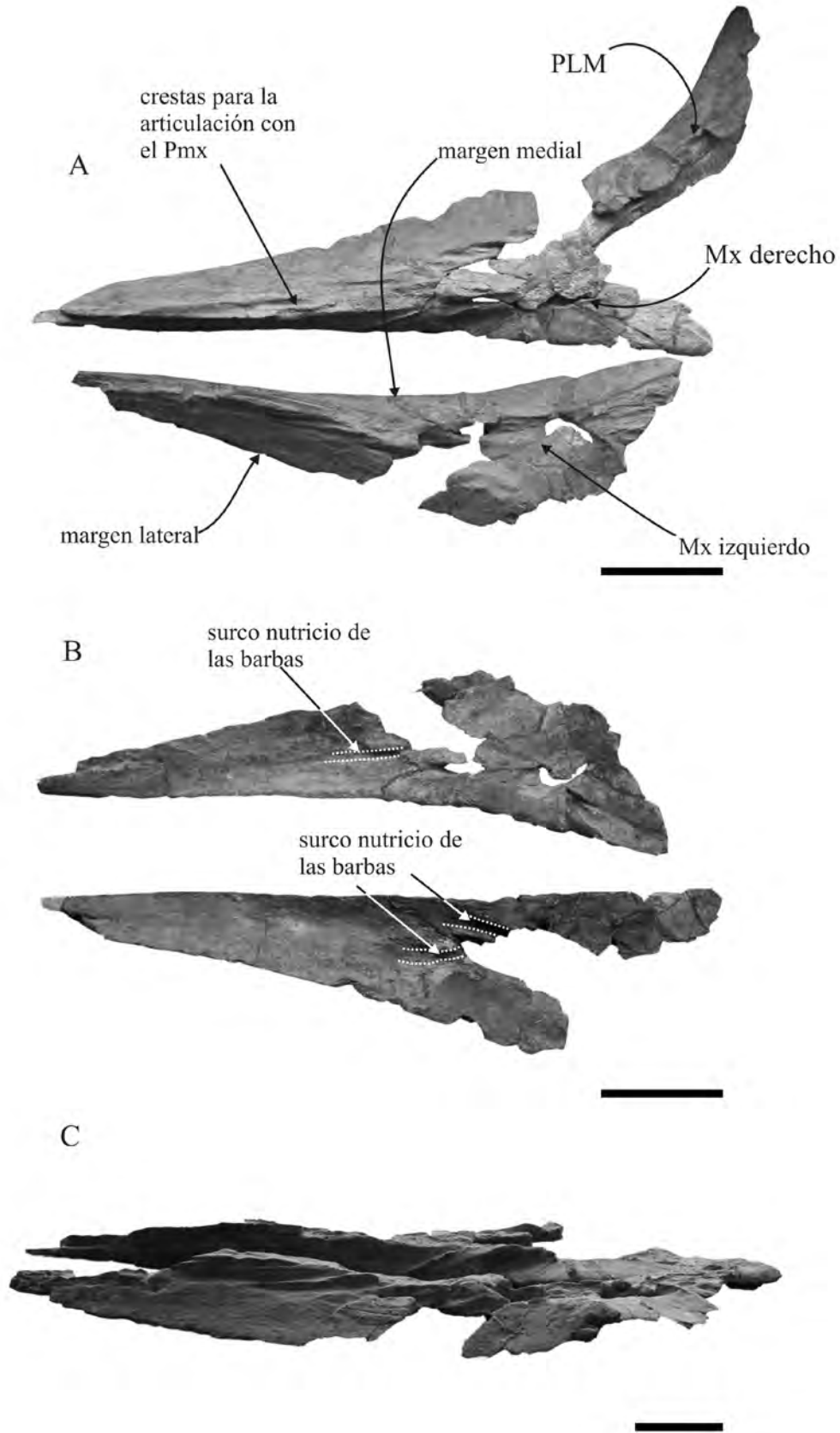




Figura 4.29. Taxón A (holotipo, MPEF-PV 1122) nasal izquierdo. A, vista dorsal, B, vista ventral. Escala: 3 cm.

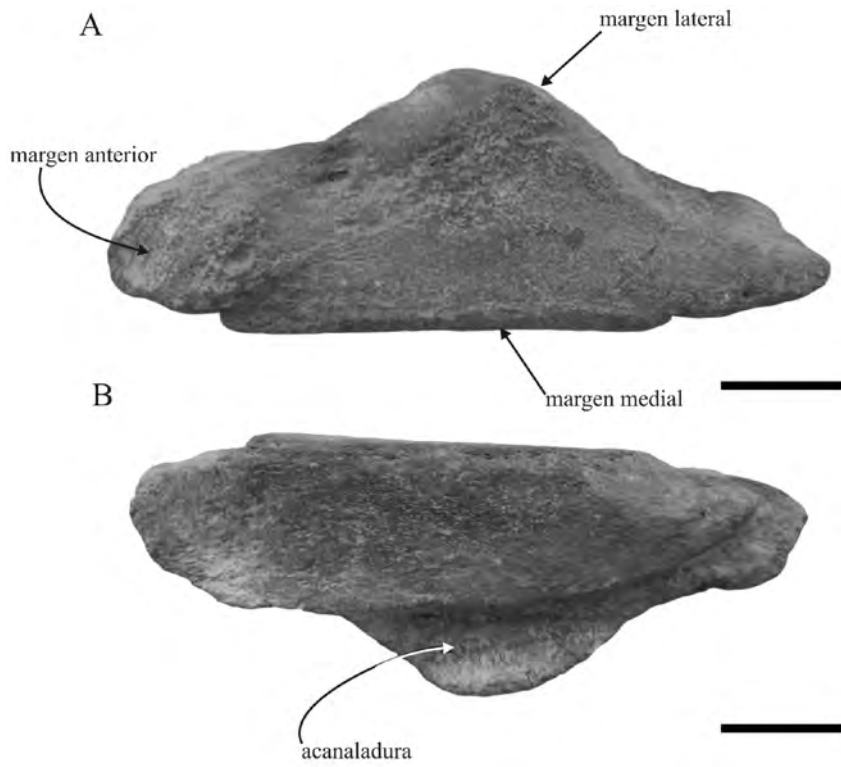




Figura 4.30. Taxón A (A, B, E, F ejemplar CH-P33-01; C, D ejemplar MPEF-PV 1122). A, vista ventral y levemente medial; B, dibujo esquemático indicando las estructuras anatómicas; C, vista medial; D, dibujo esquemático indicando las estructuras anatómicas; E, vista ventral y posterior; F, vista posterior. Escala: 1 cm.

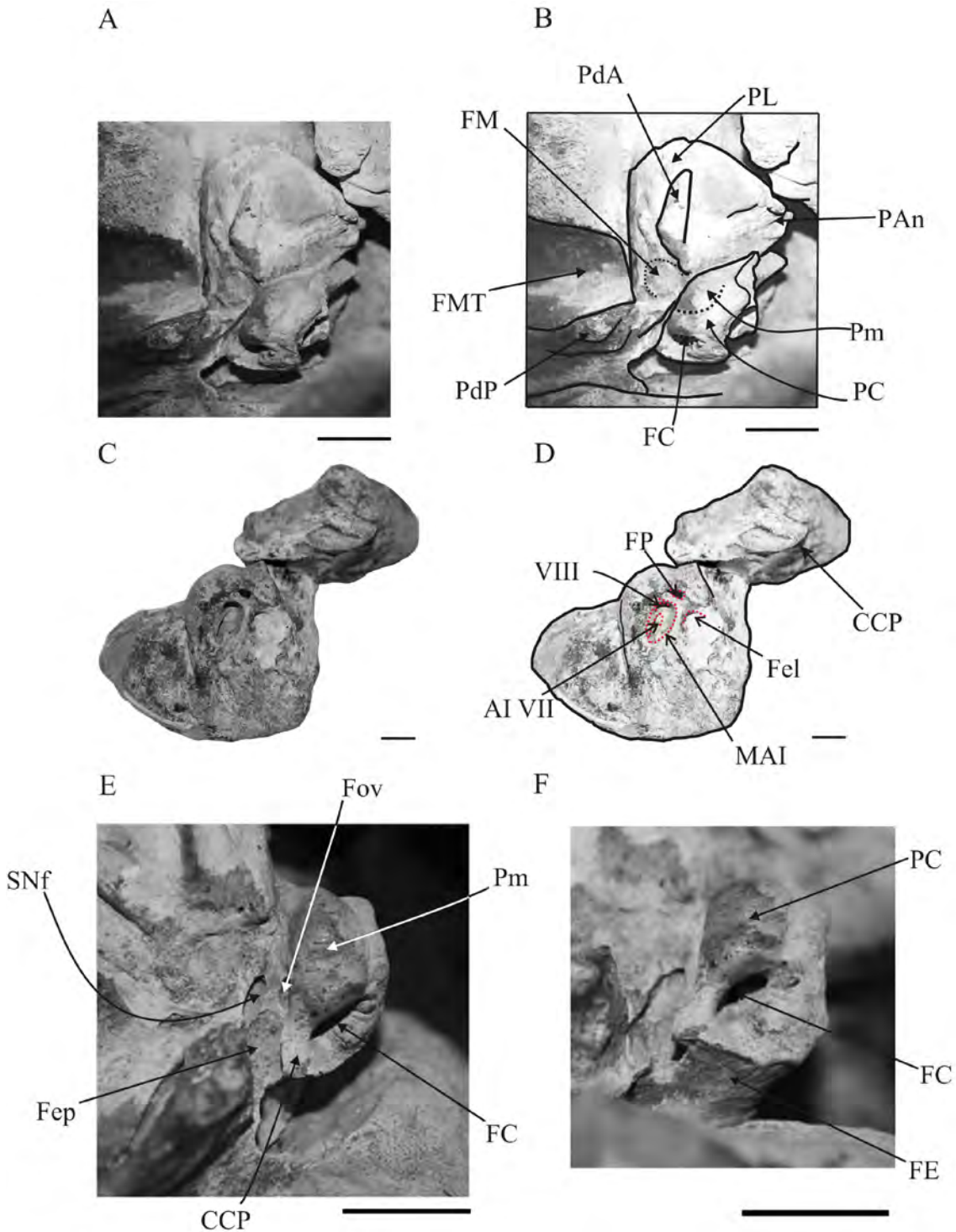




Figura 4.31. Taxón A (holotipo, MPEF-PV 1122) bulla timpánica. A, vista dorsal; B, ventral; C, vista medial; D, vista lateral. Escala: 2 cm.

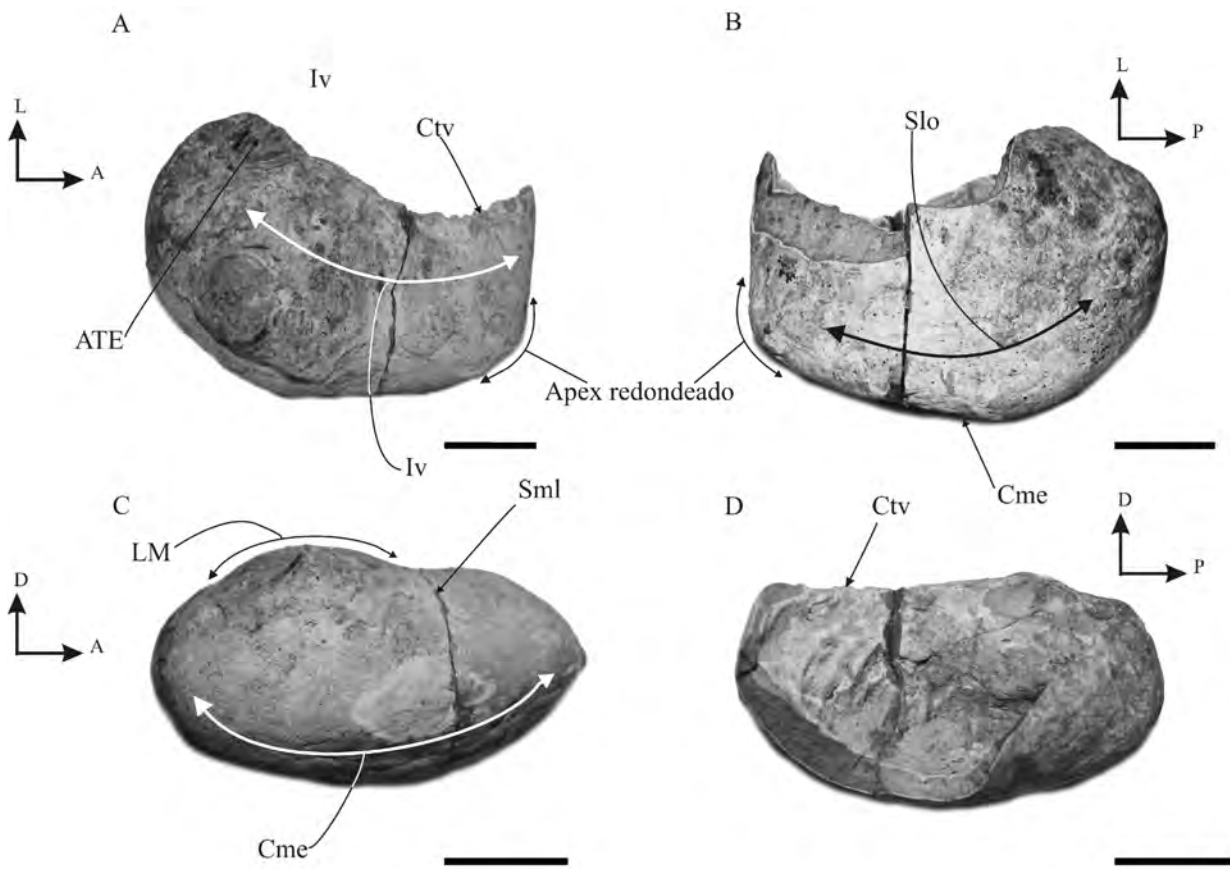


Figura 4.32. Taxón A (holotipo, MPEF-PV 1122) hioides. A, basihial; B, tirohial. Escala: 3 cm.

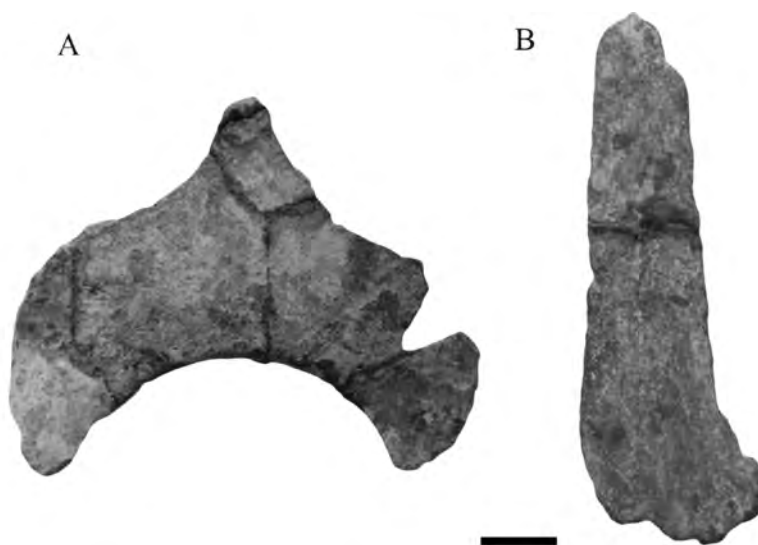




Figura 4.33. Balaenidae indet. (Formación Paraná, MACN-PV 13221) bulla timpánica derecha. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista medial. Escala: 2 cm.

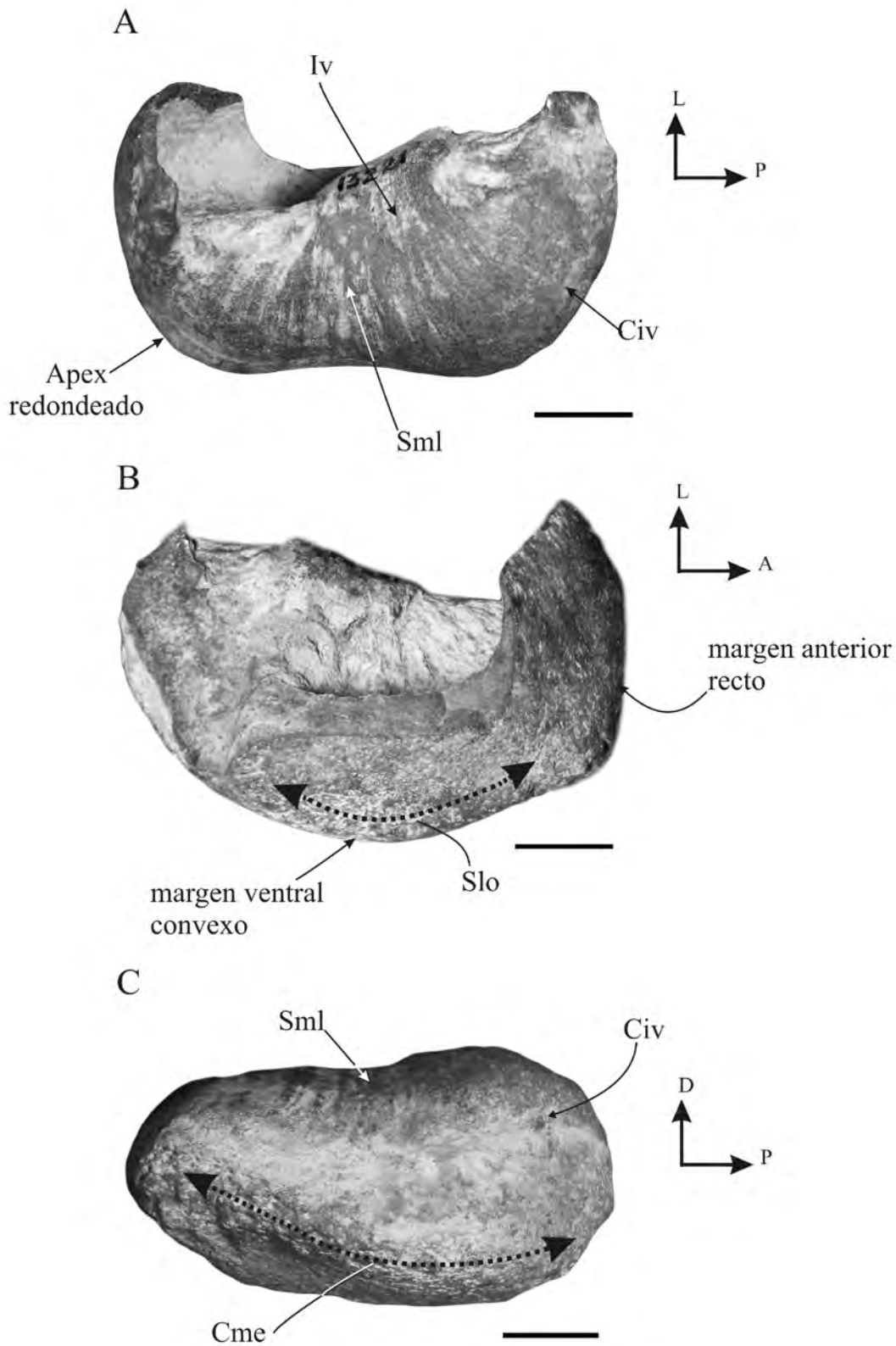




Figura 4-34. *Eubalaena australis*, ejemplares neonatos (CNPMM 748) y crías (CNPMM 746) mostrando los caracteres que se identificaron que varían durante la ontogenia. A, vista lateral izquierda del cráneo de la cría; B, vista ventral del maxilar derecho de la cría; C, vista lateral derecho de la región posterior del cráneo del neonato; D, vista posterior y levemente dorsal del cráneo del neonato. Escala A, C, D: 5 cm. Escala B: 2 cm.

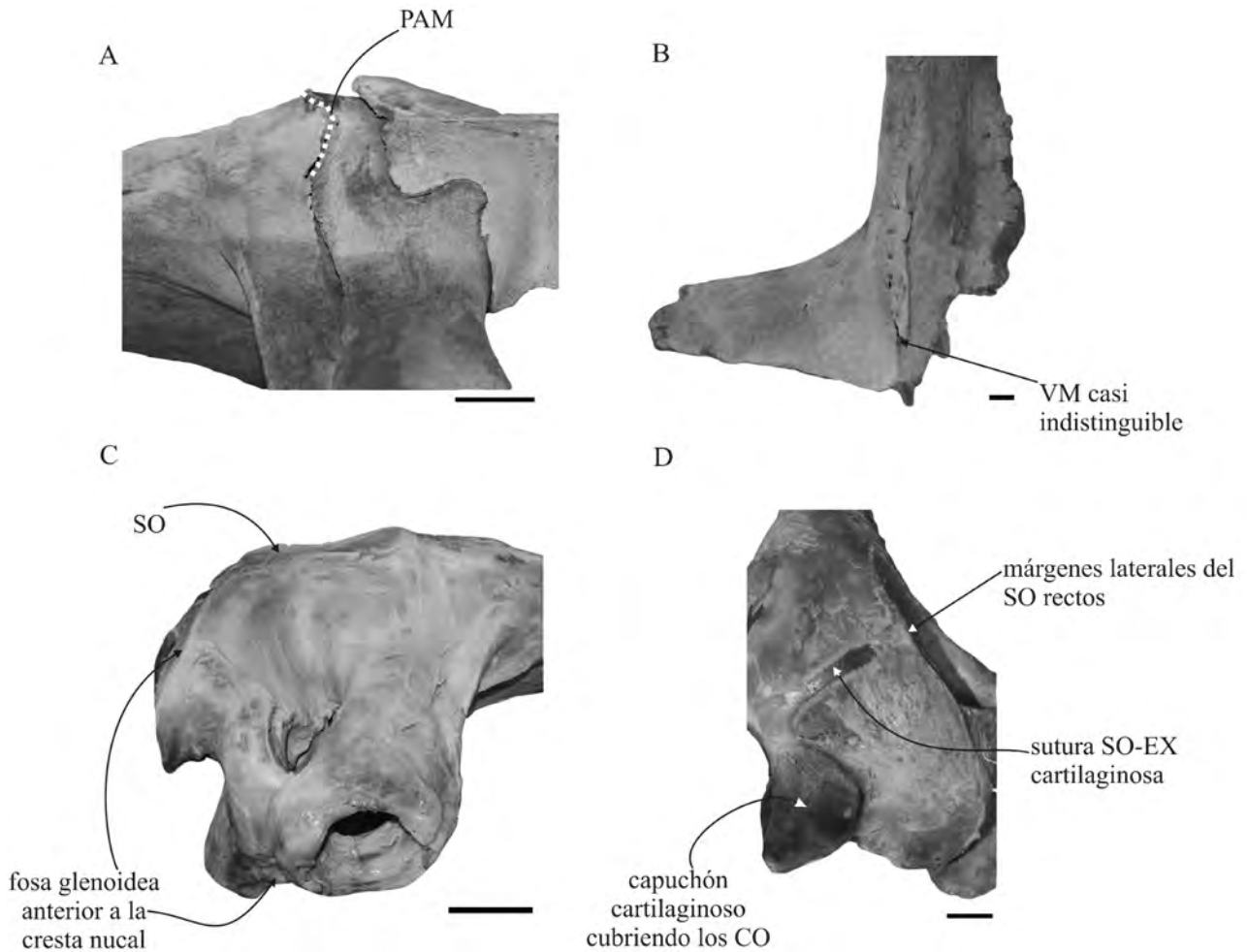
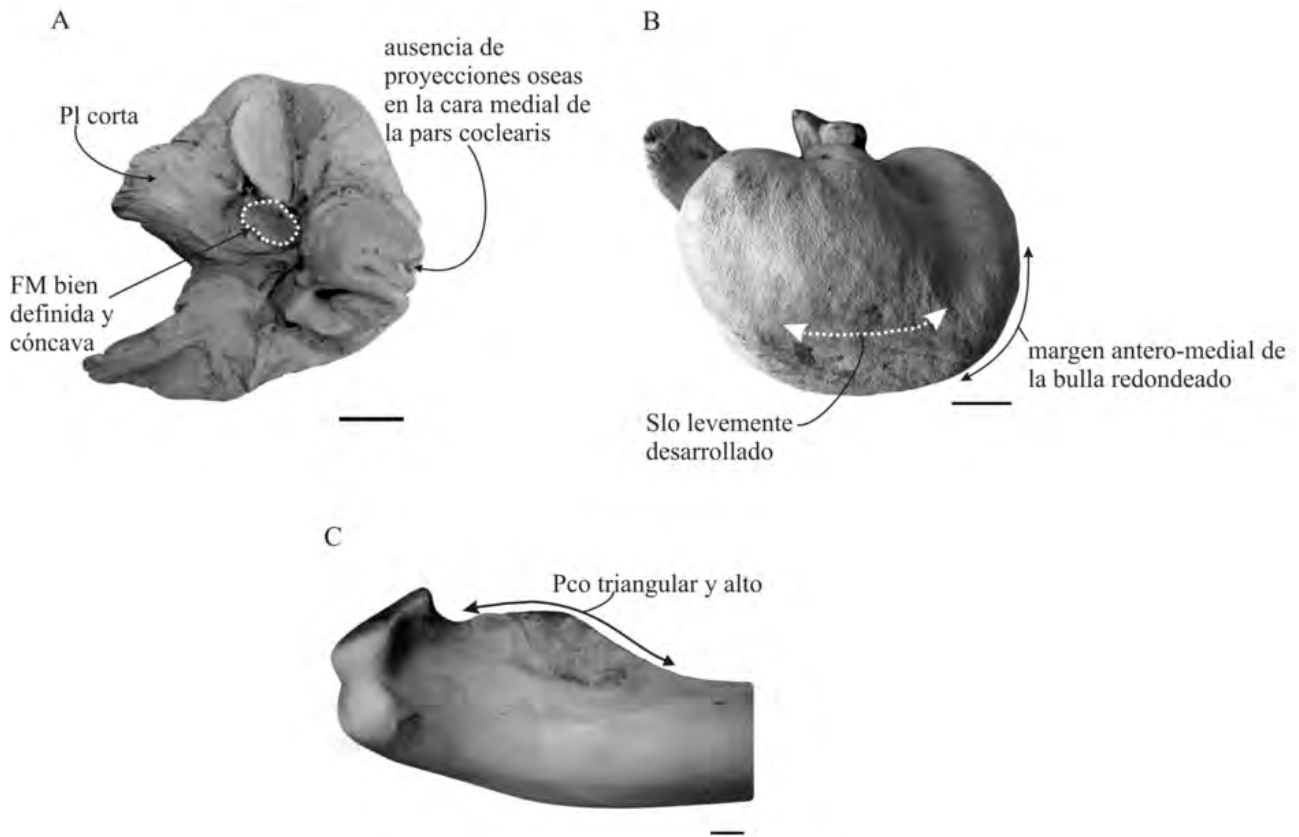




Figura 4.35. *Eubalaena australis*, ejemplares neonatos (CNPMM 748) y crías (CNPMM S/N) mostrando los caracteres que se identificaron que varían durante la ontogenia. A, vista ventral del periótico de una cría; B, vista ventral de la bulla timpánica de una cría; C, vista lateral de la región posterior de la mandíbula derecha del neonato. Escala A, C: 2 cm. Escala B: 3 cm.



Capítulo 5

Figuras



Análisis Filogenético

Buono, M. Evolución de los Balénidos del Mioceno de Patagonia



Figura 5.1. Hipótesis filogenéticas que resumen las diferentes propuestas en las relaciones filogenéticas de los Mysticeti a partir de datos morfológicos y moleculares. A, hipótesis que propone una estrecha relación entre los Balaenidae y los Neobalaenidae (e.g. Geisler et al., 2003; Bisconti, 2005, 2012; Steeman, 2009; Churchill et al., 2012); B, otra que propone a los Neobalaenidae estrechamente emparentados con los Balaenopteroidea (Deméré et al., 2008; Sasaki et al., 2005; Geisler et al., 2011; Marx, 2010); C, y la más reciente donde *Caperea* se propone dentro de los Cetotheriidae en la subfamilia Neobalaeninae (Fordyce & Marx, 2013).

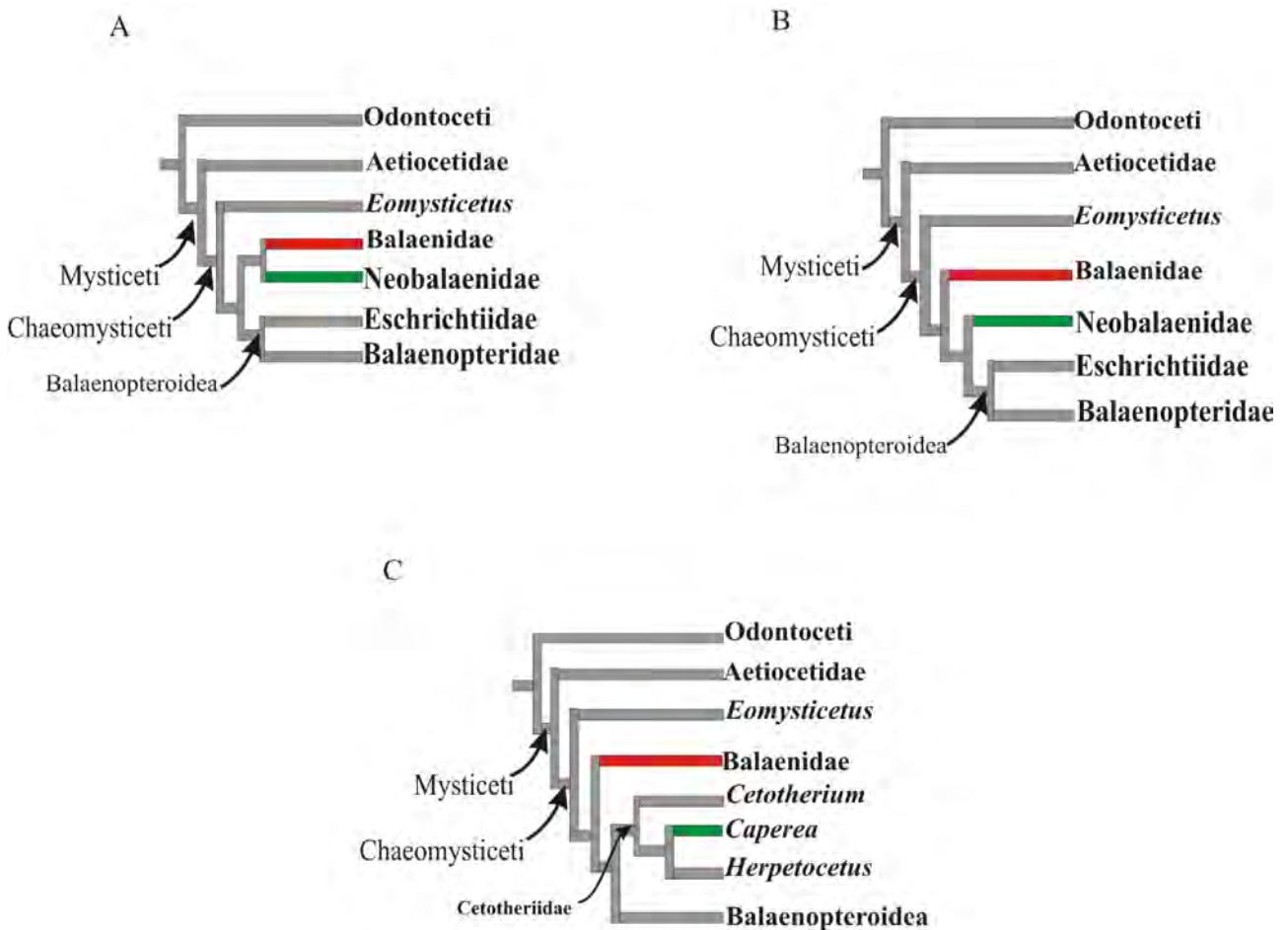




Figura 5.2. Hipótesis filogenéticas previas sobre los Balaenidae sobre la base de evidencia morfológica, A, Bisconti (2000); B, Bisconti (2005) nótese que este árbol es el obtenido con el análisis de soporte bootstrap, estos resultados difieren con los obtenidos en el consenso estricto con un análisis heurístico tradicional ; C, Churchill et al., (2012); D, Fordyce & Marx (2013). En color verde se resalta la posición de *Morenocetus* en todos los análisis.

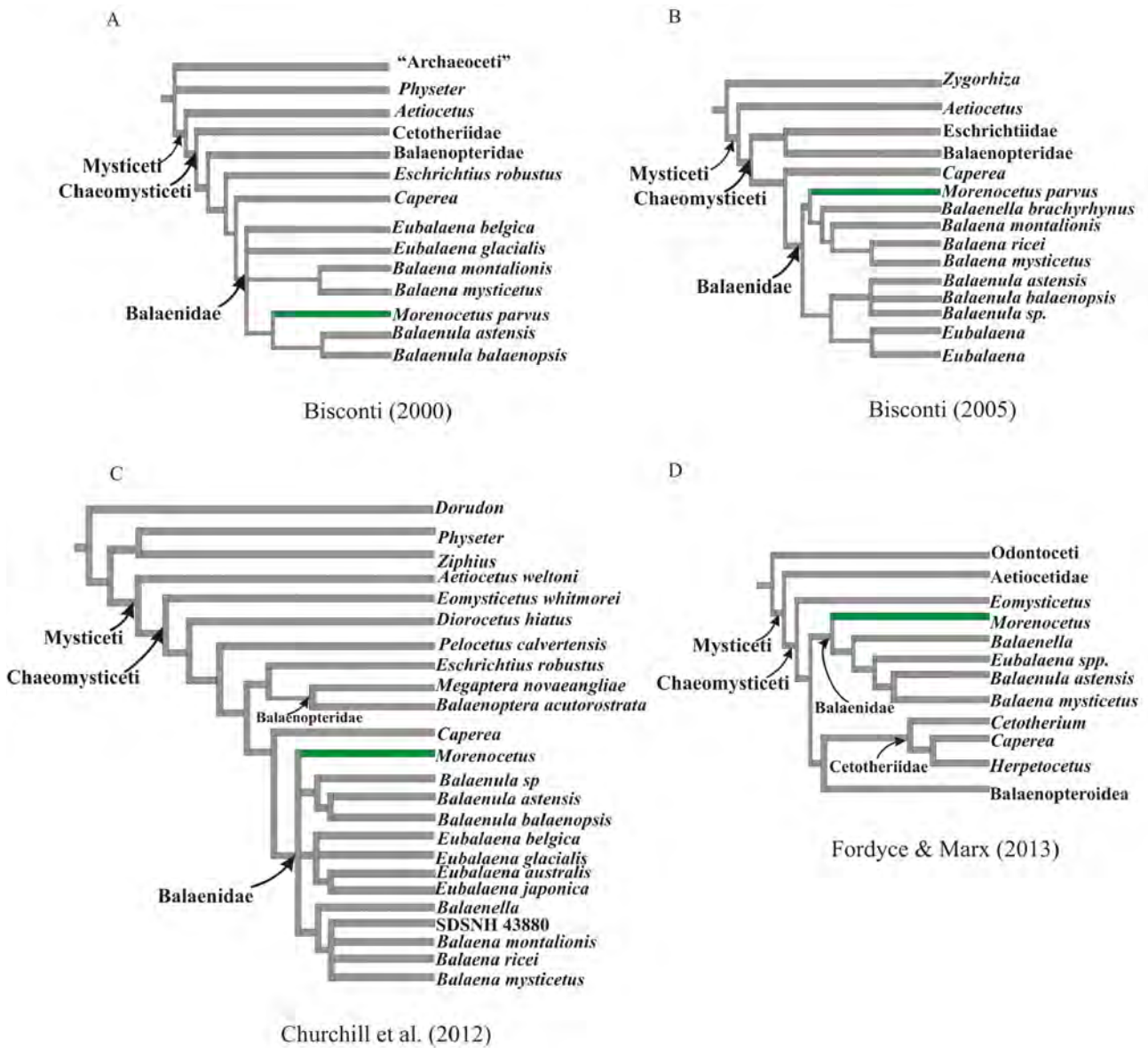




Figura 5.3. Árbol de consenso estricto obtenido bajo el análisis de pesos iguales partir de 5 árboles más parsimoniosos. El número en los nodos de las ramas indica el valor de soporte obtenido por remuestreo simétrico. En verde se destaca la posición de los balénidos miocenos. Largo árbol= 448; Índice de consistencia=0.50; índice de retención= 0.71. Las ilustraciones de los mysticetos son de Carl Buell.

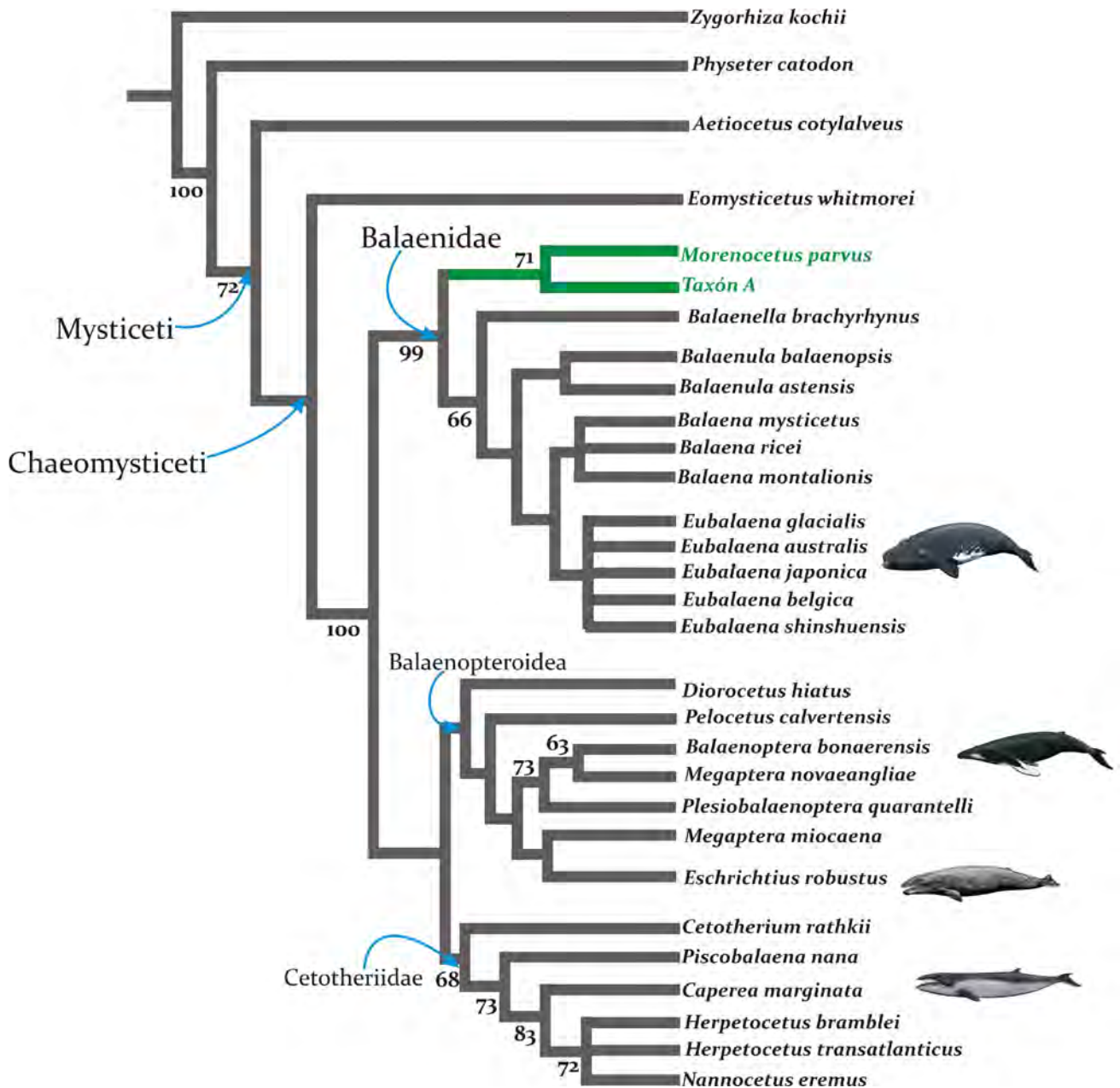




Figura 5.4. Sinapomorfias de los Balaenidae indicadas en el cráneo y complejo tímpano-periótico de *Eubalaena australis* (todas excepto B) y *Eubalaena glacialis*, indicadas por el número y estado del carácter señalando la estructura. Cráneo: A, vista lateral, B, vista dorsal, C, vista posterior; D, vista ventral de la región posterior del cráneo; E, vista lateral en detalle de la región orbitaria. Periótico: F, vista ventral; G, póstero-ventral. Bulla timpánica: H, vista lateral; I, dorsal; J, anterior; K, posterior.

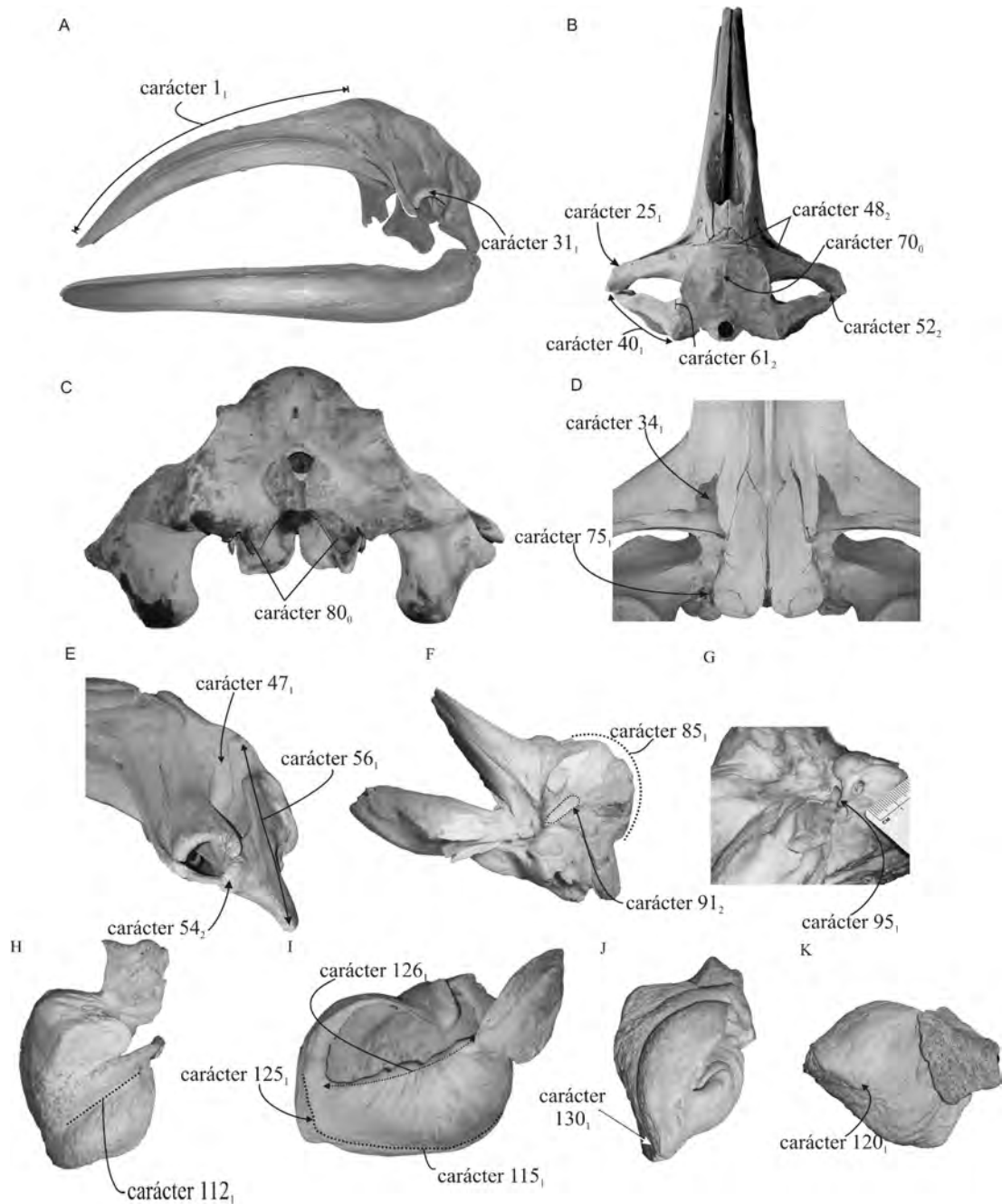




Figura 5.5. Sinapomorfías de los balénidos miocenos. A, Taxón A (MPEF-1122), vista posterior; B, Ejemplar S/N, vista ventral derecha.

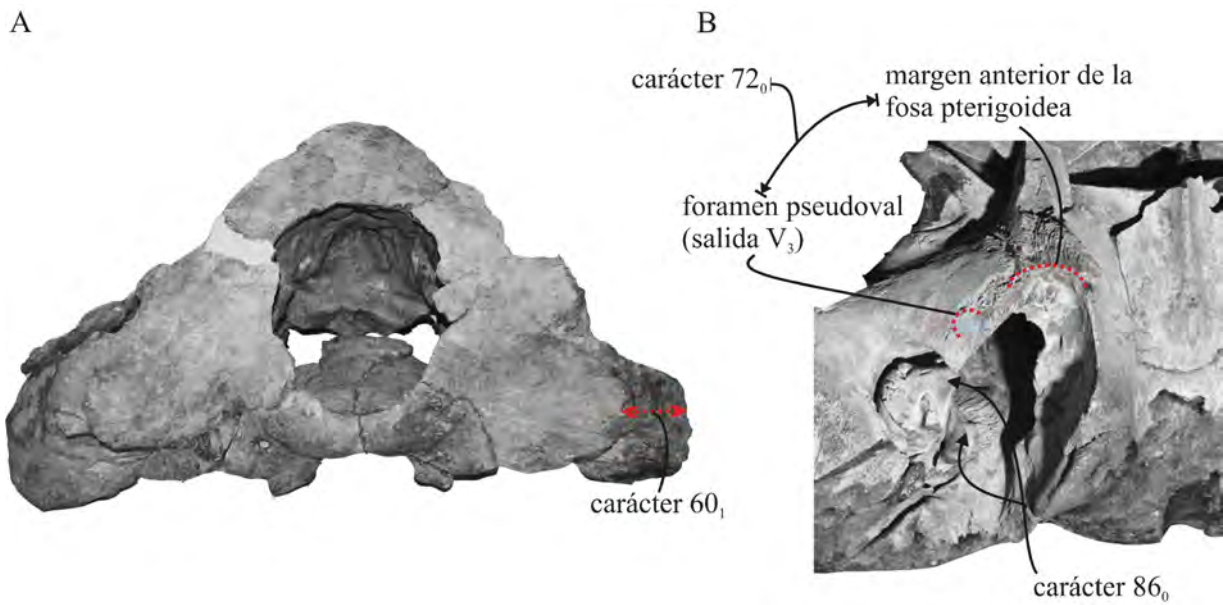


Figura 5.6. Sinapomorfías del clado *Balaenella-Balaenula-Balaena-Eubalaena*, ejemplificadas en *Eubalaena australis*. Cráneo: A, vista lateral, B, vista dorsal. Periótico: C, vista póstero-ventral del periótico articulada al cráneo. Bulla timpánica: D, vista medial.

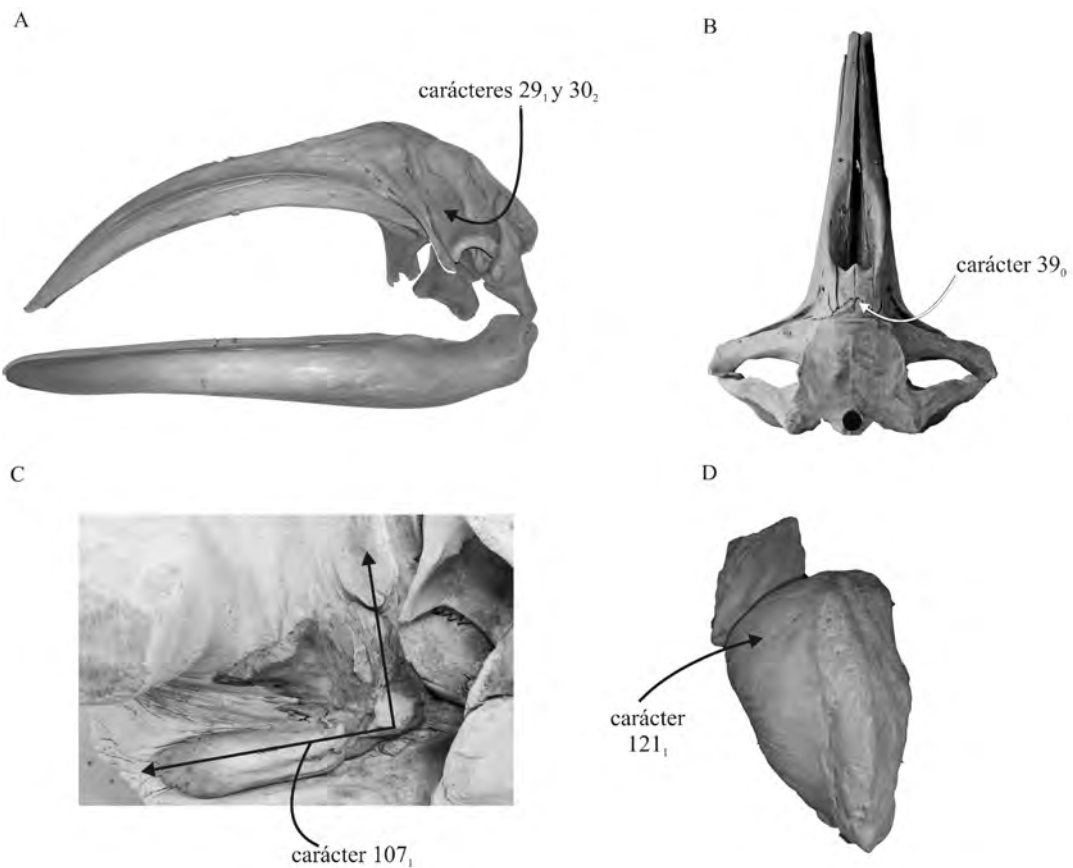




Figura 5.7. Sinapomorfía del clado *Balaenula*. Vista lateral derecho del cráneo de *Balaenula astensis* (MSNT I 12555).

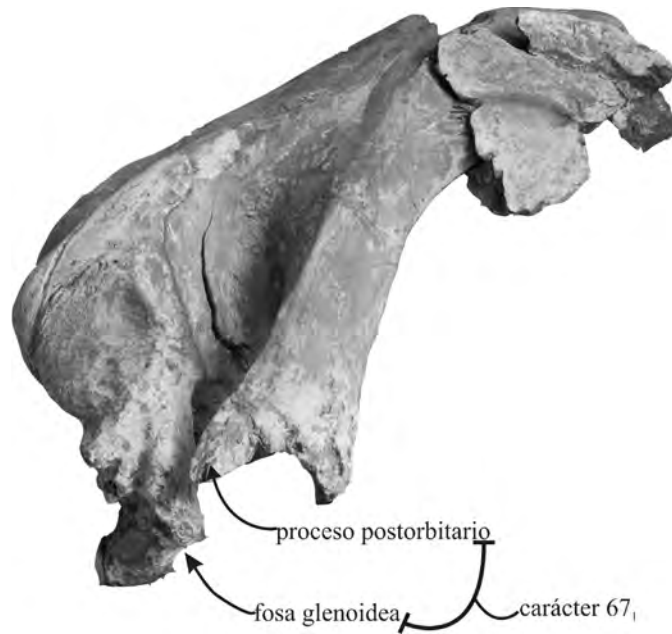


Figura 5.8. Sinapomorfías del clado *Balaena* representadas en *Balaena mysticetus*. A, vista lateral izquierda de la región orbital del cráneo. B, vista medial del periótico. Abreviaturas: AI VII: salida interna del canal facial para la salida del nervio facial; FEI: foramen endolinfático; FP: foramen perilinfático; MAI: meato auditivo interno.

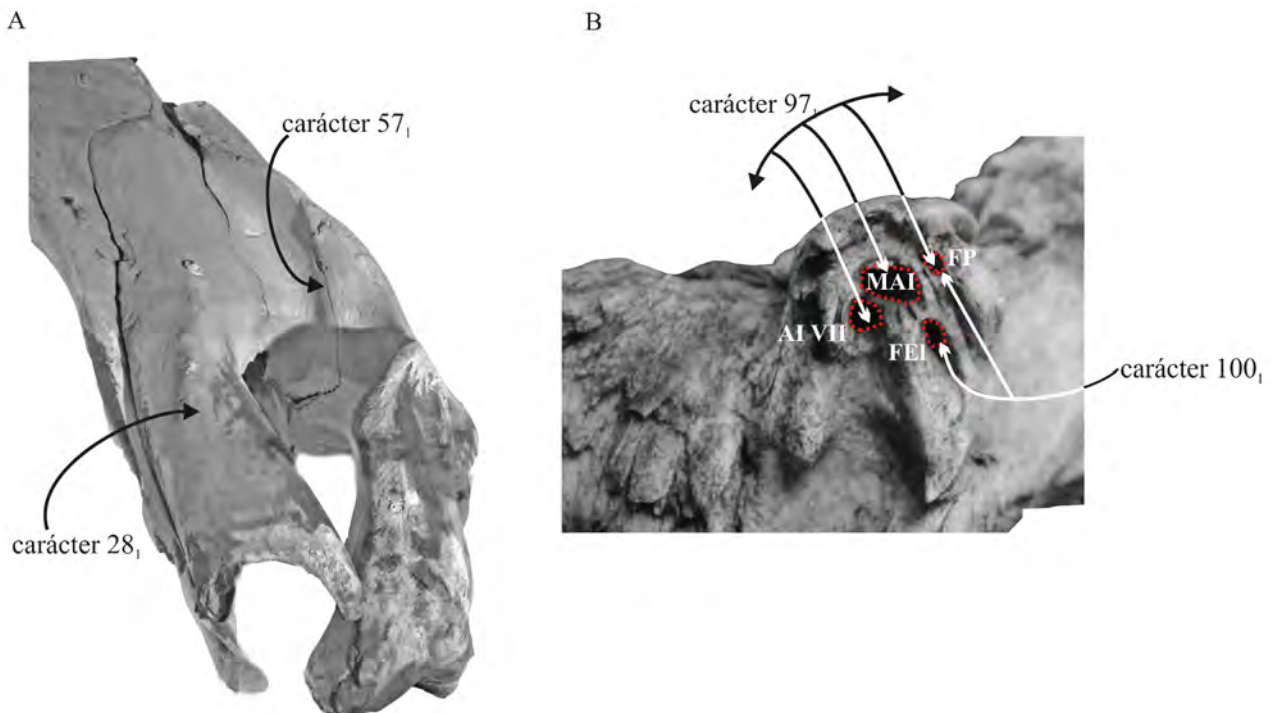




Figura 5.9. Sinapomorfías del clado *Eubalaena* representadas por *E. australis*. Cráneo: A, vista dorsal; B, vista lateral izquierda; C, bulla timpánica vista anterior; D, escápula; E, ulna.

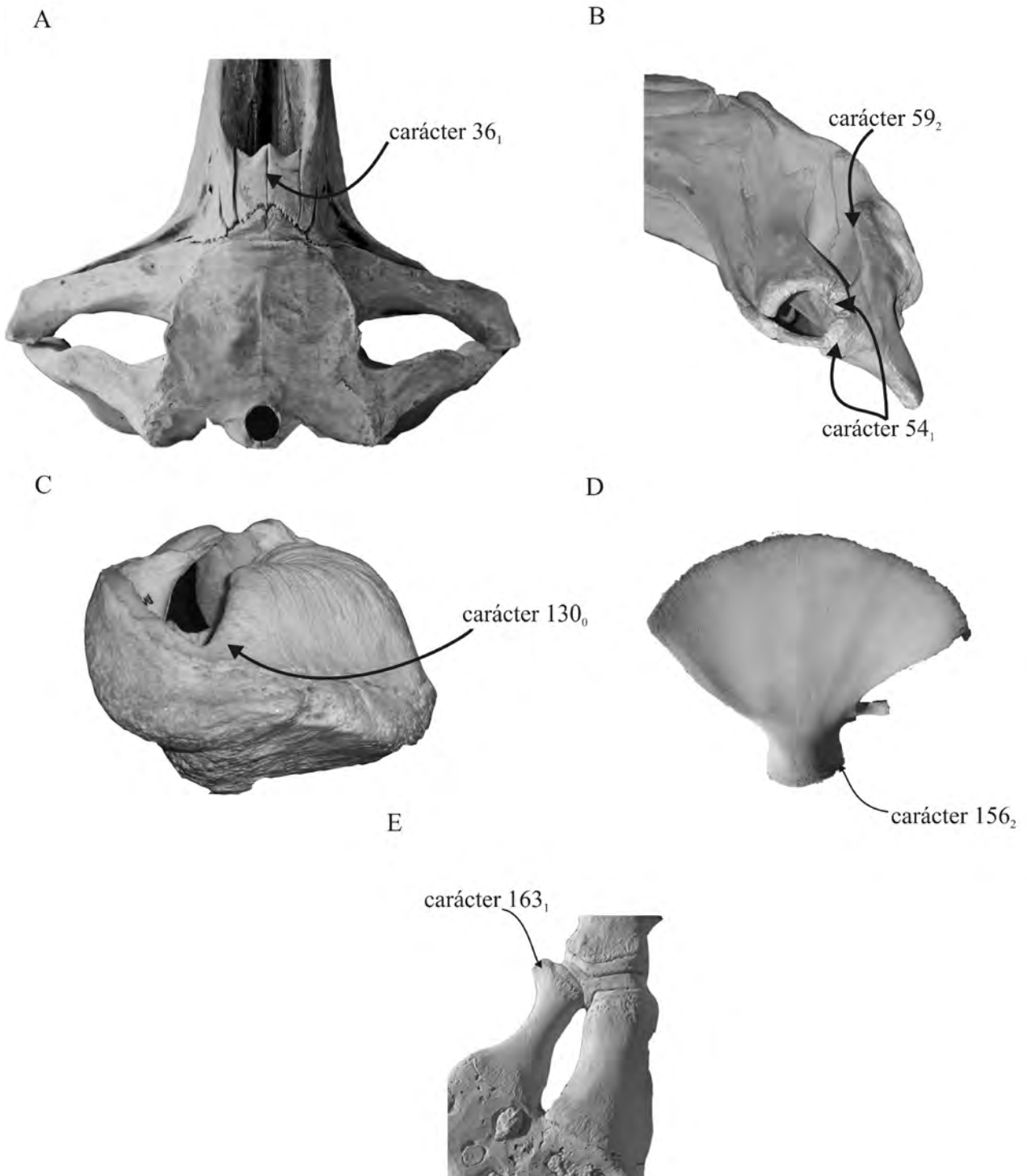




Figura 5.10. Diferencias entre *Morenocetus parvus* (holotipo, MLP 5-11) (A, C) y el Taxón A (holotipo, MPEF-PV-1122) (B, D). A-B, vista lateral izquierda del cráneo; C, vista póstero-medial del periótico; vista posterior del periótico.

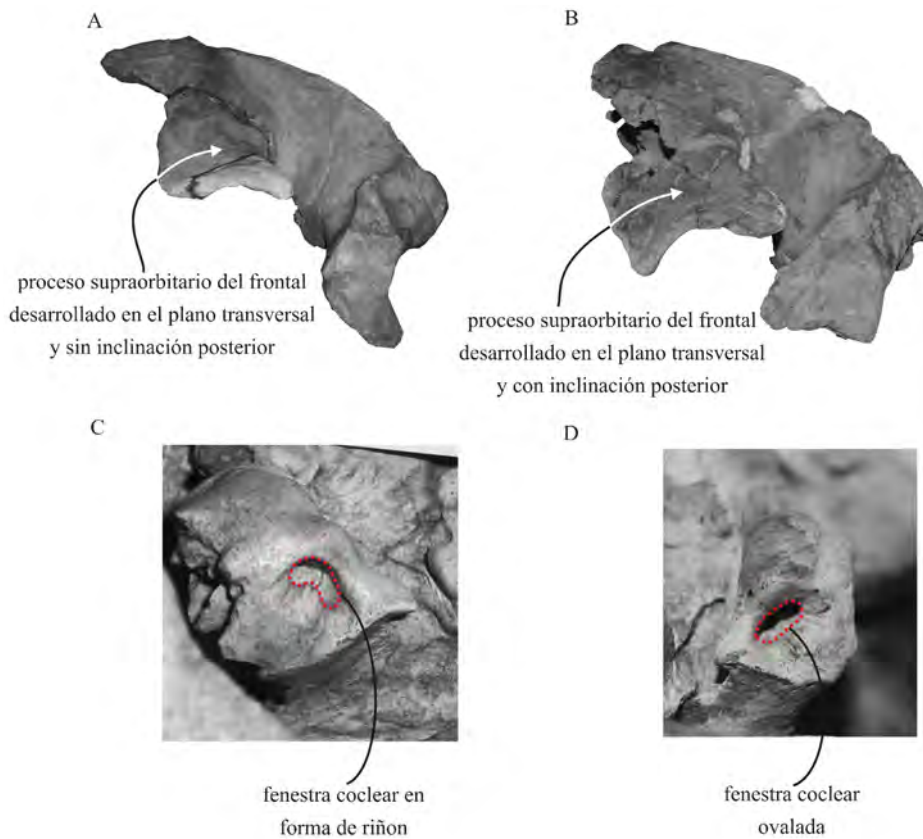


Figura 5.11. Vista lateral izquierda del cráneo del holotipo de *Balaenella brachyrhynus* (NMB 42001). A, Orientación del cráneo propuesta en Bisconti (2005). B, Re-orientación del cráneo propuesta en esta tesis donde se indican los caracteres que fueron re-interpretados. En línea de puntos se reconstruye la parte faltante del rostro.

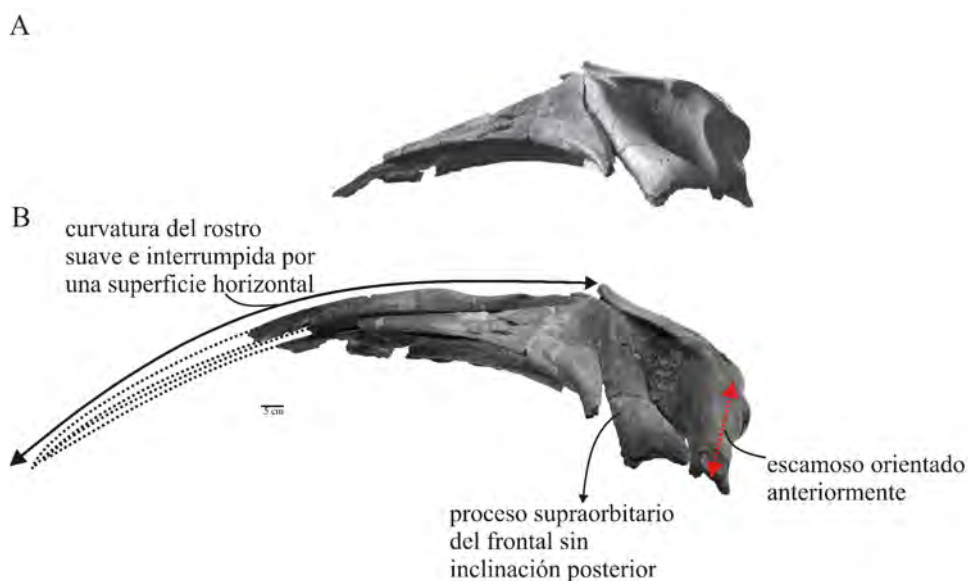
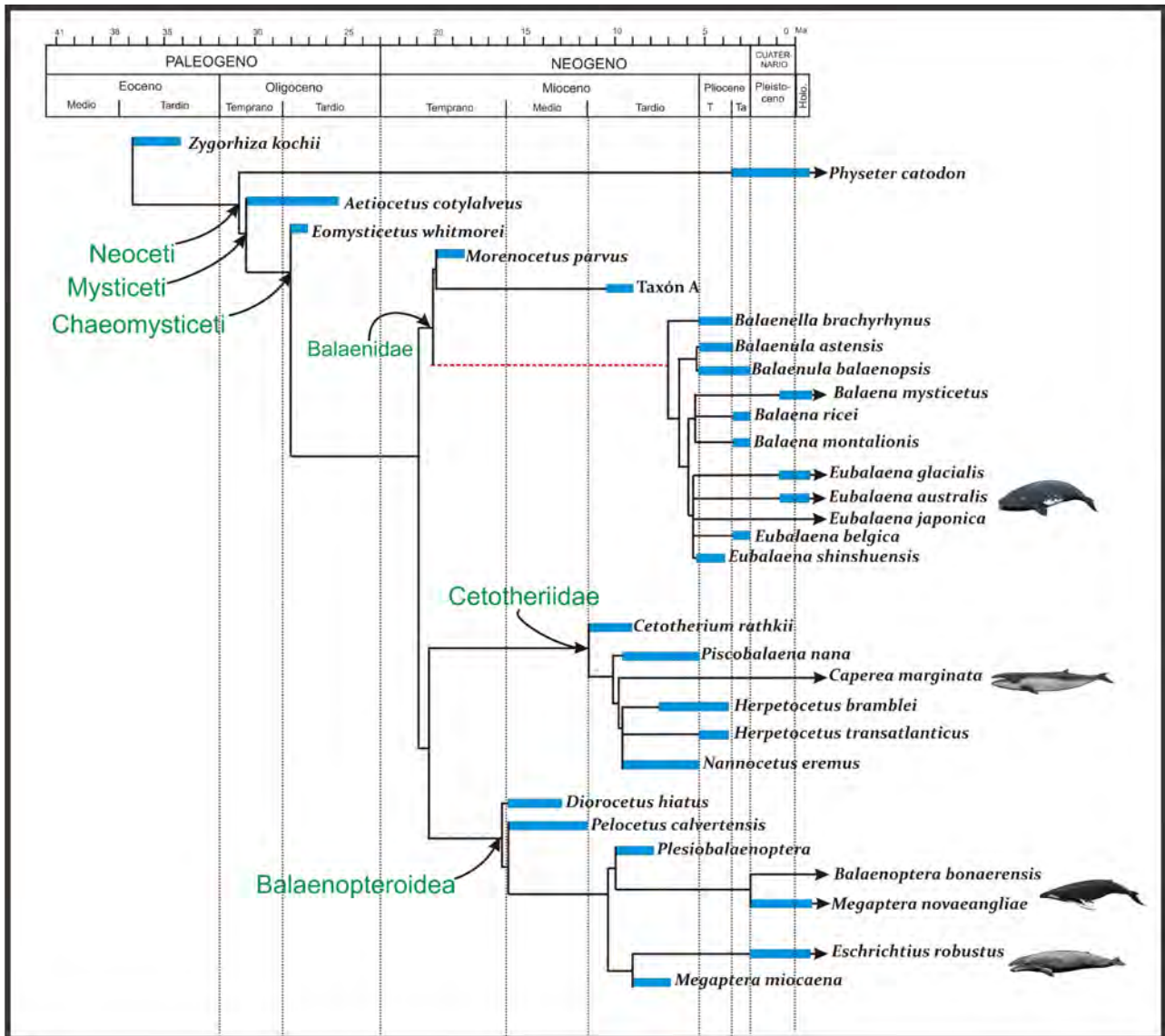




Figura 5.12. Árbol de consenso estricto calibrado estratigráficamente sobre la base de la primera ocurrencia en el registro fósil. La línea de puntos roja indica el linaje fantasma que existe entre *Morenocetus parvus* (Mioceno temprano) y la radiación Pliocena de los balénidos derivados (Plioceno temprano). Las ilustraciones de los mysticetos son de Carl Buell.



Capítulo 6

Figuras



Aspectos Paleobiológicos de los balénidos miocenos e implicancias en la evolución de los misticetos

Buono, M. Evolución de los Balénidos del Mioceno de Patagonia



Figura 6.1. Dibujos esquemáticos de la cabeza de un odontoceto donde se muestran las estructuras anatómicas involucradas en el sistema de ecolocalización. A, Estructuras vinculadas en la generación del sonido (sistema de sacos nasales y melón); B, Estructuras asociadas a la recepción del oído (mandíbula, cuerpo graso o “pan bone”, complejo tímpano-periótico). Tomado de Berta et al. (2006).

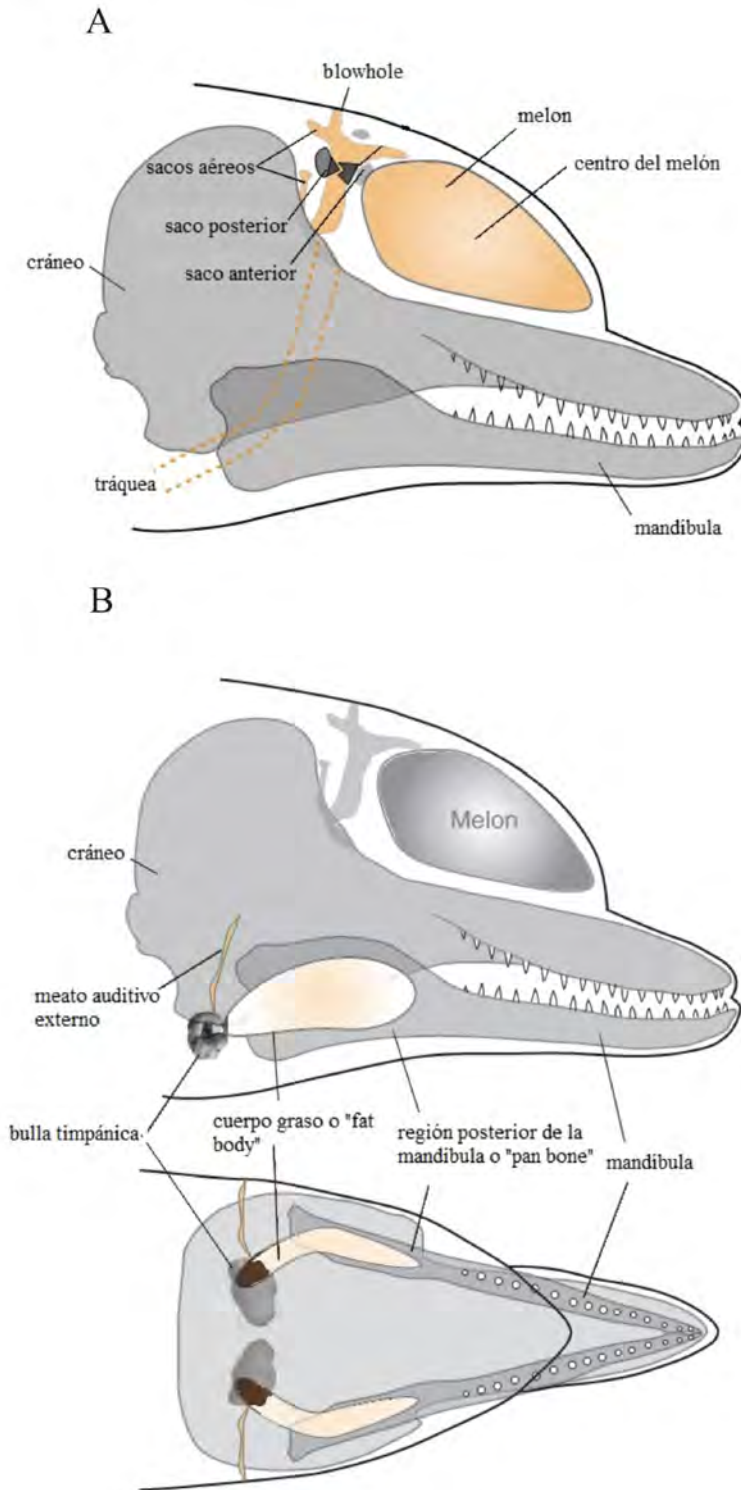




Figura 6.2. Reconstrucción tridimensional del cráneo de *Balaenoptera acutorostrata* mostrando la ubicación del cuerpo graso (en amarillo) y su contacto con el tímpano-periótico (rosa). A, vista ventral; B, vista posterior. Tomado de Yamato et al. (2012).

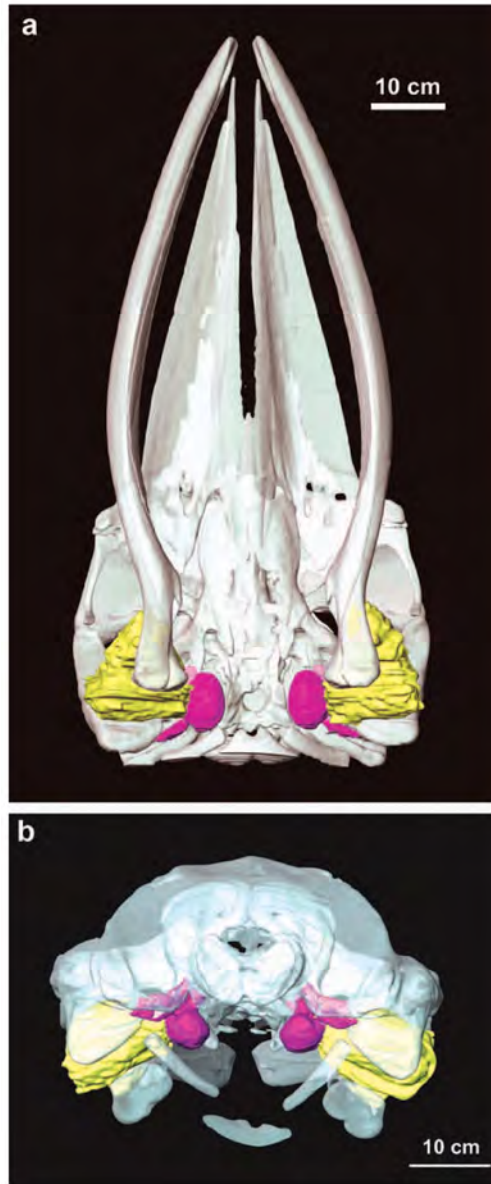




Figura 6.3. Árbol filogenético calibrado y con el carácter tamaño corporal mapeado sobre la base de 3 categorías propuestas: <6m (chico; verde); 6-12m (mediano-grande; rojo); >12m (gigante, azul). El árbol filogenético utilizado corresponde al obtenido en la presente tesis (Cap. 5) con el agregado de los siguientes taxones: *Maiacetus*, *Rhodocetus*, *Dorudon*, *Basilosaurus*, *Llanocetus*, y *Janjucetus*. La posición filogenética de *Maiacetus*, *Rhodocetus*, *Dorudon*, *Basilosaurus*, fue tomada a partir del análisis filogenético de Gol'din & Zvonok (2013b), mientras que la de *Llanocetus* y *Janjucetus* fue tomada de Fitzgerald (2010).

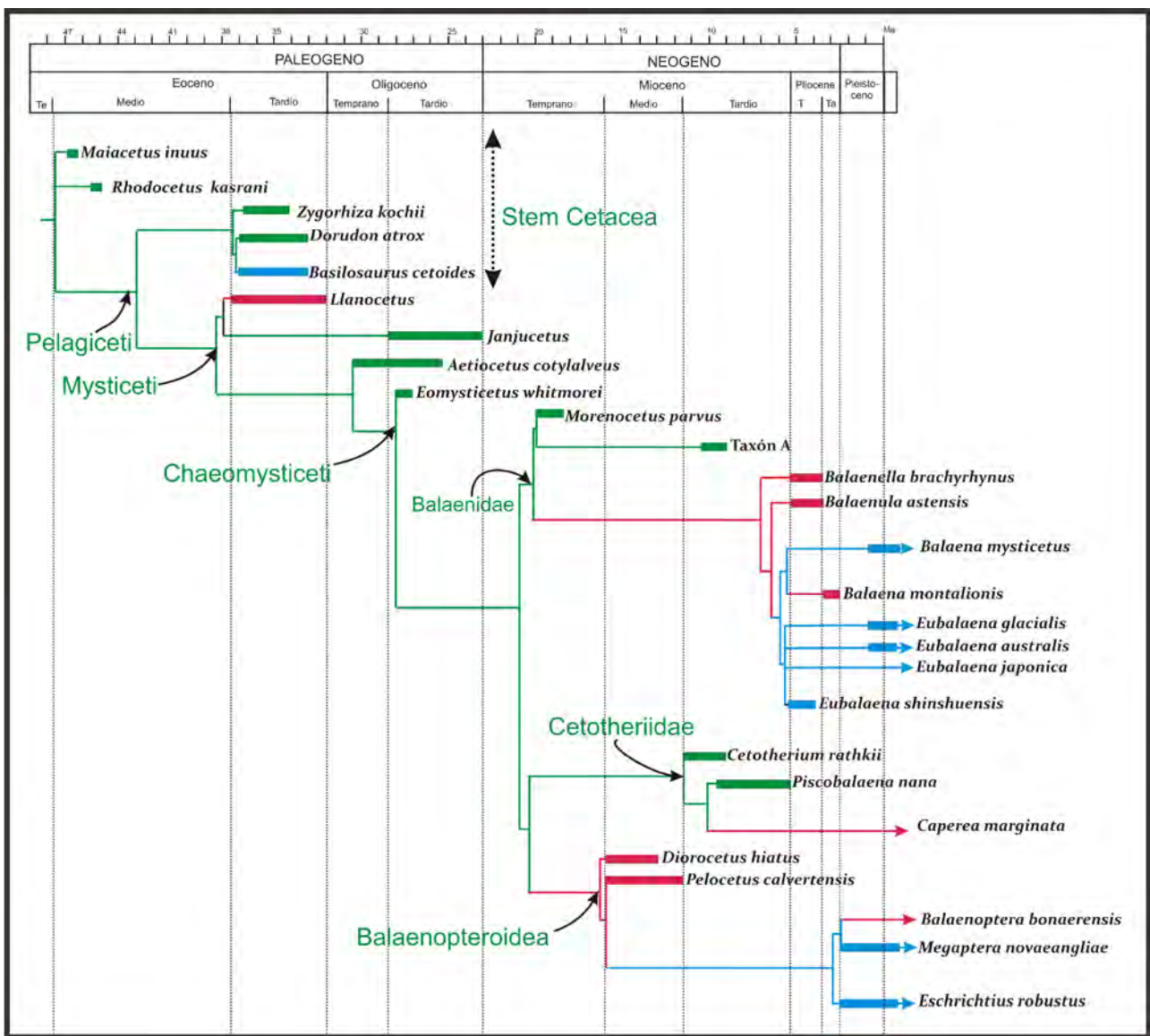




Figura 6.4. Dibujo esquemático de la vista dorsal del cráneo de “arqueocetos”, odontocetos y mysticetos mostrando la migración póstero-dorsal de la narina externa ósea (en negro) así como también el cambio en la posición y longitud de los nasales (en rojo). Abreviaturas: NA, nasales; NEO, narinas externas óseas.

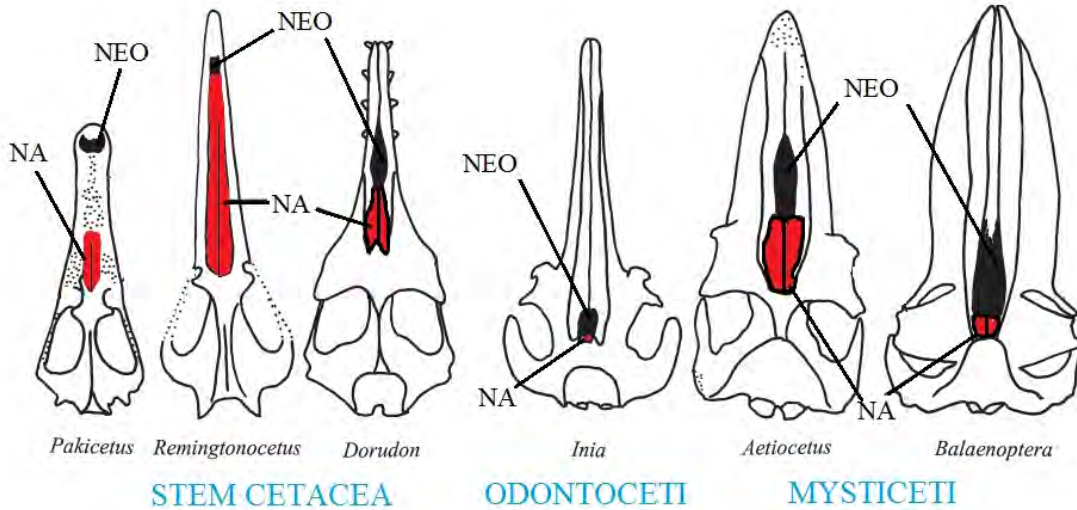


Figura 6.5. Medidas craneanas utilizadas en el análisis morfométrico de la región nasal. Abreviaturas: ABZ, ancho bizigomático; LFN, largo de la fosa nasal; AFN, ancho de la fosa nasal; LCB, largo cóndilobasal.

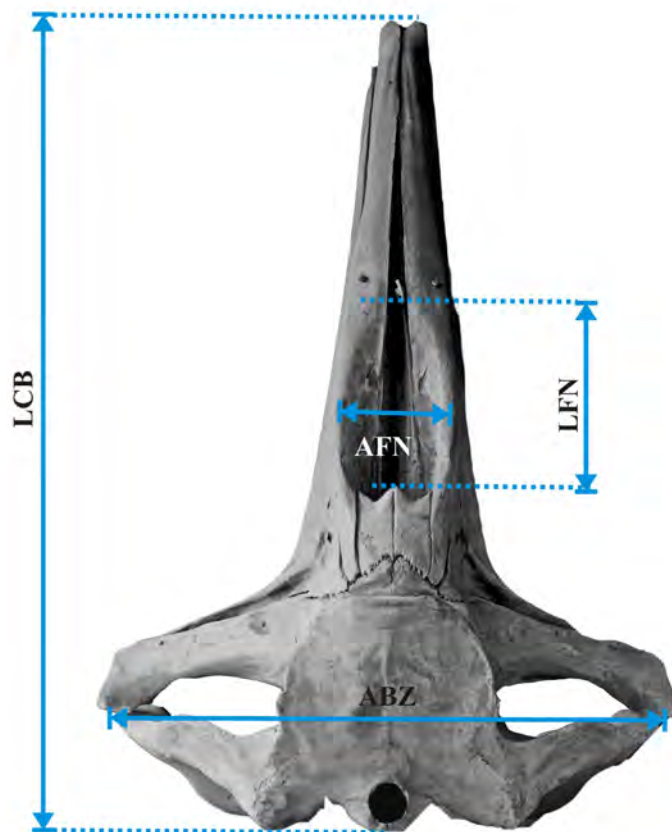




Figura 6.6. Posición del *blowhole* en la cabeza de *Eubalaena australis*. A, vista anterior de la cabeza de un neonato mostrando la localización del *blowhole*; B, detalle de la región del *blowhole* en vista dorsal.

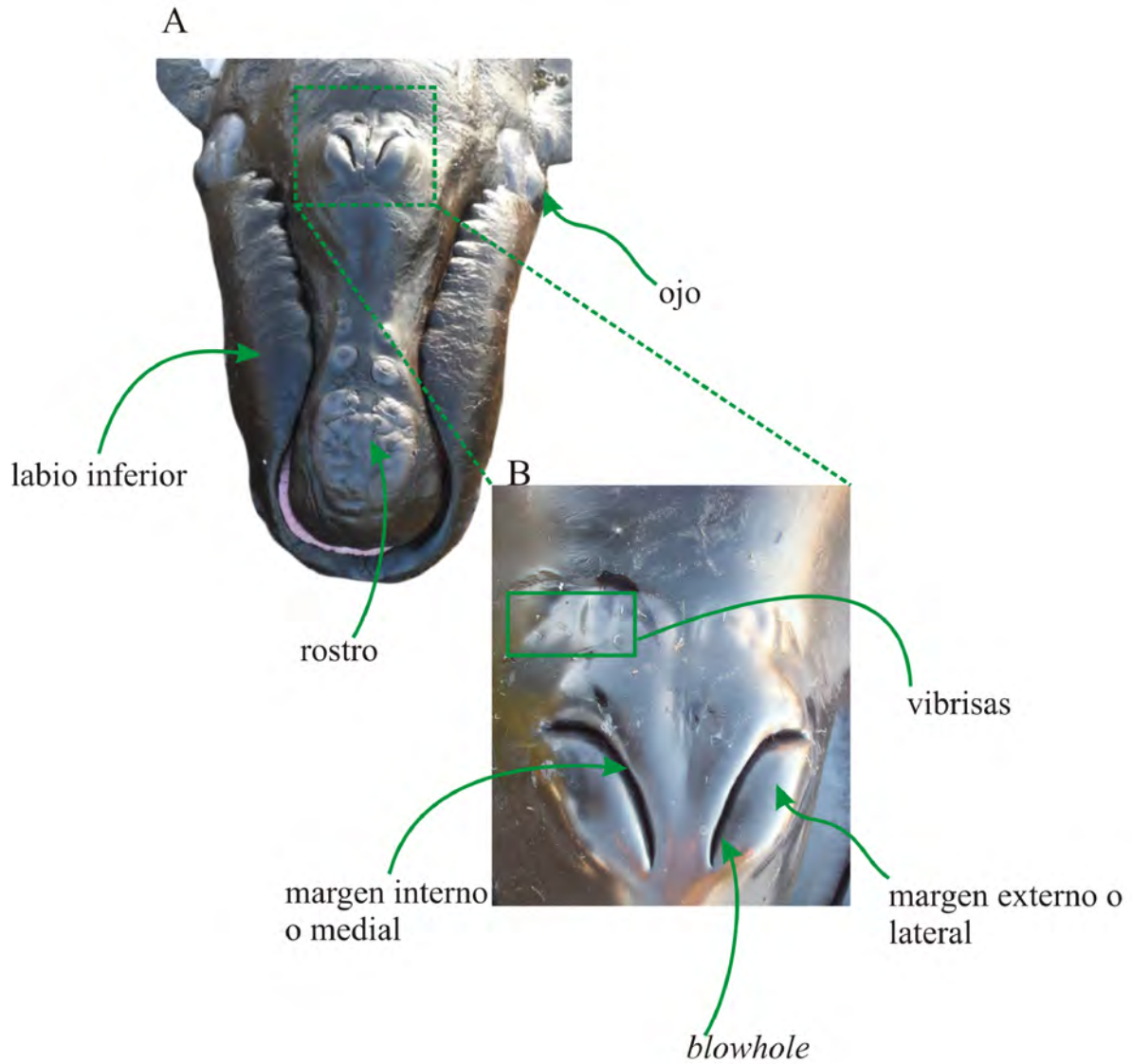




Figura 6.7. Estructuras blandas asociadas al *blowhole*. A, vista lateral izquierda de la cabeza de un neonato mostrando la protuberancia donde se ubican los *blowholes*; B, vista dorsal de la región del *blowhole* con la capa de tegumento retirada mostrando la posición del *blowhole* dentro de la fosa nasal; C, detalle de la macro-estructura de la grasa que rodea el *blowhole*.

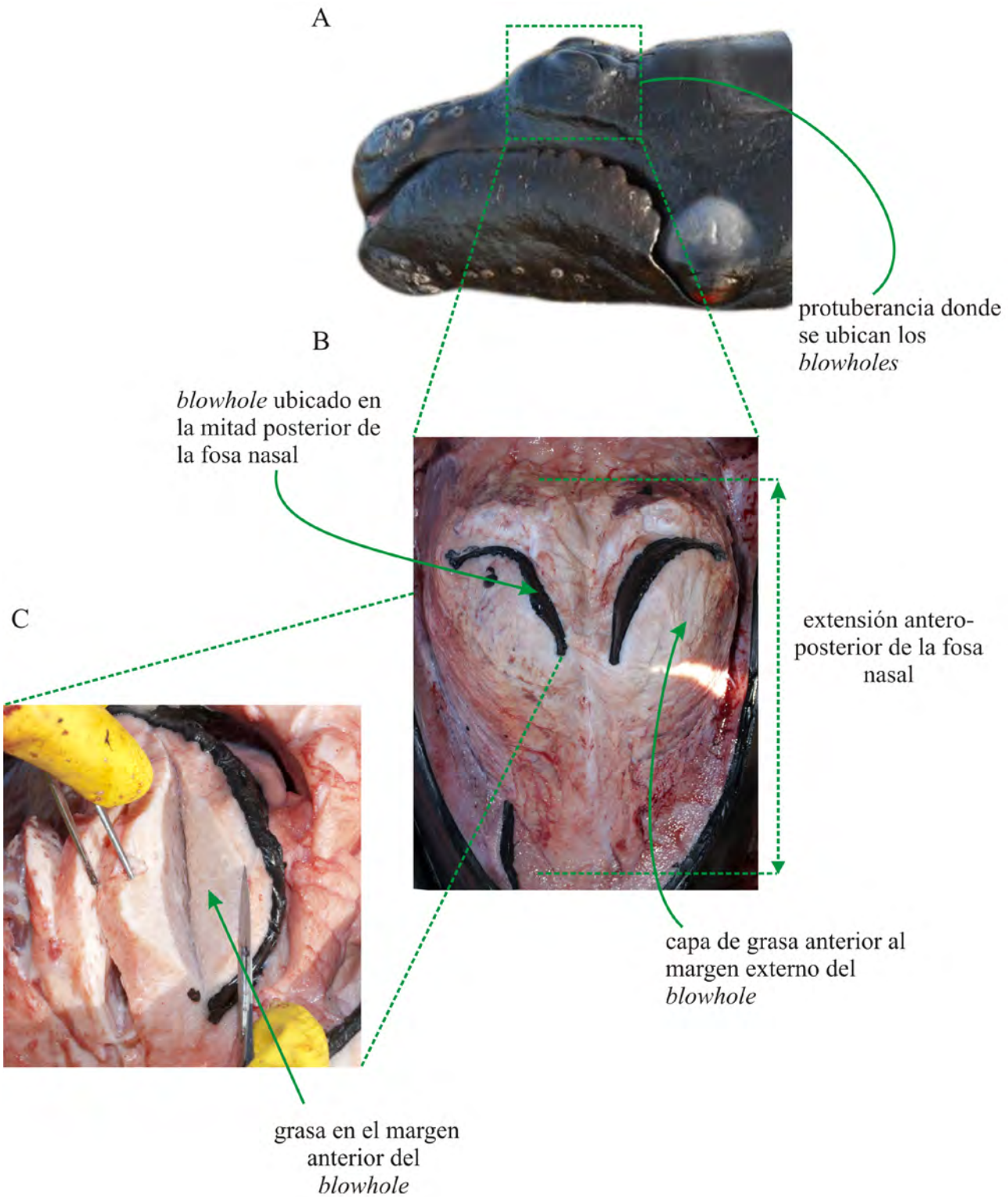




Figura 6.8. Estructuras blandas asociadas al pasaje nasal inferior. A, vista sagital de la cabeza de un neonato mostrando la ubicación de la válvula nasal, del cartílago nasal medial y la grasa por debajo del *blowhole*; B, vista sagital del cráneo de un neonato a nivel mostrando en detalle la válvula nasal removida y el epitelio que cubre el pasaje nasal inferior. Escala A: 10 cm; Escala B: 5 cm.

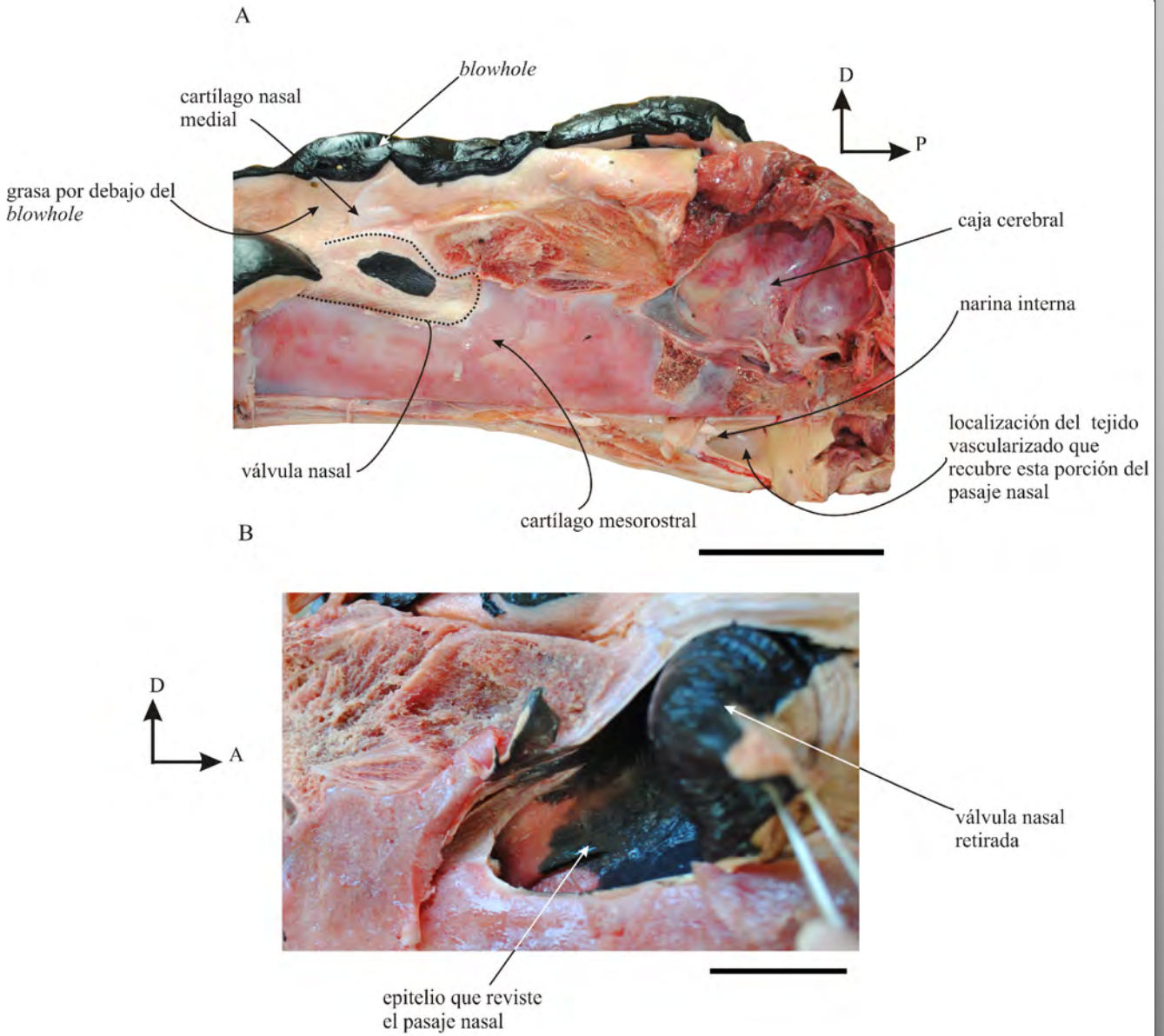




Figura 6.9. Corte histológico del tejido que reviste el pasaje nasal, indicando la presencia de arterias y capilares embebidas en una matriz de tejido conectivo. Tinción hematoxilina-eosina. Escala: 10 μm

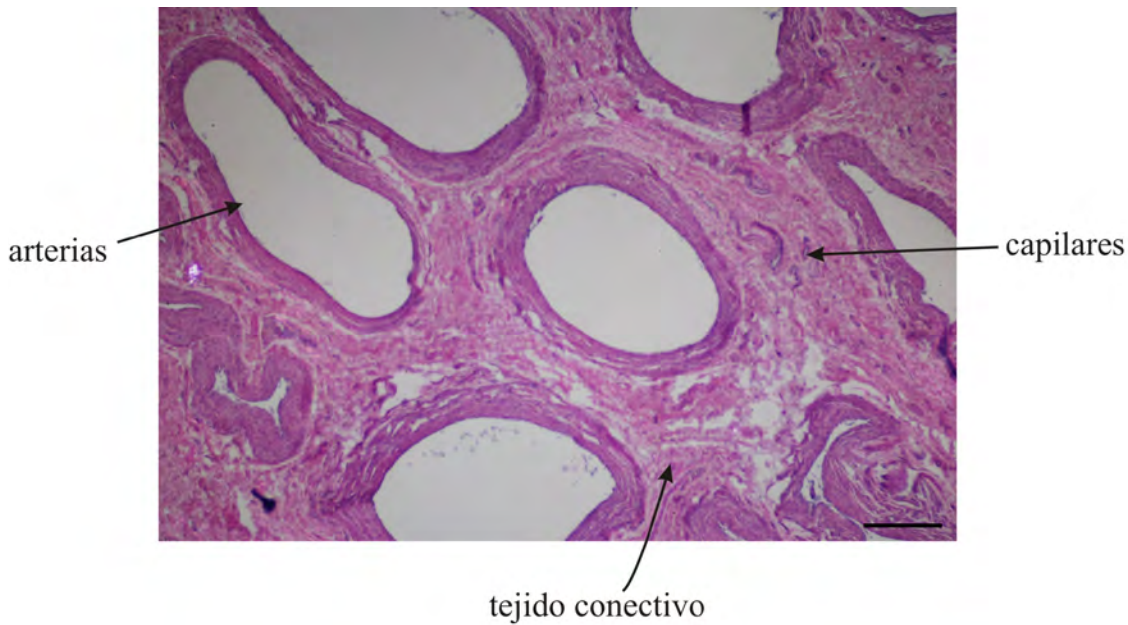


Figura 6.10. Vista lateral derecha de un neonato (ejemplar N° 03) de *Eubalaena australis* mostrando la localización *in situ* de los músculos nasales más superficiales. Escala: 15 cm.

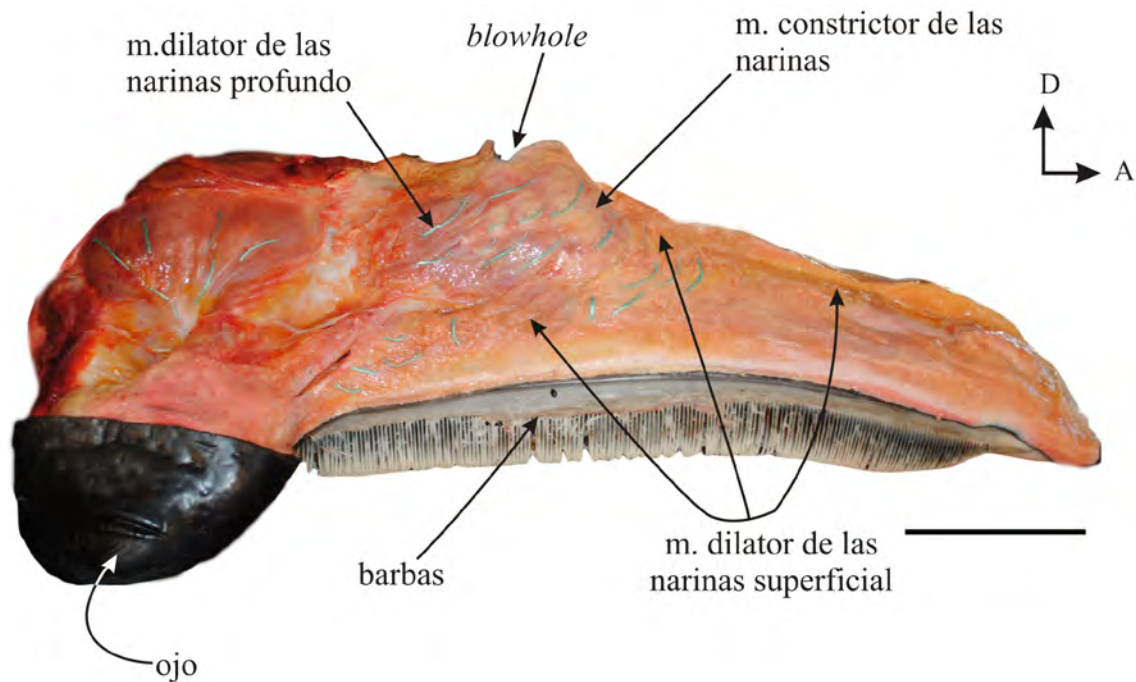




Figura 6.11. Representación esquemática de la musculatura nasofacial en el cráneo de *Eubalaena australis*. A, se esquematizan todos los músculos nasales excepto el m. depresor alae nasi; B, músculo más superficial, dilator de las narinas superficial; C, músculo en capa intermedia, m. dilator de las narinas profundo; D, músculos más profundos, m. constrictor de las narinas y el retractor alae nasi.

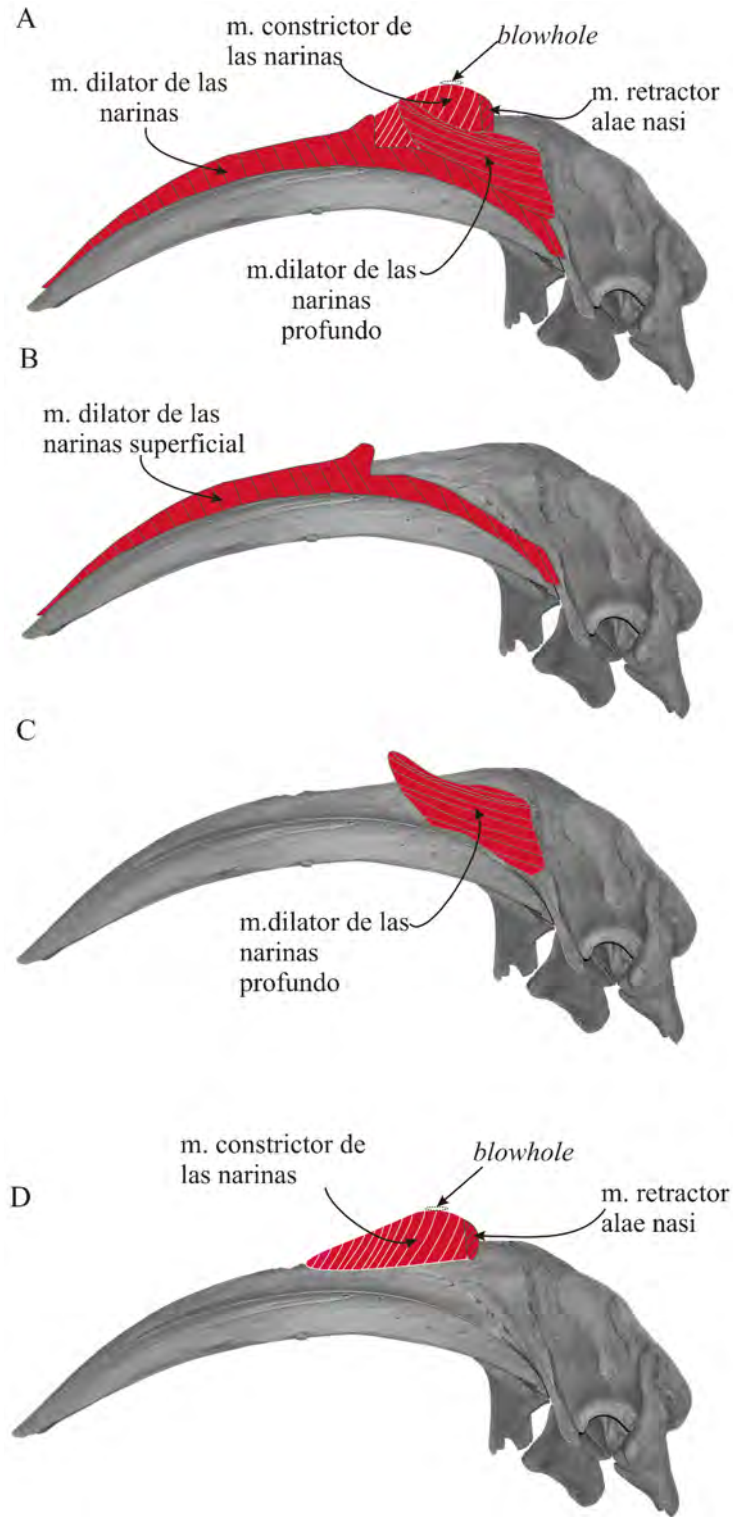




Figura 6.12. *Eubalaena australis* (neonato ejemplar 03). Músculos nasales más profundos removidos del cráneo. A, vista lateral de la región del blowhole mostrando el m. retractor alae nasi y el m. constrictor de las narinas; B, vista póstero-lateral mostrando el m. retractor alae nasi y la válvula nasal; C, vista lateral y levemente posterior mostrando el m. depresor alae nasi.

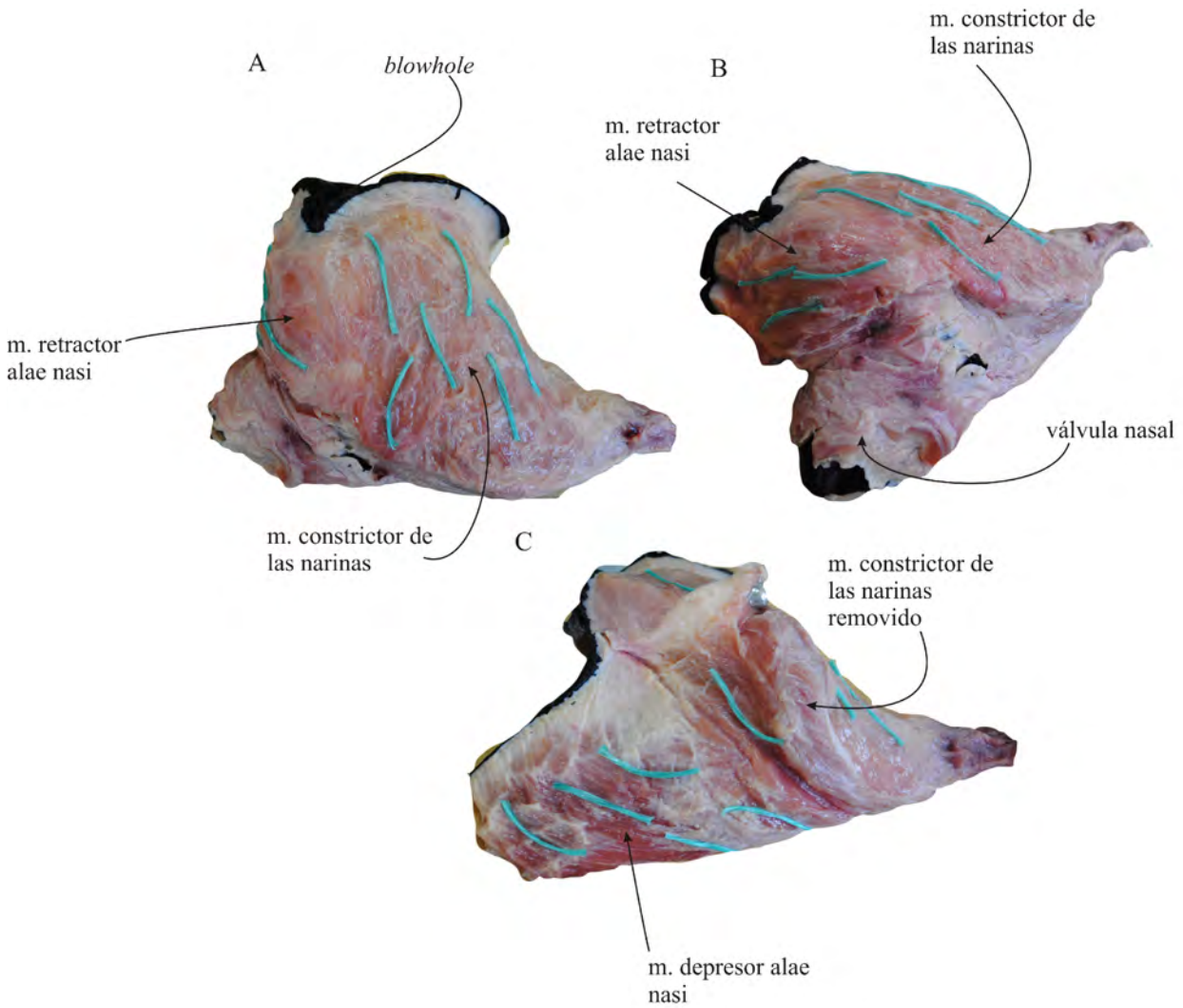




Figura 6.13. Gráficos del análisis de regresión “SMA”. A, variable largo de la fosa nasal (variable Y) vs ancho bizigomático (variable X); B, variable ancho de la fosa nasal (variable Y) vs ancho bizigomático (variable X); C, variable largo de la fosa nasal (variable Y) vs largo condilobasal (variable X); D, variable largo de la fosa nasal (variable Y) vs largo condilobasal (variable X). Todas las variables expresadas en \log_{10} .

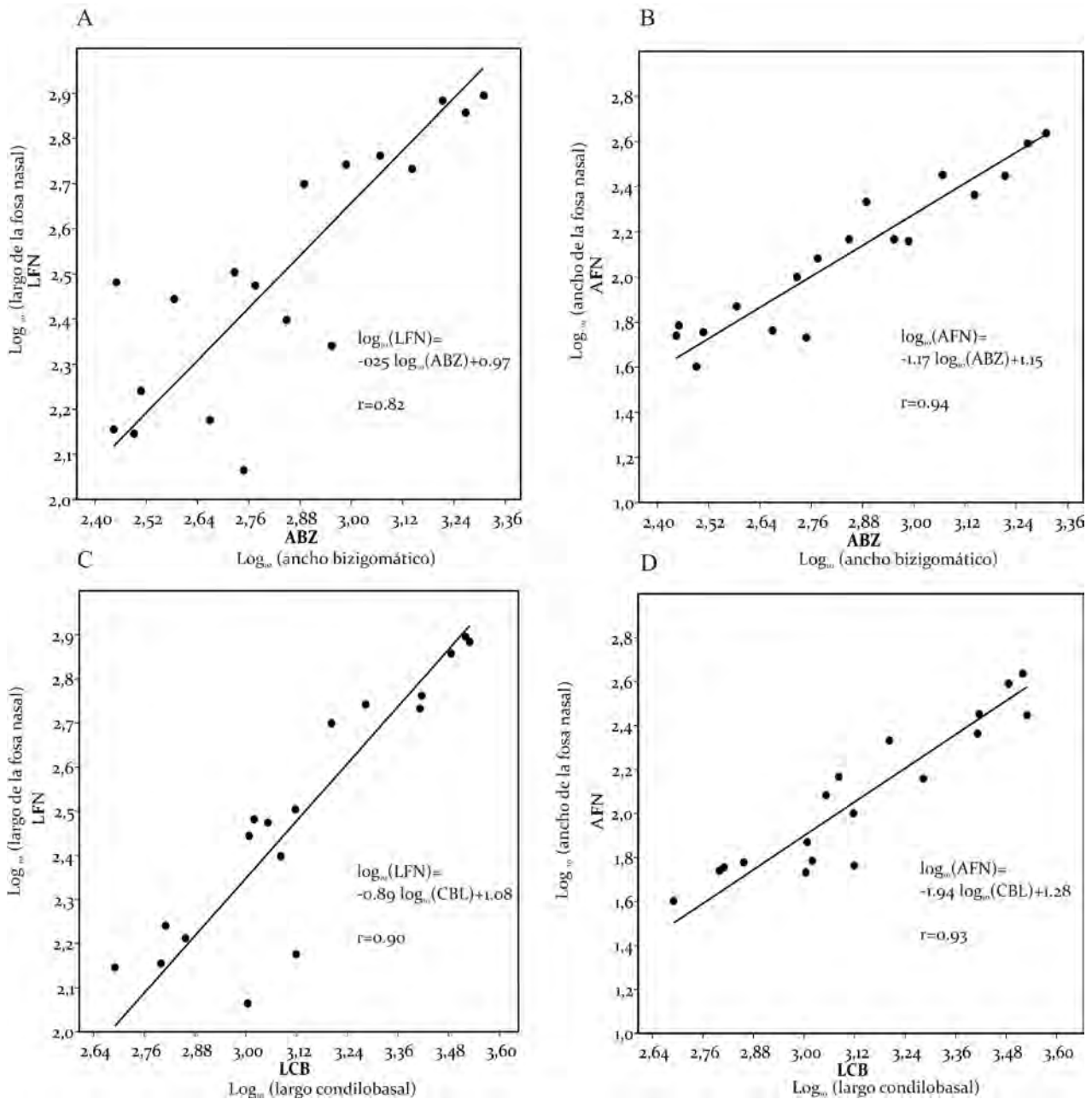




Figura 6.14. Medidas empleadas en el análisis morfométrico del globo ocular de *Eubalaena australis*. A, vista lateral del globo ocular; B, globo ocular en sección transversal. Abreviaturas: AnGO, ancho del globo ocular; LGO, largo del globo ocular; AIGO, alto del globo ocular; LCO, largo de la córnea y ALCO, alto de la córnea.

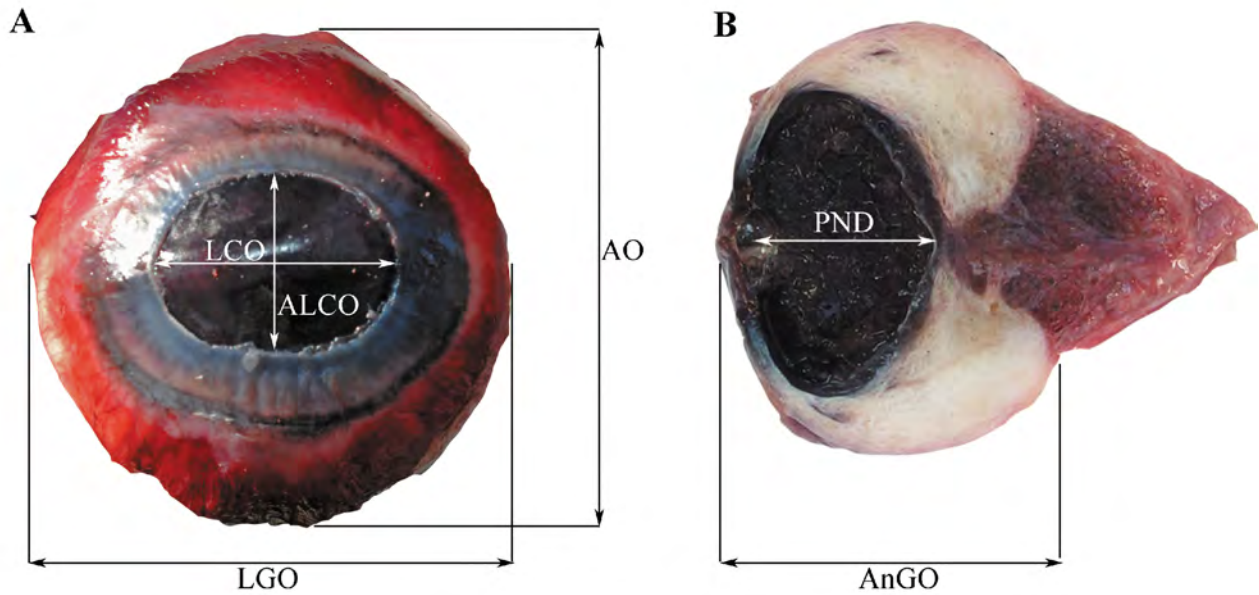


Figura 6.15. Disección de la zona orbital en *Eubalaena australis* mostrando la posición del ojo y las estructuras periorbitales (grasa) que los rodean.

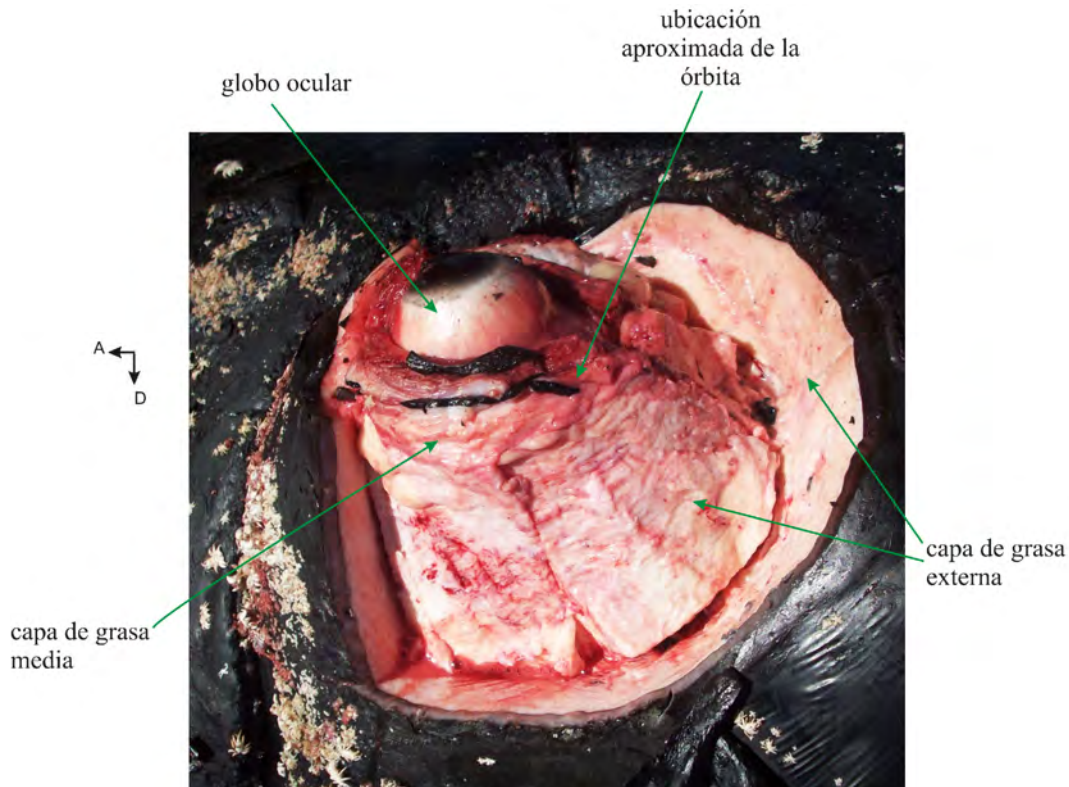




Figura 6.16. Estructuras extraoculares del ojo de *Eubalaena australis*. A, vista látero-posterior del ojo izquierdo (o81411-Pv-Ea 07) mostrando la apertura y fisura palpebral; B, vista lateral del ojo derecho de o82210-Pv-Ea 11 mostrando el sector de piel más claro por encima del ojo donde se desarrollan las callosidades; C, párpados y surcos alrededor del globo ocular.

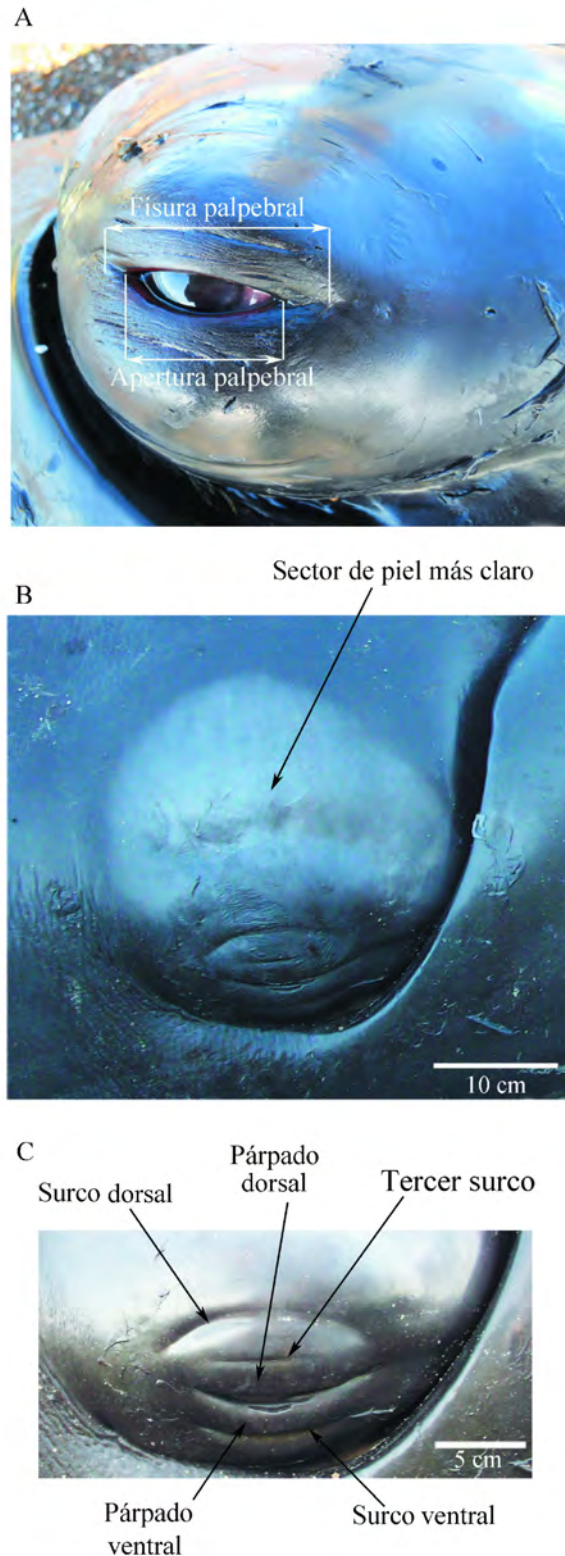




Figura 6.17. A, corte longitudinal a través del surco superior mostrando el engrosamiento en la piel (flecha); B, vista medial (o interna) de los párpados mostrando las fibras del músculo orbicularis oris rodeando la figura palpebral (flechas). Abreviaturas: E, epidermis; G, grasa; mo, músculo orbicularis oris.

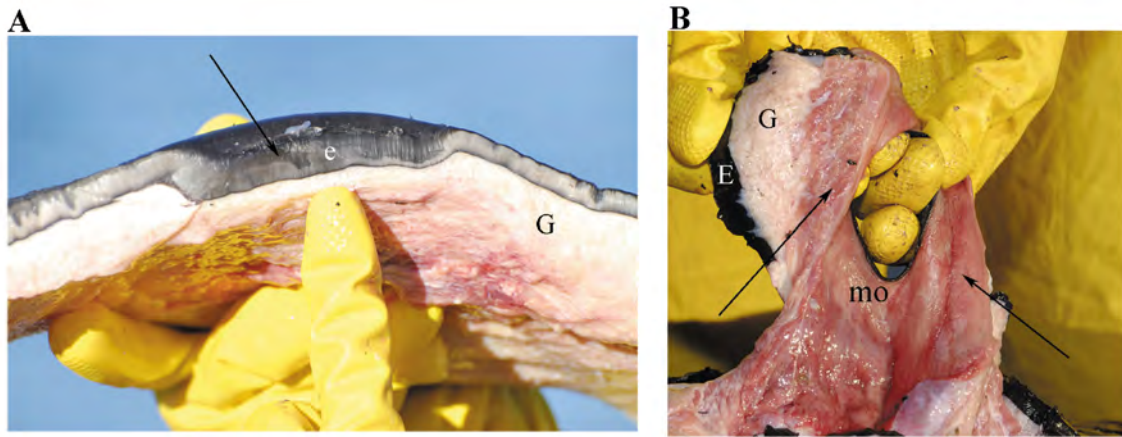


Figura 6.18. Grasa periorbital en el ojo de las crías de *Eubalaena australis*. A, ojo derecho (o81311-Pv-Ea o6) en vista latero-posterior; B, vista dorsal donde se muestra la capa de grasa externa en el párpado superior; C, vista posterior (o81709-Pv-Ea 19) con el m. retractor bulbi retirado y mostrando la capa de grasa interna; D, vista posterior (o81709-Pv-Ea19) con la capa de grasa interna retirada. Es evidente la diferencia en la estructura de la capa de grasa externa, media e interna. Escala C-D: 2cm

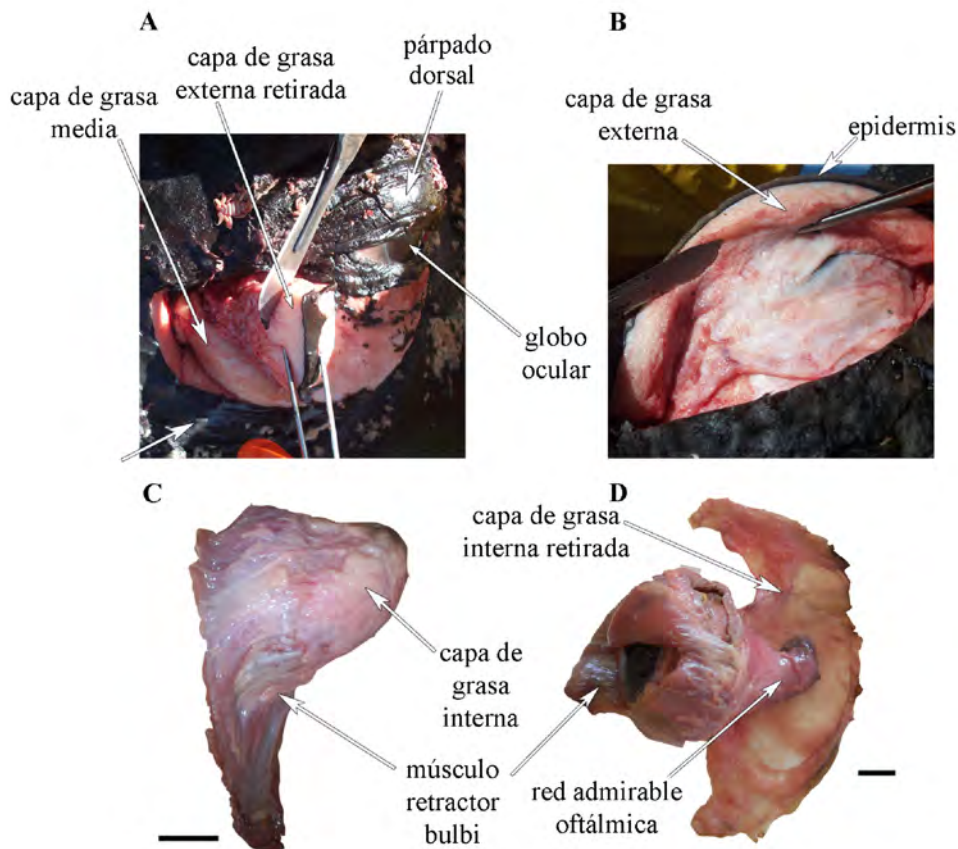




Figura 6.19. Vista medial del ojo izquierdo de un individuo adulto de *Eubalaena australis* (o80310-PV-Ea 05) mostrando la capa de grasa interna bien desarrollada. Escala: 2 cm.

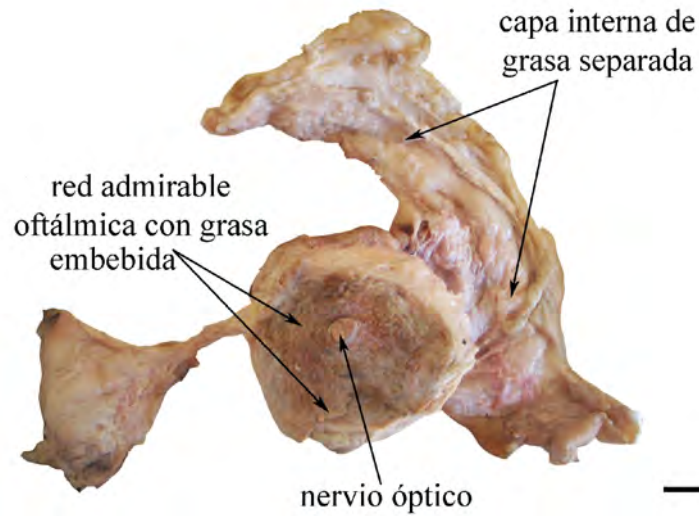


Figura 6.20. Estructuras del globo ocular de crías de *Eubalaena australis*. A, vista ventro-lateral del ojo de una cría; B, vista lateral del globo ocular mostrando la membrana conjuntiva bulbar (o81311-PV-Ea 06); C, vista lateral (o82711-PV-Ea 15) y D, vista posterior del globo ocular (o82210-PV-Ea 11). Escala C-D: 2 cm

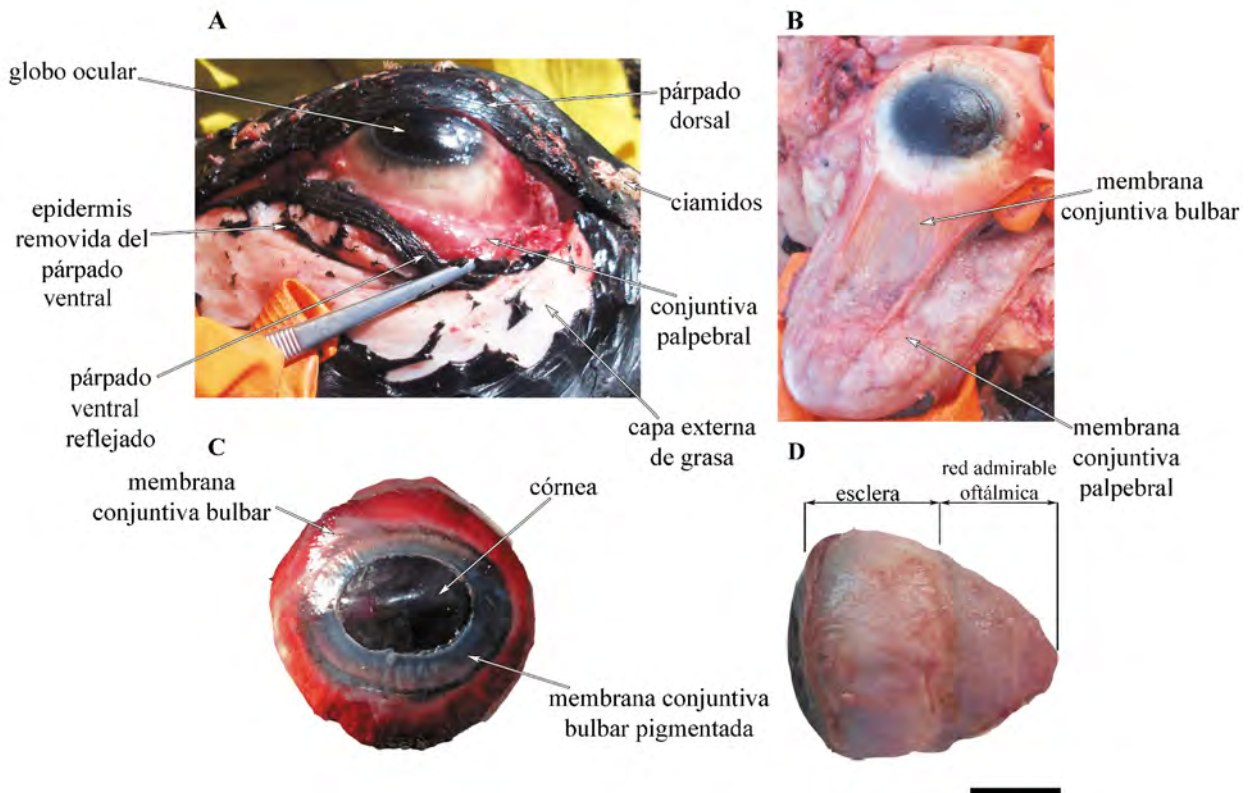




Figura 6.21. Sección transversal del globo ocular izquierdo de una cría de *Eubalaena australis* mostrando las estructuras internas. Escala: 2 cm.

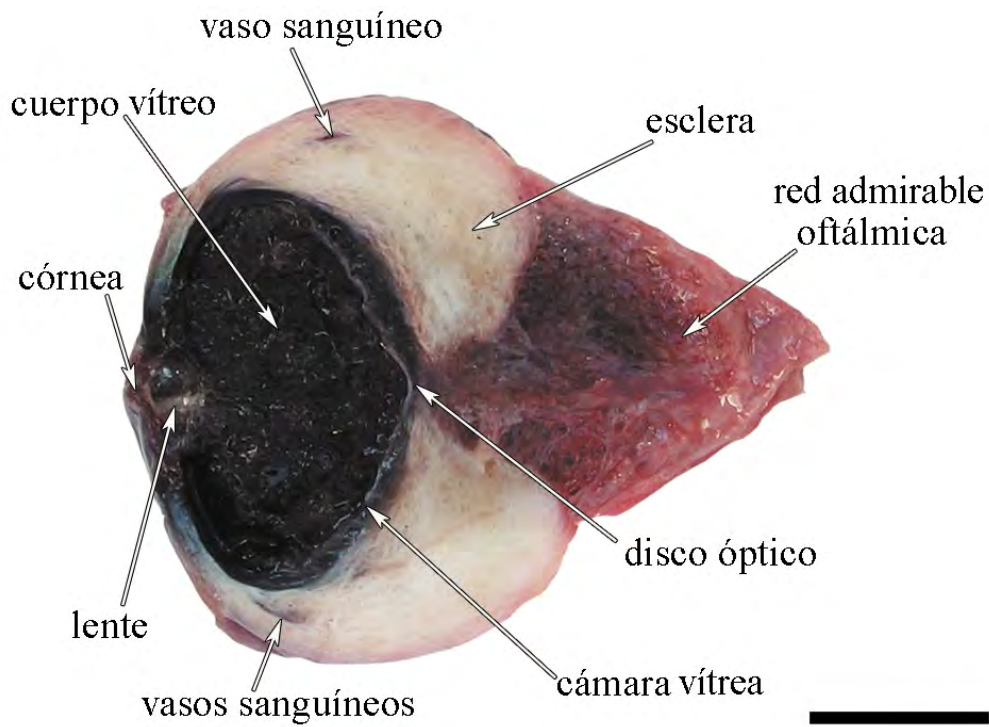




Figura 6.22. Cortes histológicos de distintas estructuras del globo ocular de *Eubalaena australis*. A, corte longitudinal de la esclera mostrando la gran cantidad de fibras colágenas (flechas negras); B, sección transversal a través del ángulo iridocorneal (ICA), mostrando la cámara anterior (CA), el estroma esclerocorneal (ES) con los espacios de Fontana y las trabéculas (flechas negras) y los procesos ciliares (PC) compuestos por un epitelio interno (flecha azul) y una capa externa gruesa con melanocitos (flecha roja); C, sección transversal a través del iris, capa limitante externa (flechas blancas), epitelio interno del iris (flecha azul), estroma (ES) con vasos sanguíneos (*) y melanocitos (flechas rojas) y el m.dilatador de la pupila (MDP) bien desarrollado; D, sección transversal a través de la rete oftálmica (RO) mostrando los vasos sanguíneos (*); E, sección transversal a través del nervio óptico (NO). Escala: A, C: 50µm; B: 50µm; D-E: 25µm.

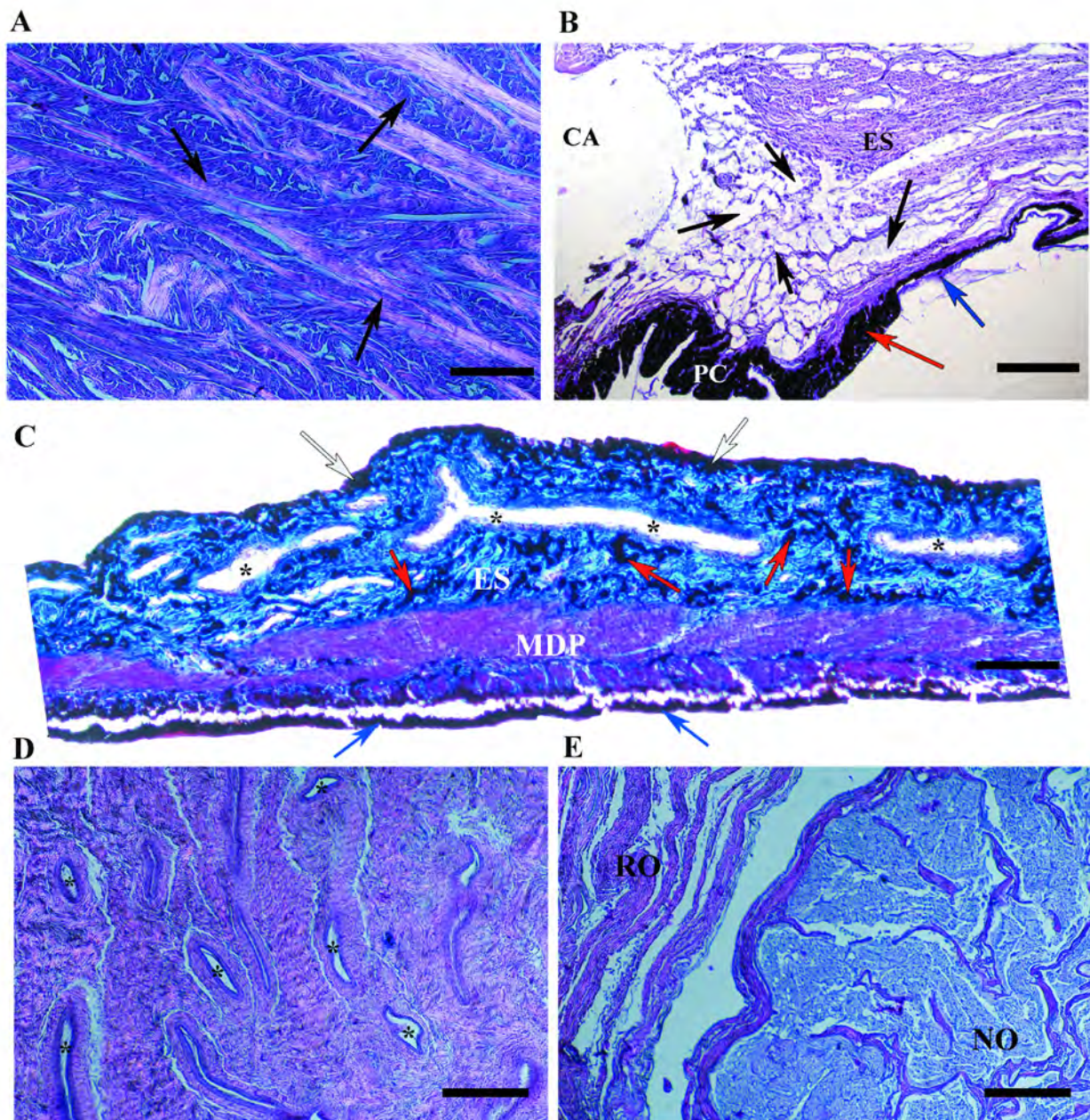




Figura 6.23. Gráficos del análisis de regresión “SMA”. A, variable largo del globo ocular (variable Y) vs largo corporal (variable X); B, variable alto del globo ocular (variable Y) vs largo corporal (variable X); C, variable ancho del globo ocular (variable Y) vs largo corporal (variable X); D, variable largo de la córnea (variable Y) vs largo corporal (variable X). Todas las variables expresadas en \log_{10} .

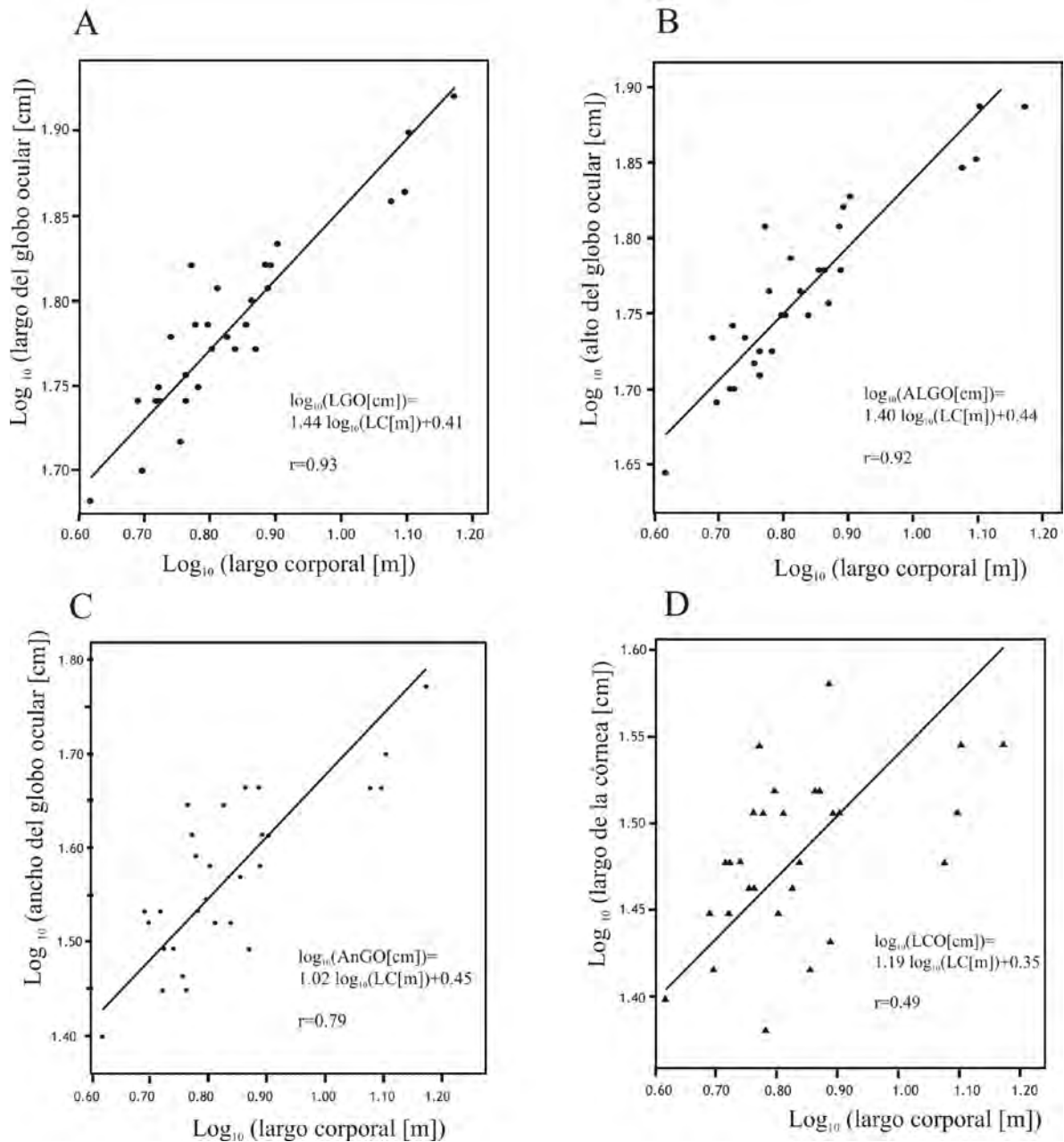
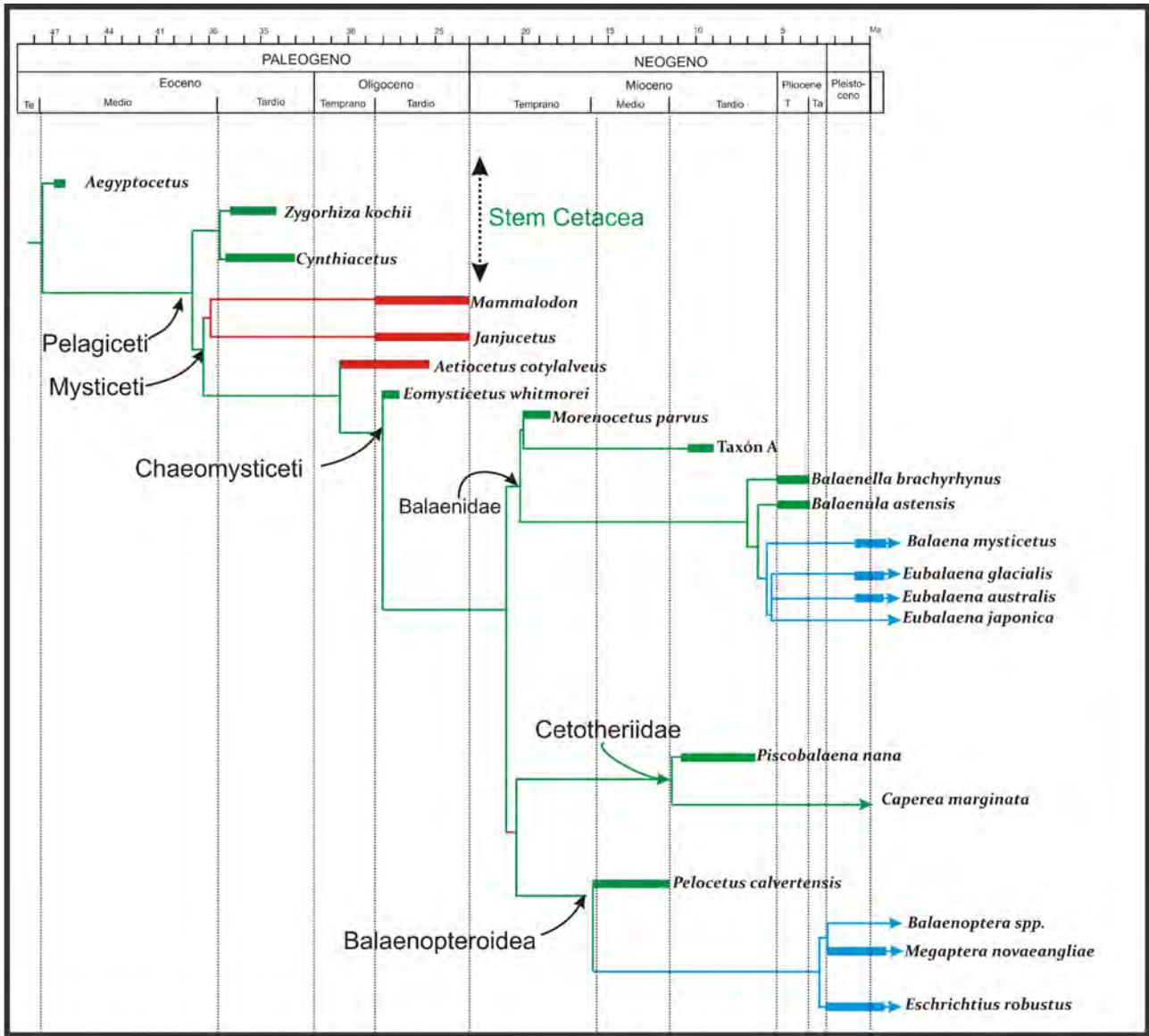




Figura 6.24. Mapeo sobre el árbol filogenético del carácter tamaño de la órbita. El árbol filogenético utilizado corresponde al obtenido en la presente tesis (Cap. 5), excepto por algunos taxones que fueron omitidos ya que no fue posible calcular el LO/ABZ. Se agregaron los siguientes taxones: *Aegyptocetus*, *Cynthiacetus*, *Mammalodon*, y *Janjucetus*. La posición filogenética de *Aegyptocetus* y *Cynthiacetus* fue tomada del análisis filogenético de Gol'din & Zvonok (2013), mientras que la de *Mammalodon* y *Janjucetus* fue tomada de Fitzgerald (2010).



Referencias: Tamaño de la órbita

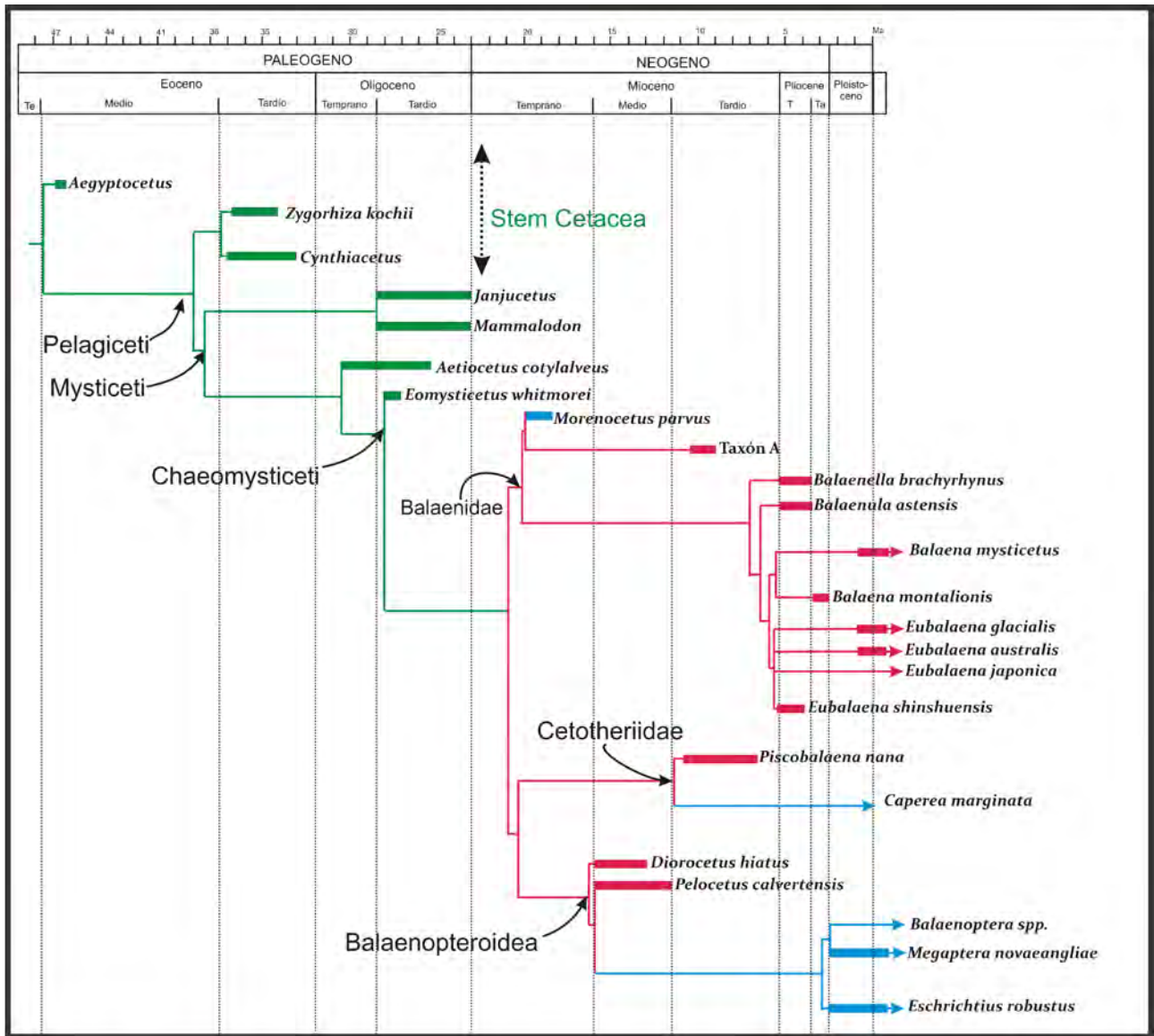
Green LO/ABZ 0,1-0,25

Blue LO/ABZ <0,1

Red LO/ABZ >0,25



Figura 6.25. Mapeo sobre el árbol filogenético del carácter posición de la órbita. El árbol filogenético utilizado corresponde al obtenido en la presente tesis (Cap. 5) con el agregado de algunos taxones: *Aegyptocetus*, *Cynthiacetus*, *Mammalodon* y *Janjucetus*. La posición filogenética de *Aegyptocetus* y *Cynthiacetus* fue tomada del análisis filogenético de Gol'din & Zvonok (2013), mientras que la de *Mammalodon* y *Janjucetus* fue tomada de Fitzgerald (2010).



Referencias

- █ órbita altas (1/1)
- █ órbita a mitad de altura (1/2)
- █ órbita ventral (2/3)



Figura 6.26. Filogenia esquemática de los cetáceos mostrando en los distintos nodos el orden de aparición de los caracteres más relevantes relacionados con la audición acuática. Los cuadros de arriba indican los distintos métodos de audición empleados por los cetáceos durante su evolución. Modificado de Numela et al. (2004).

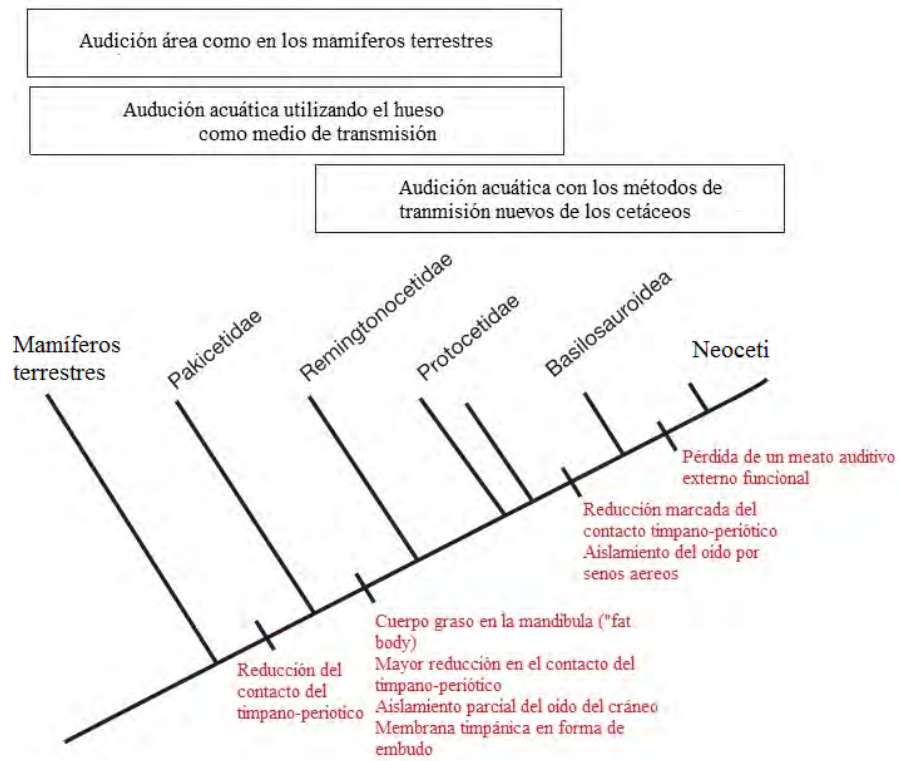


Figura 6.27. Representación esquemática de un corte transversal de la cabeza de un misticeto mostrando las estructuras del oído externo y del oído medio y su relación con el cráneo. Modificado de Berta et al. (2006). Abreviaturas: D, dorsal; L, lateral.

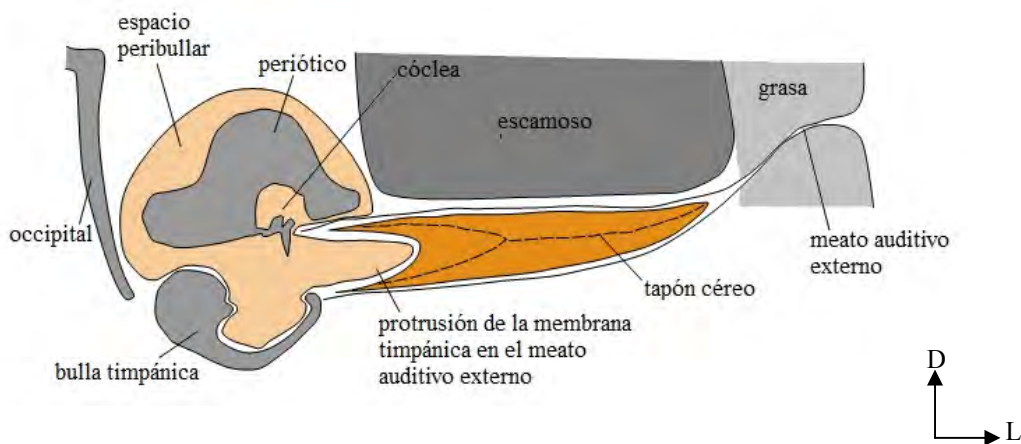




Figura 6.28. A, Vista ventral de la región auditiva derecha de un mysticeto mostrando las estructuras del oído externo (meato auditivo externo, tapón céreo y membrana timpánica) y su relación con la bulla timpánica; B, Detalle de la región con la bulla removida mostrando la relación entre la membrana timpánica y el ligamento timpánico con los elementos del oído medio. Modificado de Ekdale et al. (2011).

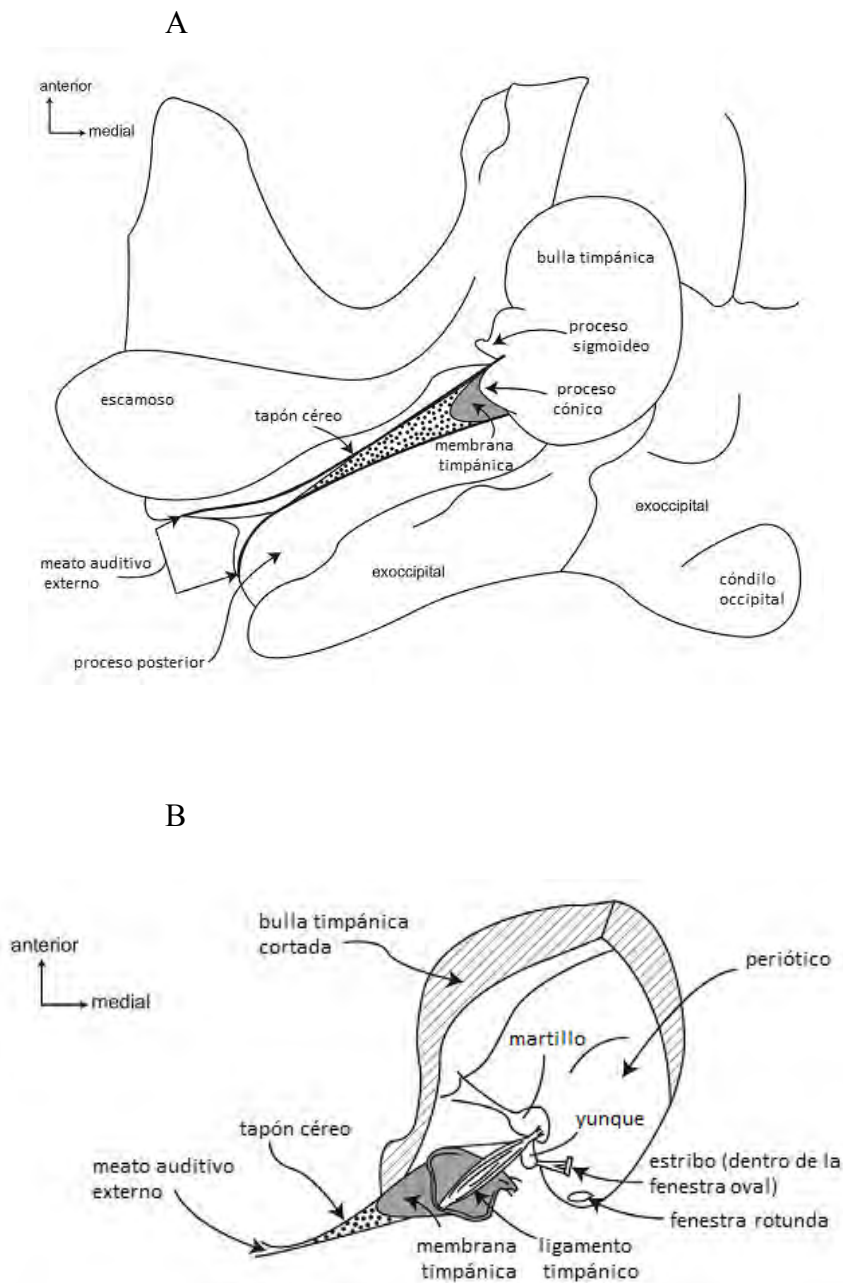




Figura 6.29. A, Representación esquemática de los tres tipos de cóclea: Tipo I y II de odontocetos y Tipo M de misticetos. Abreviaturas: LE: lámina ósea externa; LI: lámina ósea interna; MB: membrana basilar.

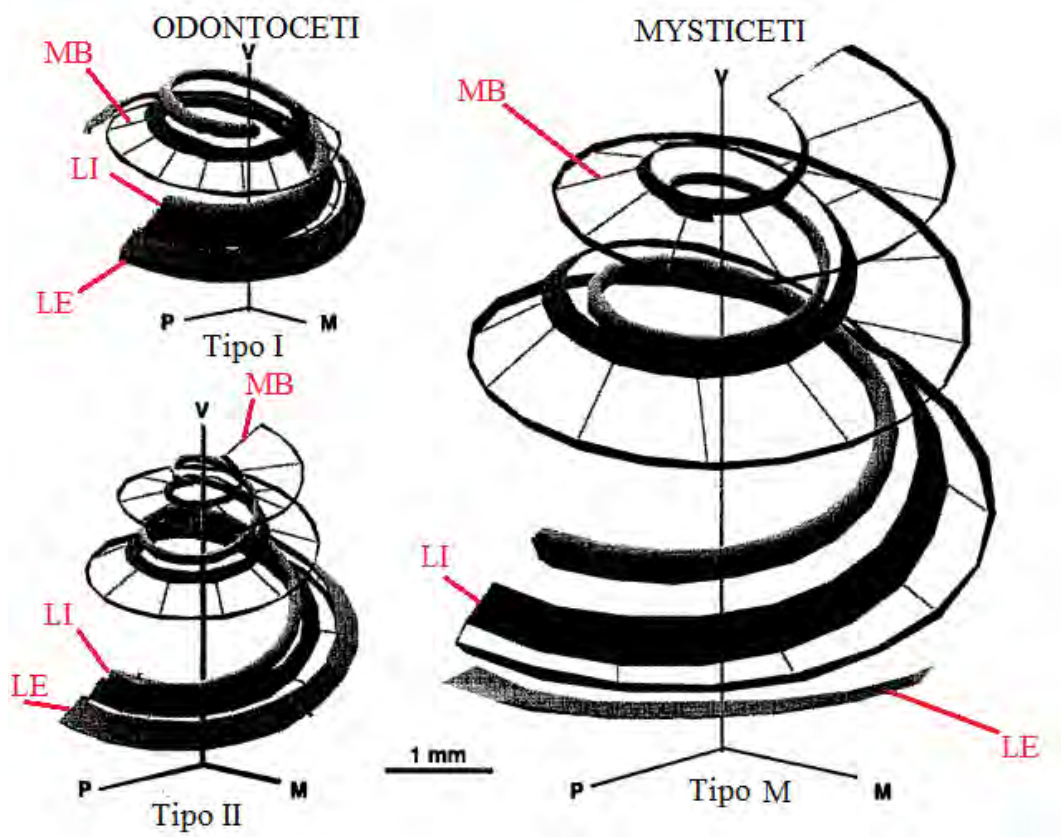
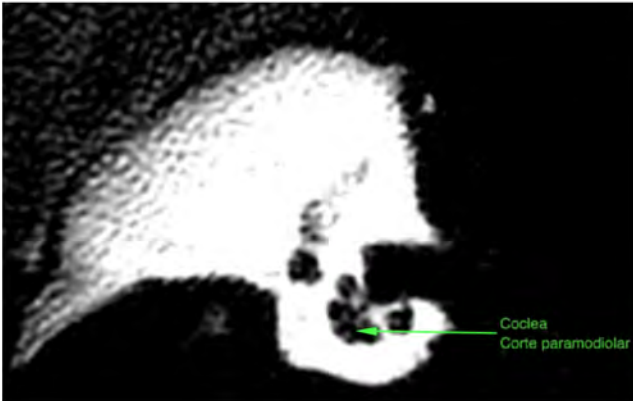


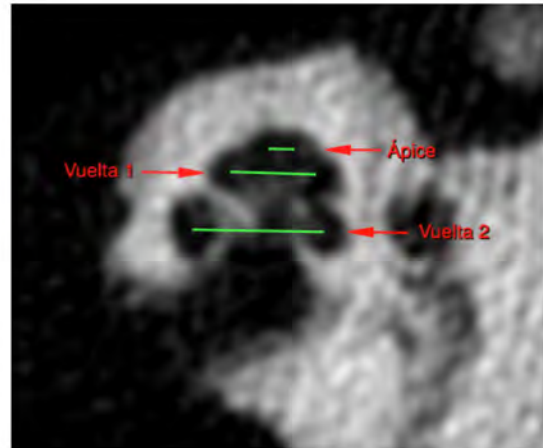


Figura 6.30. Corte paramodiolar de la cóclea de *Eubalaena australis* (neonato CNPMAMM 748). A, esquematización del corte paramodiolar; B, indicación de las vueltas de la cóclea; C, altura axial y diámetro basal de la cóclea; D, medidas de los radios de cada vuelta.

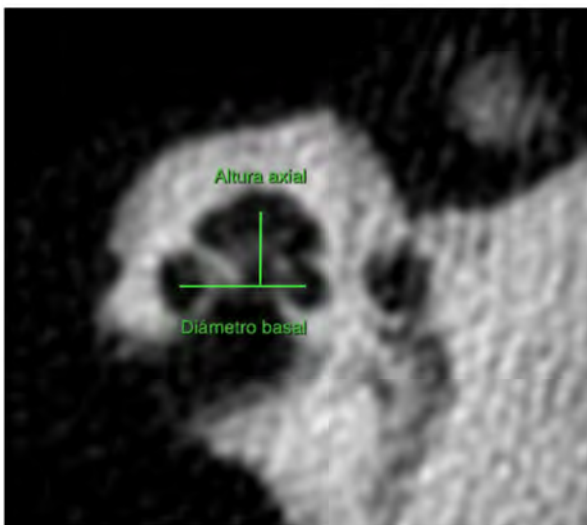
A



B



C



D

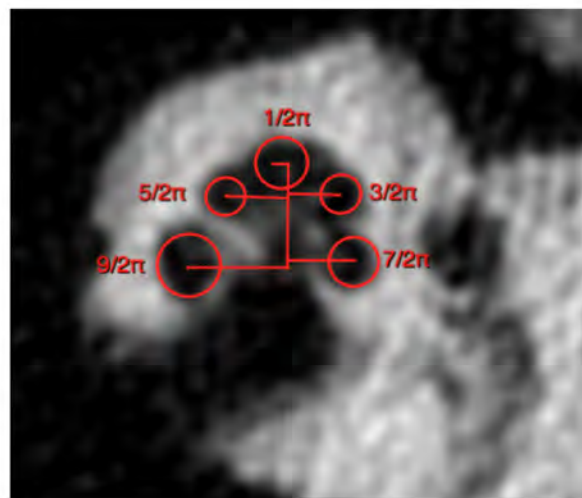




Figura 6.31. Imagen de resonancia magnética de *Eubalaena australis* (neonato CNPMAMM 748) mostrando la localización del canal auditivo externo. Abreviaturas: A, anterior; L, lateral.

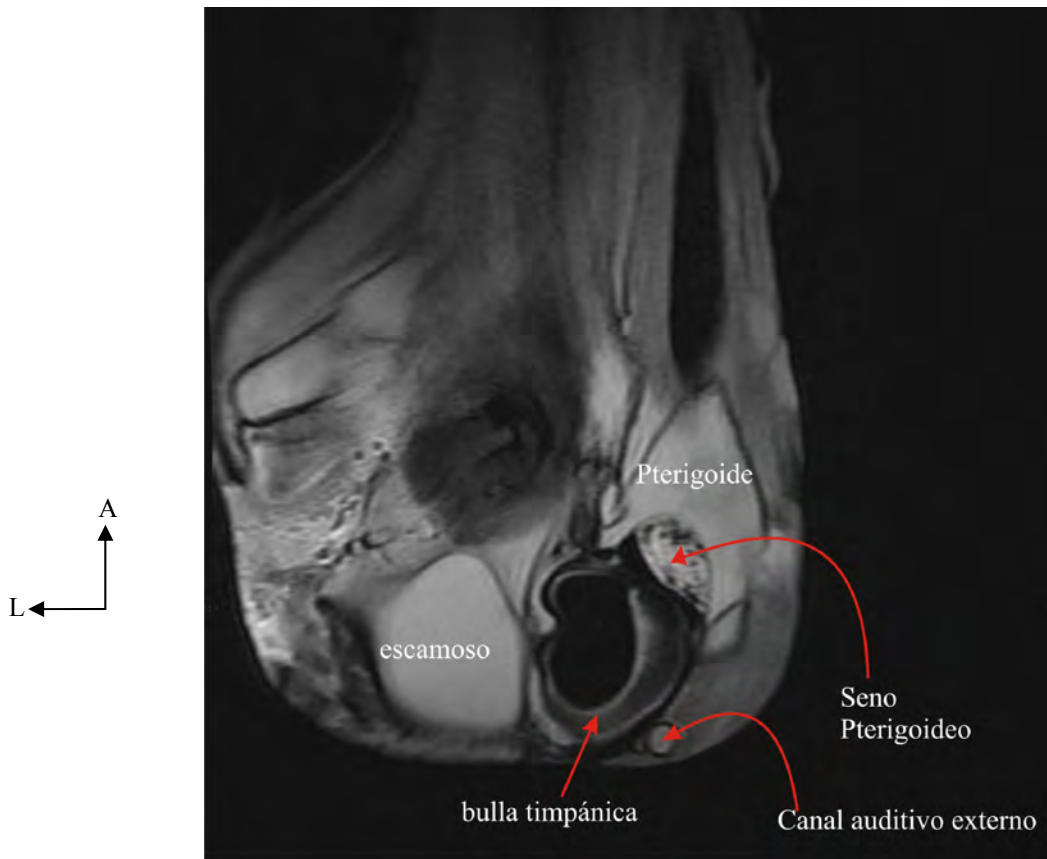




Figura 6.32. Bulla timpánica e inserción de la membrana timpánica en *Eubalaena australis* (neonato CNPMAMM 748). A, vista ventral de la bulla (la cual está cortada, faltando la porción anterior) mostrando la inserción de la membrana timpánica en el anillo timpánico (hay una porción faltante de la membrana que se perdió en la disección); B, vista lateral; C, vista interna de la bulla mostrando el ligamento timpánico.

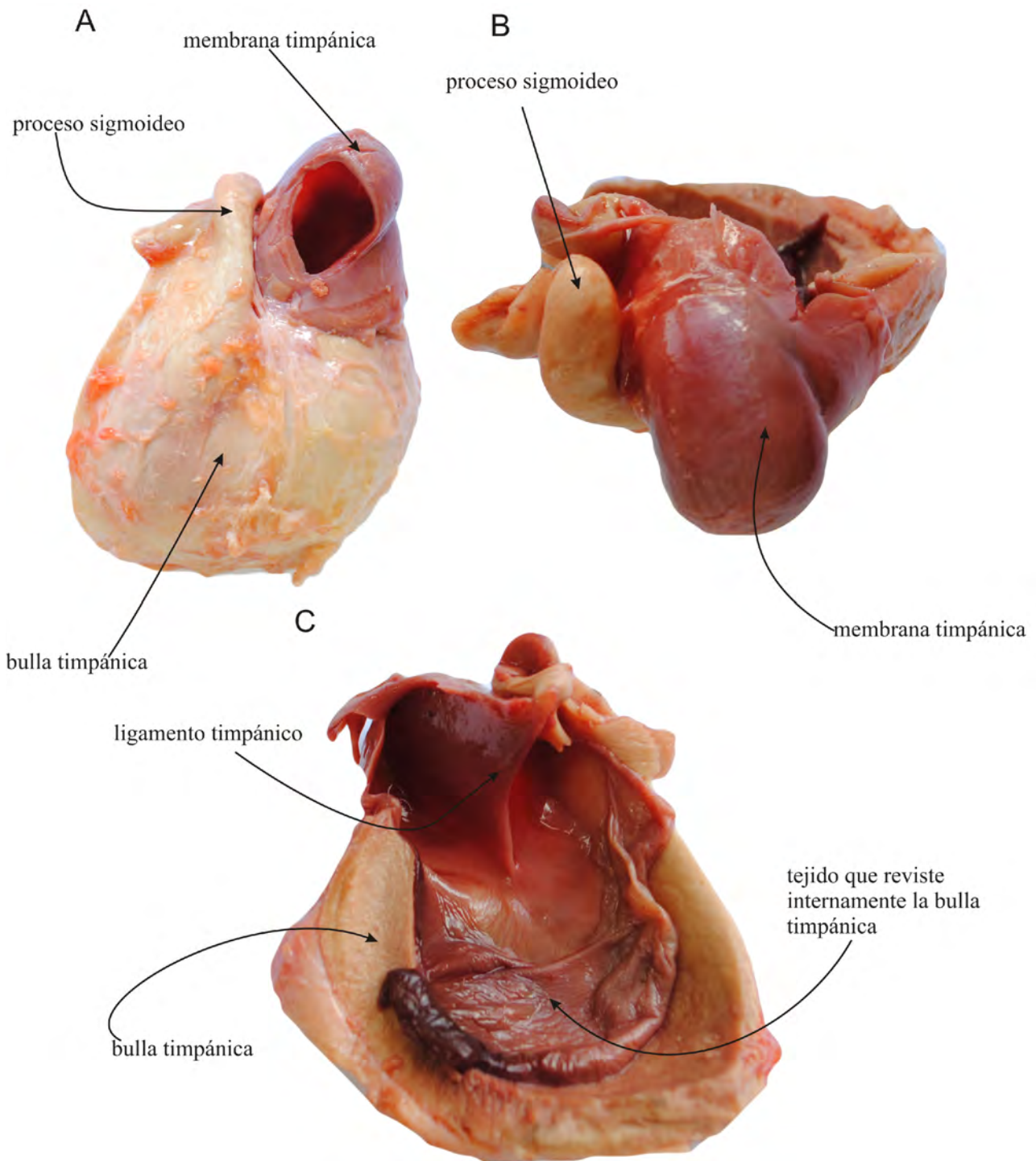




Figura 6.33. Imagen de la TAC de *Eubalaena australis* (neonato, CNPMAMM 748) mostrando la región auditiva y la ubicación del complejo timpano-periótico y la membrana y ligamento timpánico.

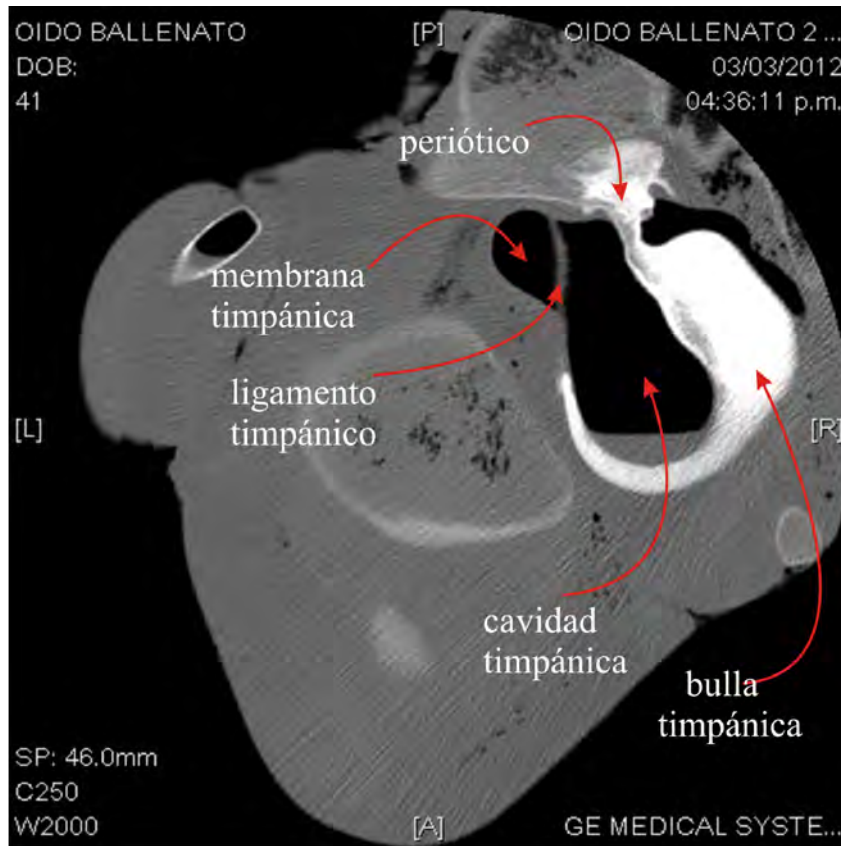


Figura 6.34. Imágenes de la TAC de *Eubalaena australis* (neonato, CNPMAMM 748) en secuencia mostrando la aparición de la cadena osicular (huesecillos del oído medio) y la articulación del martillo con la bulla timpánica.

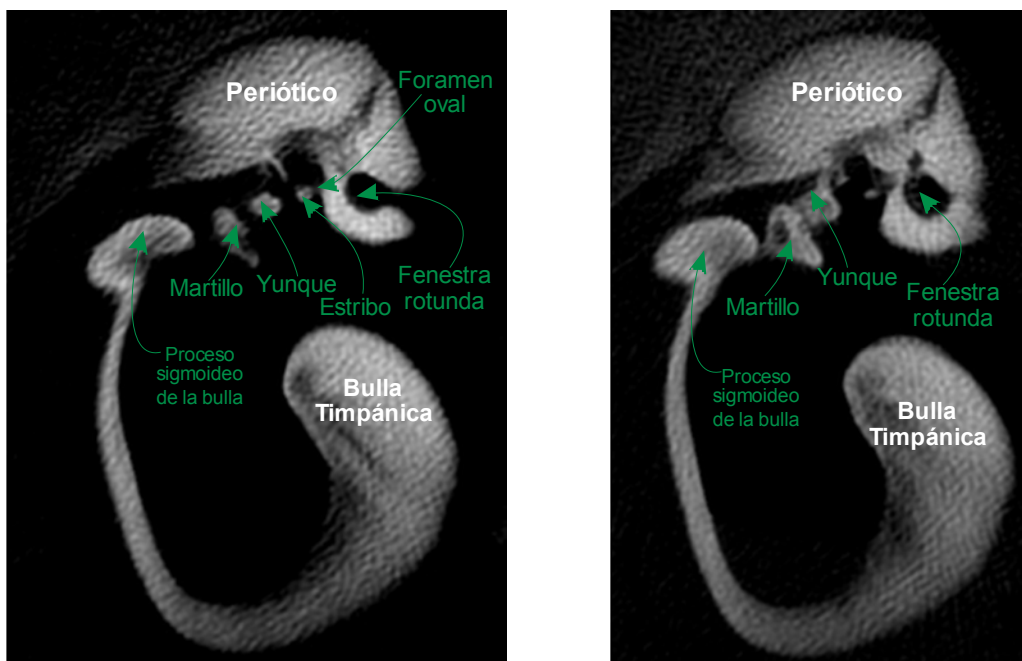




Figura 6.35. Reconstrucción tridimensional de la cóclea de *Eubalaena australis*. A, neonato; B, cría, C, adulto. Las cócleas están orientadas con el ápice hacia arriba.

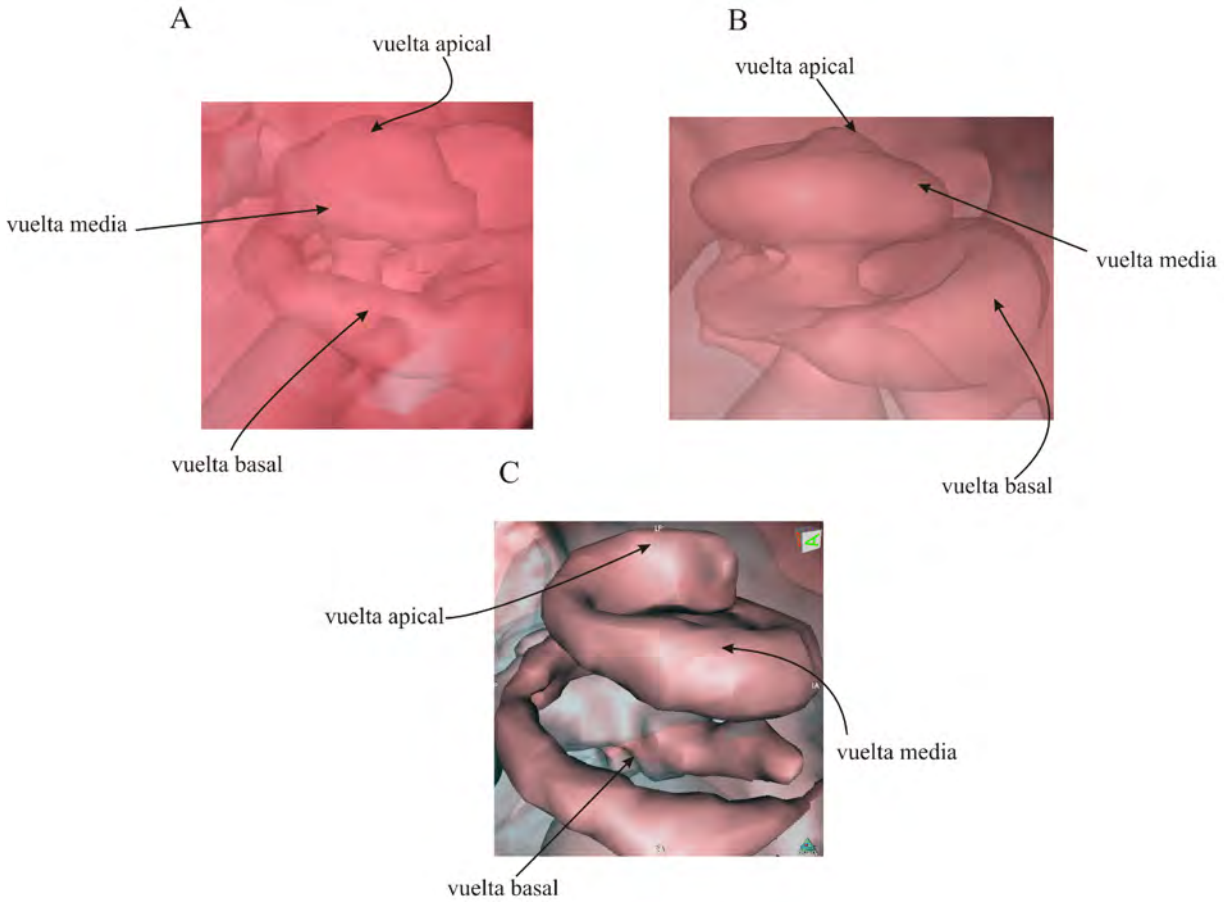


Figura 6.36. Imagen de TAC de la región auditiva de *Eubalaena australis* (neonato, CNPMAMM 748) mostrando la extensión del seno pterigoideo.

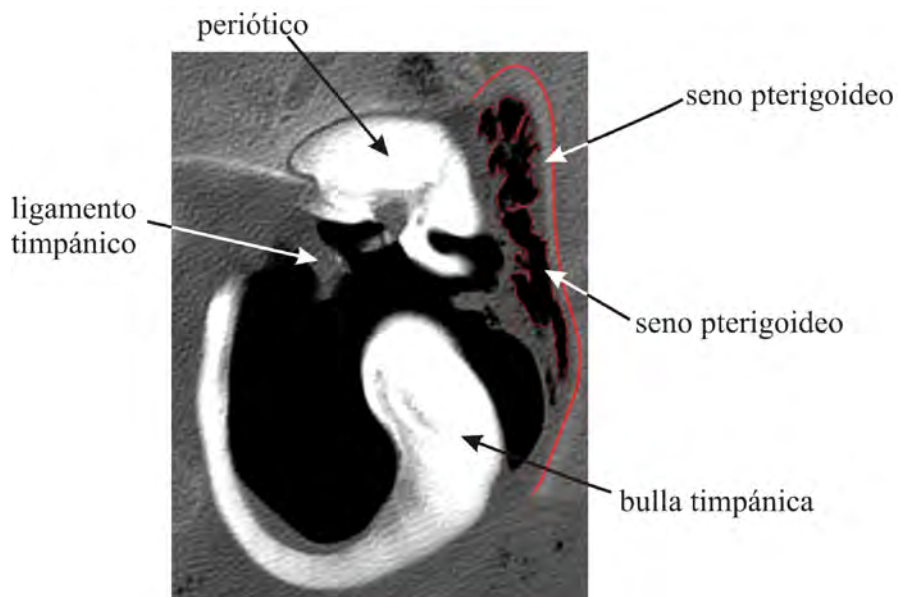




Figura 6.37. Reconstrucción tridimensional de la cóclea del Taxón A (MPEF-PV-1122), la misma está re-orientada con el ápice hacia arriba.

