



Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco
Facultad de Ciencias Naturales – Sede Trelew

**Nuevo material de *Notocetus vanbenedeni* (Cetacea,
Odontoceti); implicancias morfológicas y
filogenéticas.**

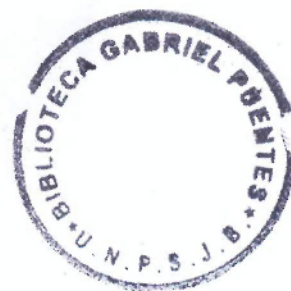


Seminario para optar al título de
LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Alumna: Noelia Mariel Uyua

Director: Dr. Diego Pol

Profesora asesora: Lic. Alicia Viviana Sastre



2011

AGRADECIMIENTOS

El siguiente seminario ha sido un esfuerzo en la que han participado varias personas directa o indirectamente.

Primero, a mis padres porque ellos hicieron posible esto. A mis hermanos por estar ahí siempre (gracias Belén).

A mi director Diego Pol por la ayuda y paciencia en estos meses de trabajo y por todas las enseñanzas brindadas en el plano de la investigación.

Al Museo Egidio Feruglio por permitirme trabajar en las instalaciones para llevar acabo este trabajo.

A el equipo de trabajo del MEF, especialmente al Dudu (sin palabras...) y a Pablo Puerta por haberme ayudado, enseñado y soportado. A Nacho por sus consejos.

A mi asesora y jurado Viviana Sastre por haberme guiado a lo largo de mi carrera.

A mis compañeros y amigos de la uni: Cristian, Ceci, Marcos, Mendo, Marlene, Maite, Lei, Juli, Ana, Chori, Silvi y algunos más. A mis amigas de la vida: Lu, Lore y Mariu.

A Mónica Buono por su asesoramiento.

A la familia Cerra Guza por el cariño y la ayuda recibida.

Y muy especialmente a Fran por su apoyo incondicional, acompañándome en los momentos de crisis y de felicidad sin importar día ni horario.

RESUMEN

Notocetus vanbenedeni es una especie de odontoceto del Mioceno inferior de la Patagonia. El nuevo material descrito en este estudio consiste de un cráneo completo dentro de un bochón en vista ventral (incluidos periótico, junto a yunque y martillo, y timpánico), la mandíbula izquierda, dos dientes y algunos elementos postcraneales nunca antes descritos (algunas costillas, todas las vértebras cervicales, todas las torácicas y las primeras lumbares). Este espécimen muestra características que lo relacionan a la familia Squalodelphidae y ésta a la superfamilia Platanistoidea redefinida por de Muizon, en la cual, además de la familia mencionada anteriormente, se encuentran Platanistidae, Squalodontidae y *Prosqualodon*. Esta hipótesis no concuerda con las primeras hipótesis planteadas las cuales relacionaban a *Notocetus vanbenedeni* con la familia Ziphiidae, ni con la planteada por Simpson (1945), y más recientemente por Gaisler y Sanders (2003), en la cual proponen que dentro de la superfamilia Platanistoidea se encuentran las cuatro familia de delfines de río vivientes (Platanistidae, Iniidae, Pontoporiidae y Lipotidae). En este estudio se hizo un testeo preliminar de las mismas en base a un análisis cladístico donde se encontró que *Platanista* es taxón hermano del género *Notocetus*, y que junto a las familias Squalodontidae, Waipatiidae y *Prosqualodon*, se encuentran dentro de la superfamilia Platanistoidea. Esta hipótesis es concordante con la planteada por de Muizon (*sensu* de Muizon 1984, 1987, 1991, 1994). Las sinapomorfías que se encontraron en este estudio que agrupan a Squalodelphidae con *Platanista* son: foramen maxilar posterior (infraorbital) colocado posteromedialmente, cerca de la bifurcación en la parte posterior de la premaxila; profunda excavación dorsal de la fosa del seno pterigoideo, al nivel del foramen oval en el basicráneo; borde anterior del proceso anterior en vista lateral llega en forma de punta fina; apertura endocraneal del canal facial lateral al tracto *spiralis foraminosus*. Algunos de estos caracteres fueron encontrados también como sinapomórficos, para este clado, por autores como Fordyce (1994) y Lambert (2005).

Además se realizó una comparación con análisis filogenéticos recientes basados en caracteres moleculares, donde se encontró que en general las hipótesis moleculares son más similares a las de de Muizon y a las encontradas en este estudio que a las planteadas por Geisler y Sanders.

Debido a la existencia de diversas hipótesis discordantes sobre las relaciones filogenéticas que existen dentro de Odontoceti, se concluye que sería importante realizar un análisis conjunto en el que se incluya los dos tipos de datos (moleculares y morfológicos) como así también especies fósiles y actuales.

ÍNDICE

Capítulo I.....	5
INTRODUCCIÓN.....	5
OBJETIVOS.....	7
Capítulo II.....	8
PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA.....	8
<i>Antecedentes</i>	8
<i>Litología y Edad</i>	9
Capítulo III.....	13
MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
<i>Procedencia del material fósil</i>	13
<i>Metodología</i>	13
Capítulo IV.....	15
SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	15
DESCRIPCIÓN DEL ESPECIMEN.....	17
Capítulo V.....	51
ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	51
<i>Resultados</i>	53
<i>Discusión</i>	59
Capítulo VI.....	69
CONCLUSIÓN.....	69
BIBLIOGRAFÍA.....	71
ABREVIATURAS DE INSTITUCIONES.....	80
APÉNDICE I: Descripción de caracteres.....	81
APÉNDICE III: Especímenes y referencias.....	88

Capítulo I

INTRODUCCIÓN

Cetacea es el grupo de mamíferos más morfológicamente modificado respecto de la condición ancestral euteriana debido a que están adaptados, secundariamente, a una forma de vida acuática como ningún otro grupo de mamíferos. Este grupo evolucionó a partir de los mesonychios, un grupo de mamíferos ungulados primitivos de hábitos terrestres. De acuerdo al registro fósil conocido, los cetáceos ya estarían sumamente adaptados a la vida en el agua en el Eoceno Medio. Su esqueleto, fisiología y comportamiento han sido completamente modificados para su alimentación, comunicación, locomoción, y reproducción dentro del agua.

Dentro de estas modificaciones se destaca la presencia de un cuerpo fusiforme, casi calvo, aislado por una gruesa capa de grasa, y que carece de glándulas sebáceas. Muchas vértebras tienen una alta espina neural y las vértebras cervicales suelen estar muy comprimidas y hasta en algunos casos soldadas.

Las extremidades son en forma de paletas que están orientadas horizontalmente. Los segmentos proximales de las extremidades son cortos, mientras que los dígitos, usualmente son largos debido al desarrollo de más falanges por dígito que el número básico euteriano. Este grupo también presenta una gran modificación en el cráneo. Este difiere del resto de los mamíferos por cambios en las relaciones topográficas de sus elementos y en las proporciones de éstos; por ejemplo, alargamiento antero-posterior de los huesos de la región facial, ya que los orificios nasales se han trasladado a la parte superior y media del cráneo. Los premaxilares y maxilares forman la mayor parte del techo craneano. El nasal y parietal están telescopados entre estos huesos y forman sólo una parte menor del techo craneano, y los grandes huesos frontales son cubiertos por los maxilares y premaxilares.

El hueso timpanoperiótico (que rodea el oído medio y el oído interno), en la mayoría de los cetáceos, se encuentra aislado del resto del cráneo, por senos neumáticos.

Se han reconocido tres grupos principales (subórdenes) en las clasificaciones de Cetacea: Archaeoceti, Odontoceti (ballenas dentadas homodontes) y Mysticeti (ballenas sin dientes con formaciones de origen ectodérmico, llamadas barbas). Si bien algunos aspectos de las relaciones filogenéticas de los cetáceos se encuentran debatidos, existe un consenso general sobre su monofilia y el reconocimiento de estos grupos.

El presente trabajo se centra en el estudio de una de las formas de Odontoceti registradas en el Mioceno de Patagonia. Este grupo se caracteriza por la extensión de los huesos del rostro hacia la región occipital; los orificios nasales están en la parte superior del cráneo (con un sólo orificio nasal externo). Las ramas mandibulares están muy comprimidas y unidas por una larga sínfisis ósea. Sus miembros son pentadáctilos y los dientes presentes en estado adulto son en general numerosos. Una de las características más significativas de este grupo es su capacidad de ecolocalización, es decir, que son capaces de emitir señales acústicas y descubrir los objetos del ambiente recibiendo e interpretando los ecos de estas señales. Los odontocetos son un grupo muy diverso que se encuentra en todos los océanos y mares conectados a océanos. En la actualidad algunos miembros habitan ríos y lagos de América del Norte, América del Sur, Asia y África.

El registro fósil de este grupo comienza en el Oligoceno de Australia, Europa y Nueva Zelanda. Para el Mioceno, más de la mitad de los géneros modernos conocidos ya habían hecho su aparición. Los odontocetos más avanzados, con dentición homodonta y con muchos más dientes que los euterios primitivos, son conocidos desde el Mioceno.

En este estudio se llevará a cabo el estudio del material inédito del Mioceno inferior de una especie extinta llamada, *Notocetus vanbenedeni* (Moreno, 1892) que aporta nueva información sobre la anatomía de esta especie, y sobre sus relaciones filogenéticas.

Notocetus vanbenedeni fue descrita por Moreno (1982) sobre la base de un cráneo bien preservado asociado a la mandíbula. True (1910a) describió nuevo material basado en un cráneo casi completo, mandíbula, algunas costillas y vértebras. de Muizon (1987) describió un nuevo espécimen basado en la región auditiva (periótico, timpánico, martillo, estribo, escamoso y parte del occipital) asociado a varios dientes y a algunos elementos postcraneales (escápula, vértebras y fragmentos de costillas) y discutió las relaciones filogenéticas del mismo. El cráneo de *Notocetus* se caracteriza por un particular aplanamiento del cráneo. Además, se observa una asimetría en el mismo, donde los huesos nasales se inclinan hacia la izquierda, formando ambos casi un cuadrado. Las grandes protuberancias de forma ovoidea de los maxilares, que se elevan sobre las órbitas, se encuentran casi en el mismo plano que la cresta occipital. A estas protuberancias sucede una depresión plana que termina bruscamente por una alta cresta formada por los maxilares, frontales y occipitales. El rostro es largo y puntiagudo y los dentarios están unidos por una larga sínfisis, que ha ocupado casi la mitad de la extensión de estos huesos. Muestra una heterodontia, con dientes uniradientados. Los cóndilos se encuentran muy salientes. Las dos caras articulares del atlas con los cóndilos occipitales son grandes.

En lo que se refiere a análisis filogenético, se han realizado numerosos estudios morfológicos dentro de Odontoceti. de Muizon (1987), ha llegado a la conclusión de que

Notocetus se ubica dentro de la familia Squalodelphinidae junto con *Squalodelphis* y *Phocageneus*. Estos junto a las familias Platanistidae y Squalodontidae, forman parte de la superfamilia Platanistoidea. Fordyce (1994), refuerza el concepto de de Muizon de que las familias Squalodontidae, Squalodelphinidae y Platanistidae están incluidas dentro de la superfamilia Platanistoidea. Sin embargo, Geisler y Sanders (2003), proponen la hipótesis de que Platanistidae junto a otros odontocetos forman la superfamilia Platanistoidea, dejando afuera a Squalodelphinidae y Squalodontidae, los que se ubicarían en una posición más basal dentro del clado Odontoceti.

OBJETIVOS

Objetivo general

- El propósito de la tesina, es llevar a cabo el estudio del material inédito del Mioceno inferior de una especie extinta llamada, *Notocetus vanbenedeni* (Moreno, 1892) que aporta nueva información sobre la anatomía de esta especie, y sobre las relaciones filogenéticas.

Objetivos específicos

- Realizar una descripción de la anatomía craneana y postcraneana de *Notocetus vanbenedeni* colectado en la Formación Gaiman, provincia del Chubut.
- Completar la información concerniente a *Notocetus* en datasets filogenéticos publicados recientemente de su anatomía craneana y postcraneana para poner a prueba más exhaustivamente sus relaciones filogenéticas.

Capítulo II

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA

El material de estudio ha sido colectado por Cozzuol en 1991 en sedimentos de la Formación Gaiman (Oligoceno-Mioceno inferior), Provincia del Chubut (Fig. 1 y 2). Este material se encuentra actualmente en la Colección del Museo Egidio Feruglio (MEF) de la ciudad de Trelew, bajo el número de colección MPEF-PV 1804.

Antecedentes

La estratigrafía de la Patagonia ha sido estudiada y clasificada por muchos investigadores lo que ha traído muchas discusiones y controversias. Desde 1842 d'Orbigny denominó Terrenos Patagónicos Terciarios al conjunto de sedimentitas del margen atlántico patagónico. Darwin (1846) también había observado en otras localidades de Patagonia estos estratos llamándolos *Patagonian Tertiary Formation*. Posteriormente, los estudios de Ameghino (1906) concluyeron que la Formación Patagónica se divide en un piso inferior denominado Camaronense, un piso medio denominado Juliense y uno superior denominado Leonense. Hacia 1973, Di Paola y Marchese proponen dividir la Formación Patagonia en miembros: Miembro San Julián (inferior), Miembro Monte León (medio) y Miembro Monte Observación (superior). Camacho (1974) consideró agrupar en Estratos a los estratos marinos terciarios de la costa nordpatagónica: Estratos con *Neoinoceramus* equivalentes a la Formación San Julian de la provincia de Santa Cruz, a la cual considera del Eoceno inferior; Estratos con *Monophoraster* y *Venericor*, de edad eocena superior; y Estratos con restos de pingüinos, ostras, etc., correlacionados con el Monte León, asignadas por dicho autor al Oligoceno superior. Riggi (1979), sin embargo, prefirió dividir a la Formación Patagónica en base a la presencia de elementos piroclásticos y silice biogenética asociada, identificó a la Formación Patagonia en los perfiles descritos en Astra; en el cerro Chenque (Giménez, 1977); entre Camarones y el valle inferior del río Chubut (Camacho y Fernández, 1956; Camacho 1979); en Puerto Madryn (Haller, 1979); en Puerto Lobos (Cortés, 1979); en el sector comprendido entre Sierra Grande y Nahuel Niyeu (Núñez *et al.*, 1975); y en el gran bajo del Gualicho (Lizuain y Sepúlveda, 1978). Este esquema estratigráfico mereció opiniones encontradas de Camacho (1979), con las consiguientes réplicas de Riggi (1979). Finalmente, en 1980, Haller y Mendia, demostraron que los elementos piroclásticos se hallan presentes al menos localmente, en toda la columna terciaria de la Patagonia y que, por otro lado, existen diversas localidades asignadas al "Patagoniano" en las cuales las cenizas se hallan ausentes. Estos autores recomendaron restringir el uso del término Grupo o Formación Patagonia

a su área tipo en la Patagonia Austral y, utilizar otra denominación litoestratigráfica para las sedimentitas aflorantes en otras cuencas. Es por esto, que proponen que los depósitos del sector comprendido entre Camarones y Sierra Grande se los llame con el nombre de Formación Gaiman.

Litología y Edad

Se designa Formación Gaiman a las sedimentitas marinas expuestas en el litoral atlántico nordpatagónico, convencionalmente asignadas al Patagониense (Haller y Mendía, 1980).

Esta aflora en el sector costero de la comarca, desde Puerto Lobos hacia el sur, en una franja de rumbo NNE, así como en el suroeste de la comarca.

En general, esta formación está constituida por fangolitas cineríticas con escasos niveles arenosos finos intercalados (Haller *et al.*, 2001). Son de colores claros y presentan una estructura maciza, aunque se puede observar una laminación normal o lenticular en algunos bancos. Las bioturbaciones son frecuentes (Haller *et al.*, 2001). Cortés (1981) reconoce que la composición litológica de la unidad varía de este a oeste, pudiéndose reconocer una facie oriental más homogénea expuesta a los lados de la ruta N°3 a 13 km al sur de Arroyo Verde, compuesta de tufitas limo-arenosas, cineríticas, blanquecinas fosilíferas, con intercalaciones de moldes internos de pelecípodos. En el techo, presenta un nivel fosilífero con grandes ostras. Y una facie occidental de composición litológica y textura, más heterogénea, en las barrancas que se encuentran al oeste del establecimiento El Oasis. Allí reconoció una secuencia de 19 metros de potencia compuesta de tufitas blanquecinas y blanco grisáceas con material psamítico y pelítico. Están laminadas y estratificadas, en algunos niveles con estratificación entrecruzada y bandeada. Presentan intercalaciones de bancos duros de calizas amarilla verdoso claras, estratificadas y arcillitas blanquecinas bien consolidadas. La secuencia culmina en su parte superior con areniscas cuarzosas finas gris claras y areniscas gruesas a muy gruesas marrón amarillentas.

El estrato basal de la formación consiste en un conglomerado o coquina fosfática transgresiva de 20 a 80 cm de espesor que gradualmente pasa a una toba con abundantes dientes de tiburones y rayas y huesos de vertebrados marinos (Scasso y Castro, 1999). El nivel basal, ubicado sobre una superficie regular y plana, probablemente representa un depósito condensado de depósitos costeros asociados a la migración hacia la tierra de la costa durante la transgresión. Se interpretó como un conglomerado en la base de un sistema transgresivo. Este depósito altamente condensado representa mínima acumulación de sedimentos durante el intervalo cuando la tasa de crecimiento del nivel del mar era máxima (Scasso y Castro 1999). La parte superior de la Formación Gaiman tiene cerca de 25 m de espesor, bien estratificada de colores

blanquecinos a gris claro. Gruesos estratos de areniscas tobaceas con ondas y estratificación paralelas o en artesa son intercaladas con pelitas (Scasso y Bellosi, 2004).

El grano fino predominante, la abundancia de material de origen tobaceo, la variabilidad de facies en trechos cortos y los fósiles dispersos sugieren un gran aporte eólico en un ambiente nerítico (Haller, 1981). Los materiales piroclásticos son los principales elementos de esta Formación, los cuales provendrían de las erupciones volcánicas producidas en el centro del Macizo Norpatagónico (Ardolino, 1981).

La Formación Gaiman se podría correlacionar litológicamente con la Formación Monte León aflorante en el margen atlántico de la provincia de Santa Cruz (Cortés, 1981). La determinación de la edad de esta formación ha sido establecida a partir de las relaciones estratigráficas, de fósiles y correlaciones con curvas de nivel del mar. Los estratos de la Formación Gaiman se apoyan sobre elementos del Miembro Trelew de la Formación Sarmiento portadora de la fauna de *Colpodon*, de edad colhuehuapense (Oligoceno superior-Mioceno inferior) (Mendia y Bayarsky, 1981; Haller *et al.* 2001). A su vez está cubierta, discordancia erosiva, por las psamitas de la Formación Puerto Madryn, de edad Miocena (Haller, 1981). Según lo expuesto, la Formación Gaiman abarcaría el Oligoceno superior y el Mioceno inferior.

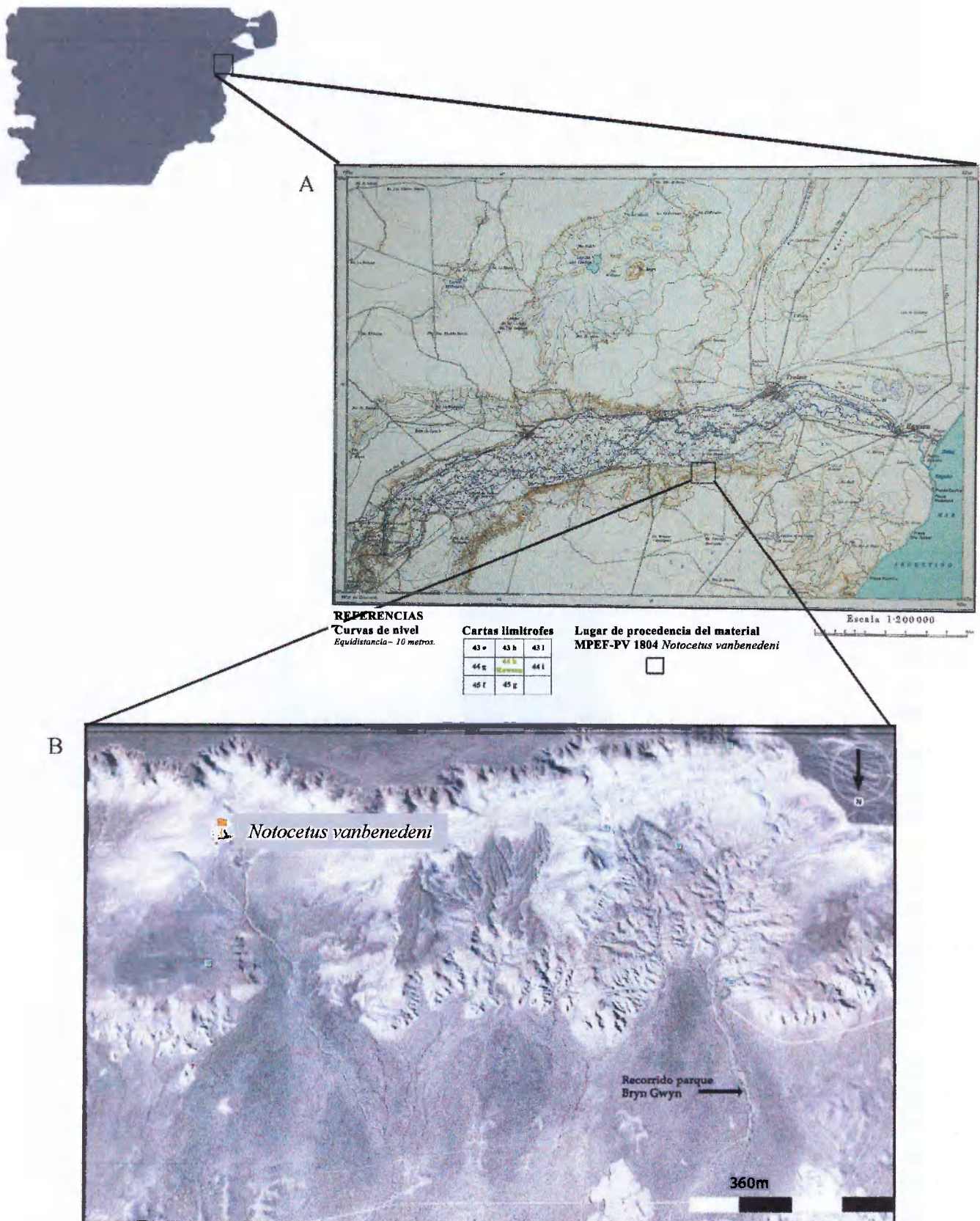


Fig 1. A) Carta geológico-económica Hoja 44 h – Rawson, Pcia. del Chubut relevada por el Ministerio de Economía de la Nación, Secretaría de Estado de Industria y Minería. República Argentina. Diciembre 1962. B) Foto aérea de la Zona del parque Paleontológico Bryn Gwyn.

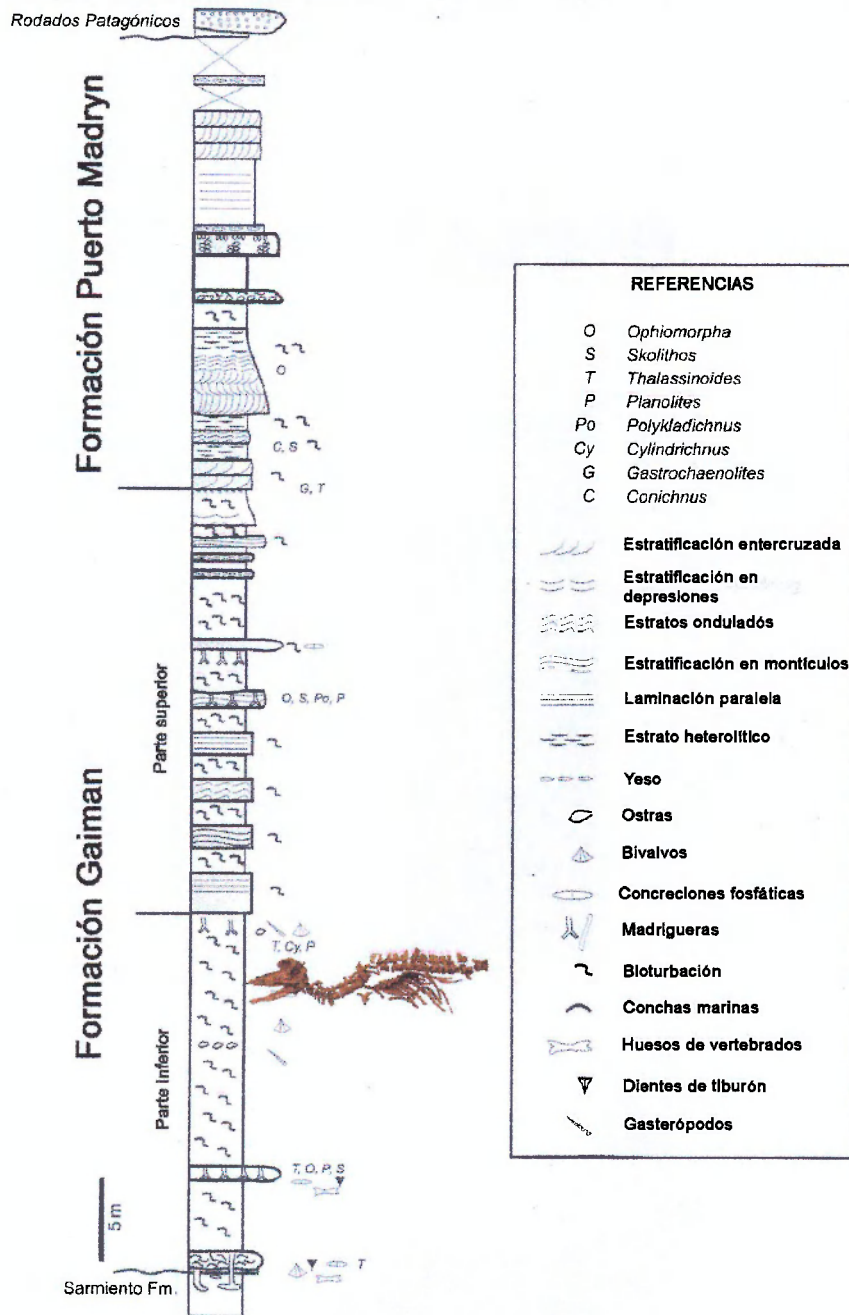


Fig 2. Perfil de la Formación Gaiman mostrando la procedencia de *Notocetus vanbenedeni*. (Modificado de Scasso y Bellosi, 2004)

Capítulo III

MATERIALES Y MÉTODOS

Material

Este espécimen de *Notocetua vanbenedeni* consta del esqueleto completo y articulado en un bochón (Fig 3), sumado a las bulas y perióticos de ambos lados.

Metodología

El material ha sido fotografiado con cámara digital Sony Alfa (DSLR A 100, 10 megapíxeles). Las mediciones fueron realizadas con calibre Verner Trikin Brand (150 x 0,02) y cinta métrica. Se realizaron tablas de medidas standard para Cetacea de todos los materiales estudiados y se desarrollaron descripciones anatómico-comparativas las cuales fueron ilustradas con fotografías y dibujos procesados en el programa Photoshop CS3 Extended versión 10.0.

Para obtener un mayor detalle de ciertas estructuras se utilizó la lupa Stemi SV 11, con objetivos W-PI 10x/23 y la lupa Nikon SMZ1000 para fotografiar a las mismas. También se realizaron fotografías con el microscopio electrónico de barrido (MEB) JEOL modelo JSM-6460LV con 15 Kv y 20 Pa de vacío, perteneciente a la Empresa ALUAR en la ciudad de Puerto Madryn.

Sistemática.- Para el estudio sistemático se seguirá la metodología de la Sistemática Filogenética. La Sistemática es la ciencia encargada de descubrir, organizar e interpretar la diversidad biológica. La clasificación bajo el enfoque de la Sistemática consiste en agrupar organismos en especies y éstas a su vez en otros grupos taxonómicos mayores. Tal tarea requiere entender la historia de esos grupos y cómo se relacionan entre sí (filogenia). Las relaciones evolutivas entre los organismos se basan en similitudes *derivadas* (sinapomorfias). Se definen a continuación varios términos empleados comúnmente para referirse a los estados de un carácter de manera de lograr una mayor claridad en la sección filogenética de esta tesis:

-**Plesiomorfía:** carácter primitivo que comparten distintas especies por heredarlo del antepasado común (Annalisa *et al.*, 2006).

-**Apomorfía:** carácter derivado, que surge a partir de una transformación dentro del grupo, que no se comparte con la especie ancestral. (Annalisa *et al.*, 2006).

-**Simpleiomorfía:** es un estado de un carácter plesiomórfico compartidos por dos o más taxones. (Annalisa *et al.*, 2006).

-**Autapomorfía:** carácter apomórfico que se presenta en un único taxón. (Annalisa *et al.*, 2006).

-Sinapomorfia: carácter apomórfico que se presenta en dos o más taxones. (Annalisa *et al.*, 2006).

Para el análisis cladístico se utilizará el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008a) que realiza análisis de parsimonia.

Se pondrán a prueba las relaciones de *Notocetus* dentro del marco taxonómico de los Odontoceti, seleccionando la/las hipótesis filogenéticas que impliquen menor cantidad de transformaciones evolutivas (criterio de parsimonia). Los caracteres fueron tomados de la bibliografía de Lambert (2005), Geisler and Sander (2003) y, Messenger y McGuire (1998), limitada sólo a los odontocetos y serán analizados con igual peso (Apéndice I). Los taxones han sido seleccionados con el objetivo que todas las superfamilias presentes en el Mioceno Inferior estén representadas (Apéndice II). Como *outgroup*, es decir, como taxón elegido por fuera del grupo, se ha escogido a *Aetiocetus cotylalveus* perteneciente al suborden Mysticeti. Este taxón es utilizado para enraizar el árbol filogenético.

Para la agrupación de taxones bajo la clasificación de familia Physeteridae se siguió a Gray, (1821); para Delphinida a de Muizon, (1988b); para la superfamilia Delphinoidea a de Muizon (1988b); para la superfamilia Platanistoidea a de Muizon, (1984); para la familia Platanistidae a *sensu* de Muizon (1984, 1987, 1988a, 1991); para la familia Ziphiidae a Gray (1865); para la familia Squalodontidae a de Muizon, (1994); para la familia Squalodelphidae a de Muizon, (1987); y para la familia Waiipatidae a Fordyce, (1994); para Iniidae a de Muizon, (1988a); para Ponporidae a de Muizon (1988a); y para Lipotidae a de Muizon (1988a).

Capítulo IV

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Orden CETACEA Brisson, 1762

Suborden ODONTOCETI Flower, 1867

Superfamilia PLATANISTOIDEA Gray, 1863

Familia SQUALODELPHINIDAE Dal Piaz, 1917

Género NOTOCETUS Moreno, 1892

Especie tipo *NOTOCETUS VANBENEDENI* Moreno, 1892

Diochotichus van Benedeni Ameghino, 1894

Argyrodelphis benedeni Lydekker, 1894

Diochotichus vanbenedeni True, 1910a

Etimología.- El nombre *Notocetus* procede del sustantivo *vόρος*, Sur, y *cetus* del latín para ballena. El nombre *N. vanbenedeni* es en honor al sabio Van Beneden.

Holotipo.- MLP 5-5 consta de un cráneo completo con maxilares inferiores y parte de la columna vertebral del mismo individuo.

Localidad.- Procedente del yacimiento de Bahía Nueva, inmediaciones de Puerto Madryn, Provincia de Chubut. Lat. 42° 30' Sud.

Material referido.- MPEF-PV 1804, AMNH 9845

Diagnosis.- De rostro largo; cráneo asimétrico, involucrando a los huesos que se encuentran alrededor de los nasales y anteriores al supraoccipital, produciendo en el maxilar derecho, en su unión con el nasal, un alto reborde del primer hueso, de lo que resulta una fosa profunda; dientes con una sola raíz, dientes posteriores con coronas complejas; fosa del saco premaxilar cortas y anchas; presencia de prominencias supraorbitales engrosadas, asociadas aparentemente con las muescas antorbitales asimétricas; proceso zigomático robusto, sólido; cóndilos occipitales muy salientes; periótico con borde articular para articulación con el escamoso; vértebras sin fusionar.

Abreviaturas empleadas en Figuras

Aliesfnoides	Al	Labio externo	LE
Alvéolo	Alv	Lóbulo lateral	LL
Apertura canal facial	ACF	Lóbulo medial	LM
Apertura proximal del canal facial	APCF	Manubrio	Man
Apófisis oblicua	AO	Maxilar	Max
Arco zigomático	AZ	Meato auditivo externo	MAE
Area cribosa media	ACm	Meato auditivo interno	MAI
Base del pedicelo posterior exterior	BPPE	Muesca anterolateral	MA
Base del pedicelo posterior interior	BPPI	Muesca para el proc. unciforme del tímpanico	MPU
Borde incipiente articular	BIA	Palatino	Pal
Borde postorbital	BP	<i>Pars cochlearis</i>	PC
Canal neural	CN	Pedicelo	Pe
Canal para el nervio maxilar V2	CNV2	Pedicelo posterior interno	PedPI
Cavidad tímpanica	CT	Postzigapófisis	Ptz
Cóndilo mandibular	CM	Premaxilar	Pmx
Cóndilo occipital	CO	Prezigapófisis	Prz
Cresta basioccipital	CB	Proceso anterior	PA
Cresta coronoide	CC	Proceso caudal tímpanico	PCT
Cresta subtemporal	CsubT	Proceso cónico	PCon
Cresta supratubercular	CsupT	Proceso espinoso	PE
Cresta transversa	CTr	Proceso falciforme	PF
Diapófisis	Diap	Proceso lenticular	PL
Diente	Dt	Proceso muscular	PM
Ducto coclear	DC	Proceso odontoide	PO
Ducto vestibular	DV	Proceso paraoccipital	PP
Escotadura anterorbital	EAntO	Proceso posterior	PPost
Espina anterior	EA	Proceso postglenoide	PPg
Faceta articular proceso posterior	FA	Proceso postmeatal	PPm
Faceta articular para el yunque	FAY	Proceso postorbital	PPo
Fenestra ovalis	FO	Proceso sigmoide	PS
Fenestra rotunda	FR	Prominencia posterior externa	PPE
Foramen 1	F1	Prominencia posterior interna	PPI
Foramen espinoso	FE	Receso timpanoescamoso	RT
Foramen lacerado posterior	FL	<i>Sulcus mylohyoideus</i>	SM
Foramen oval externo	FOe	Superficie articular de los cóndilos	SAC
Foramen singulare	FS	Superficie articular del yunque	SAY
Fosa <i>capitis mallei</i>	Fcm	Superficie suavemente cóncava	SSC
Fosa del seno ptergoides del basiesfenoides-aliesfenoides	FSPba	Surco antero externo	SAE
Fosa incudis	FI	Surco bajo lateral	SBL
Fosa mandibular	FM	Surco facial	SF
Fosa odontoide	FOd	Surco lateral	SL
Fosa para el músculo estapedial	FME	Surco ventral	SV
Fosa periótica anterior	FPA	Suturas para el tímpanico	ST
Fóvea epitubaria	FEp	Tracto cribiforme espiral	TEC
Fosa periótica posterior	FPP	Tubérculo	Tub
Frontal	Fr	Tuberosidad dorsal del proceso posterior	TD
Hiatus epitímpanico	HE	Tuberosidad ventral	TV
Hipopófisis	Hi	Vómer	Vo
Involucro	Inv		

DESCRPCIÓN DEL ESPÉCIMEN



Fig 3. *Notocetus vanbenedeni* MPEF-PV 1804. Escala = 10

Cráneo.- El rostro está formado por los huesos maxilares, premaxilares, vómer (el cual se encuentra entre los maxilares y premaxilares) y palatino (hacia posterior del cráneo). El rostro es de forma triangular, de un largo mayor al largo del cráneo. El largo del rostro medido desde la muesca anterórbital al extremo anterior es de 25 cm aproximadamente, pero hay que tener en cuenta que la parte anterior del mismo no se encuentra totalmente conservada. Medida del lado izquierda del rostro, la distancia entre la muesca anterórbital y el último alvéolo es de 6,8 cm. La muesca lateral izquierda es poco profunda y no muy ancha, aunque se encuentra más pronunciada que en *Simocetus rayi* (Fig. 4).

En vista lateral, la superficie del rostro es convexa, siendo la línea media que lo recorre anteroposteriormente, algo más sobresaliente que el resto de la superficie (Fig. 4). A medida que se recorre hacia atrás, hacia fuera de esta línea y por detrás del último alvéolo, la superficie se vuelve suavemente cóncava. Los alvéolos son de forma casi circular con su eje antero posterior algo mayor el medio-lateral.

Hacia el sector posterior del rostro se encuentra, del lado izquierdo, una fosa de forma alargada anteroposteriormente. Esta fosa puede estar mostrando el lugar del palatino, ya que del lado derecho parece encontrarse parte de este hueso. Las fosas izquierda y derecha del palatino están separadas a nivel medial por una quilla.

El pterigoideos es una lámina que se encuentra ubicada lateroventralmente a las coanas. Debido a su fragilidad suele destruirse postmortem, como ocurrió en este caso. Solo una pequeña porción del mismo se encuentra en contacto con la cresta basioccipital. La lámina ventral del proceso hamular del pterigoideos no se encuentra preservada, al igual que la fosa hamular (Fig. 4).

El aliesfenoides se encuentra ubicado lateralmente al basiesfenoides y posterolateralmente a la fosa del seno pterigoideo. Este hueso se encuentra uniendo el escamoso y el vómer, y forma parte de la cresta subtemporal pero no encontrándose dentro de la fosatemporal. El aliesfenoides se encuentra atravesado posteriormente por un foramen direccionado dorsoposteriormente, el cual puede ser interpretado como la ruta para el nervio mandibular (V3), en comparación a lo observado en *Waipatia maerewhenua* (Fordyce, 1994). Este foramen es la abertura externa del foramen ovale. El basiesfenoides probablemente esté fusionado con el aliesfenoides debido a que no hay suturas aparentes. Tampoco hay suturas aparentes entre aliesfenoides y escamoso. El proceso falciforme no se encuentra totalmente preservado por lo que no se puede determinar sus características (Fig. 4).

Debido a la falta de preservación del pterigoideos, se observa un canal que se dirige hacia anterior que desemboca en la órbita. Este canal es similar al que se encuentra en *Waipatia*

maerewhenua, el cual fue interpretado por Fordyce (1994) como el canal para la rama maxilar del nervio trigemino (V2). Este canal puede observarse más claramente del lado izquierdo del cráneo debido al estado de conservación.

El basioccipital, posterior al vómer, posee dos crestas, una hacia cada lado del cráneo, denominadas crestas basioccipitales. Estas crestas son robustas, de mayor tamaño a las observadas en *Waipatia maerewhenua* por Fordyce (1994). A nivel medial del basioccipital, este es atravesado anteroposteriormente por una cresta, dividiendo al mismo en dos partes de superficies cóncavas. A cada lado de esta cresta, ubicado medialmente sobre el basioccipital, se encuentran dos tubérculos de forma semiredonda, algo alargados sagitalmente, poseyendo un reborde sobresaliente de superficie lisa y una superficie interna algo cóncava. Estas son las áreas para la inserción del músculo *rectus capitis ventralis*. La cara dorsal de las crestas del basioccipital, llevan parte de la superficie hemisférica de la fosa pterigoideos. No se observan las suturas con aliesfenoides o basiesfenoides, ni el foramen carótide (Fig. 4).

Posteriormente al basioccipital se ubica el exoccipital, de superficie suavemente convexa. Esta superficie se ubica desde la parte posterior de las crestas del basioccipital extendiéndose lateralmente y anteriormente hasta contactar con el proceso post-timpánico de los escamosos. Al igual que en el basioccipital, hay una quilla dividiéndolo en dos. Esta quilla es continua con la del basioccipital; la misma llega hasta el foramen magnum. Proyectándose hacia posterior se encuentran los cóndilos occipitales, los cuales se muestran muy salientes como es observado por True (1910a) en el ejemplar de *Notocetus vanbenedeni* AMNH 9485. La fosa condilar ventral se encuentra bien desarrollada, contrario a lo encontrado en cetáceos actuales. El proceso paraoccipital izquierdo es robusto con una superficie en forma de surco suavemente cóncavo que corre dorsalmente (Fig. 4).

Ventralmente, el frontal contribuye de una forma importante con los elementos de la órbita. No se observan forámenes sobre el frontal, esto puede deberse a la presencia de sedimento y al estado conservación del hueso (Fig. 4).

La órbita está rodeada posteriormente por el borde postorbital el cual es una cresta bien pronunciada que se extiende lateroposteriormente hasta llegar al proceso postorbital del frontal. Esta cresta marca el límite anterolateral del origen del m. *temporalis* sobre el frontal y se encuentra en contacto con el aliesfenoides. El proceso posterior del frontal es un proceso de forma algo angular que se encuentra posteriormente ubicado al proceso anteorbital del frontal siendo el límite posterolateral de la órbita y en donde comienza la fosa temporal. El proceso anteorbital se encuentra anterolateralmente a la órbita, marcando el comienzo de la misma. Este

proceso se encuentra en contacto con el hueso lacrimal, pero en este caso no se puede distinguir la sutura entre los huesos frontal y lacrimal por lo que no se observa tal articulación.

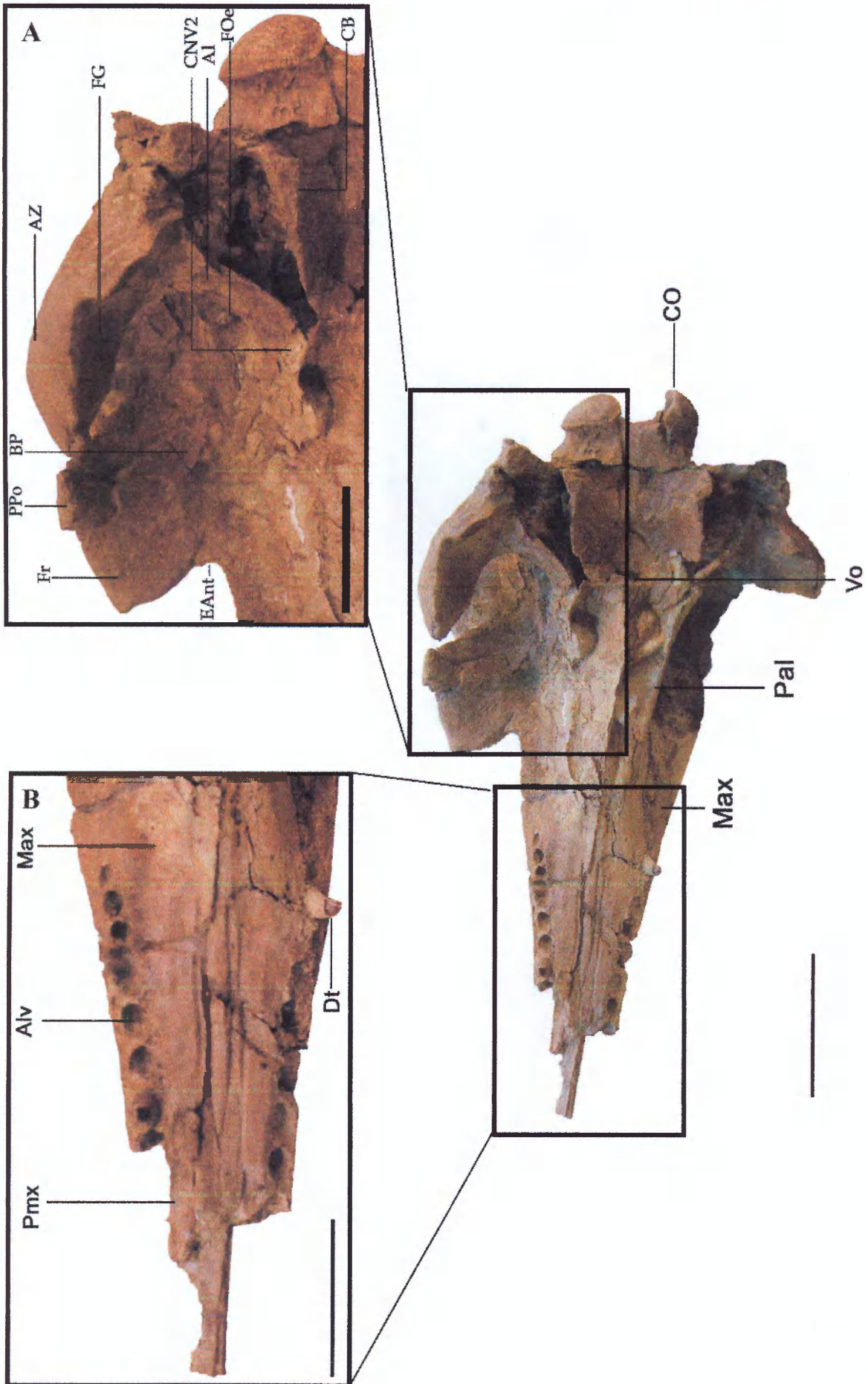


Fig 4. Cráneo de *Notocetus vanbenedeni* en vista ventral. Escala = 10 cm. A) y B) Escala = 5cm.

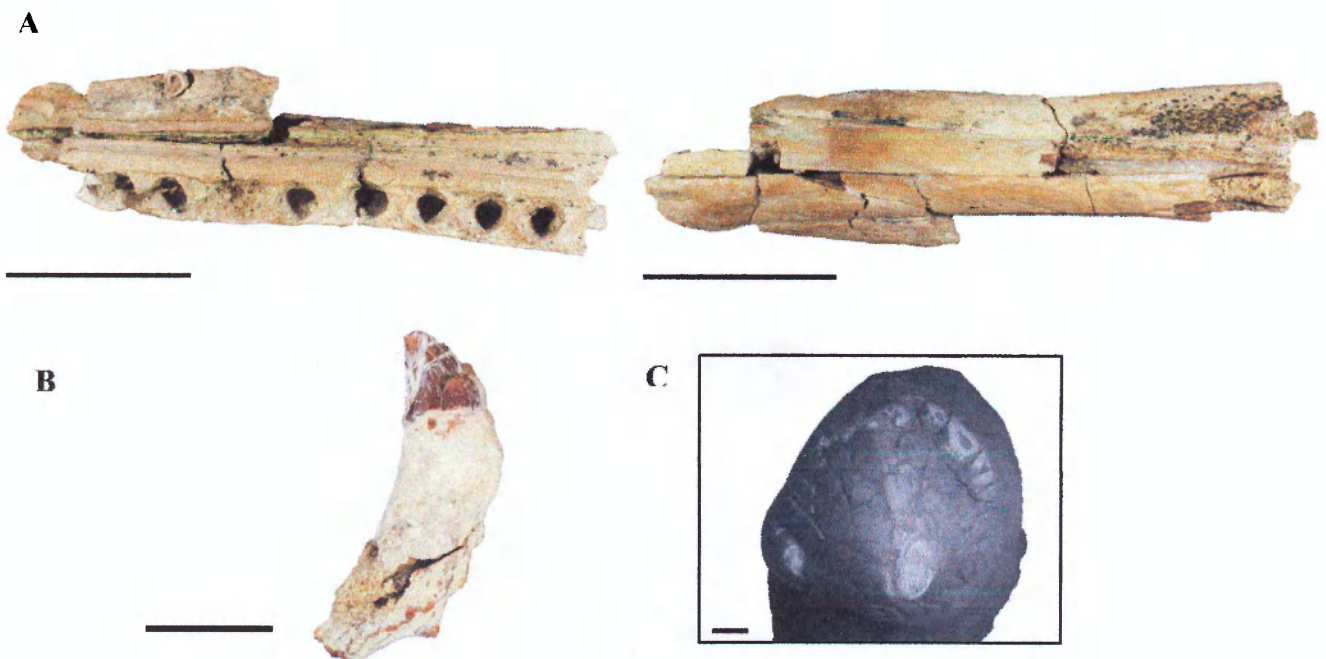


Fig 5. A) Extremo distal del rostro en vista ventral y dorsal. Escala = 5 cm. B) Diente maxilar derecho en vista lateral. Escala = 1 cm. C) Diente maxilar derecho en vista superior. Escala = 1mm.

Posterior al proceso posterior del frontal se encuentra la fosa temporal. Esta fosa posee una forma semicircular en vista lateral. Esto se encuentra rodeado por los huesos parietal, frontal, aliesfenoides y escamoso.

El proceso zigomático se encuentra paralelo al eje mayor del cráneo. Visto ventralmente posee una forma recurvada con su cara lateral externa convexa y su cara lateral interna cóncava. En esa misma vista, la cara externa del proceso zigomático del escamoso, muestra una fosa para la inserción del músculo *splenius* y parte de los músculos *illiocostatus capitis* y *sternomastoideas* (de Muizon, 1987) llamada fosa esteromastoidea. Del lado interno del proceso zigomático, hacia anterior del mismo, posee una forma curvada de superficie lisa y cóncava anteroposteriormente donde articula con el jugal. La fosa glenoidea posee una superficie suavemente cóncava y un tamaño mayor a los encontrados en algunos odontocetos filogenéticamente relacionados a *Notocetus vanbenedeni* (Fig. 4).

El escamoso posee, a nivel medial, la fosa periótica, que se ubica lateral al receso timpanoescamoso y al meato auditivo externo, y dorsal al proceso espinoso (Fig. 6). Esta fosa está dividida en dos: la porción posterior de la fosa periótica, que se ubica medialmente al proceso postmental en forma de una cavidad poco profunda en comparación con la fosa periótica anterior y de dimensiones más pequeñas a la observada por de Muizon (1987). Separando la fosa periótica posterior de la fosa periótica anterior, se encuentra la cresta supratubercular la cual, a

nivel medial, posee una pequeña muesca donde articularía el borde articular del periótico con el es escamoso. Anteriormente a esta cresta, se encuentra la fosa subcircular, la cual puede ser considerada homóloga a la fosa periótica anterior (Fordyce, 1994); esta es de gran profundidad, de forma alargada sagitalmente, que probablemente transmitía la arteria meningea media la cual habría entrado, a la fosa periótica, via la fisura inmediatamente anterior a la tuberosidad lateral (entre el proceso anterior y el borde interior del receso timpanoescamoso) pasando al periótico y entrando al *foramen spinosum* (Fordyce, 1994). El *foramen spinosum* esta ubicado lateromedial a la fosa periótica anterior, el cual fue descrito también en *Waipatia maerewhenua* (Fordyce, 1994).

La presencia de la fosa subcircular profunda localizada dorsalmente al proceso espinoso del escamoso, es una sinapomorfia de Platanistidae y Squalodelphinidae que los reúne como grupos hermanos (de Muizon, 1994). Esta fosa subcircular fue observada también en *Platanista*, *Pomatodelphis*, *Zarhachis*, *Medocinia* y en *Squalodelphis*, y una fosa subcircular menos profunda en *Squalodon bariensis*, *S. calvertensis*, *S. tiedemani* y en *Eosqualodon latirostris* (de Muizon, 1994). En Delphinoidea, fue observada la presencia de una depresión, pero estaría relacionada con la presencia de un hiato cranial y al importante desarrollo del seno peribular, el cual tiende a excavar alrededor del periótico y del timpánico, no siendo homólogo a la fosa subcircular (de Muizon, 1994).

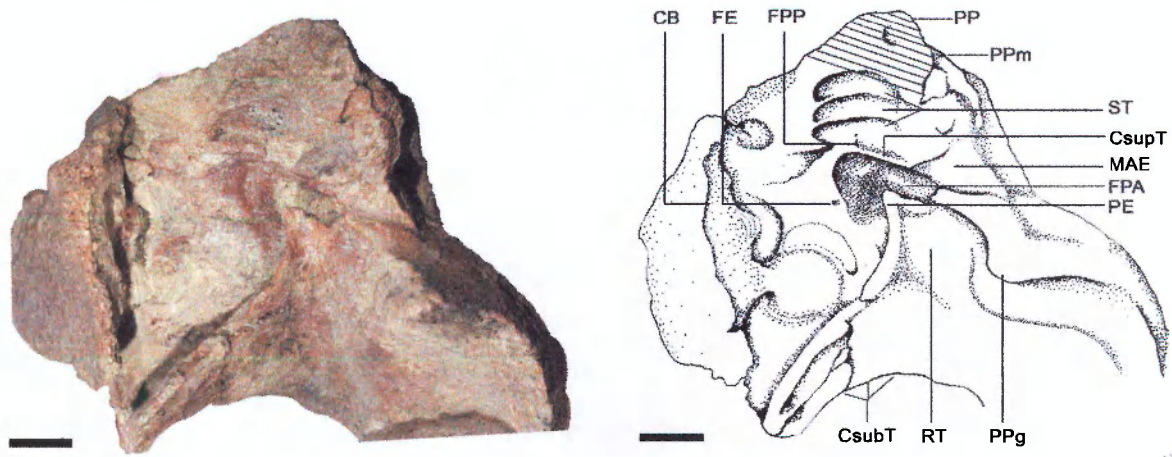


Fig. 6. Basicráneo derecho de *Notocetus vanbenedeni* en vista ventral. Escala = 1 cm.

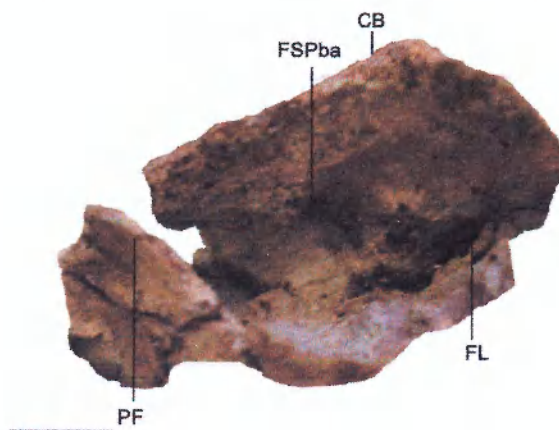


Fig 7. Basicráneo derecho en vista lateral. Escala = 1 cm

Visto el basicráneo lateroventralmente del lado derecho (Fig. 7), se encuentra el foramen lacerado posterior, ubicado posteriormente sobre la cara del occipital donde se une con el basioccipital; es de forma alargada. Hacia anterior de este foramen y un poco más hacia ventral, hay una superficie cóncava que posee una forma algo circular y profunda que puede ser la fosa del seno pterigoideo en aliesfenoide-basiesfenoides por similitud a la condición de *Waipatia maerevhenua* (Fordyce 1994). Esta fosa probablemente se continúe anteriormente sobre el pterigoideos pero la ausencia de este último no permite corroborarlo. Debido a la fusión de las suturas de esta región del cráneo, esta fosa puede que involucre al aliesfenoideos, basiesfenoides y parte de la cresta basioccipital.

Posteriormente al proceso postglenoideo, se encuentra el meato auditivo externo, donde la pared anterior está formado por el proceso postglenoideo y la pared posterior por el proceso postmeatal, este último, articulando posteriormente con el proceso paraoccipital, medialmente con el periótico y bula timpánica y lateralmente con las zonas de inserción de los músculos *branchiocephalus* y *sternomastoideus* (de Muizon, 1987). El meato auditivo externo es angosto disminuyendo su diámetro a medida que se lo recorre medialmente para luego aumentar nuevamente hasta llegar a la fosa periótica. La presencia de un meato auditivo externo largo también es característico de *Platanista*, *Zarachis*, *Squalodelphis*, *Squalodon*, *Simocetus rayi* y *Waipatia maerevhenua* (de Muizon, 1987; Fordyce, 2002).

Posteriormente al meato se encuentra el proceso post-timpánico del escamoso, y anteriormente, el receso timpano-escamoso separados por una delgada pared que en este caso se encuentra dañada no conservándose la totalidad de la misma. Esta pared ha sido denominada cresta meatal por Fordyce (1994), extendiéndose desde el proceso postglenoideo hasta el proceso espinoso. El proceso espinoso no se encuentra completo, careciendo de su extremo distal.

Los maxilares no se encuentran totalmente preservados, faltándoles el extremo anterior del rostro. En este espécimen, solo se tiene una vista ventral de la parte proximal y una vista ventral y dorsal de la parte distal. Estas se caracterizan por ser angostas y algo alargadas. En sus partes posteriores, los maxilares no forman parte de la órbita, observándose una sutura con el pterigoideos antes de alcanzar la zona de las narinas. A nivel medio de los maxilares, pueden observarse ciertos surcos de forma delgada que se extienden anteroposteriormente.

Visto lateralmente, desde anterior a posterior, la superficie de los maxilares comienza suavemente convexas hasta el último alvéolo, donde comienza a ser cóncava hasta la sutura con el frontal. Hacia el sector anterior de los maxilares, se observa la extensión anterior del vómer debido a que el rostro se encuentra fracturado.

Del lado izquierdo se encuentran 9 alvéolos (debido a que no se conserva la sección de la maxila que lleva a los mismos) y del lado derecho 17. Estos se caracterizan por tener su eje anteroposterior algo más largo que su eje transversal y por tornarse cada vez más pequeños hacia el sector posterior de la hilera dentaria.

Sólo dos dientes se encuentran presentes e insertados en sus respectivos alvéolos: uno en el maxilar derecho en el anteúltimo alvéolo y otro en el maxilar izquierdo, en el séptimo alvéolo contando de posterior a anterior. Según Moreno (1892) *Notocetus vanbenedeni* presenta desigual cantidad de alvéolos en sus maxilares pero esto no se puede corroborar en este ejemplar por no conservarse en su totalidad.

Sólo se encuentra preservada la rama mandibular derecha pero no en su totalidad ya que carece de su extremo anterior y además, presenta gran cantidad de sedimento (Fig. 8). La mandíbula se caracteriza por presentar una gran concavidad correspondiente a la fosa mandibular, siendo de mayor tamaño a la de *Waipatia maerevhenua*, en cuyo extremo anterior se abre el canal dentario (en este caso no se puede observar claramente debido al mal estado de preservación de esta región). Esta forma de mandíbula se encuentra en Ziphiidae, en los cuales cada rama mandibular constituye posteriormente la pared exterior de una cavidad destinada a albergar un gran saco aéreo (Cabrera, 1926). La rama mandibular es angosta y aplanada lateralmente hasta el comienzo de una larga sínfisis mandibular, la cual ocupa aproximadamente la tercera parte del largo de la rama mandibular. Esta rama mandibular va creciendo en altura dorso-ventralmente hacia la región posterior.

Por debajo del proceso angular comienza un reborde bien marcado que extiende hacia anterior hasta aproximadamente el comienzo del canal dentario. En vista lingual, la cresta coronoide presenta un importante borde que se extiende lingualmente formando una zona de superficie lisa con un suave surco dirigido anteroposteriormente. Por debajo de este borde comienza el foramen mandibular.

En vista labial izquierda, a la altura de la sínfisis mandibular, se encuentran cuatro forámenes, los que corresponden con los forámenes mentonianos.

El proceso coronoides no se encuentra tan desarrollado como en otros mamíferos, una característica generalizada de los delfines. En vista posterior se observa una superficie de forma triangular correspondiente a la superficie condilar articular que es donde articula con la fosa mandibular del hueso escamoso.

Notocetus vanbenedeni posee una dentición heterodonta. Los dientes son uniradiculados, de forma casi cónica; la corona culmina en un ápice agudo con un pequeño ángulo apical, recurvada ligeramente postero-lingualmente (Fig. 5). En general los alvéolos van disminuyendo

gradualmente de tamaño hacia el sector posterior, lo que indicaría que los dientes anteriores son de mayor tamaño. El diente aislado representaría un molar superior derecho. La cara labial es suavemente convexa y la cara lingual es ligeramente cóncava. La base de la corona es de corte subovalado, con la cara labial casi recta. Anteriormente, presenta un cíngulo con pequeñas cúspides (Fig. 5C).

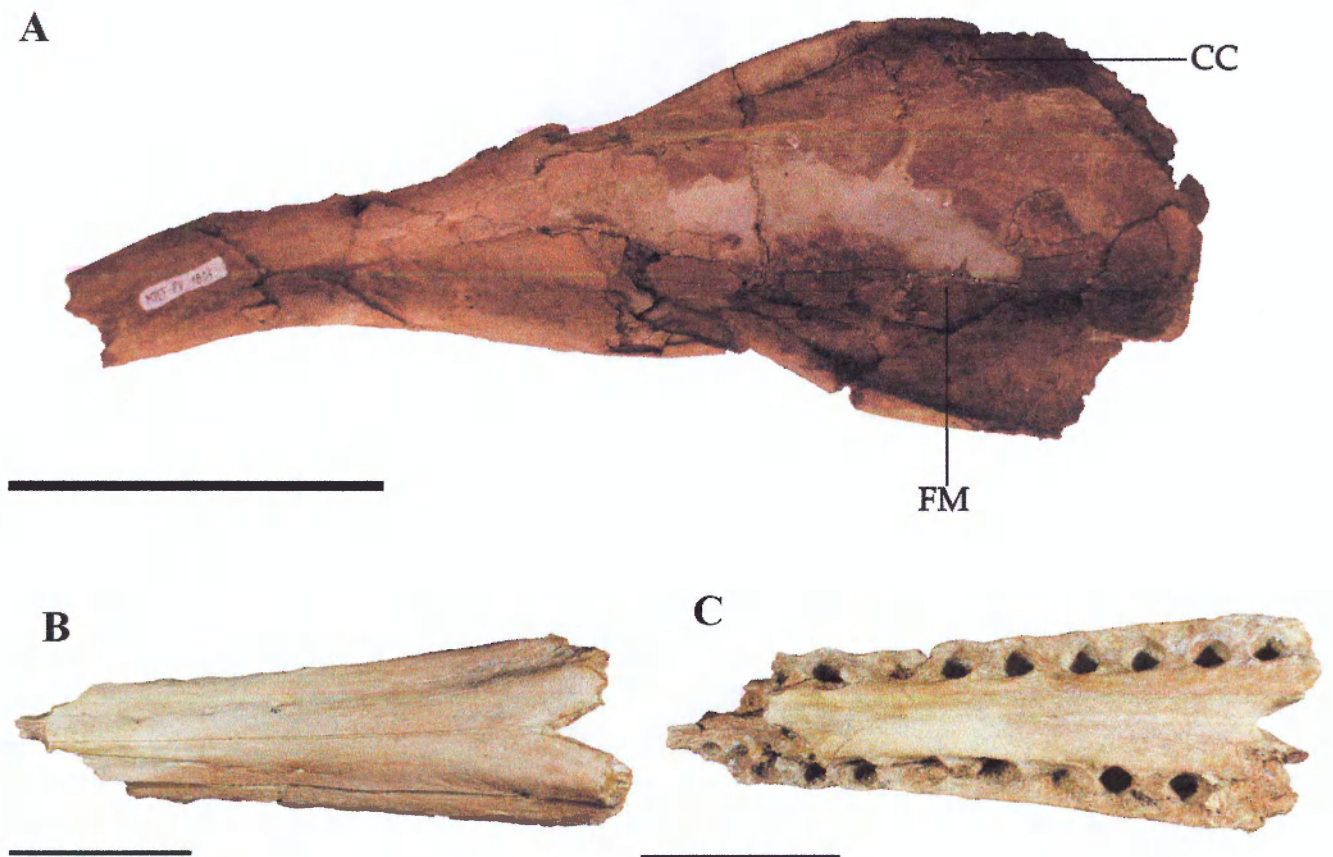


Fig. 8. A) Mandíbula derecha de *N. vanbenedeni* en vista lingual. Escala = 10 cm. B) Sínfisis mandibular en vista ventral. Escala = 5 cm. C) Sínfisis mandibular en vista dorsal. Escala = 5 cm.

Tabla 1. Medidas del cráneo de *Notocetus vanbenedeni* en mm. Algunas de las medidas fueron tomadas basándose en el trabajo de Perrin (1975)

Medidas	
Largo total condilo-basal	572
Largo ventral de la escotadura anterior hasta punta del rostro	299
Ancho del rostro en la base (a nivel escotaduras anteriores)	114,18
Ancho del rostro a los 60 mm de las escotaduras anterórbitalas	87,01
Ancho máximo a través de los procesos zigomáticos	231
Largo máximo de la fosa post-temporal izquierda	116,87
Ancho máximo de la fosa post-temporal izquierda	54,38
Ancho máximo de las narinas internas	62,2
Largo máximo de la rama mandibular	450*
Altura máxima de la rama mandibular	115,26
Largo de la fosa mandibular	88,22
Largo de la sínfisis mandibular	138,1*
Díametro del diente insertado en el maxilar	9,88
Distancia extremo rostro-porción medial aberturas nasales (ventral)	30,9
Ancho condilo occipital izquierdo	28,74
Longitud mayor cóndilo occipital izquierdo	44,95
Largo proceso zigomático	71,96

* = carece de su extremo distal

El periótico de *Notocetus vanbenedeni* se caracteriza por el gran tamaño del proceso anterior y del proceso posterior; siendo el primero algo mayor (Fig. 9, Tabla 2).

El periótico derecho presenta el proceso anterior completo. En vista dorsolateral presenta una pequeña concavidad en forma triangular siguiendo el perfil del proceso, y finaliza bien en punta. El ángulo anteroventral es redondeado. En vista ventral se encuentra una superficie cóncava llamada fovea epitubaria; ésta posee 13,92 milímetros de largo, deprimida medialmente, direccionada suavemente hacia arriba y ocupando un poco más de la mitad inferior del lado ventral del proceso anterior. Esta fosa es la que recibe al proceso tubarius del tímpanico. Hacia posterior de esta fosa, se encuentra una pequeña depresión que recibe el proceso unciforme del tímpanico. Esta depresión es transversal y se encuentra delimitada hacia posterior por una tuberosidad. En vista lateral, el proceso anterior presenta un surco en forma de U en posición anterolateral el cual probablemente marque la curva de la ruta de la arteria meníngea media ventral al periótico (Fordyce, 1994). Recorriendo este surco hacia dorsal anterior, se encuentra un foramen (F1) de tamaño muy pequeño que sería de tipo arterial.

El proceso posterior del periótico izquierdo se encuentra en mejor estado de conservación que el proceso del periótico derecho. En el primero, en vista dorsal, posterolateralmente al ducto vestibular, se encuentra una tuberosidad que separaría la parte articular del proceso por un abrupto estrechamiento (de Muizon, 1987). A su vez, posterolateralmente hacia abajo a la apertura dorsal del ducto vestibular y anterolateralmente hacia abajo de la ventana coclear

(fenestra rotunda), se encuentra el proceso caudal timpánico (Mead y Fordyce, 2009), una superficie suavemente sigmoidal en vista dorsal, que finaliza en un estrecho y marcado borde redondeado. Lateralmente a este borde, se encuentra una superficie cóncava que se va estrechando hasta unos milímetros antes de llegar a la cara lateral del periótico. Posterior a esta superficie, la cara del periótico es suavemente cóncava en sentido dorsoventral, terminando, su extremo inferior, en forma de saliente aguzada, y en su extremo superior, se forma un reborde que se extiende lateralmente en vista ventral.

El proceso posterior del periótico izquierdo posee una faceta articular suavemente cóncava, lisa, con sus bordes superior e inferior pronunciados. En vista lateral se encuentra un borde articular del periótico, el cual sería un mecanismo suplementario de articulación con el escamoso presente en las familias Platanistidae y Squalodelphidae (de Muizon, 1994). En *Notocetus* este mecanismo suplementario de articulación se presenta como un delgado borde sobresaliente con una sutil forma sigmoidea; a diferencia de Platanistidae que presenta un mecanismo en forma de gancho. Este mecanismo de articulación suplementaria observada en los dos grupos mencionados anteriormente es el resultado de un importante incremento en el tamaño y espesor de la cresta anterior del surco articular para el proceso espinoso del escamoso (de Muizon, 1994).

En la superficie dorsal del proceso posterior hay una tuberosidad dorsal probablemente homóloga a la protuberancia poco definida (*sensu* Fordyce, 1994). Posterolateralmente a la cresta coclear posterior, sobre la pars coclearis, se encuentra una apertura que es la fosa para el músculo estapedial, lindando lateralmente con una cresta que la separa de la fenestra ovalis; siendo esta última la base para la unión del estribo. Lateralmente, en dirección al proceso anterior, se encuentra la fosa *capitis mallei* que es suavemente cóncava transversalmente y recibe a la cabeza del martillo.

En vista dorsolateral, hay una superficie lateral poco profunda que se extiende desde el sector inferior hasta el sulcus facial y a la faceta de articulación con el martillo, hasta llegar casi al proceso anterior en vista dorsal (Fordyce, 1994: p. 161)

La fosa incudis se encuentra ubicada por debajo del surco facial, con un surco que baja por el sector lateral inferior del proceso posterior.

La pars cochlearis posee una forma subcuadrangular pero con sus bordes y aristas redondeados. El meato acústico interno se localiza en cercanías del centro de la superficie dorsal de la pars cochlearis. Este contiene las aperturas para el canal facial, la abertura del *tractus spiralis foraminosus* (tracto cribriorme en espiral) y el área cribosa media. El canal facial es de menor tamaño que el *tractus spiralis foraminosus*, de forma ovalada, separado de este último por

una cresta transversa; este lleva el nervio facial desde el meato acústico interno hasta el foramen estilomastoide del temporal en la superficie del cráneo. El área cribosa media aparece como un foramen de similar tamaño al ducto del canal facial, es de forma más circular y ubicado lateralmente al *tractus spiralis foraminosus*, separados por un fino septo; éste último mejor observado en el periótico derecho. Por el *tractus spiralis foraminosus* pasa el nervio coclear (VIII). La apertura dorsal del ducto coclear se encuentra posterolateralmente y algo hacia arriba del meato auditivo interno, es alargado y está separado de este último por una fina pared. Éste contiene el ducto perilinfático y provee la comunicación entre el espacio subaracnoideo y los canales vestibular, coclear y semicircular. De tamaño más pequeño y ubicado por debajo de este último ducto, se encuentra la apertura dorsal del ducto vestibular que es quien transporta el conducto endolinfático; de forma ovalada y con delgados tabiques de separación con el acueducto coclear y con la ventana auditiva interna.

Junto con el periótico derecho se encuentra bien preservado el martillo el cual posee las características descritas por de Muizon (1987) (Fig. 10). El manubrium es pequeño y no muy recurvado. El *proceso muscularis* se encuentra entre el *manubrium* y el *tuberculum*; siendo éste el que lleva la inserción para el músculo tensor *tympani*, en una posición más inferior al ápice del *manubrium*, pareciéndose a la condición primitiva encontrada en platanistas y misticetos (de Muizon 1987). El *tuberculum* se encuentra bien desarrollado, asemejándose a *Pomatodelphis*, *Phocageneus* y *Squalodelphis* (de Muizon, 1987). El foramen para la *chorna tympani*, se encuentra medial y posteriormente a las superficies de articulación para las facetas del yunque (Fig. 10). La porción distal del proceso anterior no se encuentra conservada. Articulado con la cabeza del martillo sobre la superficie articular en la unión yunque-martillo, está el yunque. Este posee su cuerpo preservado, de forma algo cónica, donde el proceso lenticular con la faceta articular para la cabeza del estribo, se encuentra un poco más inferior al ápice del yunque; de forma circular y de superficie lisa. No se encuentra preservado el *crus breve*.

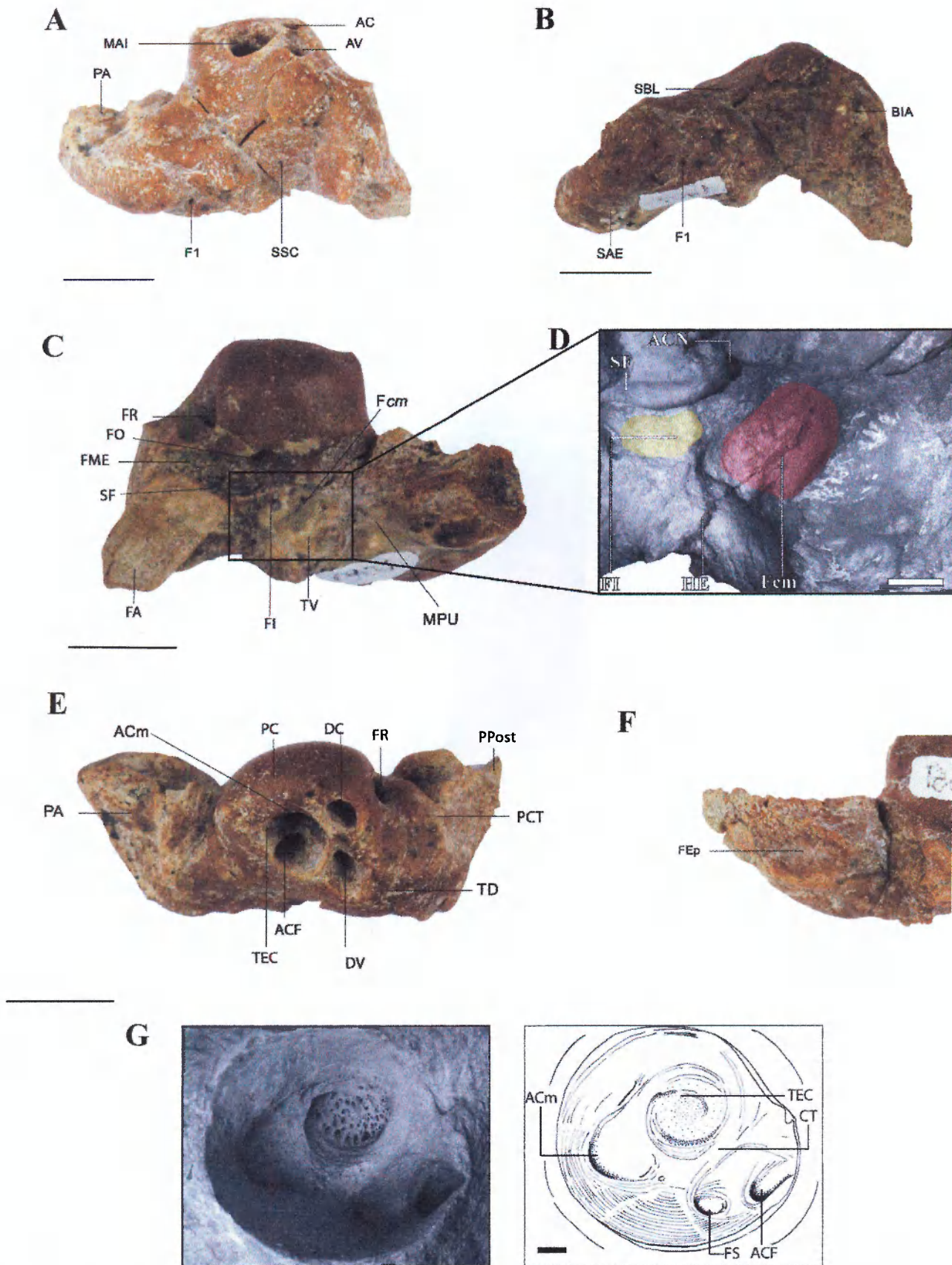


Fig. 9. A) Periótico izquierdo, vista dorsal y vista lateral, respectivamente. B) Periótico izquierdo en vista lateral Escala=1cm C) Periótico izquierdo en vista en vista ventral. Escala=1cm D) Escala = 2 mm. E) Periótico izquierdo, vista dorsal superior. Escala=1cm F) Periótico derecho, vista ventral. Escala= 1cm. G) Meato auditivo interno del periótico derecho. Escala = 1mm.

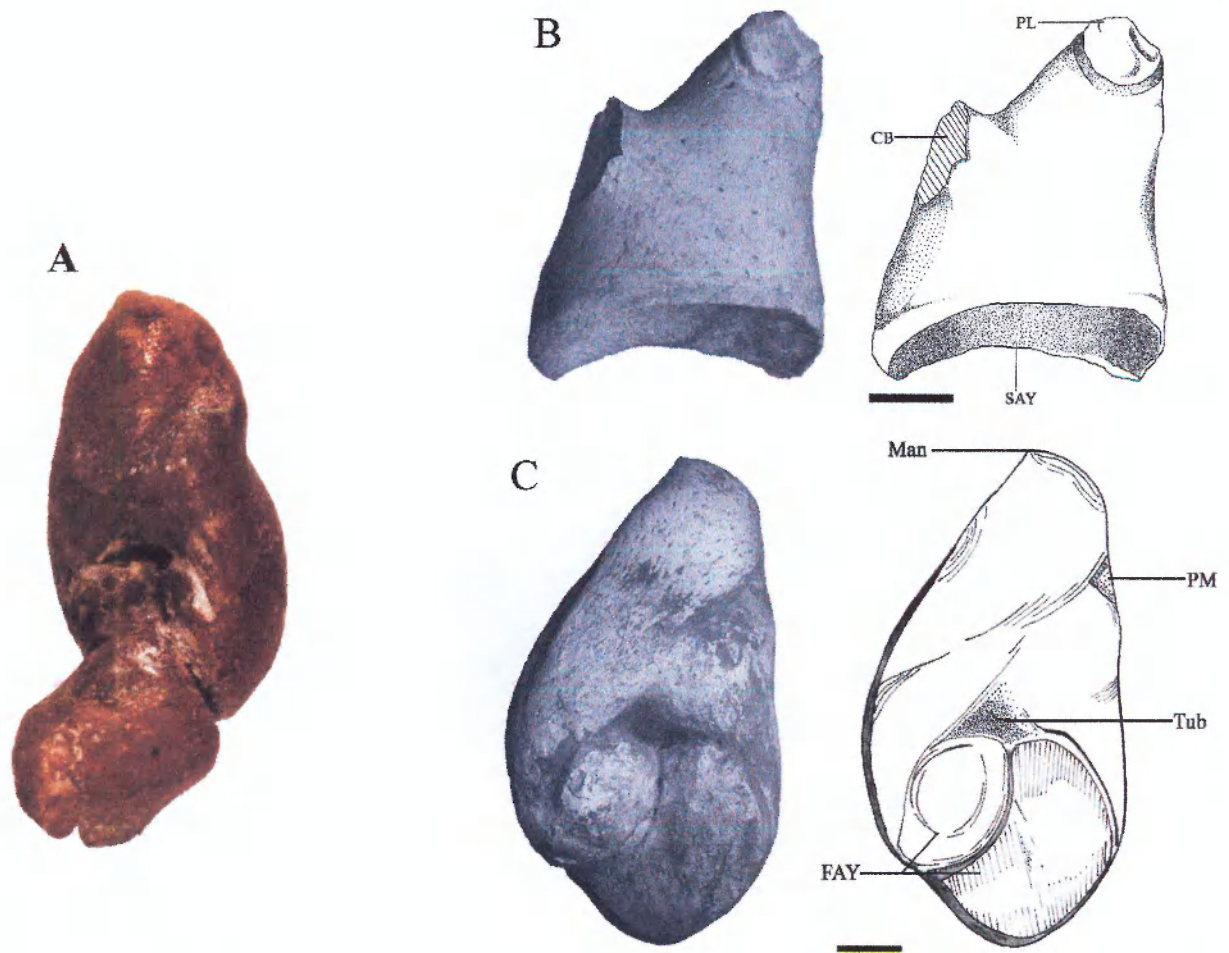


Fig 10. A) Yunque y martillo articulados. B) Yunque de *Notocetus vanbenedeni* en vista posteromedial. Escala= 1 mm. C) Martillo en vista posteromedial.. Escala 1mm.

Tabla 2. Medidas del Periótico izquierdo (P.I.) y derecho (P.D.) en mm. . Medidas tomadas del trabajo de Kasuya (1973)

Medidas	P.I.	P.D.
Largo estandar del periótico, desde el proceso anterior hasta el final del proceso posterior medido a través de la línea paralela al borde cerebral	39,32*	45,72
Diámetro antero-posterior de la porcion coclear	15,62	15,5
Alto del meato auditivo interno	6,32	6,3
Ancho del periotico a través de la porción coclear hasta la superficie cóncava	19,72	19,2
Menor distancia entre el margen del meato auditivo interno hasta el acueducto coclear	1,28	1,28
Menor distancia entre el margen del meato auditivo interno hasta el acueducto vestibular	1,2	1,5

* = carece del extremo distal del proceso anterior

Las partes preservadas de la bula timpánica (= timpánico) en MEF-PV 1806 son similares a las ya descritas por de Muizon (1987) del material AMNH 29026.

En vista medial, el timpánico posee una forma acorazonada, afinándose hacia la espina anterior la cual está bien desarrollada, presentándose una muesca abrupta sobre el labio externo justo antes de llegar a la misma (Tabla 3, Fig. 11). La presencia de una espina bien desarrollada es característico de Squalodelphidae, Platanistidae, Squalodontidae y *Prosqualodon*, no encontrándose presente en Archeoceti, Physiteridae y Delphinoidea (de Muizon, 1994). La adquisición de este carácter ha sido considerado como una sinapomorfía de Platanistoides + Eurhinodelphoidea + Delphinida (de Muizon, 1991). Consecuentemente, la ocurrencia de una espina anterior en Squalodontidae y en Eurhinodelphinidae es una simplesiomorfía dentro del grupo (de Muizon, 1994).

En esta misma vista, el labio externo está bien desarrollado, de forma convexa, con la prominencia posterior externa bien abultada. La superficie interna de este labio es cóncava, lisa y de mayor profundidad que la del involucro. En vista ventrolateral hacia anterior del proceso sigmoide, se encuentra un suave surco correspondiente al surco lateral del timpánico que llega hasta casi el surco ventral. No se encuentra preservado el hucesillo accesorio, el proceso tubario ni la cresta anterodorsal.

El proceso sigmoide, en vista dorsolateral, posee una forma rectangular, convexa, con sus aristas suavizadas; está muy levemente dirigido posteroventralmente. Posteriormente a este, el proceso cónico se encuentra poco desarrollado en forma de una pequeña superficie convexa extendiéndose posteriormente hasta la base del pedicelo posterior externo, este último surgiendo del labio externo. No se encuentra preservado el proceso posterior en ninguna de las dos bulas timpánicas. En vista dorsal, extendiéndose desde la base del pedicelo posterior interno hasta la base de la espina anterior, está el involucro siendo liso, convexo y de forma cónica con un pequeño abultamiento lateral.

En vista ventral, un surco recorre todo el cuerpo de la bula timpánica hasta la espina anterior, separando a la misma en dos lóbulos: el lóbulo medial y el lóbulo lateral, dando lugar posteriormente, a la prominencia posterior interna, inflada y redondeada, y a la prominencia posterior externa menos redondeada con su borde lateral más recto pero ambas de similar abultamiento. En vista lateral, el surco interno de la bula timpánica, es liso, cóncavo y profundo, excepto por la superficie que recorre la espina anterior que sólo presenta una concavidad muy suavemente marcada.

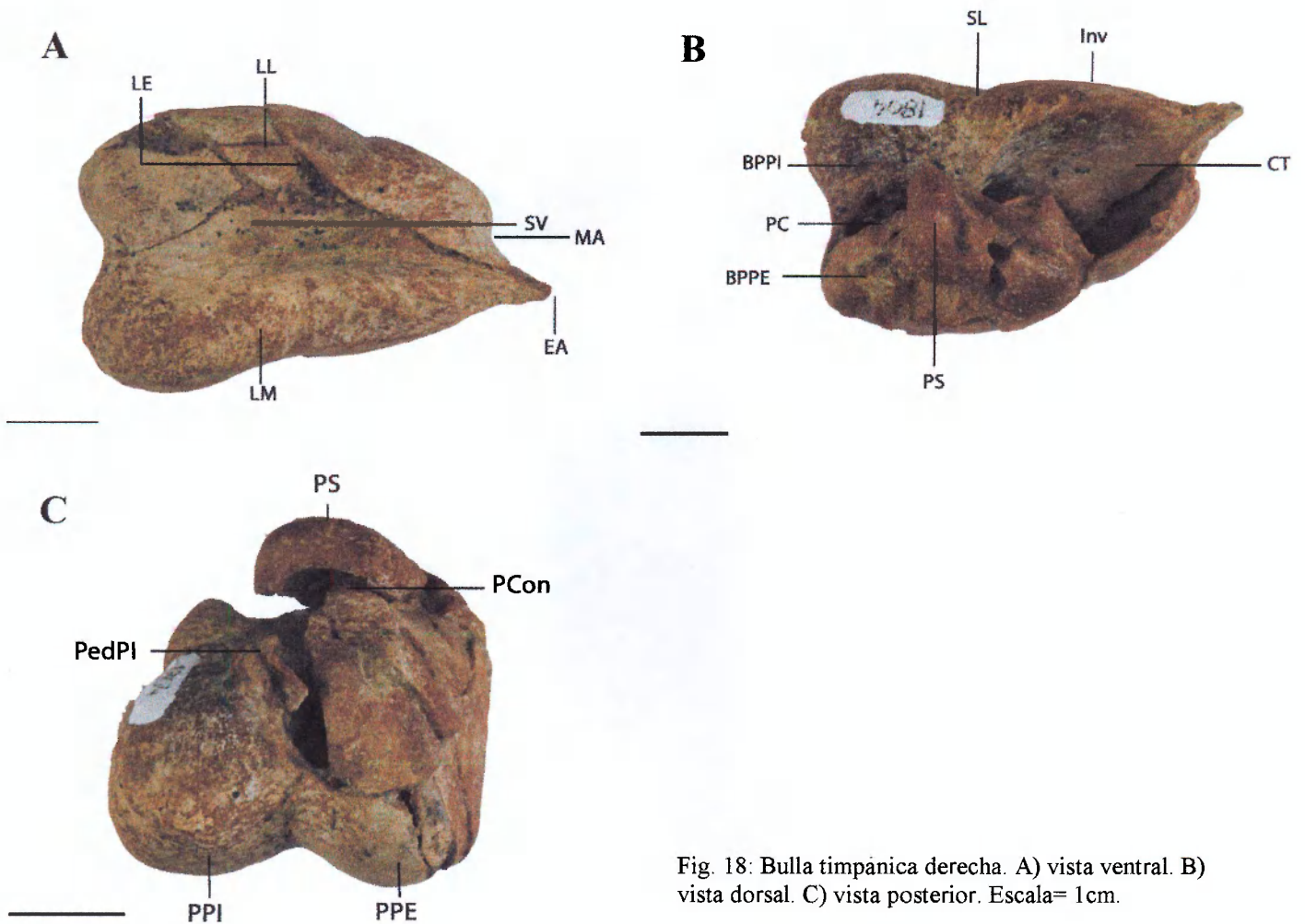


Fig. 18: Bulla timpánica derecha. A) vista ventral. B) vista dorsal. C) vista posterior. Escala= 1cm.

Tabla 3: Medidas del Timpánico derecho (T.D) e izquierdo (T.I) en mm. Medidas tomadas del trabajo de Kasuya (1973)

Medidas (mm)	T.I	T.D
Largo maximo (desde apice anterior hasta al ápice de la prominencia posterior externa)	51,7	52,76
Largo desde apice anterior hasta ápice de la prominencia posterior interna	----	51,4
distancia, desde lobo medial al proceso sigmoide	----	33,08
Distancia, desde lobo medial al proceso conico	----	25,88
Ancho a nivel del proceso sigmoide	21,82	31,3
Ancho a través de la prominencia externa e interna	----	29,6
Ancho del proceso sigmoide	----	7,03
Distancia prominencia posterior externa al apice del proceso sigmoide	----	31,38

Postcráneo.- PRIMERA VÉRTEBRA CERVICAL (ATLAS): En general es robusta, disminuyendo su grosor desde la región dorsal hacia la región ventral (Fig. 12). La superficie anterior (superficie articular de los cóndilos) se encuentra casi totalmente conservada, observándose dos superficies, separadas por un pequeño filo, con una gran concavidad. Los márgenes anterolaterales de esta superficie son altos. En vista posterior, ubicada inferiormente, se encuentra la superficie que soporta el proceso odontoides de la segunda vértebra cervical, el axis, llamada fosa odontoidea, con sus dos laterales prolongados hacia atrás, más desarrollados que en *Waipatia maerewhenua* y similar a los de *Notocetus marplei*. La fosa odontoidea es angosta anteroposteriormente y suavemente cóncava (Tabla 4); observándose una proyección posterior del hueso en su parte central. A cada lado del cuerpo vertebral se encuentran la diapófisis (procesos transversos). El proceso superior izquierdo se encuentra insertado al cuerpo vertebral con un ángulo mayor a 90° direccionado lateralmente. El proceso inferior izquierdo se encuentra parcialmente conservado insertándose oblicuamente al cuerpo vertebral, direccionado lateroposteriormente hacia abajo. En una posición más dorsal se encuentra el canal vertebral (foramen transverso) con su eje lateral mayor al eje dorsoventral. El canal neural es grande y amplio, algo comprimido dorsoventralmente. En vista posterior, a los laterales del cuerpo vertebral, se observan dos superficies amplias y planas, para la articulación con el axis.

SEGUNDA VÉRTEBRA CERVICAL (AXIS): Esta vértebra se encuentra casi completamente preservada (Fig. 13). Anteriormente, proyectándose hacia adelante se encuentra el proceso odontoides que articula con la superficie odontoide del atlas (Tabla 4). Este proceso es liso y redondeado excepto en su cara dorsal, ya que presenta dos superficies casi plana de forma escalonada. A los lados de este proceso se ubican las superficies de articulación con el atlas; rectas y lisas.

A los lados del cuerpo vertebral se encuentran ubicadas las diapófisis. Estas están posterolateralmente direccionada hacia abajo desde el centro del cuerpo vertebral; su extremo distal es redondeado. En vista posterior, se observa el foramen transverso, ubicado por encima de la base de la diapófisis izquierda. Este foramen es pequeño, ovoide, con un diámetro dorsoventral menor al horizontal. El cuerpo vertebral es de forma algo ovoide, con la cara posterior lisa, y de perfil sigmoidal. En vista ventral se encuentra la hipapófisis que se extiende a lo largo de todo el cuerpo vertebral como un filo angosto, aumentado el largo del mismo desde anterior a posterior. A cada lado de la hipapófisis se encuentran otras dos superficies amplias, cóncavas, las cuales articulan con el atlas. Dorsalmente al cuerpo vertebral se encuentra el canal neural (foramen vertebral) con una forma algo triangular.

La porción conservada del proceso espinal es lateralmente comprimida y dirigida hacia atrás.

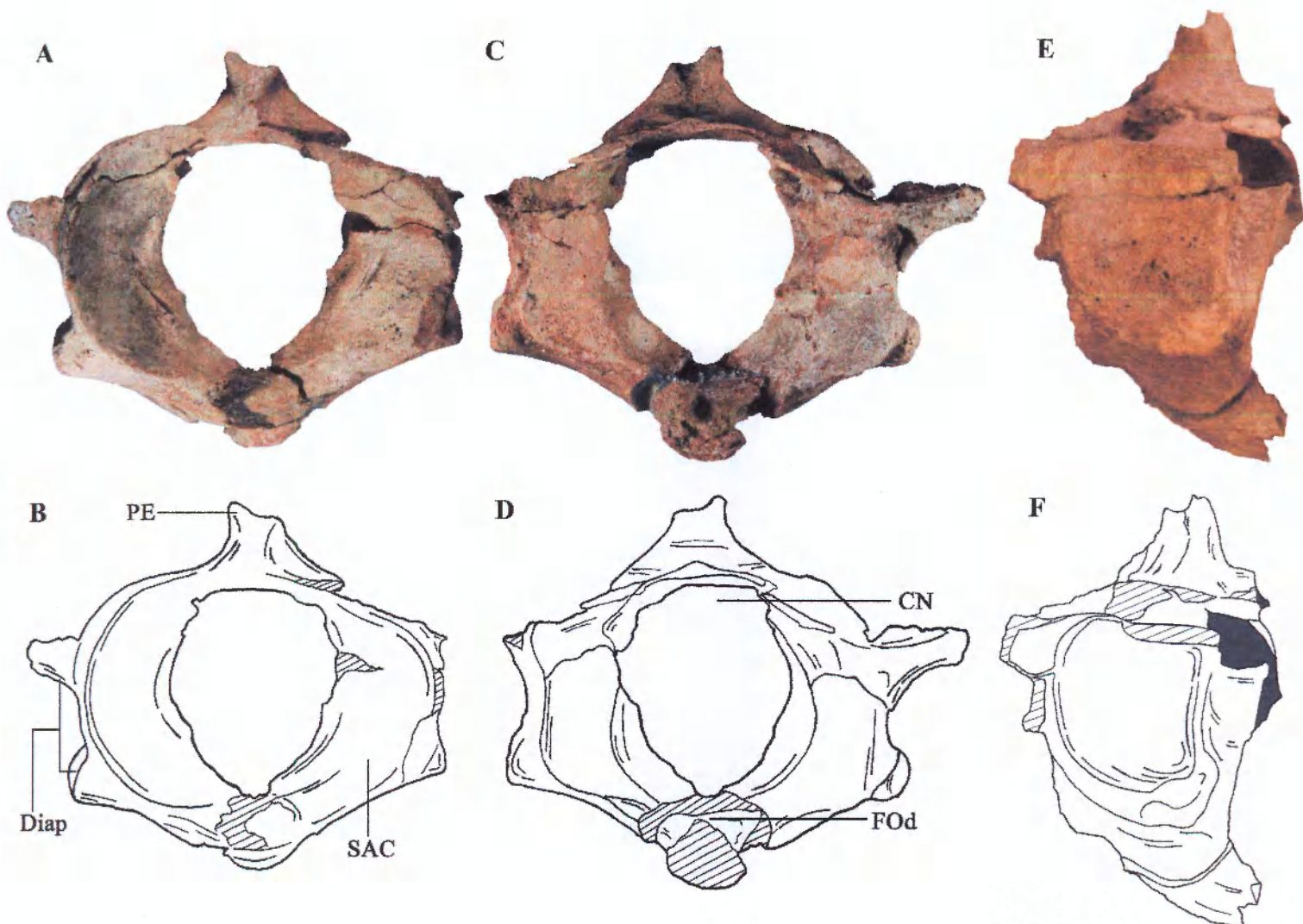


Fig. 12. Primer vértebra cervical (atlas). A y B) Vista anterior. C y D) Vista posterior. E y F) Vista lateral izquierda.

TERCERA VÉRTEBRA CERVICAL (Fig. 14): En general, el cuerpo de la vértebra es de menor grosor que el de las primeras dos vértebras cervicales (Tabla 4). Esta vértebra se encuentra parcialmente conservada. En vista ventral posee dos superficies cóncavas separadas por una arista que se extiende anteroposteriormente a lo largo del cuerpo vertebral. La cara anterior del cuerpo vertebral es subcircular, de superficie lisa y de forma sigmoidea vista lateralmente. Las diapófisis superior e inferior se encuentran unidas formando un ala lateral dirigida hacia abajo. La diapófisis derecha posee su cara ventral cóncava y la cara anterior convexa. Esta diapófisis carece de su extremo distal.

Perforando la base de la diapófisis se encuentra el foramen transverso, de forma ovoide, siendo el eje mayor el dorsoventral en vista anterior y, el eje transversal el mayor en vista posterior. No se encuentra conservado el proceso espinoso. En vista lateral izquierda, direccionada lateralmente hacia arriba se encuentra la prezigapófisis, y hacia atrás la postzigapófisis. La primera es redondeada con su superficie de articulación en la cara dorsal; la segunda es de mayor tamaño, con su cara ventral plana, de forma elíptica, para la articulación la vértebra posterior.

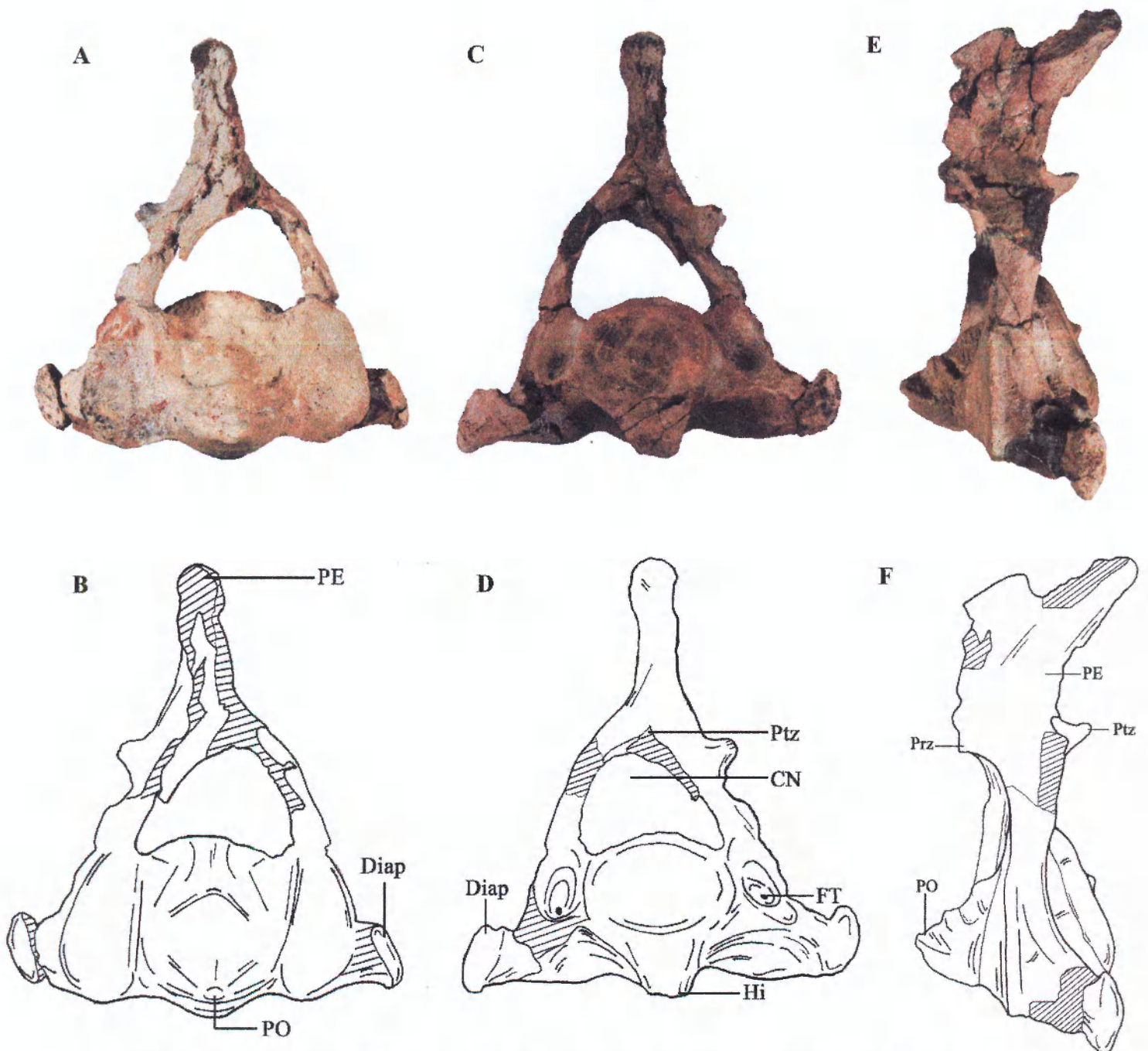


Fig. 13. Segunda vértebra cervical (axis). A y B) Vista anterior. C y D) Vista posterior. D y E) Vista lateral

CUARTA VÉRTEBRA CERVICAL: (Tabla 4) Se encuentra parcialmente conservada. De características similares a la anterior, con la diferencia que el foramen transverso que perfora la base de la diapófisis izquierda es de mayor diámetro que en la vértebra anterior (Fig. 14).

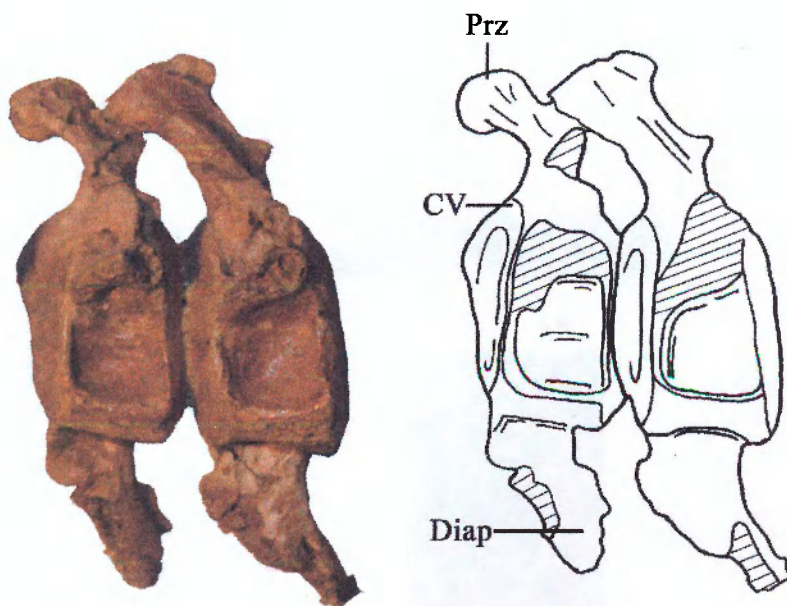


Fig. 14. Tercera y cuarta vértebra cervical en vista ventrolateral.

QUINTA VÉRTEBRA CERVICAL: (Tabla 4) Al igual que en la tercera y cuarta vértebra cervical, en su superficie ventral se encuentran dos superficies lisas, cóncavas transversalmente, separadas por una arista que se extiende a lo largo de todo el cuerpo vertebral, con la diferencia que la concavidad es menos profunda (Fig. 15). La cara anterior de la vértebra es lisa y redondeada, y la cara posterior es lisa con una concavidad suave. No se encuentra conservada por completo la diapófisis por lo que no se pudo dilucidar si ésta se separa en dos ramas a partir de esta vértebra. El largo anteroposterior del cuerpo vertebral es mayor que en las vértebras anteriores. En vista lateral izquierda se encuentra la prezigapófisis dirigida anteriormente, que posee su superficie para la articulación en la cara dorsal; y la postzigapófisis dirigida posteriormente, con la cara lateroventral aplanada para articular con la vértebra posterior.

SEXTA VÉRTEBRA CERVICAL: (Tabla 4). Presenta un mayor tamaño que las tres vértebras anteriores (Fig. 15). La superficie ventral presenta dos superficies suavemente cóncavas transversalmente separadas por una arista que recorre el cuerpo vertebral en su totalidad desde anterior a posterior. En vista ventral, la diapófisis derecha, a nivel de la base, es de mayor tamaño que en los casos anteriores. Esta no se encuentra totalmente conservada, al igual que la izquierda, por lo que no se puede determinar si ocurre o no la separación de las

diapófisis en dos ramas. En vista lateral izquierda se encuentra un hueso direccionado hacia arriba que se bifurca en la prezigapófisis y en la postzigapófisis. La primera es de forma convexa con su superficie de articulación en la cara dorsal, por la que esta última es plana. La segunda, ubicada posterior a ésta, posee su superficie de articulación aplanada en su cara ventral.

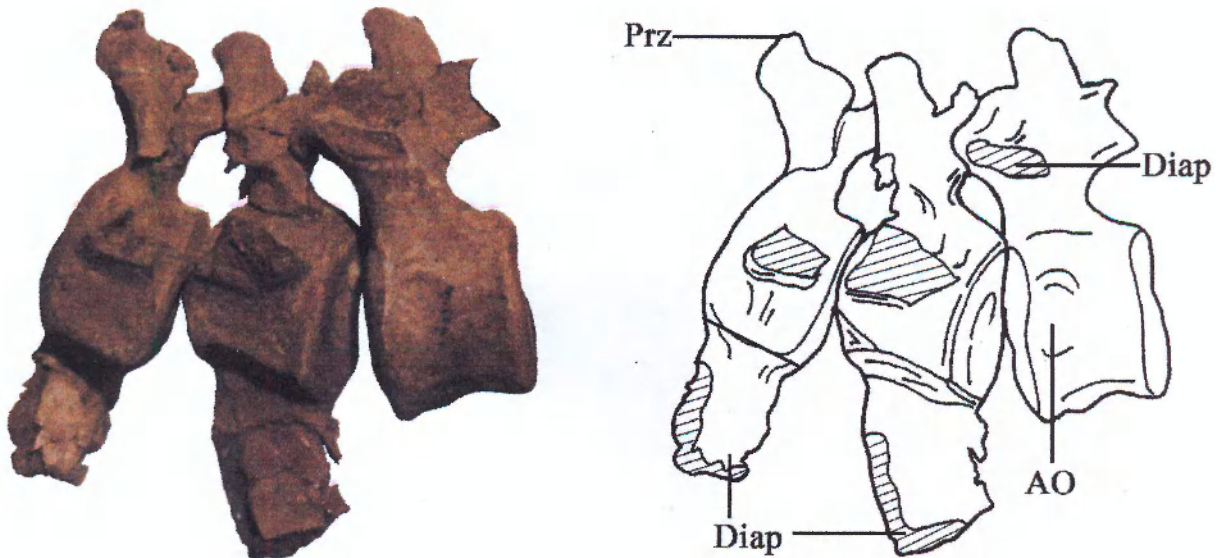


Fig. 15. Vista ventrolateral de la quinta y sexta vértebra cervical y, vista lateral de la séptima vértebra

SEPTIMA VÉRTEBRA CERVICAL: (Tabla 4). Esta vértebra se encuentra muy bien preservada. En general, y siguiendo el patrón de las otras vértebras, posee un mayor tamaño que las cuatro vértebras anteriores (Fig. 15).

En vista anterior, el cuerpo vertebral posee una forma redondeada y en vista lateral, la cara anterior tiene forma sigmoidea. En vista lateral izquierda, se encuentran la diapófisis y la prezigapófisis. La diapófisis se encuentra direccionada lateroventralmente, careciendo de su extremo distal. La prezigapófisis se encuentra direccionada lateroanteriormente con su cara ventral redondeada y su cara dorsal de articulación con la postzigapófisis de la vértebra cervical anterior de forma algo aplanada. Posteriormente y en ubicación más dorsal sobre el arco neural, se encuentra la postzigapófisis que posee una forma algo redondeada, con su cara ventrolateral de articulación prácticamente aplanada. En vista lateral, a nivel medio del cuerpo vertebral y sobre el final del mismo, se encuentra una superficie suavemente convexa que permite la articulación de la cabeza de la primera costilla que corresponde a la vértebra siguiente.

PRIMERA VÉRTEBRA TORÁCICA: (Tabla 5). En general, las vértebras torácicas son de mayor tamaño que las cervicales. En vista lateral, la cara anterior de la vértebra muestra un perfil sigmoideo (Fig. 16). En vista lateral izquierdo inmediatamente lateral al cuerpo vertebral,

se encuentra la faceta de articulación para el capitulo de la costilla. La superficie de articulación para el tubérculo de la primera costilla se encuentra en el extremo distal de la diapófisis, siendo este casi plano.

La parte ventral del arco neural, el pedicelo, se dirige levemente anteriormente.

La prezigapófisis izquierda se encuentra casi completa, ubicándose en una posición dorsolateral. Posee su cara lateral izquierda de forma ovalada y con una suave arista medial, y su cara lateral derecha en forma aplanada correspondiendo a la superficie para la articulación. Hacia dorsal y posterior se encuentra la postzigapófisis de similar tamaño que la prezigapófisis y con la superficie de articulación en la cara ventral de la misma.

Dorsalmente se encuentra la espina neural, con el largo anteroposterior de la base de igual medida que el del cuerpo vertebral, decreciendo el mismo a medida que se recorre la espina hacia su extremo distal. Este proceso se encuentra direccionado hacia atrás.

SEGUNDA VÉRTEBRA TORÁCICA: (Tabla 5). En vista lateral izquierda, el cuerpo vertebral posee una superficie suavemente cóncava en dirección anteroposterior (Fig. 16). El pedicelo está dirigido hacia delante y con su superficie lateral suavemente cóncava. En esta misma vista, lateralmente al arco neural, se encuentra la diapófisis izquierda, que posee en su extremo distal, una de las superficies articulares para el tubérculo de la segunda costilla, siendo tal superficie, lisa, suavemente cóncava con los márgenes laterales algo elevados. Sobre el cuerpo vertebral, al inicio y final del mismo, se encuentran marcas indicando las superficies de articulación para el capitulo de la costilla número dos y tres respectivamente.

En una posición más dorsal y direccionada anteriormente se encuentra la prezigapófisis izquierda, la cual se encuentra completamente conservada, con la superficie de articulación en la cara lateral derecha. Posteriormente a esta se encuentra la postzigapófisis. La porción conservada del proceso espinoso se presenta en forma triangular aplanada lateralmente, con su base recorriendo completamente el arco neural desde anterior a posterior, levemente direccionada hacia atrás, de mayor tamaño que la espina de la torácica anterior.

TERCERA VÉRTEBRA TORÁCICA: (Tabla 5) De características similares a la anterior con la diferencia de que el pedicelo, en vista lateral izquierda, se encuentra inclinado con un ángulo mayor que el de la vértebra anterior (Fig. 16). En vista lateral, se observan facetas articulares costales al inicio y final del cuerpo vertebral. Esto se debe a que en las primeras vértebras torácicas el capitulo se articula entre las vértebras y no solo con una.

El proceso espinoso es de forma triangular suavemente inclinado hacia atrás pero carece de su extremo distal.

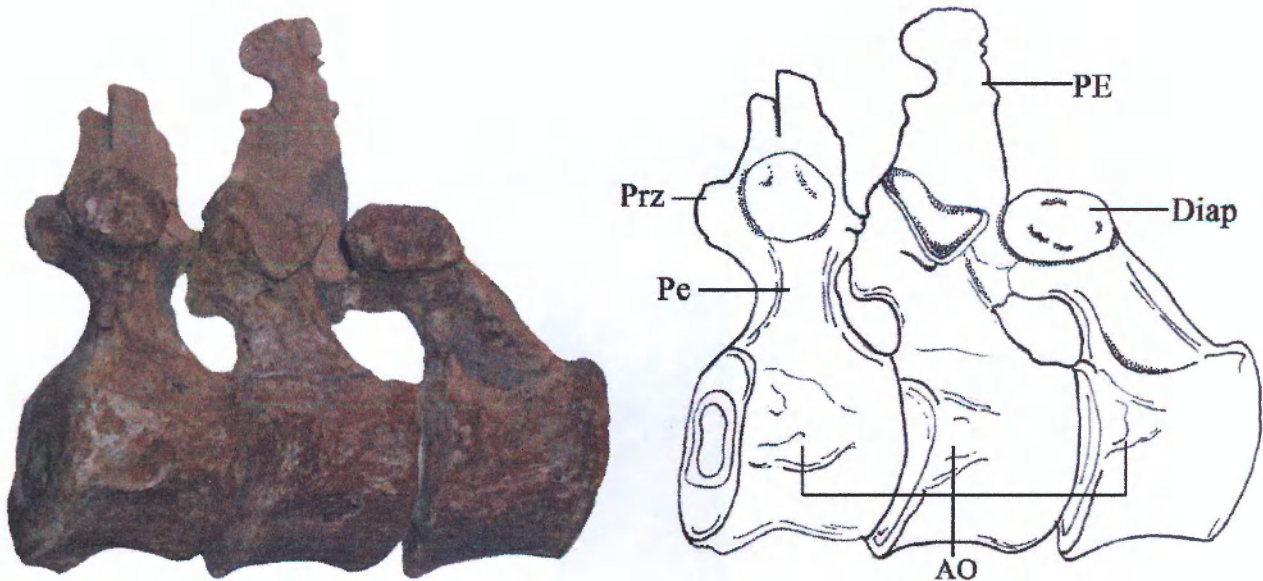


Fig. 16. Vista lateral de la primera, segunda y tercera vértebra torácica.

CUARTA VÉRTEBRA TORÁCICA: (Tabla 5). De dimensiones mayores a las vértebras anteriores. La cara anterior del cuerpo vertebral es de mayor tamaño que la cara posterior (Fig. 17). En vista lateral izquierda, el cuerpo vertebral posee una forma suavemente cóncava en dirección anteroposterior.

El pedicelo se encuentra dirigido hacia adelante, con un ángulo aun mayor que en el caso de la vértebra anterior. Sus caras posterior y anterior son cóncavas. En una posición dorsolateral, saliendo del extremo izquierdo del arco neural, se encuentra la diapofisis con la superficie articular para el tubérculo de la costilla en su extremo distal siendo este último suavemente cóncavo. Al igual que en el caso anterior, se observan marcas al inicio y al final del cuerpo vertebral indicando la articulación para el capítulo de la costilla.

El proceso espinoso posee forma triangular, con su cara anterior levemente cóncava, comprimida lateralmente, con una suave inclinación hacia atrás. Carece de su extremo distal, pero se puede determinar que es de mayor tamaño que el de la tercera vértebra torácica.

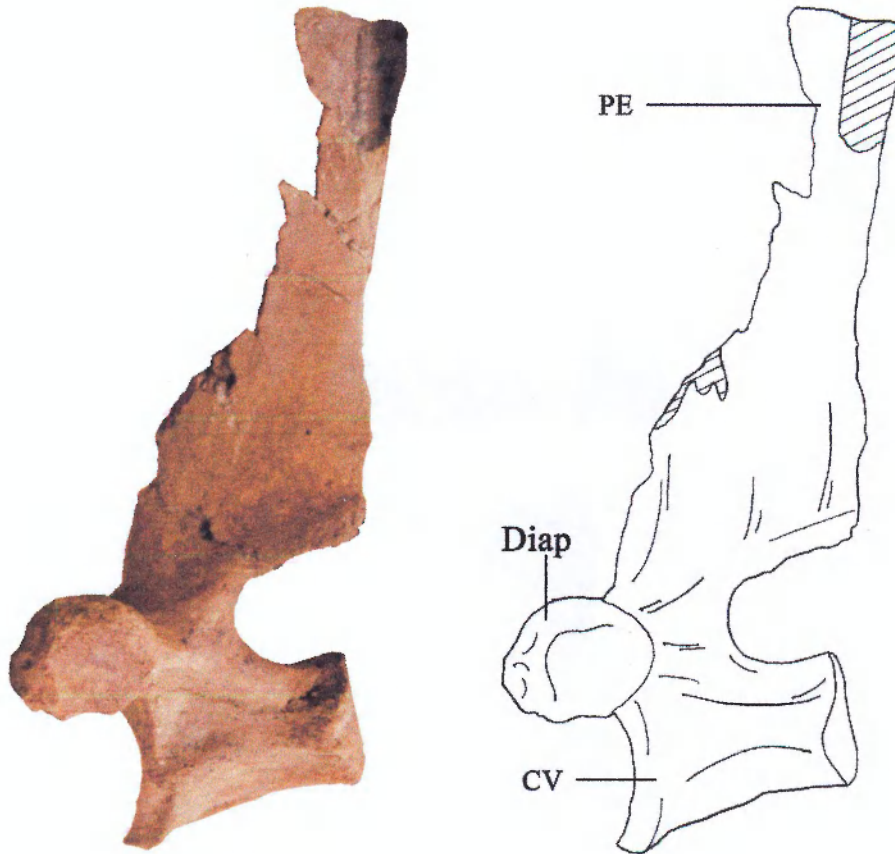


Fig. 17. Vista lateral izquierda de la cuarta vértebra torácica.

QUINTA VÉRTEBRA TORÁCICA: (Tabla 5, Fig. 18) Similar a la vértebra anterior. En vista posterior, la cara del cuerpo vertebral posee una forma elíptica, con el eje transversal mayor al eje dorsoventral. En vista lateral, el cuerpo vertebral posee una forma suavemente cóncava anteroposteriormente. El pedicelo, con una inclinación hacia adelante aún mayor que en los casos anteriores, con la superficie lateral izquierda cóncava. La superficie posterior también posee una suave concavidad. Del extremo dorsolateral izquierdo del arco neural, se extiende la diapófisis, la cual posee en su extremo distal la superficie de articulación para el tubérculo de la costilla. Dorsalmente se encuentra el proceso espinoso, con la base del mismo largo que el del cuerpo vertebral, disminuyendo su grosor distalmente. Posee una forma triangular, con su cara anterior cóncava al igual que sus laterales a la altura de la base, y se encuentra muy levemente inclinada hacia atrás.

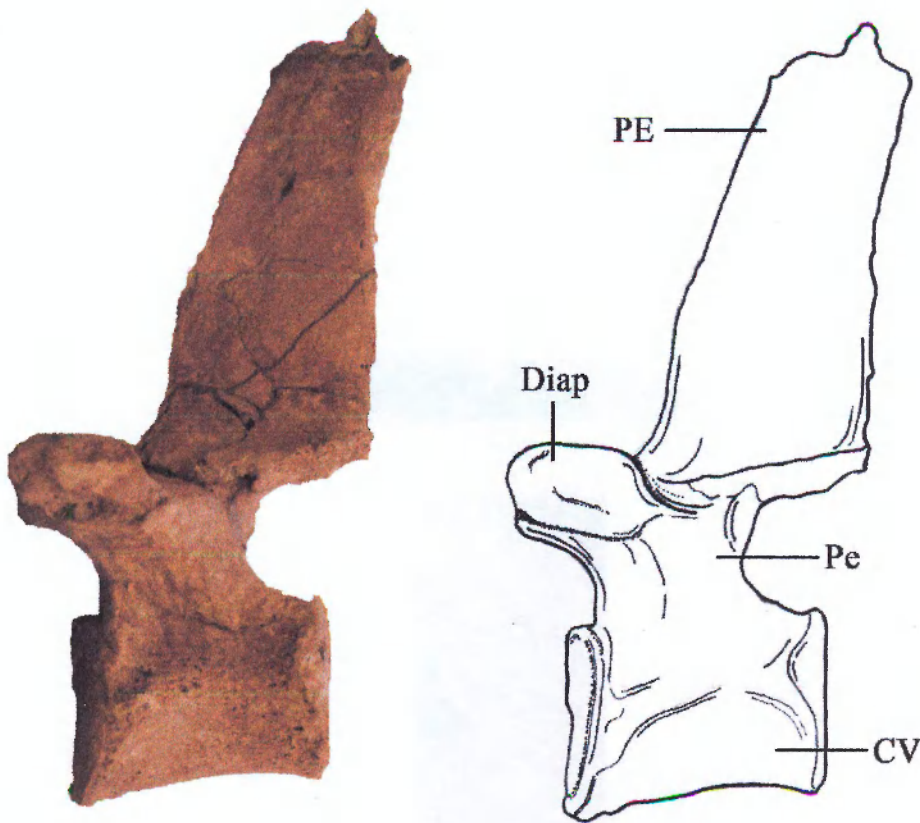


Fig. 18. Vista lateral izquierdo de la quinta vértebra torácica.

OCTAVA VÉRTEBRA TORÁCICA: (Tabla 5). Se encuentra parcialmente conservada (Fig. 19). A diferencia de las anteriores, esta vértebra se encuentra algo comprimida dorsoventralmente, lo que le da una forma elíptica al cuerpo vertebral. Al igual que en los casos anteriores, en vista lateral izquierda, el cuerpo es cóncavo anteroposteriormente. La cara posterior es plana y lisa. En vista lateral, en el extremo posterior del cuerpo vertebral, se encuentra la faceta para el capítulo de la costilla.

Dorsalmente y direccionado hacia delante al arco neural, se encuentra la prezigapofisis. Posteriormente a ésta se encuentra la postzigapófisis con su cara posterior cóncava para permitir la articulación con la prezigapofisis de la vértebra siguiente. Dorsalmente, se encuentra el proceso espinoso, de forma triangular, direccionado suavemente hacia atrás, careciendo de su extremo distal.

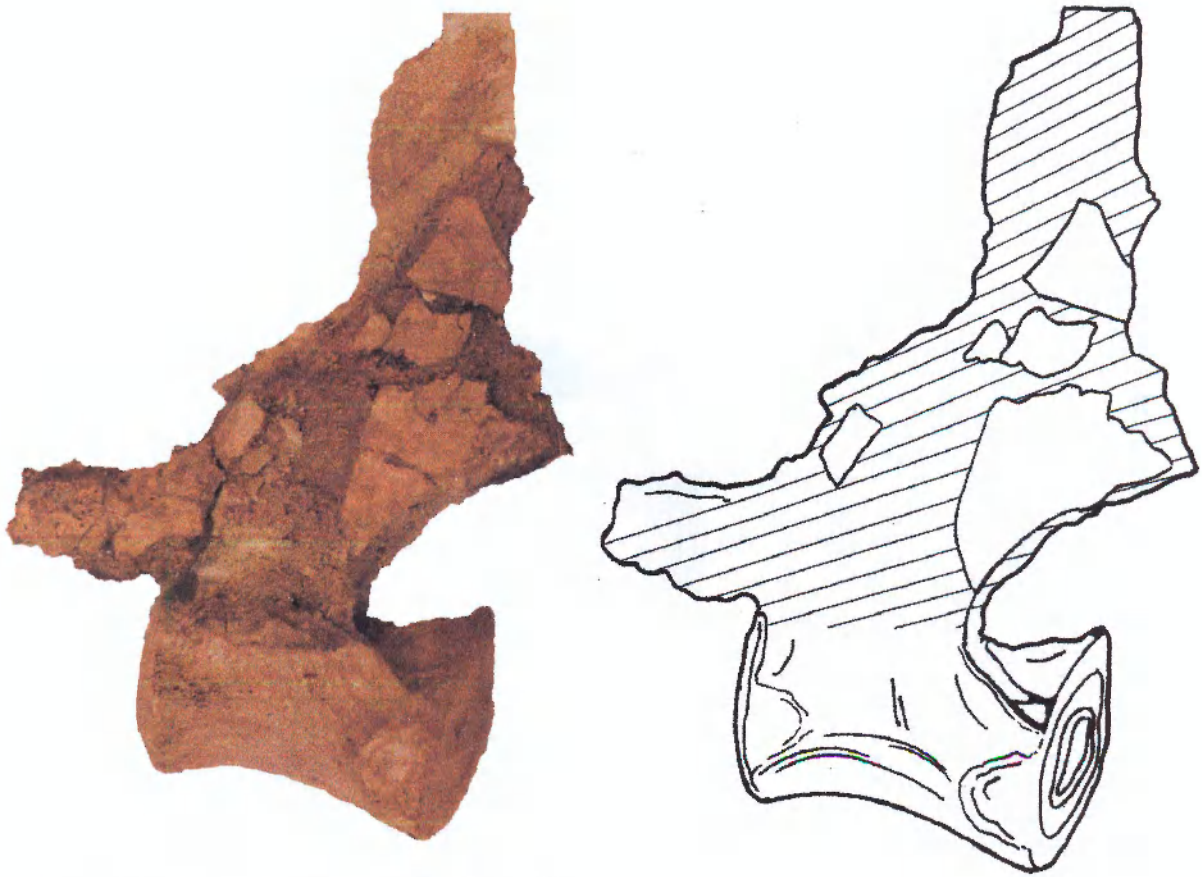


Fig. 19. Vista lateral de la octava vértebra torácica

NOVENA VÉRTEBRA TORÁCICA: (Tabla 5). Parcialmente conservada, faltándole los extremos distales de la diapófisis izquierda, de la prezigapófisis y del proceso espinoso (Fig.20). Presenta un cuerpo vertebral con su superficie cóncava anteroposteriormente en vista lateral izquierda. La cara anterior del cuerpo posee una forma ovalada. En vista anterior, en proximidades al extremo izquierdo de la vértebra, se encuentra un pequeño proceso direccionado lateralmente correspondiendo a la faceta para la el capítulo de la costilla. En vista lateral y posterior a este proceso posee una fina cresta que va desapareciendo hacia el sector posterior del cuerpo llegando hasta la mitad del mismo. El pedicelo posee una mayor longitud que en las vértebras anteriores y su superficie lateral es suavemente cóncava al igual que su cara anterior. Del margen superior izquierdo del arco neural se proyecta la prezigapófisis, direccionada anteriormente y con su cara dorsal (superficie de articulación) suavemente cóncava. Lateralmente al arco neural y a nivel del margen superior del mismo, se encuentra la diapófisis, direccionada lateralmente, conservándose solo la base de la misma. Posteriormente a la prezigapófisis se encuentra la postzigapófisis con una suave concavidad. En el sector dorsal del

arco neural, se encuentra el proceso espinoso inclinado suavemente hacia atrás. No se encuentra conservado el extremo distal del mismo.

DÉCIMA VÉRTEBRA TORÁCICA: (Tabla 5). Al igual que en el caso anterior, se encuentra casi completamente conservada, careciendo de los extremos distales del proceso transversal, de la prezigapófisis y del proceso espinal (Fig. 20). Es de similares características que la vértebra anterior con la diferencia de que posee un tamaño mayor, inclusive la faceta para el capitulo de la costilla es de mayor tamaño. Proyectándose posteriormente a ésta, posee un borde de superficie convexa que desaparece en el último tercio del cuerpo vertebral. En el caso del proceso espinoso, la cara posterior es suavemente cóncava y se encuentra suavemente dirigido hacia atrás.

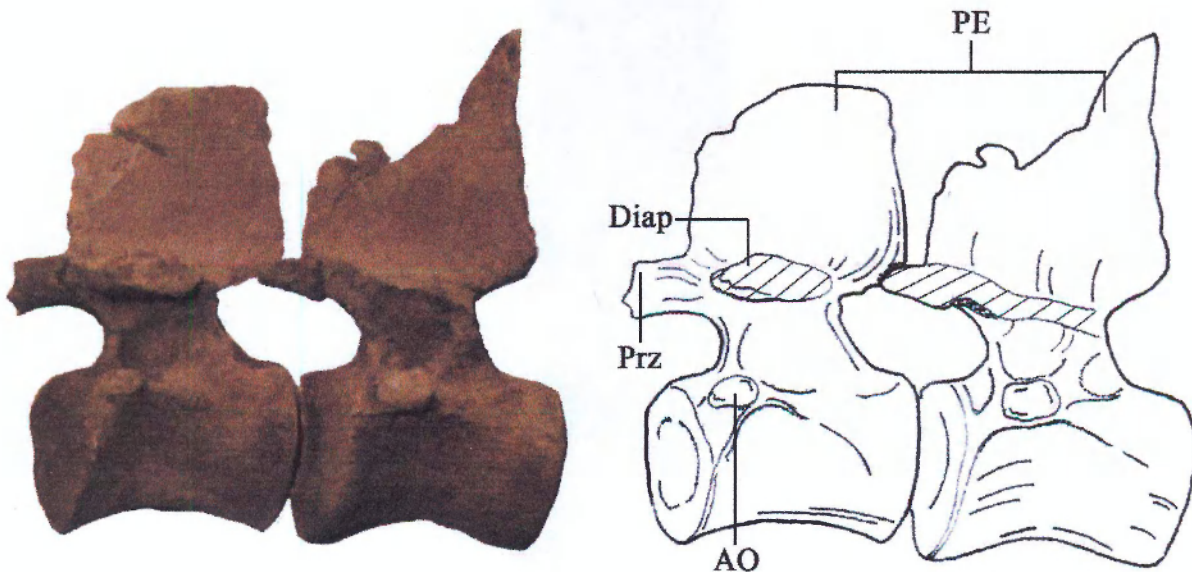


Fig. 20. Vista lateral de la novena y décima vértebra torácica.

DÉCIMO PRIMERA VÉRTEBRA TORÁCICA: (Tabla 5). Siguiendo el patrón de variación de tamaño vertebral, esta vértebra es de mayores dimensiones que las anteriores (Fig. 21). En vista lateral izquierda el cuerpo vertebral es cóncavo anteroposteriormente. En la misma vista y ubicado medial y dorsalmente se encuentra el proceso transversal, dirigido lateralmente, disminuyendo su ancho distalmente hasta llegar al medio del mismo para luego aumentar nuevamente su ancho hasta llegar el extremo distal, (de sección ovoide). No se encuentra conservada la prezigapófisis. El pedicelo va aumentando de tamaño junto con la vértebra. Dorsalmente se encuentra el proceso espinoso el cual no se encuentra en un estado bueno de

conservación, pudiéndose observar que se encuentra suavemente dirigido hacia el sector posterior.

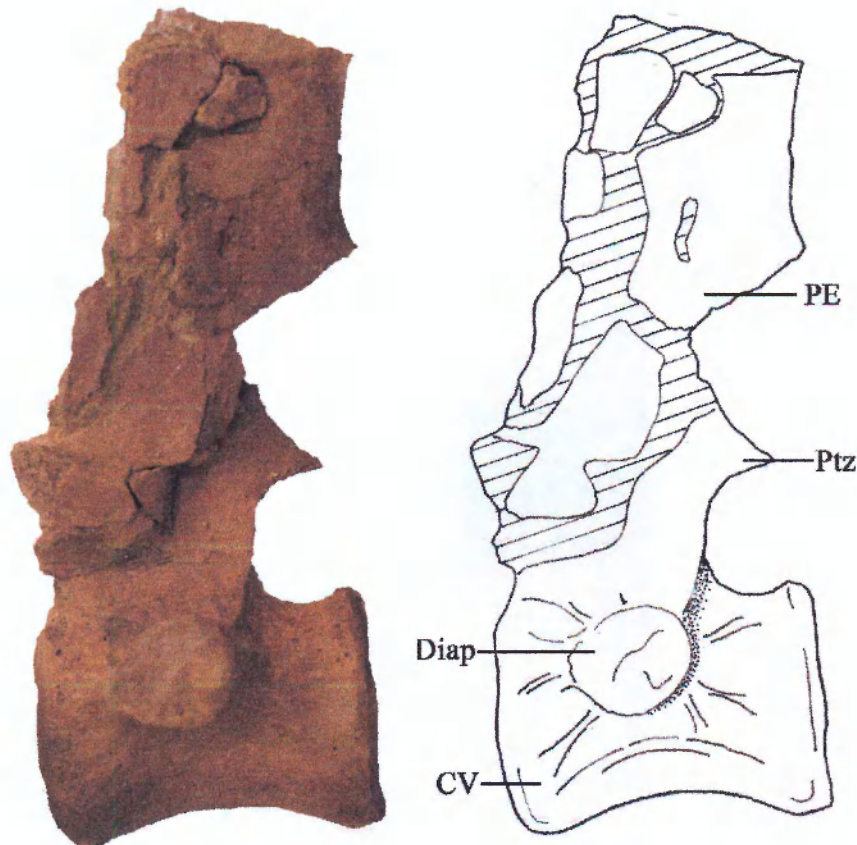


Fig. 21. Décimoprimerá vertebra torácica en vista lateral

PRIMERA VÉRTEBRA LUMBAR: (Tabla 6). En vista lateral, su cuerpo es cóncavo anteroposteriormente (Fig. 22). En vista lateral izquierda, ubicada medialmente se encuentra la base de la diapófisis, la cual se extiende anteroposteriormente aproximadamente $2/3$ del largo del cuerpo, y se encuentra comprimida de forma dorsoventral. Carece de su extremo distal. Dorsolateralmente al arco neural, hacia la región anterior y a nivel de la base del proceso espinoso, se encuentra la prezigapófisis, la cual se une al arco neural oblicuamente. El proceso espinoso no se encuentra completamente conservado careciendo de la sección distal del mismo. En la base del proceso espinoso, en la parte posterior, se encuentra la postzigapófisis de forma cóncava.



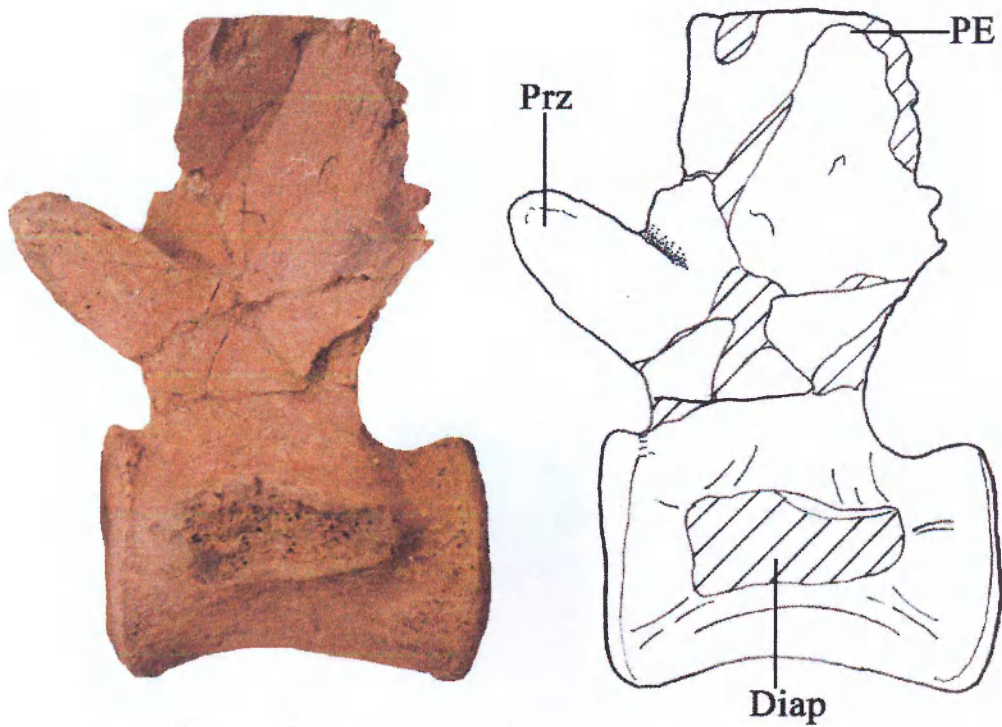


Fig. 22. Primera vértebra lumbar en vista lateral izquierda.

SEGUNDA VÉRTEBRA LUMBAR: (Fig. 23) De cuerpo similar a la vértebra anterior. La cara anterior del cuerpo es de forma redondeada con su centro cóncavo y sus márgenes algo elevados, que en vista lateral muestra una forma sigmoidea. En vista lateral izquierda, a nivel medio, se encuentra la diapófisis de la cual sólo se conserva su base. El largo anteroposterior ocupa 2/3 del largo anteroposterior del cuerpo vertebral. El pedicelo es de forma cóncava en vista lateral y de un largo anteroposterior mayor a la vértebra anterior. A nivel de la base del proceso espinoso, insertado oblicuamente a ésta y dirigida anteriormente se encuentra la prezigapófisis, la cual se encuentra pobremente conservada careciendo de la sección distal. El proceso espinoso posee un largo anteroposterior de 64,07 mm pero carece de su sección distal. En vista lateral, su cara es lisa, suavemente cóncava y se encuentra suavemente dirigida hacia adelante.

TERCERA VÉRTEBRA LUMBAR: (Tabla 6, Fig. 23). Posee su cuerpo cóncavo anteroposteriormente. Su cara anterior es subcircular, con un perfil suavemente sigmoidal. El

pedicelo, en vista lateral es cóncavo dorsoventralmente con un largo anteroposterior de aproximadamente $\frac{3}{4}$ del largo del cuerpo vertebral. A nivel de la base, del lado izquierdo del proceso espinoso, anterolateralmente ubicado e insertado oblicuamente se encuentra la prezigapófisis, la cual se dirige anteriormente, está comprimida lateromedialmente, es de superficie lisa, y carece de su extremo distal. Del proceso espinoso sólo se encuentra conservada la base izquierda, de superficie lisa. La diapófisis izquierda, en vista lateral se encuentra ubicada a nivel medial del cuerpo vertebral conservándose solo la base de la misma y parte de su extremo distal. Ocupa $\frac{3}{4}$ del largo anteroposterior del cuerpo vertebral

CUARTA VÉRTEBRA LUMBAR: (Tabla 6, Fig. 23) El cuerpo vertebral posee una forma similar al del cuerpo anterior pero con mayores dimensiones. La diapófisis es igual a la anterior (algo mejor conservada), careciendo solo de su extremo distal. Se encuentra dirigida lateralmente, aplanada dorsoventralmente, con su cara anterior cóncava (al igual que su cara ventral a nivel de la base) y su cara dorsal convexa. A nivel de la base del proceso espinoso y ubicada anterolateralmente se ubica la prezigapófisis, conservada casi completamente, comprimida lateralmente, insertada oblicuamente y direccionada anteriormente. El proceso espinoso se encuentra dirigido suavemente hacia adelante.

QUINTA VÉRTEBRA LUMBAR: (Tabla 6). La cara anterior del cuerpo vertebral parece ser redondeado con su perfil sigmoidal (Fig. 24). No se conserva arco neural. El proceso espinoso se encuentra separado al cuerpo y sólo se conserva el extremo proximal, siendo este liso.

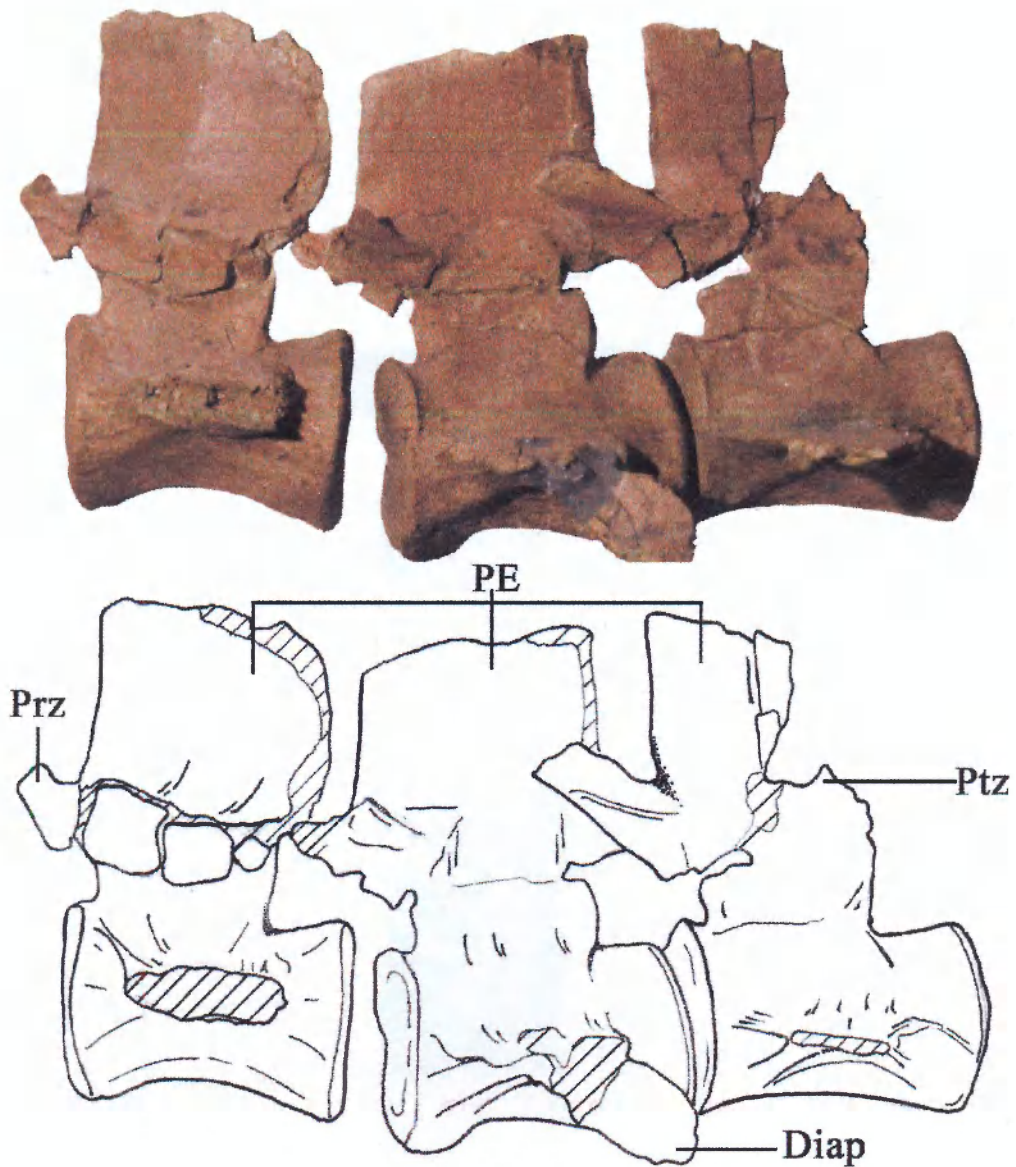


Fig. 23. Vista lateral izquierdo de la segunda, tercera y cuarta vértebra lumbar

SEXTA VÉRTEBRA LUMBAR: (Tabla 6). El cuerpo vertebral es cóncavo anteroposteriormente en vista lateral izquierda, dorsal y ventral. Su cara anterior es ovoide (casi círculo perfecto) de perfil suavemente sigmoidal y de superficie lisa (Fig. 24). En vista lateral izquierda a nivel medio se encuentra la diapófisis, dirigida lateralmente, comprimida dorsoventralmente, con su cara anterior y posterior suavemente cóncavas, al igual que su cara ventral, y su cara dorsal convexa. Ésta se va comprimiendo dorsoventralmente cada vez más hacia distal hasta alcanzar un grosor uniforme.

Carece de su extremo distal. El pedicelo es liso, cóncavo y de largo anteroposterior $2/3$ del largo del cuerpo vertebral. Las postzigapófisis se encuentran ubicadas posteriormente a nivel de la base de la espina neural con su cara cóncava.

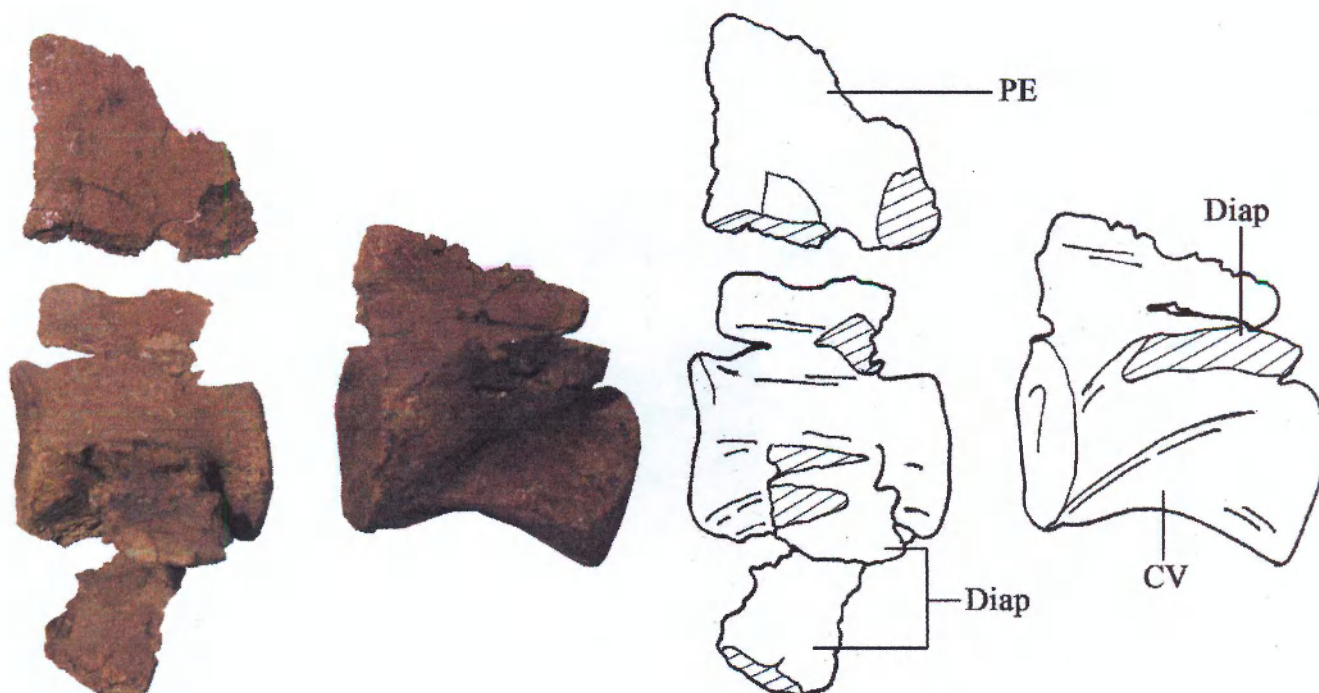


Fig. 24. Vista lateral izquierdo de la quinta y sexta vértebra lumbar.

Costillas

El espécimen ha preservado 18 costillas, de las cuales 17 presentan tubérculo y capítulo y una presenta sólo el tubérculo. Estos elementos se encuentran agrupados junto a las vértebras lumbares, haciendo difícil poder determinar su posición anatómica correcta (Figura 25).

COSTILLA 1: costilla perteneciente al lado izquierdo del animal. Capítulo (cabeza) y tubérculo bien diferenciados (Fig. 25). Cuello relativamente largo. El capítulo es algo más redondeado que el tubérculo. En vista ventral es cóncava y redondeada en todos sus márgenes.

COSTILLA 2: carece de la sección dorsal del cuello. Presenta capítulo (Fig. 25) y un cuello comprimido anteroposteriormente. Corresponde al lado derecho del animal. El tubérculo está bien desarrollado y es bien redondeado. En vista ventral es cóncava, redondeada en todos sus márgenes. No se ha preservado el extremo distal de la costilla.

COSTILLA 3: pertenece al lado derecho del animal (Fig. 25). El tubérculo está bien desarrollado, es de forma ovoide (se ve en todas las costillas que poseen cuello), con una gran depresión laterodorsalmente a este cuello más corto que el de la costilla 1, y comprimido anteroposteriormente. Capítulo bien desarrollado. En vista ventral presenta su superficie cóncava con sus márgenes suavemente redondeados. No se ha preservado su extremo distal.

En las costillas más posteriores el cuello de las mismas va disminuyendo de tamaño al punto de desaparecer. Los capítulos son redondeados y van disminuyendo de tamaño hasta verse solamente una pequeña cicatriz de los mismos en las costillas más posteriores quedando sólo el tubérculo que articula con la diapófisis. En general, las costillas poseen una mayor curvatura en cercanías de la articulación con la vértebra, disminuyendo suavemente hasta ser casi rectos cerca del extremo distal. Las costillas sin embargo carecen de sus extremos distales. Las primeras costillas (las que poseen tubérculo y capítulo) mantienen constante su grosor a lo largo de todo el elemento, disminuyendo levemente hacia el sector distal. En cambio, las costillas que poseen sólo el tubérculo, presentan un afinamiento más marcado hacia su sector distal con una compresión dorsoventral.



Fig. 25. Costillas de *Notocetus vanbenedeni*. 1-Costilla 1; 2-Costilla 2; 3- Costilla 3. Escala = 10 cm.

Tabla 4: Medidas de las vértebras cervicales (en mm). VC=vértebra cervical

Medidas	VC 1	VC 2	VC 3	VC 4	VC 5	VC 6	VC 7
Largo anteroposterior del cuerpo vertebral	----	52,10	24,35	25,75	27,66	29,88	34,69
Alto dorsoventral de la cara anterior del cuerpo vertebral	71,48	38	39,84	----	----	----	36,42*
Alto dorsoventral de la cara posterior del cuerpo vertebral	----	34,45	39,59	----	35,54	----	39,12
Ancho transversal máximo de la cara anterior del cuerpo vertebral	88	78	38,2	----	39,54	39,82	----
Ancho transversal máximo de la cara posterior del cuerpo vertebral	82	34,47	----	40,88	39,22	43,2	----
Largo anteroposterior del proceso espinal a nivel de la base	24,12	27,20	----	----	----	----	----
Largo anteroposterior de la prezigapofisis	----	----	----	----	----	----	----
Ancho de la diapofisis izq. a nivel de la constricción de la base	34,77	----	16,31	16,7	17,3	24,31	16,92
Altura dorsoventral proceso odontoide	----	21,75	----	----	----	----	----
Largo anteroposterior de diapofisis a nivel de la faceta de articulación de la costilla	----	----	----	----	----	----	----
Ancho transversal máximo del canal neural	36	38,3	----	----	----	----	----
Alto máximo cara posterior del canal neural	51,74	38,03	----	----	----	----	----



 Desdel margen anterodorsal de la cara articular hasta la parte inferior de la cara anterior del cuerpo.
 Medido a nivel de la base inferior del mismo (desde el proceso odontoide hasta la hipopofisis)

Tabla 5: Medidas de las vértebras torácicas (en mm). VT=vértebra torácica

Medidas	VT 1	VT 2	VT 3	VT 4	VT 5	VT 8	VT 9	VT10	VT11
Largo anteroposterior del cuerpo vertebral	38,13	38,14	39,01	38,54	43,27	49,45	50,54	60,13	61,57
Alto dorsoventral de la cara anterior del cuerpo vertebral	37,49	----	40,51*	----	36	35,7	38,09	42,16	----
Alto dorsoventral de la cara posterior del cuerpo vertebral	----	42,6	----	36,48	36,26	37,07	----	43,24	----
Ancho transversal máximo de la cara anterior del cuerpo vertebral	----	----	----	----	45,85	----	----	----	----
Ancho transversal máximo de la cara posterior del cuerpo vertebral	----	----	----	----	48,31	----	----	----	----
Largo anteroposterior del proceso espinal a nivel de la base	29,7	----	----	----	40,47	----	----	56,7	----
Largo anteroposterior de la prezigapofisis	----	----	----	----	----	----	----	----	----
Ancho de la diapofisis a nivel de la constricción de la base	19,7	19,8	19,47	13,22	19,42	----	26,81	----	32,93
Altura dorsoventral proceso odontoide	----	----	----	----	----	----	----	----	----
Largo anteroposterior de diapofisis a nivel de la faceta de articulación de la costilla	22,79	22,71	23,27	22,9	24,73	----	----	----	----
Ancho transversal máximo del canal neural	----	----	----	----	----	----	----	----	----
Alto cara posterior del canal neural	----	----	----	----	----	----	----	----	----

Tabla 6: Medidas de las vértebras lumbares (en mm). VL=vértebra lumbar

Medidas	VL 1	VL 2	VL 3	VL 4	VL 5	VL 6
Largo anteroposterior del cuerpo vertebral	66,51	71,1	69,36	72,64	72,59	76,78
Alto dorsoventral de la cara anterior del cuerpo vertebral	----	49,27	50,42	----	----	53,1
Alto dorsoventral de la cara posterior del cuerpo vertebral	----	----	----	----	----	51,05
Ancho transversal máximo de la cara anterior del cuerpo vertebral	----	----	----	----	----	52,13
Ancho transversal máximo de la cara posterior del cuerpo vertebral	----	----	----	----	----	50,92
Largo anteroposterior del proceso espinal a nivel de la base	----	64,07	----	----	----	----
Largo anteroposterior de la prezigapofisis	35,63	----	----	39,5	----	----
Ancho de la diapofisis a nivel de la constricción de la base	38,46	45,52	46,63	49,57	50,07	52
Altura dorsoventral proceso odontoide	----	43,08	45,15	45,6	47,43	47,8
Largo anteroposterior de diapofisis a nivel de la faceta de articulación de la costilla	----	----	----	----	----	----
Ancho transversal máximo canal neural	----	----	----	----	----	----
Alto cara posterior del canal neural	----	----	----	----	----	----

Capítulo V

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

En la primera descripción de *Notocetus vanbenedeni*, llevada a cabo por Moreno (1892), se hace una comparación entre *Notocetus vanbenedeni*, *Pontoporia*, *Inia* y *Squalodon*. Seguidos a esta primera descripción, Ameghino (1894) y Lydekker (1894) se refieren a *N. vanbenedeni* como un Platanistidae. True (1910a) relacionó a *N. vanbenedeni* con los Squalodontidae aclarando que podía tener relación con los zifidos. Dal Piaz (1926) crea la familia Squalodelphidae en la cual incluye al género *Squalodelphis* y *Argyrodelphis* (= *Notocetus*). Este autor también propone una afinidad entre las familias Squalodelphidae y Squalodontidae. Paralelamente a los estudios de Dal Piaz, Cabrera (1926), Kellogg (1928) y Simpson (1945) incluyen a *Notocetus vanbenedeni* en la familia Ziphiidae. Posteriormente, Dechaseaux (1961) y Mead (1975), aceptaron la asignación de *N. vanbenedeni* a Ziphiidae.

En los estudios filogenéticos más recientes se encuentra que, como en el caso de Muizon (1987), relaciona a *N. vanbenedeni* junto con especies de la familia Squalodelphidae, la cual, junto a las familias Squalodontidae y Platanistidae, constituyen la superfamilia Platanistoidea (Fig. 26). Fordyce (1994), obtiene los mismos resultados que de Muizon, es decir, que encuentra a *N. vanbenedeni* en una posición cercana a *Platanista*. Contrariamente, Geisler y Sanders (2003) obtienen en sus árboles más parsimoniosos a *N. vanbenedeni* en una posición más basal junto a *Squalodon*, *Prosqualodon*, más cercanos a la familia Ziphiidae que a la superfamilia Platanistoidea, a la que ubican en una posición más derivada (Fig. 26). Posteriormente, Lambert (2005), ubica a *Notocetus vanbenedeni* dentro de Platanistoidea, como había sido propuesto por de Muizon (1987).

El análisis cladístico fue llevado a cabo con el programa TNT v.1.1 (Goloboff *et al.*, 2008a, b). La matriz utilizada se basó en el dataset de Lambert (2005), agregándole 30 caracteres de la matriz de Geisler y Sanders (2003), 2 caracteres de la de Messenger y McGuire (1998), 1 carácter de la de Bianucci y Landini (2006) y 1 carácter del estudio de Muizon (1987). La matriz posee 80 caracteres morfológicos (descripción de los caracteres, ver apéndice I), de los cuales 12 de ellos son ordenados. Los caracteres multiestados fueron ordenados de manera que los estados adyacentes al mismo fueran los más parecidos (por ejemplo, el estado 1 es más similar a los estados 0 y 2). Cabe destacar que éstos no fueron ordenados en base a supuestos sobre el orden de serie de transformación del proceso evolutivo sino por grados progresivos de similitud o la presencia de homologías anidadas.

El análisis incluye 23 taxones (ver listado de taxones en el apéndice II), de los cuales 15 corresponden a la matriz de Lambert (2005), 7 corresponden a la matriz de Geisler y Sanders (2003) y 1 fue codificado para este análisis (*Simocetus rayi*) (Fordyce, 2002). Seis de los siete taxones agregados a la matriz de Lambert 2005 fueron codificados por un estudio inédito de Bueno (Bueno com. pers.).

Se realizó una búsqueda heurística con 1000 réplicas de árboles de Wagner (usando secuencias de adición aleatorias) seguido por TBR (guardando 10 árboles por réplica) para encontrar los árboles más parsimoniosos. Se realizaron dos análisis de soporte, Jackknife (Farris *et al.*, 1996) y Bremer (Bremer, 1994). El primero se llevó a cabo utilizando una probabilidad de eliminación del 36 por ciento. En el caso del soporte de Bremer se ejecutó el script BREMER.RUN distribuido con TNT que busca automáticamente los grupos soportados en árboles subóptimos (Goloboff *et al.*, 2008a),

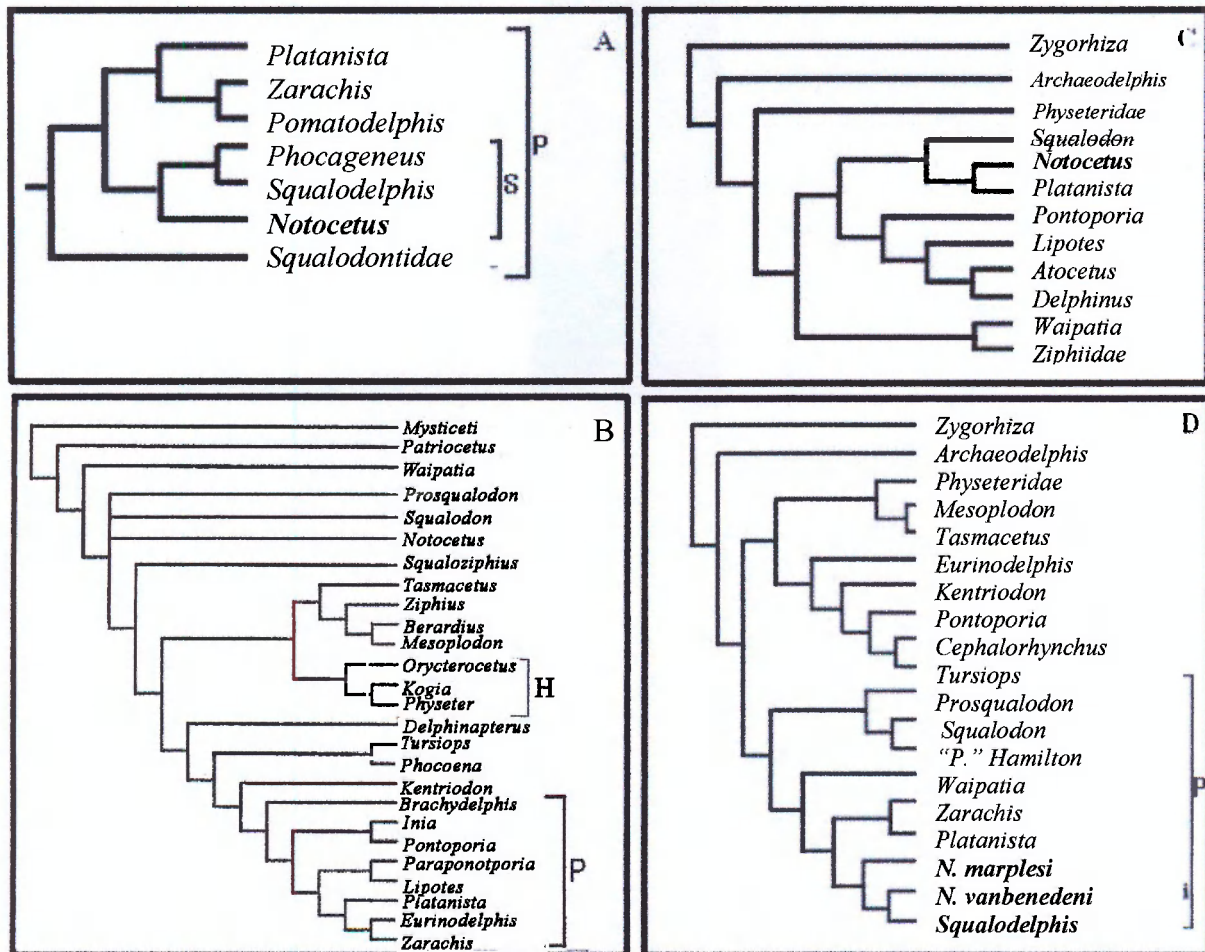


Fig. 26. Hipotesis filogeneticas alternativas del grupo Odontoceti. A) de de Muizon, (1987). B) Geisler y Sanders, (2003). C) Lambert, (2005). D) Fordyce, (1994). Abreviaturas de los taxones: H, Physeteridae; P, Platanistoidea; S, Squalodelphinidae (Squalodelphidae); Z, Ziphiidae.

Resultado

Como resultado de la búsqueda heurística se obtuvo un solo árbol como más parsimonioso con 240 pasos, con un CI de 0,450 y un RI de 0,595.

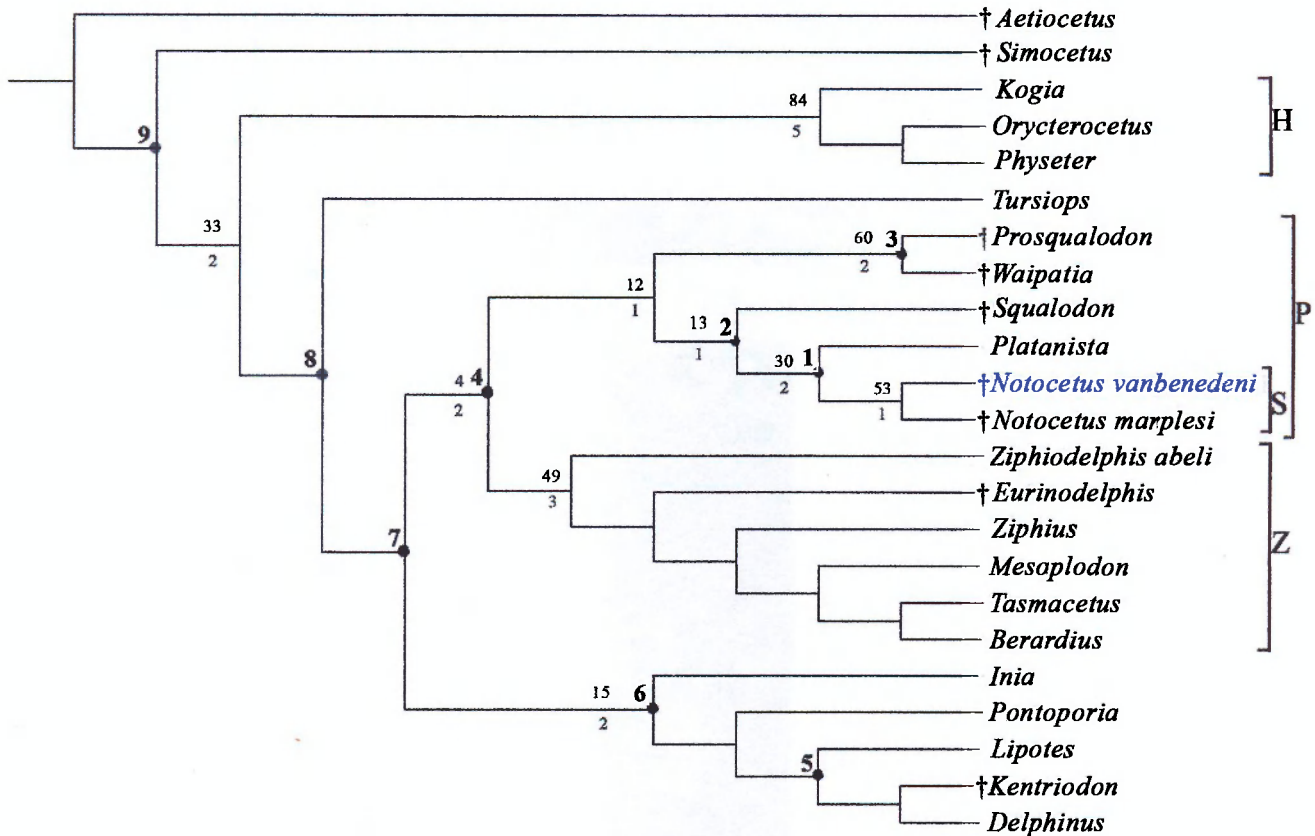


Fig. 26: Árbol más parsimonioso resultante del análisis filogenético mostrando la posición de *Notocetus vanbenedeni* y sus relaciones. Los números en negrita corresponden al número de nodo. Los números sobre la parte superior del nodo corresponde al soporte de Jackknife y, por debajo del nodo, al soporte de Bremer. Abreviaturas de los taxones: H, Physeteridae; P, Platanistoidea; S, Squalodelphinidae (Squalodelphidae); Z, Ziphiidae. † = taxón extinto

- Superfamilia Platanistoidea

El género *Notocetus* se encuentra formando un clado formado por las especie *N. marplei* y *N. vanbenedeni*, anidado dentro de la superfamilia Platanistoidea (asemejándose a la posición obtenida por Fordyce (1994) y de de Muizon (1987)). El clado de las dos especies del género *Notocetus* posee un soporte de Jackknife de 53 y un soporte de Bremer de 1. En árboles de solo 1 paso más, el género no se recupera como monofilético. En la descripción original de *Notocetus marplei*, la especie fue denominada *Prosqualodon marplei* (Dickson, 1964) debido a las similitudes que se encontró con *Prosqualodon*. Árboles con 243 pasos recuperan a *N. marplei* como taxón hermano de *Prosqualodon*. La sinapomorfia que agrupa a las especies del genero *Notocetus* es: la unión de las premaxilas cerrando el canal mesorostral (al menos en su parte posterior) (carácter 3). Este carácter posee una convergencia ya que el clado formado por

Mesoplodon + *Berardius* + *Tasmacetus*, y los taxones *Delphinus* y *Pontoporia*, muestran el mismo estado derivado encontrado para el género *Notocetus*. Los caracteres: curvatura y alargamiento en sentido antero-dorsal del borde postero-medial del maxilar a lo largo del vértice elevado (carácter 11); nivel anterior alcanzado por las fosas del seno pterigoideo (carácter 24); largo del proceso anterior del periótico (carácter 32); esquina anteromedial angular del pars cochlearis (carácter 46); presencia del borde articular del periótico (carácter 48), presencia del surco lateral en el timpánico (carácter 51); 11 vértebras torácicas con articulación capitular (carácter 75); son sinapomorfias ambiguas del clado formado por el género *Notocetus*, no pudiéndose determinar si el cambio de estado de los caracteres ocurrió en el ancestro de *N. marplei* y *N. vanbenedeni*, o si son autapomorfias de este último, debido a que no se posee la información necesaria para codificar estos caracteres para la especie *Notocetus marplei*, siendo el caso contrario el del carácter 11, ya que se posee la información para *N. marplei* y no para *N. vanbenedeni*. Este carácter, a su vez, está presente en zífidos, por lo que es un carácter que también muestra una instancia de homoplasia.

Como autapomorfia no ambigua de *Notocetus vanbenedeni* sólo se obtuvo el carácter número ocho (8): elevación dorsal de los nasales en un nivel mayor que los frontales. Analizando la historia evolutiva del mismo, se encuentran convergencias ya que está presente también en *Delphinus* y en los zífidos (a excepción de *Mesoplodon*), razón por la cual, *N. vanbenedeni*, pudo haber sido considerado por muchos autores como un zífido. Este carácter también ha sido encontrado como una autapomorfia de *Notocetus* por Lambert (2005). Una de las hipótesis planteada por Geisler y Sanders (2003) sobre la posición de *Notocetus vanbenedeni*, es ubicarlo en una posición más basal junto a la familia Waiipatidae y Squalodontidae, no formando parte de la superfamilia Platanistoidea; árboles con 246 pasos (6 pasos extras) ubican al clado Platanistoidea en una posición más basal, es decir, teniendo a *Simocetus* como taxón hermano y, clados con 250 pasos o más, ubican a las familias Squalodelphidae, Squalodontidae y Waiipatidae en esa posición pero separados de la familia Platanistidae. Estas hipótesis son marcadamente subóptimas y por ende se rechazan dichas posiciones más basales previamente propuestas por Geisler y Sanders (2003) en base a la evidencia analizada.

Como taxón hermano de la familia Squalodelphinidae se encuentra *Platanista*, siendo éste el mismo resultado encontrado por de Muizon (1987) y Fordyce (1994). Las sinapomorfias del nodo 1 son cuatro: foramen maxilar posterior (infraorbital) colocado posteromedialmente, cerca de la bifurcación en la parte posterior de la premaxila (carácter 12); profunda excavación dorsal de la fosa del seno pterigoideo, al nivel del foramen oval en el basicráneo (carácter 25);

borde anterior del proceso anterior en vista lateral llega en forma de punta fina (carácter 34); apertura endocraneal del canal facial lateral al tracto *spiralis foraminosus* (carácter 43).

Como grupo hermano de los taxones del nodo 1 se encuentra *Squalodon*. Las sinapomorfias del nodo 2 son cuatro: vómeres no expuestos entre los maxilares en el paladar (16); contacto anterior presente entre pterigoideos y maxilar (22); espina anterior del timpánico fuertemente individualizada (55); surco medial del timpánico rectilíneo, largo y profundo llegando por lo menos a la base de la espina anterior (57). Este clado, también fue obtenido en el análisis llevado a cabo por Lambert (2005), siendo los caracteres 22, 55 y 57 sinapomorfias para el mismo clado recuperado este autor.

Como grupo hermano del clado 2 se encuentra el clado de *Prosqualodon* + *Waipatia* (nodo 3). Las sinapomorfias de este nodo son dos: largo del proceso anterior del periótico casi de la misma longitud del pars cochlearis, longitud entre 100 y 134% de la longitud promontorial (carácter 32); proceso anterior del periótico engrosado transversalmente por ampliar las superficies externas e internas a un punto más allá de la base de la proceso (carácter 36). Este resultado ubica a *Waipatia* en una posición diferente a la encontrada por Fordyce (1994), quien lo posiciona como taxón hermano de la familia Platanistidae.

Según de Muizon (1987), la familia Squalodontidae estaría compuesta por: *Squalodon*, *Prosqualodon*, *Eosqualodon*, *Kellogia*, *Microcetus*, *Neosqualodon*, *Parasqualodon*, *Phoerberodon*, entre otros, pero posteriormente, de Muizon (1994) propone a *Prosqualodon* como grupo hermano del resto de los platanistoideos. En el árbol más parsimonioso encontrado en este análisis y como fue mencionado anteriormente, a *Prosqualodon* se lo encuentra más relacionado a *Waipatia* (familia Waipatiidae) que a *Squalodon*, como clado hermano del resto de los platanistoideos, reforzando la hipótesis de de Muizon (1994), aunque en su hipótesis no figura el taxón *Waipatia*. Este clado posee un soporte de Jackknife de 60, y de Bremer de 2. Árboles con 241 pasos, todavía salvan al clado formado por *Prosqualodon* + *Waipatia*, y árboles con 243 pasos o más, ubican a *Prosqualodon* dentro de la familia Squalodontidae. En el análisis de Lambert (2005) *Waipatia* se encuentra más cercanamente relacionado a los zífidos que a los géneros mencionados anteriormente.

Como sinapomorfias de la superfamilia Platanistoidea se encuentran los siguientes cuatro caracteres: área del receso timpanoescamoso en el escamoso medialmente continua con la superficie glenoidea (carácter 28); borde articular del periótico presenta una forma sigmoidal lateralmente alargado (carácter 48); acromion localizado en el borde anterior de la escápula, sin fosa supraespinosa (carácter 70); proceso coracoides ausente (carácter 71). El estado del carácter 28 para esta superfamilia, se muestra como una reversión, ya que el mismo se observa en los

odontocetos más basales y en la superfamilia Physeteroidea. Los últimos dos caracteres (70 y 71) rescatados como sinapomorfias para esta superfamilia son los que para de Muizon (1987) son diagnósticos de Platanistoidea, ya que en la historia evolutiva del carácter sólo se presenta ese estado en los miembros de esta superfamilia. Se ha visto que sólo *Inia* posee el mismo estado del carácter 70 que los taxones que conforman Platanistoidea. Cozzuol y Humbert-Lan (1989) sólo han encontrado una excepción ya que muestran la existencia de una fosa supraespinosa y la evidencia de la presencia del proceso coracoides en *Phoberodon*, que ha sido referido a los squalodontidos. Platanistoidea posee un soporte de Jackknifing de 12 y un soporte de Bremer de 1 indicando un bajo soporte del clado.

- Familia Ziphiidae

Entre otros resultados, se obtuvo a la familia Ziphiidae como monofilética, con un soporte moderado (soporte de Bremer de 3 y de Jackknife de 47), la cual, en este trabajo, se encuentra formado por *Ziphiodelphis abeli* + *Eurhinodelphis* + *Ziphius* + *Berardius* + *Mesoplodon* + *Tasmacetus*. Este clado se encuentra soportado por seis sinapomorfias: ápice del rostro constituido solo por la premaxila, o en más del 10 por ciento de su longitud total, y careciendo de alvéolos (carácter 1); sutura rostral entre el premaxilar y el maxilar profundamente acanalado (carácter 2); cresta premaxilar transversal (carácter 7); elevación dorsal de los nasales en un nivel mayor que los frontales (carácter 8); margen posterior del maxilar va posteriormente mucho más atrás del margen dorsomedial del supraoccipital (carácter 13); proceso hamular del pterigoideo muy ampliado ventro-posteriormente, yendo más allá del nivel del margen ventral del basicraneo (carácter 26). En el caso del carácter 1, la condición primitiva es dientes premaxilares relativamente largos (como en mamíferos terrestres ancestrales) como se ve en arqueocetos y formas externas a Ziphiidae como *Squalodon* y *Waipatia* (Lambert, 2005). Entre los grupos externos a Ziphiidae, como los physeteridos, *Orycterocetus* conserva los dientes premaxilares pero no *Physeter*. Dentro de los zífidos, *Eurhinodelphis cocheteuxi* tiene el premaxilar muy alargado y edentado, una condición presente en *Messapicetus* (zífido del Mioceno superior, de Italia) y *Tasmacetus* (Lambert, 2005). En *Mesoplodon* y *Ziphius*, la premaxila, es relativamente más corta que en los géneros anteriores, pero está claro que es siempre más largo que el maxilar superior y no tienen alvéolos (Lambert, 2005). En los taxones del nodo 6 y *Tursiops*, las premaxilas, son a veces un poco más largas que los maxilares, pero tienen alvéolos (Lambert, 2005). *Simocetus rayi*, curiosamente, carece de dientes premaxilares (Fordyce, 2002).

- *Nodo 4*

En este análisis se encontró a Platanistoidea y Ziphiidae como grupos hermanos (nodo 4), aunque con un soporte de Jackknife de 4 y un Bremer de 2, lo que indica un muy bajo soporte. Las sinapomorfias de este nodo son siete: premaxila alcanzando dorsalmente el mismo nivel que los frontales (carácter 5); huesos jugal y lacrimal no fusionados (carácter 18); cara bular anterior del periótico de aspecto deprimido con ranura longitudinal (carácter 35); presencia de un engrosamiento de la base del proceso anterior del periótico en su cara dorsal, anterior a una zona deprimida de la región dorsal frente a la *pars cochlearis* (carácter 37); articulación del proceso anterior del periótico al labio exterior (= processus tubario) del timpánico en contacto con el borde engrosado del labio externo del timpánico adicional a un contacto con el huesecillo accesorio (carácter 39); los bordes dorsal y ventral del Involucro convergen anteriormente en vista medial (carácter 52); involucro portando un surco transversal prominente en la superficie dorsal que lo divide en una parte posterior más grueso y una parte anterior delgada (carácter 54).

- *Nodo 6*

Como clado hermano a los anteriores, se encuentra el clado formado por *Inia* + *Pontoporia* + *Lipotes* + *Delphinus* + *Kentriodon* (nodo 6), clado que junto a *Tursiops* de Muizon (1988a) denomina como Delphinida. En este estudio no se recupera a Delphina como monofilético debido a la posición basal de *Tursiops*, o alternativamente este último taxón no debe considerarse como un Delphina.

Las sinapomorfias de este nodo son tres: Alto de la lámina lateral del palatino al llegar posteriormente a por lo menos el nivel de las coanas (carácter 27); sínfisis mandibular fusionada (carácter 64) y, borde lateral del proceso transversal de las vértebras lumbares con un ángulo anteromedial de 45° o más, relacionada al plano parasagital (carácter 77).

A diferencia de los resultados obtenidos en diferentes análisis morfológicos o moleculares por de Muizon (1988a, 1991), Messenger y McGuire (1998), Yang y Zhou (1999), Hamilton *et al.* (2001), *Inia* se encuentra en una posición más basal que *Pontoporia*, y a su vez, este último, más basal que *Lipotes*. El soporte de Bremer para el nodo 6 es de 1. Solamente en el análisis de Lambert (2005), *Pontoporia* se ubica en una posición más basal que *Lipotes*, pero no se encuentra *Inia* dentro del análisis y, en el análisis de Geisler y Sanders (2003), *Inia* y *Pontoporia* se encuentran formando un clado más basal que el clado que contiene a *Lipotes*. En este análisis, los caracteres que agrupan a *Lipotes* con *Delphinus* y *Kentriodon* (nodo 5) son dos: nivel anterior alcanzado por las fosas del seno pterigoideo pasando claramente más allá del

nivel de las muescas anterórbitalas (carácter 24); acueducto coclear (perilinfático) mucho más grande que el foramen endolinfático, con el borde posterior angosto (carácter 45).

-Nodo 8

Las sinapomorfias de este nodo son dos: pterigoideoos excavado por delante de las coanas por los senos pterigoideoos paranasales, con una distiguida fosa anterior claramente limitada hacia delante por un borde redondo (carácter 23) y, receso timpanoescamoso en el escamoso más profundamente excavado con una pared separándolo de la fosa glenoidea en gran parte de su largo (carácter 28).

Por fuera de los clados mencionados anteriormente, se encuentra *Tursiops*, clara diferencia con Fordyce (1994) ya que lo ubica en una posición más derivada que *Pontoporia* y *Kentriodon*. De acuerdo a de Muizon (1988b), *Tursiops* forma parte de Delphinoidea (representada en este análisis por los taxones *Tursiops*, *Delphinus* y *Kentriodon*), por lo que en este análisis no se rescata como monofilético. Árboles con 245 pasos rescatan a *Tursiops* como Delphinoidea y árboles con 242 pasos o más lo posicionan dentro del nodo 6. Las sinapomorfias del nodo 7 son tres: apertura endocraneal del canal facial anterior al tracto *spiralis foraminosus* (carácter 43); espina anterior del tímpanico con una margen anterior en punta, pero sin un marcado engrosamiento (carácter 55); 7 vértebras torácicas con articulación capitular (carácter 75). En general, los soportes dentro del clado Delphina son bajos, ya que con árboles de 1 o 2 pasos más cambian las relaciones entre los taxones, necesitándose de un análisis más exhaustivo dentro del grupo.

- Familia Physeteridae

Al igual que en muchos análisis morfológico y moleculares, el clado Physeteridae fue recuperado como monofilético, siendo cuatro las sinapomorfias: premaxilar derecho más extendido posteriormente que el premaxilar izquierdo (carácter 6); presencia de la cuenca supracranial (carácter 9); el meato auditivo externo no se encuentra visible en vista lateral como un surco separando el proceso postglenoide y el proceso post-tímpanico (carácter 21); vértebras cervicales posteriores al atlas (de la segunda a la séptima) fusionadas (carácter 73). La presencia de la cuenca supracranial es un carácter clave de Physeteridae, ya que está relacionado con el desarrollo del órgano espermaceti y la pérdida de un nasal. Algo característico de los Physeteridos es que, contrariamente a la condición en otros odontocetos, no hay cavidades para la fosa anterior de los pterigoides (carácter 23). Esto podría ser una reversión por un crecimiento de los senos fuera de las fosas. Sin embargo, los pterigoides del physeterido del Mioceno

Orycterocetus ya son pequeños y aplanados anteriormente (Lambert, 2005). Este clado es el mejor soportado, teniendo un Bremer de 5 y un Jackknife de 84.

- *Nodo 9*

A *Simocetus* se lo recuperó como un odontoceto basal, al igual que en el cladograma obtenido por Fordyce (2002), se ubica en esta posición por poseer características especializadas como: premaxila desdentada y aplanada dorsoventralmente, rostro relativamente corto y ancho, y la zona anterior del rostro y mandíbula son marcadamente bajas.

Discusión

-*Codificación de caracteres post-craneanos para Notocetus vanbenedeni*

A esta matriz se le ha incorporado información inédita para *Notocetus vanbenedeni*. Entre ellas, se encuentra la codificación del 60% de los caracteres correspondientes al post-cráneo. El carácter número de vértebras torácicas con articulación capitular (carácter 75), muestra la existencia de una tendencia a que cada vez menos vértebras torácicas poseen la superficie de articulación para el capítulo de la costilla, con la excepción que en *Notocetus vanbenedeni*, todas las vértebras presentan una superficie para la articulación del capítulo, un estado más similar al que se encuentra en los taxones más basales (Fig. 27). En la codificación del resto de los caracteres post-craneanos, se encontró que *Notocetus vanbenedeni* posee características similares a los pocos taxones codificados para estos caracteres que pertenecen a la superfamilia Platanistoidea definida por de Muizon (1984). Si bien hoy no son caracteres que se utilicen comúnmente como determinantes para la agrupación de taxones (excepto en el caso de la superfamilia Platanistoidea), un mayor estudio de los mismos podría reforzar las hipótesis sobre las relaciones filogenéticas.

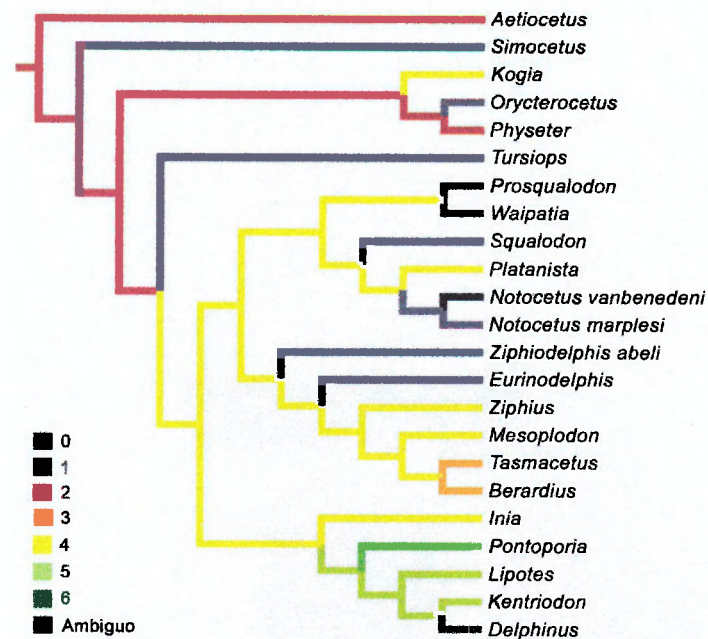


Fig. 27. Optimización del carácter 75. Número de vértebras torácicas con articulación capitular: 11 (0); 10 (1); 9 (2); 8 (3); 7 (4); 6 (5); 4-5 (6); 3 o menos (7).

-Optimización de caracteres

Superfamilia Platanistoidea

de Muizon (1984) redefine el grupo Platanistoidea incluyendo a *Platanista*, sus parientes extintos cercanos, Squalodelphidae y Squalodontidae. Para evitar confusiones, en el presente estudio se referirá como Platanistoidea a la topología propuesta por de Muizon (1984) y a la topología de Simpson (1945) como la hipótesis “delfines de río”.

En comparación con los estudios filogenéticos llevados a cabo por diferentes autores, el árbol más parsimonioso encontrado en este análisis difiere notablemente del obtenido por Geisler y Sanders (2003), principalmente sobre la ubicación que ocupa *Notocetus vanbenedeni* y sus relaciones. Al igual que Fordyce (1994), de Muizon (1987, 1991, 1994) y Lambert (2005), se encontró que *N. vanbenedeni* está más relacionado a *Platanista*. Geisler y Sanders (2003), encuentran a *Notocetus vanbenedeni* en una posición más basal, más relacionado a los zífidos y a un clado que se asemeja a la composición taxonómica de Platanistoidea tal como fue definido por Simpson (1945). Este autor originalmente definió a Platanistoidea como un grupo compuesto por *Platanista*, *Inia*, *Lipotes*, *Pontoporia* y “delfines de ríos” extintos excluyendo a *Squalodon* y *Prosqualodon* entre otros.

Como fue mencionado anteriormente, en este análisis se obtuvo que Platanistidae y Squalodelphidae se encuentran formando un clado soportado por cuatro sinapomorfias. Al igual

que Fordyce (1994), los caracteres 12 y 25 (descritos anteriormente) fueron dos de éstas. de Muizon (1994) considera que otros caracteres sinapomórficos para estos es que ambos presentan una fosa subcircular localizada dorsal al proceso espinal del escamoso (carácter 30) y un mecanismo de articulación suplementario con el escamoso en el borde lateral del periótico (carácter 48) (Fig 28). En el caso del carácter 30, en este análisis se optimiza como ambiguo debido a la presencia del estado 0 en *Squalodon* y el estado 1 en *Waipatia* (Fig. 28). Este carácter es sinapomorfía ambigua para la superfamilia Platanistoidea y es además convergente dado que está presente también en *Delphinus*. Debido a lo expuesto y a que fue observado también en odontocetos basales y en *Squalodon*, Geisler y Sanders (2003) no lo consideran como sinapomórfico. Sin embargo, de Muizon (1994) destaca que la fosa subcircular casi siempre posee numerosos forámenes, lo que implica una importante función en el suministro de sangre, como lo dice la hipótesis de Fordyce (1994). De manera que las fosas encontradas en ejemplares de *Squalodon* podrían ser homólogas a las encontradas en el clado *Platanista* + Squalodelphidae, ya que los forámenes están presentes pero son más grandes y menos numerosos, la fosa está ubicada en la misma posición y está asociada anteromedialmente con un similar foramen espinoso. Además, de Muizon (1994) considera que la fosa encontrada en *Delphinus* y *Kentriodon*, no es homóloga a la fosa subcircular ya que estaría relacionada con la presencia de un hiato craneal y al desarrollo del seno peribullar que tiende a excavar los huesos que rodean el periótico y el timpánico, y no con el sistema circulatorio como en Platanistoidea (de Muizon, 1994). En el caso del carácter 40, en este análisis se encontró que también está presente en toda la superfamilia Platanistoidea (exceptuando a *Prosqualodon*) en *Mesoplodon* y *Eurinodelphis*. En el caso de *Platanista* y Squalodelphidae, este borde articular se presenta como una estructura robusta como resultado de un importante incremento en el tamaño y espesor del surco anterior de la cresta anterior para el proceso espinoso del escamoso (de Muizon, 1994); en cambio en *Squalodon*, *Mesoplodon* y *Eurinodelphis* muestran un estado preliminar de desarrollo de la condición encontrada en Platanistidae y Squalodelphidae. Un aspecto importante es que se debería estudiar las variaciones intraespecíficas que existen entre los especímenes correspondientes a esos géneros ya que, por ejemplo, en el caso del género *Squalodon* esta característica no fue encontrada como una constante en todas las especies. Para resolver estas incongruencias debería realizarse un análisis en más taxones de odontocetos, ya que tal vez estos caracteres podrían sumarse como sinapomorfías para la superfamilia Platanistoidea (en el caso del carácter 30), y para el clado *Platanista* + Squalodelphinidae (en el caso del carácter 48) reforzándose así la hipótesis propuesta por de Muizon (1984) la cual fue recuperada en este análisis (Fig. 28). Fordyce (1994) encuentra que Platanistidae y Squalodelphidae también

comparten la característica de presentar una espina anterior fuertemente individualizada (estado 2 del carácter 55). En el presente análisis filogenético se encontró que *Squalodon* posee el mismo estado para ese carácter por lo que agruparía a la familia Squalodontidae, Squalodelphidae y Platanistidae. de Muizon (1994) considera que la adquisición de una fuerte espina anterior es una sinapomorfía del grupo Platanistoidea + Eurhinodelphidae + Delphinidae. Lambert (2005), al igual que en este análisis, considera que Delphinidae, Eurinodelphidae, *Waipatia* y *Prosqualodon* presentan un margen anterior en punta pero sin un marcado engrosamiento como el observado en el resto de los clados de Platanistoidea.

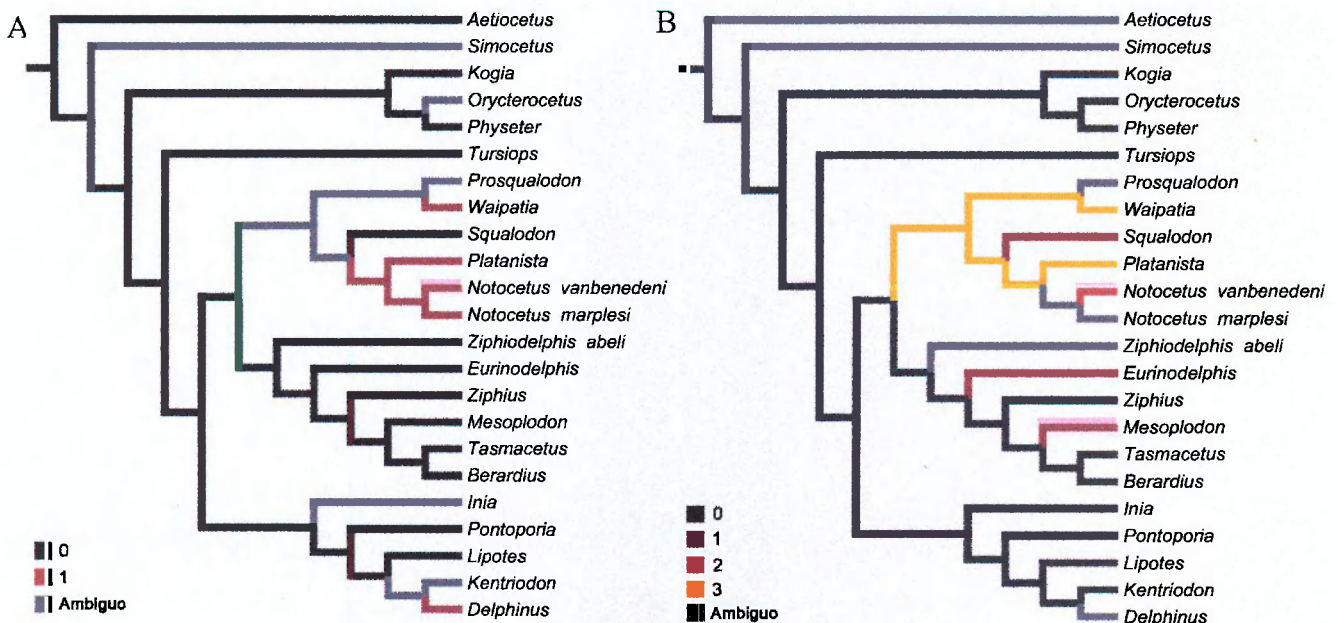


Fig. 28. Optimización de caracteres. A) carácter 30: profunda fosa subcircular dorsal al proceso espinoso del escamoso: ausente (0), presente (1). B) carácter 48: Borde articular del periótico: ausente (0); presente, pero pequeño, forma un reborde anterolateral a la superficie de articulación del proceso posterior del periótico y separados de ella por un surco, el canto se coloca en una cavidad correspondiente posterolateral y ligeramente dorsal al proceso espinoso del escamoso (1); presente, largo, orientado posterodorsalmente, y el extremo posterior interseca el margen dorsal del petroso, en vista lateral tiene forma sigmoidal (2), presentan forma sigmoidal y lateralmente alargado con un proceso en forma de gancho (3).

De los caracteres que soportan al clado Platanistoidea de Geisler y Sanders (2003) que se encuentran en todos los taxones son: sínfisis mandibular largo; sínfisis mandibular fusionados; 26 o más dientes superiores; 28 o más dientes inferiores. Tres de los caracteres anteriores no han sido incorporados a la matriz de este análisis, pero sí el carácter “sínfisis mandibular fusionadas” (carácter 64, Fig. 29), el cual muestra una convergencia ya que se encuentra presente en el clado Platanistoidea de Geisler y Sanders (2003) y en zifidos como *Eurinodelphis* y *Tasmacetus*. El resto de los caracteres no han sido incorporados debido a que no hay argumentos fuertes para presentarlos como caracteres con muchos estados y ordenados. Cabe destacar que se requieren

árboles con más de 10 pasos extras para recuperar al clado “delfines de río” definido por Simpson (1945).

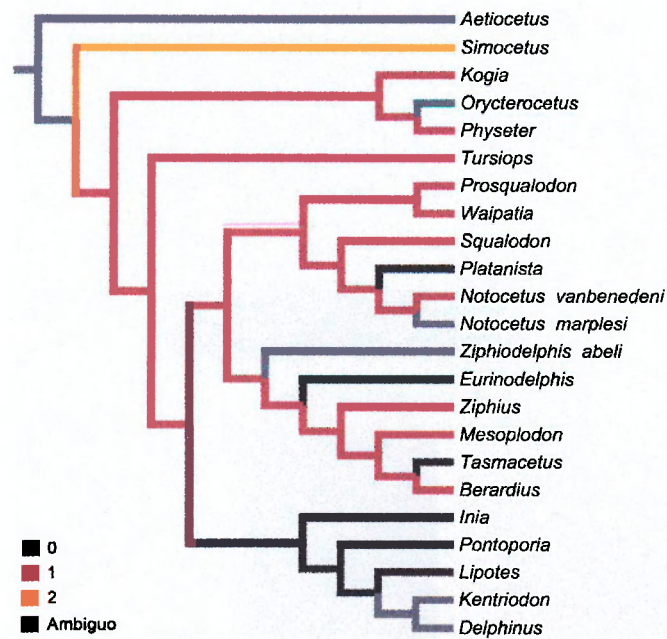


Fig. 29: Optimización del carácter 64, Sinfisis mandibular: fusionada (0); sutura, pero sin fusionar (1), no fusionada, conectados por ligamentos (2).

El análisis de este estudio corrobora dos de los caracteres considerados por de Muizon (1987) como diagnóstico para la superfamilia Platanistoidea: acromion localizado en el borde anterior de la escápula, sin fosa supraespinosa (carácter 70) y, proceso coracoides ausente (carácter 71) (Fig 30 A y B). Estos caracteres también han sido encontrados como sinapomorfías para esta superfamilia por de Muizon (1987, 1991, 1994), Fordyce (1994) y Lambert (2005).

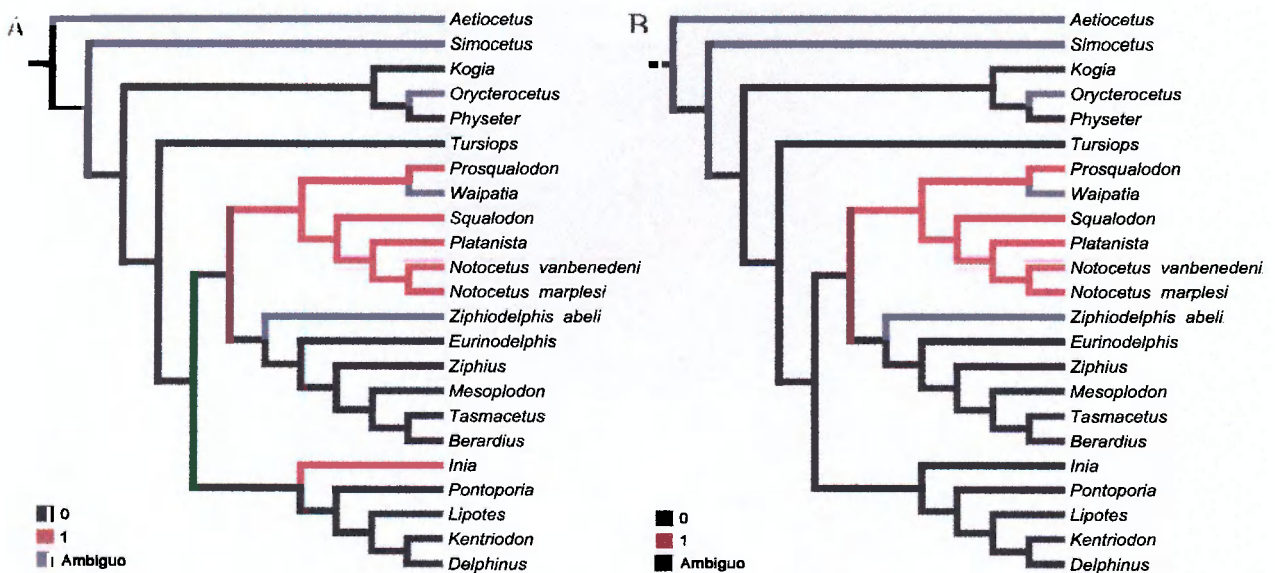


Fig. 30. Optimización de caracteres. A) carácter 70: acromion localizado en el borde anterior de la escápula, sin fosa supraespinosa: no (0), si (1). B) carácter 71: proceso coracoides: presente (0), ausente (1).

Familias Ziphiidae, Delphinidae y Physeteridae

Este análisis obtiene a la familia Ziphiidae como grupo hermano de la superfamilia Platanistoidea soportado por siete sinapomorfias mencionadas anteriormente. Esto difiere de estudios como el de Lambert (2005), quien encuentra a Platanistoidea como grupo hermano de Delphinida, o Fordyce (1994), quien encuentra relacionados como grupos hermanos a Ziphiidae y Physeteridae.

De los cuatro caracteres que Lambert (2005) menciona como sinapomorfias de Platanistoidea + Delphinid, el carácter ‘fosa del seno posterior’ (carácter 31) en este análisis se presenta como ambiguo debido a que está presente en *Tasmacetus*, en *Waipatia* se encuentra ausente y en *Prosqualodon*, como en otros casos, se encuentra como entrada faltante (Fig. 31 A). Además se encuentra como una convergencia de Delphinida, *Tasmacetus*, *Squalodon*, *Platanista* y el género *Notocetus*. El carácter “tamaño relativo del tubérculo y la cabeza articular del martillo, en vista posteromedial” considerado por Lambert (2005), en este estudio se sustituyó por el carácter 61 (tubérculo sin reducción o indistinguible) debido a que su codificación es más objetiva. Lambert (2005) considera que la presencia de un tubérculo que ocupe más de un tercio del largo del martillo es sinapomórfico de Delphinoidea + Platanistoidea, pero en este trabajo se encontró que también se encuentra un tubérculo desarrollado en *Eurinodelphis* y *Tursiops* los cuales no se encontraron anidados en ninguno de los dos grupos. Los otros dos caracteres, “lámina lateral del proceso hamular del pterigoideos” y “tamaño de la fosa temporal”, que Lambert (2005) considera como sinapomórficos, no fueron utilizados debido a la falta de una definición clara de las homologías representadas por algunos estados (e.g., lamina lateral “muy reducida”) o a la delimitación arbitraria de estados en caracteres que muestran variaciones continuas (e.g., tamaño de la fosa temporal mayor o menor al 60% del alto craneal).

Fordyce (1994) menciona dos caracteres como sinapomorfias del clado Ziphiidae + Physeteridae, de los cuales uno se utilizó en esta matriz: huesecillo accesorio del periótico ampliado y subesféricos (38). Fordyce (1994) utiliza en un mismo carácter el tamaño de los huesecillos y su fusión con el proceso anterior del periótico, no tomado en cuenta en este estudio ya que la fusión está presente en la mayoría de los odontocetos y es por lo tanto no informativo al nivel de este análisis (Fig. 32 A). Se ha considerado que el huesecillo accesorio de physeteridos es más grande que en cualquier otro odontoceto, incluyendo zífidos, por lo que todos lo odontocetos, excepto Physeteridae, presentan un huesecillo accesorio de pequeño a mediano tamaño (Lambert, 2005).

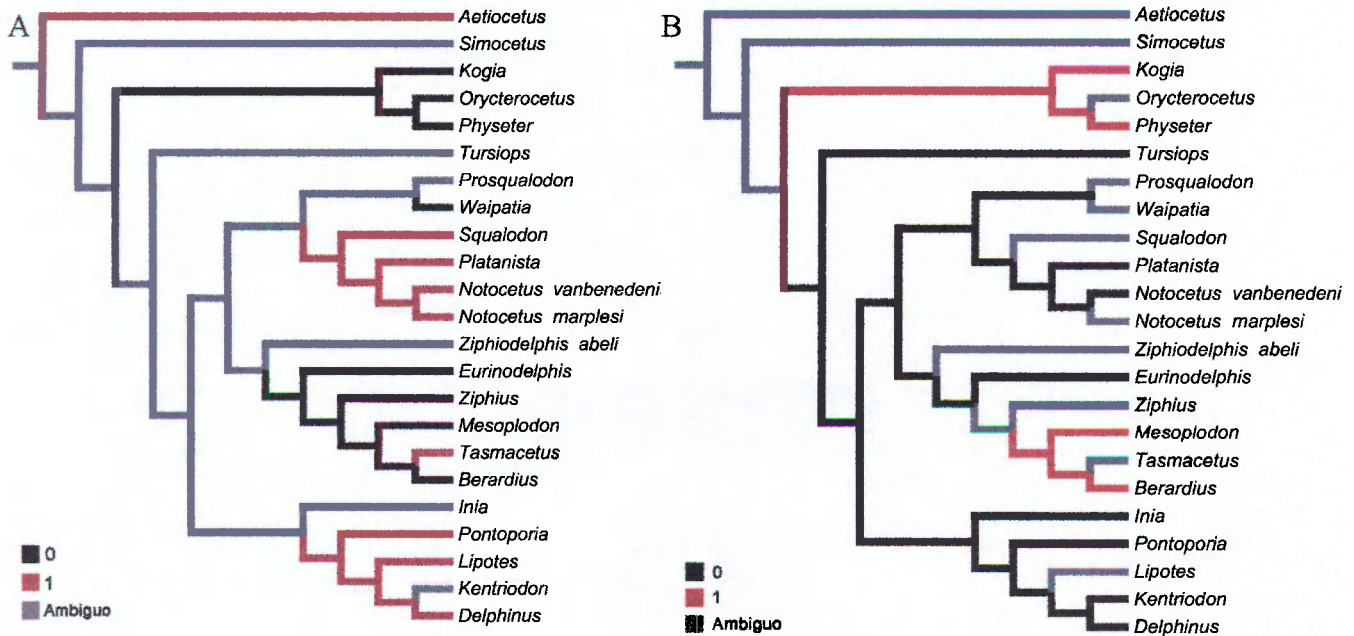


Fig. 31. Optimización de caracteres. A) carácter 31: fosa del seno posterior: ausente (0), presente (1). B) carácter 61: tubérculo del martillo: sin reducción (0); muy reducido, casi indistinguible de la cabeza articular (1).

El otro carácter considerado por Fordyce como sinapomórfico es el contacto sutural entre el proceso posterior del timpánico y el paraoccipital. En este trabajo se consideró la presencia o no de una articulación entre el timpánico y el escamoso (carácter 49), encontrándose la presencia de la misma solo en *Tursiops*, *Delphinus*, *Kentriodon* y *Pontoporia* pero no en fisetéridos (Fig. 32 B).

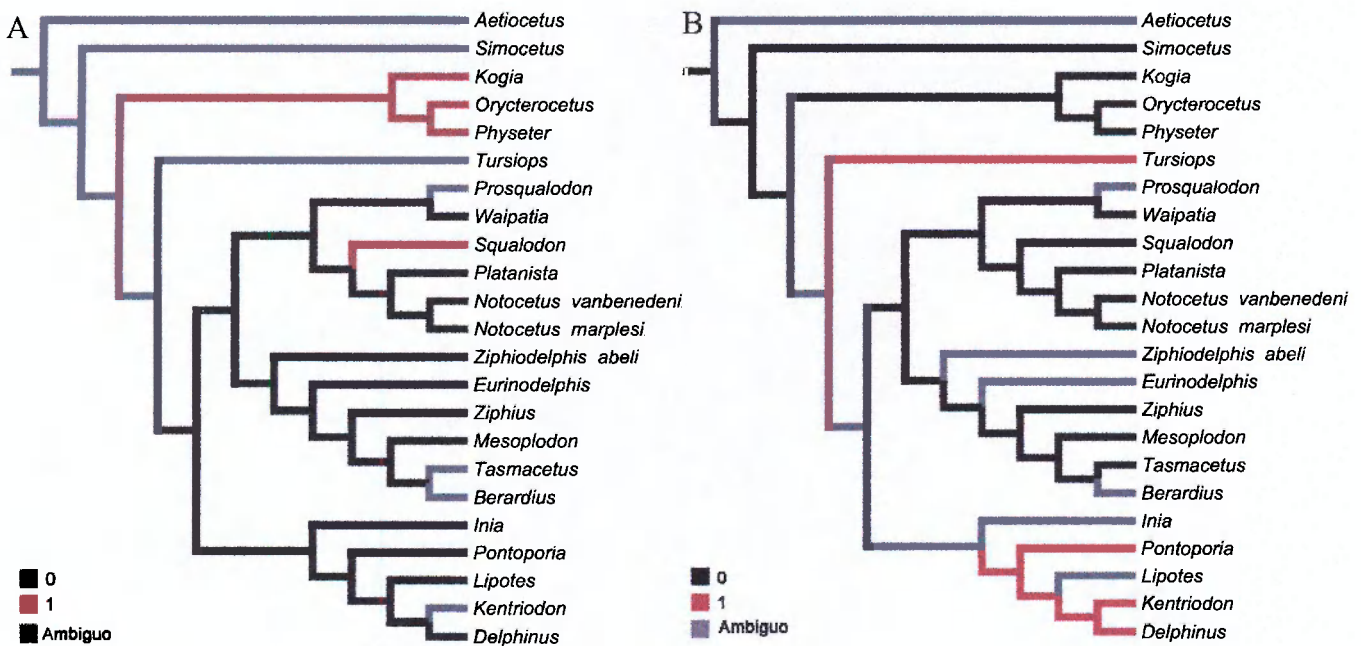


Fig. 32: Optimización de caracteres. A) carácter 38: Huesecillo accesorio del periótico: de pequeño a mediano (0), ampliado y subsféricos (1). B) carácter 49: articulación del timpánico con el escamoso: presente (0), ausente (1).

-Consideraciones biogeográficas

Además de las importantes sinapomorfias que comparten Platanistidae y Squalodelphidae, se puede hacer un análisis desde el punto de vista biogeográfico.

Fordyce (1994) identificó a los Squalodelfinidos como pertenecientes a la región de Nueva Zelanda. Esta familia y otras como dalpiazinidos, waipatiidos, squalodontidos son algunas de las presentes en las calizas fosilíferas del Valle Waitaki del este de la Isla del Sur (Fordyce, 2006). Además, se han identificado restos de squalodontidos y *Prosqualodon* en Australasia, como así también de este último en Patagonia. Con la presencia de estas familias en Nueva Zelanda y Australasia y con *Notocetus vanbenedeni* en la Patagonia Argentina indican una distribución temprana circum-Antártica para el grupo (Fordyce, 2006). En cambio, si consideramos a Platanistoidea según Simpson (1945), se encuentra que *Inia* y *Pontoporia* pertenecen a aguas y estratos Americanos, *Inia* en el Amazonas y río Orinoco y *Pontoporia* en aguas del estuario del Río de la Plata y las costas del océano Atlántico en Sudamérica, *Lipotes vexillifer*, representante de la familia Lipotidae en China, y *Platanista* se encuentra en los ríos del subcontinente Indio. Para conciliar esta última hipótesis con la distribución geográfica de los taxones se requiere postular muchas hipótesis ad hoc de eventos de dispersión o extinción, mientras que la hipótesis obtenida en este estudio es más congruente con la distribución geográfica de estas especies.

Los Platanistidae actuales son de agua dulce. Los Squalodelphidae son marinos, pertenecientes al Oligoceno tardío y al Mioceno temprano (Fig. 33). Haciendo un análisis desde la perspectiva invasión al medio dulceacuícola, según la hipótesis obtenida en este estudio, en algún momento de la evolución, un platanistido y el ancestro común del nodo 6 habría tenido que adaptar a un ambiente de agua dulce. En la hipótesis planteada por Geisler y Sanders (2003), también se debe suponer una invasión al medio dulceacuícola por parte de un platanistoideo, y como proponen, se puede suponer que el antepasado común más reciente de platanistoideos existentes es el que lo ha hecho, por lo que la hipótesis aquí planteada implica dos eventos independientes de conquista del medio dulceacuícola y la propuesta por Geisler y Sanders (2003) implica sólo un evento (Fig 33).

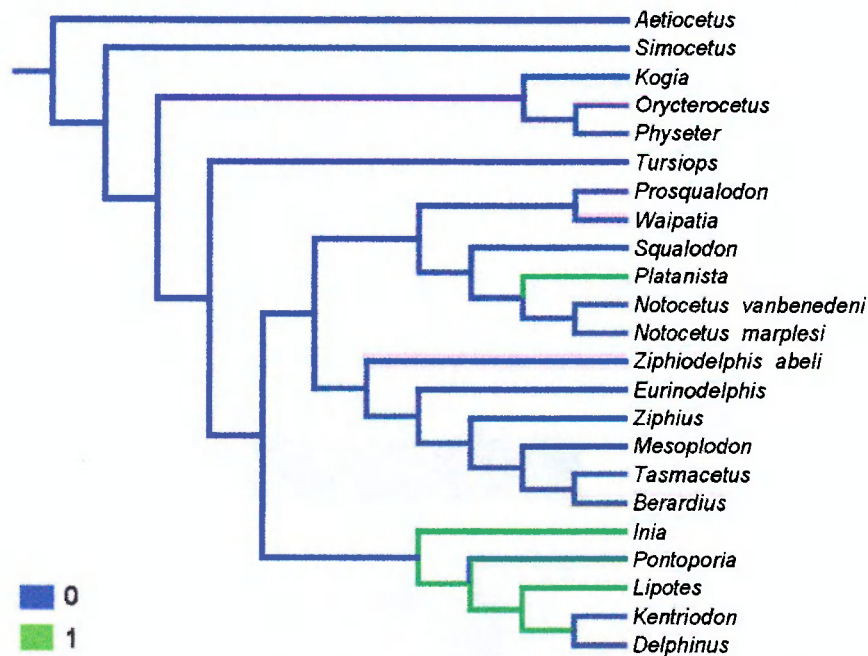


Fig. 33. Optimización del carácter correspondiente al medio en el que viven los cetáceos para el árbol más parsimonioso: estado 0 = de aguas marinas; estado 1 = de agua dulce.

-Estudios moleculares recientes

Los análisis moleculares más recientes muestran un consenso sobre la monofilia de Odontoceti (Arnason y Gullberg, 1964; Gatesy, 1998; Gatesy *et al.*, 1999; Nikaido *et al.*, 2001) (Fig. 34).

Los estudios moleculares de Gatesy *et al.* (1999), Cassens *et al.* (2000) y, Nikaido *et al.* (2001) encuentran a las familias Ziphiidae y Physeteridae como monofiléticas, ubicando a la última como la más basal de las familias de odontocetos existentes. También Cassens *et al.* (2000) y, Nikaido *et al.* (2001) encuentran que Inioidea (*Inia* + *Potoporia*) están más relacionados a Delphinoidea que a Ziphiidae, al igual que en el presente análisis. Cabe destacar que los resultados sobre la posición de Platanistidae en los análisis moleculares de Cassens *et al.* (2000), Nikaido *et al.* (2001) y Hamilton (*et al.* 2001) fueron más consistentes con los resultados del análisis morfológico llevado a cabo en este estudio que con los obtenidos por Geisler y Sanders (2003). Para los primeros autores, la familia Platanistidae está más relacionada a las familias Squalodelfidae, Waipatiidae, Squalodontidae, las cuales formarían la superfamilia Platanistoidea (*sensu* de Muizon) y no con Iniidae como proponen Geisler y Sanders (2003).

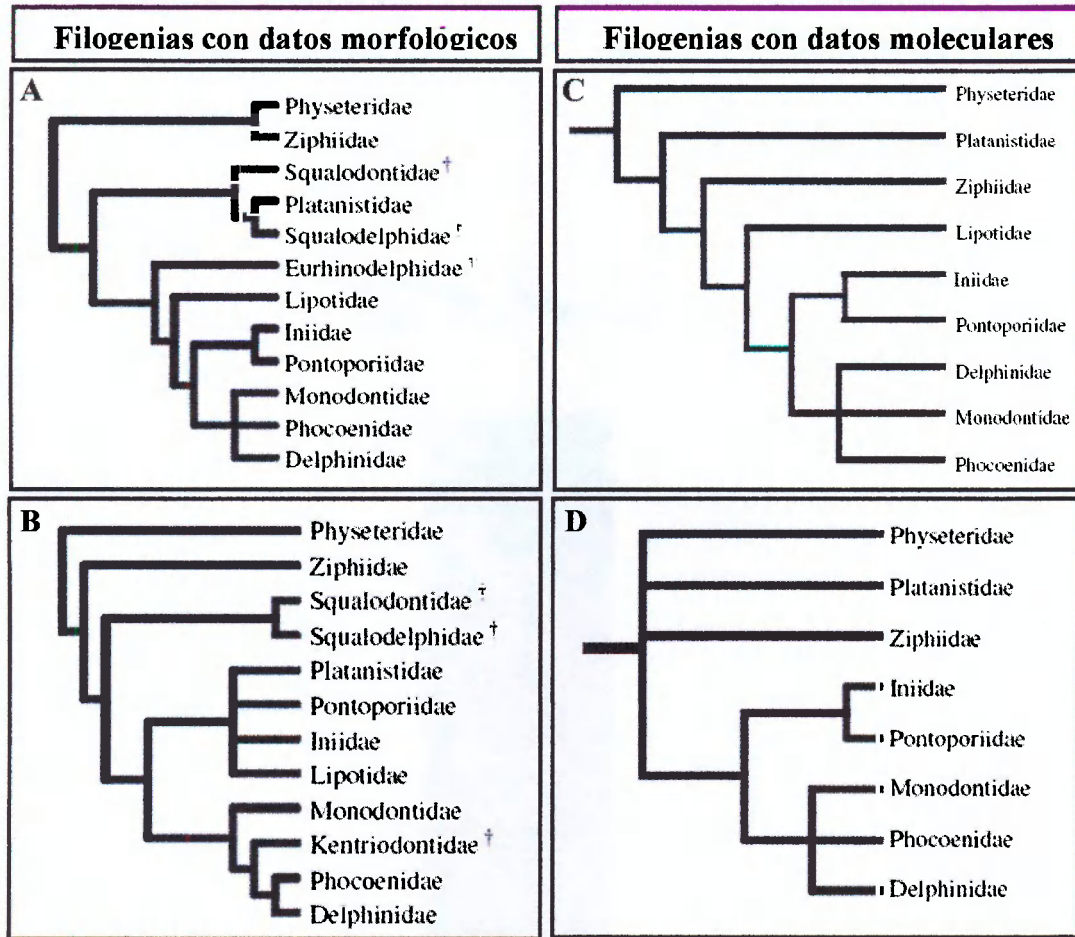


Fig. 34. Hipótesis filogenéticas obtenidas a partir de análisis moleculares y morfológicos. A) de Muizon (1991). B) Barnes (1990). C) Hamilton (2001). D) Arnason y Gullberg (1996).

Capítulo VI

CONCLUSIONES

El registro de mamíferos acuáticos fósiles es limitado como así también los estudios detallados sobre este grupo. Pese a esto, estos registros son relevantes desde el punto de vista evolutivo para comprender los orígenes y evolución temprana de este grupo de mamíferos.

Notocetus vanbenedeni, es un odontoceto del Mioceno inferior de la Patagonia del que se ha descrito, en forma general, la región craneana y algunas vértebras cervicales por Moreno (1892), True (1910a), Cabrera (1926), entre otros, siendo la primera descripción detallada la llevada a cabo por de Muizon (1987) sobre la región auditiva y la escápula. En este estudio se llevó a cabo la primera descripción detallada de la región ventral del cráneo junto a la de sus vértebras cervicales, torácicas, y las primeras lumbares.

En esta descripción se ha encontrado que *Notocetus vanbenedeni* presenta características diagnósticas que coinciden con las descriptas para el Holotipo de la especie y en los materiales descriptos por los autores mencionados anteriormente tales como la presencia de una esquina anteromedial angular del *pars cochlearis*, presencia del borde articular para una articulación suplementaria del periótico, presencia del surco lateral en el tímpanico, presencia de una fosa subcircular dorsal al proceso espinal del escamoso, desarrollo de una espina anterior y una muesca anterolateral en el tímpanico, cóndilos sobresalientes, presencia de apófisis oblicua en todas las vértebras torácicas para la articulación capitular de las costillas, todas las vértebras sin fusionar, entre otras.

Estas y otras estructuras encontradas en *N. vanbenedeni* lo relacionan más con la superfamilia Platanistoidea propuesta por de Muizon (1984, 1987, 1991, 1994) que con cualquier otro grupo de odontocetos. Según la hipótesis filogenética encontrada en este estudio, *Notocetus vanbenedeni* se ubica dentro de la familia Squalodelphinidae, la cual posee a *Platanista* como grupo hermano, pertenecientes a la superfamilia Platanistoidea. Este hipótesis no concuerda con las primeras propuestas, las cuales ubicaban a la especie dentro de la familia Ziphiidae, ni con la propuesta por Geisler y Sanders (2003) quienes encuentran a *Platanista* dentro del Platanistoidea descrito por Simpson (1945) y a *Notocetus vanbenedeni* en una posición más basal junto a las familia Waiipatidae, *Prosqualodon* y *Squalodon*.

Los caracteres encontrados como sinapomórficos para Squalodelphinidae + *Platanista* son:

-foramen maxilar posterior (infraorbital) colocado posteromedialmente, cerca de la bifurcación en la parte posterior de la premaxila;

- profunda excavación dorsal de la fosa del seno pterigoideo, al nivel del foramen oval en el basicraneo;
- borde anterior del proceso anterior en vista lateral llega en forma de punta fina;
- apertura endocraneal del canal facial lateral al tracto *spiralis foraminosus*.

Algunos de estos caracteres fueron encontrados como sinapomórficos por autores previos (e.g., Fordyce, 1994). Además, en este espécimen se observan las estructuras encontradas como sinapomorfias para este clado en trabajos de Muizon (1987, 1991, 1994) y Fordyce (1994) como lo son la presencia de una fosa subcircular dorsal al proceso espinal del escamoso, presencia de un borde articular accesorio en el periótico, dientes uniradentados y, desarrollo de una espina anterior en el timpánico.

El resultado del presente análisis posee implicancias biogeográficas dado que soportan la distribución circum-Antártica en el Oligoceno tardío-Mioceno temprano tanto de la familia Squalodelphidae como de la familia Platanistidae propuesta previamente por Fordyce (2006). En la historia evolutiva de odontocetos, dos de ellos (*Platanista* y un ancestro del clado formado por *Inia*, *Pontoporia* y *Lipotes*, entre otros) han tenido que adaptarse al medio dulce.

En la comparación entre los resultados obtenidos y los análisis moleculares más recientes se encuentra un resultado consistente en cuanto que *Platinista* no se encuentra realcionada cercanamente a los delfines de río vivientes (*Inia*, *Pontoporia* y *Lipotes*), lo cual contrasta con los resultados obtenidos por otros análisis cladísticos basados en morfología (e. g., Geisler y Sanders, 2003).

Sería importante que como futuro estudio se realice un análisis que incorpore más taxones extintos y existentes y, más caracteres morfológicos y moleculares, para poner a prueba más estrictamente las hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de este grupo de cetáceos.

BIBLIOGRAFÍA

Ameghino, F. (1894). Enumeration Synoptique des especes de mammiferes fossiles des formations Eocenes de Patagonie. Boletin de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba (Republica Argentina) 13:259-452.

Ameghino, F. (1906). Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. Anales del Museo de Historia Natural de Buenos Aires, 15:1-568.

Annalisa Berta, James L. Sumich, Kit M. Kovacs, Pieter Arend Folkens y Peter J. Adam (2006). Marine Mammals: Evolutionary Biology (Second Edition). Published by Academic Press, pp 547. ISBN 0120885522, 9780120885527.

Ardolino, A. A. (1981). El vulcanismo cenozoico del borde suroriental de la meseta de Somún Curá, provincia del Chubut. 8° Congreso Geológico Argentino (San Luis), Actas 3:7-23.

Arnason, U., y Gullberg, A. (1994). Relationship of baleen whales established by cytochrome b gene sequence comparison. Nature 367: 726–728.

Arnason, U. y Gullberg, A. (1996). Cytochrome *b* nucleotide sequences and the identification of five primary lineages of extant cetaceans. Molecular Biology and Evolution, 13:407-417.

Balcomb, K. C., III (1989). Baird's beaked whale *Berardius bairdii* Stejneger, 1883: Arnoux's beaked whale *Berardius arnuxii* Duvernoy, 1851. In: Handbook of Marine Mammals, Vol. 4, S.H. Ridgway and R. Harrison, eds., pp. 261–288, Academic Press, New York.

Barnes, L. G. (1990). The fossil record and evolutionary relationship of the genus *Tursiops*. In The bottlenose dolphin (ed. S. Leatherwood & R. Reeves), pp. 3-26. San Diego, CA: Academic Press.

Barnes, L. G., Kimura, M., Furusawa, H., y Sawamura, H. (1994). Classification and distribution of Oligocene Aetiocetidae (Mammalia; Cetacea; Mysticeti) from western North America and Japan. Island Arc 3: 392–431.

Bianucci, G. y 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.

Bremer, K. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics*. 10:295-304.

Brisson, M. J. (1762). *Regnum animale in classes IX. distributum, sive synopsis methodica sistens generalem animalium distributionem in classes IX, & duarum primarum classium, quadrupedum scilicet & cetaceorum, particularem divisionem in ordines, sectiones, genera & species. Cum brevi cujusque speciei descriptione, citationibus auctorum de iis tractantium, nominibus eis ab ipsis & nationibus impositis, nominibusque vulgaribus. Editio altera auctior.* - pp. [1-7], 1-296. Lugduni Batavorum. (Haak).

Cabrera, A. (1926). Cetáceos fósiles del museo de la Plata. *Revista del museo de La Plata, Buenos Aires*. Tomo XXIX, pág. 363-411.

Camacho, H. H. (1974). Bioestratigrafía de las formaciones marinas del Eoceno y Oligoceno de la Patagonia. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 26: 39-57.

Camacho H. H. (1979). Descripción de la Hoja 47h-48g, Bahía Camarones, Provincia de Chubut. *Boletín del Servicio Geológico Nacional* N° 153, Buenos Aires, pp. 1- 28.

Camacho, H. H. y Fernández, J. A. (1956). La transgresión Patagónica en la costa Atlántica, entre Comodoro Rivadavia y el curso inferior del Río Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 11:23-45.

Carroll, R. L., (1988). *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W.H. Freeman and company, New York,. Pp 698.

Cassens, I., Vicario, S., Waddell, V. G., Balchowsky, H., Van Belle, D., Ding, W., Fan, C., Lal Mohan, R. S., Simoes-Lopes, P. C., Bastida, R., Meyer, A., Stanhope, M. J. y Milinkovitch, M. C. (2000). Independent adaptation to riverine habitats allowed survival of ancient cetacean lineages. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 11343–11347.

Cortés, C. (1979). Estudio geológico de una zona ubicada al oeste de Pecaya, Distrito Bolívar, Estado Falcón. UCV-G. Inédito.

Cortés J. M. (1981). Estratigrafía cenozoica y estructura al oeste de la península de Valdés, Chubut. Consideraciones tectónicas y paleogeográficas. Asoc. Geol. Arg. Rev. Tomo XXXVI - Nº 4.

Cozzuol, M. y Humbert-Lan, G. (1989). Commentaries on the systematic position of the genus *Prosqualodon* Lydekker, 1893 and some comments on the Odontocete family Squalodontidae. Proceeding Of The 5to International Congress. v.5to., p.483 – 483.

Dal Piaz, G. (1917). Gli Odontoceti del Miocene Bellunese. Parte quarta. *Eoplatanista italica*. Mem. Inst. Geol. Univ. Padova 5(2): 1-23

Dal Piaz, G. (1926). A proposito della scoperta di un presunto filone di roccia vulcanica postglaciale nei dintorni di Bressanone nell' Alto Adige, Rendiconti Accademia dei Lincei, s. VI.

Darwin, Ch.R., (1846). Geological observations on South America, being the third part of the geology of the voyage of the "Beagle" during 1832 to 1836. Smith Elder, Londres. pp 279.

Dechaseaux, C. (1961). Moulages endocraniens de Bovides fossiles. Ann. Paleont., 47, 49-73.

de Muizon, C. de (1984). Les vertèbres fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Deuxième partie: les Odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Pliocène inférieur de Sud-Sacaco. Trav. Inst. Fr. Et. Andines 27: 1–188.

de Muizon, C. de (1987). The affinities of *Notocetus vanbenedeni*, an early Miocene platanistoid (Cetacea, Mammalia) from Patagonia, southern Argentina. Am. Mus. Novit. 2904: 1–27.

de Muizon, C. de (1988a). Les relations phylogénétiques des Delphinida (Cetacea, Mammalia). Ann. Paléontol. 74:159–227.

de Muizon, C. de (1988b). Les vertèbres fossiles de la Formation Pisco (Pérou) III: les odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Miocène. Rech. sur Civ., mem. 78: 1–244.

de 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. Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Section C, 4ème série 12: 279–326.

de Muizon, C. de (1994). Are squalodonts related to the platanistoids? In: Contributions in Marine Mammal Paleontology Honoring Frank C. Whitmore, Jr., A. Berta and T. A. Deméré, eds., pp. 35–93, Proc. San Diego Soc. Nat. Hist. 29.

Dickson, M. R. (1964). The skull and other remains of *Prosqualodon marplei*, a new species of fossil whale. New Zealand Journal of Geology and Geophysics 7:626–635.

Di Paola, E. C. y Marchese, H. G. (1973). Litoestratigrafía de la Formación Patagonia en el área tipo (Bajo de San Julián – Desembocadura del Río Santa Cruz), Provincia de Santa Cruz, República Argentina. Actas, V Congreso Geológico Argentino, 3: 207–222.

d'Orbigny, A., (1842). Voyage dans l'Amérique Meridionale. Pitoislevrautet et cie, Volume 3 Paleontologie. Paris.

Emlong, D. (1966). A new archaic cetacean from the Oligocene of Northwest Oregon. Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon 3: 1–51.

Farris, J. S. et al. (1996). Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. Cladistics 12:99–124.

Flower, W. H. (1867). 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. Trans. Zool. Soc. Lond. 6: 87–116.

Fordyce, R. E. (1994) *Waipatia maerewhenua*, new genus and species (Waipatia, new family), an archaic late Oligocene dolphin (Cetacea: Odontoceti: Platanistoidea) from New Zealand. Pp. 147–176 in Contributions in marine mammal paleontology honoring Frank C. Whitmore, Jr (A. Berta and T. Deméré, eds.). Proceedings of the San Diego Society of Natural History 29.

Fordyce, R. E. (2002). *Simocetus rayi* (Odontoceti: Simocetidae, New Family): A Bizarre New Archaic Oligocene Dolphin from the Eastern Pacific. *Smithsonian contributions to paleobiology* 93: 185-222.

Fordyce, R. E. (2006). A southern perspective on cetacean evolution and zoogeography. Pages 755-778 in Merrick, J. R. Archer M. Hickey G. and Lee M. S. Y. (eds), *Evolution and biogeography of Australasian vertebrates*. AusSciPub [Australian Scientific Publishing], Sydney. 942 p.

Gatesy, J. (1998). Molecular evidence for the phylogenetic affinities of Cetacea. In: *The Emergence of Whales*, J. G. M. Thewissen, ed., pp. 63–111, Plenum, New York.

Gatesy, J., Milinkovitch, M., Waddell, V. y Stanhope, M. (1999). Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher-level artiodactyl taxa. *Syst. Biol.* 48: 6–20.

Geisler, J. H. y Sanders A. E. (2003). Morphological Evidence for the Phylogeny of Cetacea. *Journal of Mammalian Evolution*, Vol 10, Nos. ½.

Giménez, Marta L., (1977). Perfil geológico del Cerro Chenque, su litología y paleontología, Comodoro Rivadavia, Provincia del Chubut. M. Sc. Thesis, University of Buenos Aires, Argentina, 105 pp.

Goloboff P. A., Farris J. S. y Nixon K. C. (2008a) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:1–13

Goloboff P. A., Farris J. S. y Nixon K. C. (2008b) TNT (Tree analysis using new technology) ver. 1.1. Published by the authors, Tucumán, Argentina

Gray, J. H. (1821). A natural arrangement of Mollusca, according to their internal structure. *London Medical Repository* 15: 229–239.

Gray, J. H. (1863). Description of some new species of mammalia. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1862: 261-263 pls 33-35.

Gray, J. H. (1865). Notice of a new species of Australian Sperm Whale (*Catodon krefftii*) in the Sydney Museum. Proc. Zool. Soc. Lond. 1865: 439-442.

Haller, M. (1979). Estratigrafía de la región al poniente de Puerto Madryn, Provincia del Chubut, República Argentina, VII Congreso Geológico Argentino, I: 285-297.

Haller, M. (1981). Descripción Geológica de la Hoja 43 h – Puerto Madryn. Provincia del Chubut. Serv. Geol. Nac., Boletín N° 184, Buenos Aires.

Haller, M. y Mendia, J. (1980). Las sedimentitas del ciclo Patagoniano en el litoral atlántico nordpatagónico. En: Mendía, J.E. y Bayarsky, A. Estratigrafía del Terciario en el valle inferior del río Chubut. Actas del 8° Congreso Geológico Argentino, 3: 593-606.

Haller M., Monti A. J. A. y Meister C. M. (2001). Supervisión: Ardolino A. (2001) Programa Nacional de Cartas Geológicas de la República Argentina. Hoja Geológica 4363-I. Península Valdés. Provincia del Chubut. Boletín N° 266. Buenos Aires.

Hamilton H., Caballero S., Collins A. G. y Brownell Jr R. L. (2001). Evolution of river dolphins. Proc. R. Soc. Lond. B 268, 549-558.

Heyning, J. E. (1989). Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant Odontoceti. Contrib. Sci. Nat. Hist. Mus. LA County. 405, 1-64.

Kasuya, T. (1973). Systematic Consideration of Recent Toothed Whales Based on the Morphology of the Tympano-periotic Bone. Scientific Reports of the Whales Research Institute, 25:1-103.

Kellogg, A. R. (1923a). Description of an apparently new toothed cetacean from South Carolina. Smithson. Misc. Coll. 76: 1-7.

Kellogg, A. R. (1923). Description of two squalodonts recently discovered in the Calvert Cliffs, Maryland; and notes on the shark-toothed cetaceans. Proc. U.S. Natl. Mus. 62: 1-69.

Kellogg, A. R. (1925). On the occurrence of remains of fossil porpoises of the genus *Eurhinodelphis* in North America. Proc. U.S. Natl. Mus. 66: 1-40.

Kellogg, A. R. (1927). *Kentriodon pernix*, a Miocene porpoise from Maryland. Proc.U.S. Natl Mus. 69(19): 1–55.

Kellogg, A. R. (1928). The history of whales: Their adaptation to life in the water. Q. Rev. Biol. 3: 29–76, 174–208.

Kellogg, A. R. (1965). Fossil marine mammals from the Miocene Calvert Formation of Maryland and Virginia. U.S. Natl. Mus. Bull. 247: 1–63.

Lambert, O. (2005). Phylogenetic affinities of the longsnouted dolphin *Eurhinodelphis* (Cetacea, Odontoceti) from the Miocene of Antwerp, Belgium. Palaeontology, Vol. 48, Part 3, pp. 653–679.

Lydekker, R. (1894). Cetacean skulls from Patagonia. Anales del Museo de la Plata 2: p. 8.

Lizuain, A. y Sepúlveda, E. (1978). Geología del Gran Bajo del Gualicho (Provincia de Río Negro). En Congreso Geológico Argentino, No. 7, Actas 1: 407-422. Neuquén.

Mead, J. G. (1975). Anatomy of the external nasal passage and facial complex in the Delphinidae (Mammalia: Cetacea). Smithson. Contrib. Zool. 207: 1–72.

Mead, J. G. (1989a). Shepherd's beaked whale *Tasmacetus shepherdi* Oliver, 1937. In: Handbook of Marine Mammals, Vol. 4, S. H. Ridgway and R. Harrison, eds., pp. 309–320, Academic Press, New York.

Mead, J. G. (1989b). Beaked whales of the genus *Mesoplodon*. In: Handbook of Marine Mammals, Vol. 4, S. H. Ridgway and R. Harrison, eds., pp. 349–430, Academic Press, New York.

Mead J. G. y Fordyce R. E. (2009). The Therian Skull: a lexicon whit emphasis on the odontocetes. Smithsonian contributions to zoology 627; 1-248.

Mendía J. E. y Bayarsky A. (1981). Estratigrafía del terciario en el valle inferior del Rio Chubut. VIII Congreso Geológico Argentino, San Luis (20-26 septiembre 1981). Actas III: 593-606.

Messenger, S. L. y McGuire, J. A. (1998). Morphology, Molecules, and the Phylogenetics of Cetaceans. *Sist. Biol.* 47(1):90-124.

Moreno, F. P. (1892). Noticias sobre algunos cetáceos fósiles y actuales de la Republica Argentina. *Rev. Mus. La Plata*, 3: 381-400.

Nikaido, M., Matsuno, F., Hamilton, H., Brownell, R. L., Jr., Cao, Y., Ding, W., Zuoyan, Z., Shedlock, A. M., Fordyce, R. E., Hasegawa, M., y Okada, N. (2001). Retroposon analysis of major cetacean lineages: The monophyly of toothed whales and paraphyly of river dolphins. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98: 7384–7389.

Núñez, E., De Bachmann, E. W., Ravazzoli, I., Britos, A., Franchi, M., Lizuain y Sepúlveda, E. (1975). Rasgos geológicos del sector oriental del Macizo de Somuncurá, provincia de Río Negro, República Argentina. II Congreso Iberoamericano de Geología Económica, Actas IV: 247-266.

Perrin, W. (1975). Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the Eastern Pacific and Hawaii. *Scripps Institution of Oceanography Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* (University of California, San Diego). Pp 213 .

Riggi, J. C. (1979). Nomenclatura, categoría litoestratigráfica y correlación de la Formación Patagonia en la costa atlántica. *Revista Asociación Geológica Argentina*. 34(3): 243-248. Buenos Aires, Argentina.

Rommel, S. (1990). Osteology of the bottlenose dolphin. In: *The Bottlenose Dolphin*, S. Leatherwood and R. R. Reeves, eds., pp. 29–49, Academic Press, San Diego, CA.

Sanders, A. E., y Barnes, L. G. (2002). Paleontology of the Late Oligocene Ashley and Chandler Bridge Formations of South Carolina, 3: Eomysticetidae, a newfamily of Oligocene mysticetes (Mammalia: Cetacea). In: *Cenozoic Mammals of Land and Sea, Tributes to the Career of Clayton E. Ray*, R. E. Emry, ed., pp. 313– 356, *Smithson. Contrib. Paleobiology* 93.

Scasso R. A. and Bellosi E. S. (2004). Bryn Gwyn Guidebook. First International Congress on Ichnology (Ichnia). April 19-23. Museo Paleotológico Egidio Feruglio. Treles, Patagonia Argentina.

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

Simpson, G. G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 85: 1–339.

True, F. W. (1910a). Description of a skull and some vertebrae of the fossil cetacean *Diochoticus vanbenedeni* from Santa Cruz, Patagonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 28: 19–32.

True, F.W. (1910b). An account of the beaked whales of the family Ziphiidae in the collection of the United States National Museum, with remarks on some specimens in other American museums. *Bull. U.S. Natl. Mus.* 73: 1–89.

Yang, G. y Zhou, K. (1999). A study on the molecular phylogeny of river dolphins. *Acta Theriol. Sinica* 19, 1-9.

ABREVIATURAS DE INSTITUCIONES

American Museum of Natural History, New York, USA	AMNH
Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Brussels	IRSNB
Museo de Geología y Paleontología de Padova, Italia	MGPD
Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina.	MPEF
Museo Zoológico de Amsterdam, Holanda	ZMA
Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France	MHNL
Smithsonian Institution, United States, National Museum of Natural History	USNM

APÉNDICE I: Descripción de los caracteres

- 1) Ápice del rostro constituido solo por la premaxila, o en más del 10 por ciento de su longitud total y careciendo de alvéolos (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1).
- 2) Sutura rostral entre el premaxilar y el maxilar profundamente acanalado (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1).
- 3) Canal Mesorostral (Lambert, 2005): premaxila separadas desde anterior hasta las fosas nasales óseas, exhibiendo la mesethmoides (0), unión de las premaxilas cerrando el canal mesorostral (al menos en su parte posterior) (1).
- 4) Fosa del saco premaxilar diferenciada del resto de la premaxila, lateral a las fosas nasales óseas (Lambert, 2005): no (0), si (1). Estas placas forman una plataforma para que los sacos premaxilares de todos los odontocetos existentes, excepto en physeteridos. Para este taxón, el desarrollo de la cuenca supracranial podría haber eliminado los sacos premaxilares. Las fosas de los sacos premaxilares están presentes en *Agorophius*. Las premaxilas de *Xenorophus sloanii* (Kellogg 1923a) son estrechas y como cresta lateral a la narinas ósea, pero una ampliación más anterior, podría representar incipiente fosas del saco premaxilar. La premaxila, del holotipo de *Archaeodelphis* están en un mal estado de conservación.
- 5) Premaxila alcanzando dorsalmente el mismo nivel que los frontales (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1).
- 6) Premaxilar derecho (Bianucci y Landini 2006): posteriormente extendido como el premaxilar izquierdo (0); más extendido posteriormente que la zona del premaxilar izquierdo (1)
- 7) Cresta premaxilar transversal (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1). Esta cresta es un engrosamiento transversal de la premaxila antes del proceso posterior corto de la premaxila encajada entre los nasales y el maxilar. Esto le da a esta parte de la premaxila una forma de T, presente en *Eurhinodelphis cocheteuxi*, en un ziphiido primitivo no descrito de Amberes, en *Messapicetus*, *Mesoplodon*, *Berardius* y *Tasmacetus*. En *Ziphirostrum*, *Choneziphius* y *Ziphius*, la cresta es más oblicua.
- 8) Elevación dorsal de los nasales en el vértice (Lambert, 2005): inferior o en el mismo nivel que los frontales (0), mayor (1).
- 9) Cuenca supracranial (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1).
- 10) Maxilar presente en la pared anterior o en el piso de la órbita (Lambert, 2005): sí (0), no (1).
- 11) Curvatura y alargamiento en sentido antero-dorsal del borde postero-medial del maxilar a lo largo del vértice elevado (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1). Este caracter, que se

pronuncia en zífidos, es distinto en *Eurhinodelphis cocheteuxi*, más que en *Waipatia*, con una alta placa vertical del maxilar.

12) Foramen maxilar posterior (infraorbital) colocado posteromedialmente, cerca de la bifurcación en la parte posterior de la premaxila (modificado por Lambert 2005 de Fordyce, 1994): no (0), si (1).

13) Margen posterior del maxilar va posteriormente mucho más atrás del margen dorsomedial del supraoccipital (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1).

14) Maxilar (modificado de carácter 76 de Geisler y Sanders, 2003): linda con el borde anterior del proceso supraorbital del frontal (0), cubre casi toda la superficie (1).

15) Franja transversal completa de los parietales expuestos en el vértice (Lambert, 2005): si (0), no (1).

16) Vómer (modificado de Messenger y McGuire, 1998): expuesto entre los maxilares o entre el maxilar y el premaxilar en el paladar (0), no expuestos entre los maxilares en el paladar (1).

17) Jugal (modificado de Barnes 1990 por Lambert, 2005): robusto (0), delgado (1). La fuerte proyección posterior del jugal en arqueocetos y physteridos contrasta con el jugal mucho más delgado de los odontocetos derivados. Heyning (1989) considera que el jugal de *Kogia* se pierde.

18) Huesos jugal y lacrimal (Messenger y McGuire 1998; Geisler y Sanders, 2003): no fusionados (0), fusionados (1).

19) Número de huesos nasales (Messenger y McGuire 1998): 2 (0), 1 (1), 0 (2).

20) Proyección ventral relativa de los procesos postglenoid y post-timpánico del escamoso (Lambert, 2005): proceso postglenoid más ventral o en el mismo nivel que el proceso post-timpánico (0), el ápice del proceso postglenoid claramente superior (1).

21) Meato auditivo externo visible en vista lateral como un surco separando el proceso postglenoide y el proceso post-timpánico (proceso postmeatal, *sensu* de Muizon) del escamoso (Lambert, 2005): si (0), no (1).

22) Contacto anterior entre pterigoideos y maxilar (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1). Este contacto está en *Squalodon*, *Platanista* y en taxones relacionados, pero también en los ziphiidos *Berardius* y *Kogia*. Sin embargo, la condición en Platanistidae y Squalodelphinidae está vinculado a un desplazamiento lateral del palatino (de Muizon 1990), ausente en *Berardius* y *Kogia*, y incipiente en *Squalodon*.

23) Pterigoideoos excavado por delante de las coanas por los senos pterigoideoos paranasales, con una distiguida fosa anterior claramente limitada hacia delante por un borde redondo (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1).

- 24)** Nivel anterior alcanzado por las fosas del seno pterigoideos (Lambert, 2005): interrumpido antes o al nivel de las muescas antórbitalas (0), pasando claramente más allá de ese nivel (1).
- 25)** Profundidad de la fosa del seno pterigoideos en el basicraneo (Lambert 2005): poco o muy poco excavada (0), profunda, excavación dorsal al nivel del foramen oval (1), profunda y extendida dorsalmente en la órbita (2).
- 26)** Proceso hamular del pterigoideos (Lambert, 2005): pequeño (0), muy ampliado ventro-posteriormente, yendo más allá del nivel del margen ventral del basicraneo (1).
- 27)** Alto de la lámina lateral del palatino al llegar posteriormente a por lo menos el nivel de las coanas (Lambert 2005): ausente (0), presente (1).
- 28)** Reseso timpanoescamoso en el escamoso (Lambert 2005): área medialmente continua con la superficie glenoidea (0), reseso mas profundamente excavado con una pared separándolo de la fosa glenoidea en gran parte de su largo (1).
- 29)** Proceso falciforme del escamoso (Lambert 2005): bien desarrollado (0), fuertemente reducido por una apertura lateroposterior del seno pterigoideoo anterior al complejo periótico-timpánico (1).
- 30)** Profunda fosa subcircular dorsal al proceso espinoso del escamoso (Lambert, 2005): Ausente (0), presente (1). Véase también la descripción de la fosa periótica en *Waipatia* por Fordyce (1994), que considera provisionalmente la parte anterior de este fosa como homóloga a la fosa subcircular. Este carácter, presente en platanistidos y squalodelphinidos, es incipiente en *Squalodon* (de Muizon de 1990, en *Squalodon bariensis* y, Lambert 2005 en un escamoso de *Squalodon* IRSNB 3451 - M.300 de Amberes). Una fosa en posición similar también se presenta con gran variabilidad en delfinidos (por ejemplo, *Delphinus delphis*). La fosa podría, sin embargo, no ser homóloga en squalodontidos y delfinidos en relación con los otros grupos.
- 31)** Fosa del seno posterior (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1).
- 32)** Largo del proceso anterior del periótico (ordenado) (Geisler y Sanders, 2003): Ausente (0); presente, pero muy corto, la longitud es <36% de la longitud del pars cochlearis (1); corto, entre 59 y 94% de la longitud promontorial (2), casi de la misma longitud del pars cochlearis, longitud entre 100 y 134% de la longitud promontorial (3), largo, longitud entre 141 y 174% de la longitud promontorial (4), muy largo, largo > 212% de la longitud del pars cochlearis (5). La longitud del pars cochlearis se midió desde el borde anterior hasta el borde ventral del la *fenestra rotunda*.
- 33)** Ápice del proceso anterior de periótico (modificado por Lambert 2005 de de Muizon 1988b): puntiagudo (0), engrosado por un tubérculo dorsal prominente dando al ápice una sección rectangular (1).

- 34)** Proceso anterior en vista lateral (Geisler y Sanders, 2003): borde anterior del proceso anterior cuadrado (0), viene con una punta roma (1), llega a un punto fino (2).
- 35)** Forma de la cara bular anterior del periótico (modificado por Lambert 2005 de Fordyce, 1994): facetas planas o convexas (0), aspecto deprimido con ranura longitudinal (1).
- 36)** Proceso anterior del periótico (Lambert, 2005): no engrosado transversalmente (0), engrosado transversalmente por ampliar las superficies externas e internas a un punto más allá de la base de la proceso (1).
- 37)** Engrosamiento de la base del proceso anterior del periótico en su cara dorsal, anterior a una zona deprimida de la región dorsal frente a la pars cochlearis (Lambert 2005): ausente (0), presente (1). Este carácter es una combinación de dos caracteres de Fordyce (1994): "el surco lateral o la depresión lateral afecta el perfil del periótico visto dorsalmente (carácter 35) y 'cresta anteroposterior en la parte dorsal del proceso anterior y el cuerpo del periótico '(parte del carácter 55).
- 38)** Huesecillo accesorio del periótico (Lambert, 2005): de pequeño a mediano (0), ampliado y subesféricos (1). Fordyce (1994) utiliza en un mismo carácter el tamaño de los huesecillos y su fusión con el proceso anterior del periótico. La fusión está presente en la mayoría de los odontocetos. El huesecillo accesorio de physteridos es el mas grande que en cualquier otra odontocetos, incluyendo zífidos.
- 39)** Articulación del proceso anterior del periótico al labio exterior (= processus tubario) del timpanico (Lambert, 2005): contacto de la superficie ventral del proceso anterior del periótico con el borde exterior del tímpanico (0), en contacto con el borde engrosado del labio externo del tímpanico adicional a un contacto con el huesecillo accesorio (1), solo en contacto con el huesecillo accesorio (2).
- 40)** Surco anteroexterno (Geisler y Sanders, 2003): ausente (0); presentes en la superficie lateral del proceso anterior de petroso, orientado principalmente en sentido anteroposterior, pero se inclinó ventralmente (1).
- 41)** Tuberosidad lateral (ordenado) (Geisler y Sanders, 2003): ausente (0); presente, forma una prominencia bulbosa lateral a la fosa para el martillo (1); presente y alargado, forma un proceso lateral dorsal que articula con el escamoso (2).
- 42)** Fenestra rotunda del periótico reniformes, con una fisura dorsal dirigida hacia la abertura para el acueducto coclear (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1).
- 43)** Apertura endocraneal del canal facial (ordenado) (Geisler y Sanders, 2003): anterior al tracto *spiralis foraminosus* (0), ligeramente anterior, el borde posterior de la abertura del canal facial es lateral al centro de tracto *spiralis foraminosus* (1); lateral al tracto *spiralis foraminosus* (2).

- 44) Morfología de la apertura endocraneal del canal facial (Geisler y Sanders, 2003): continuo con una fisura anterior (0), de forma ovalada (1), circular (2).
- 45) Acueducto coclear (perilinfático) (ordenado) (Geisler y Sanders, 2003): más pequeño que el foramen endolinfático (0); aproximadamente el mismo tamaño (1), mucho más grande con borde angosto posterior (2).
- 46) Esquina anteromedial de la pars cochlearis (Geisler y Sanders, 2003): redondeada (0); angular (1).
- 47) Proceso posterior del periótico (Geisler y Sanders, 2003): robusto (0); placa horizontal muy delgada para la mayor parte de su longitud (1).
- 48) Borde articular del periótico (Geisler y Sanders, 2003): Ausente (0); presente, pero pequeño, forma un reborde anterolateral a la superficie de articulación del proceso posterior del periótico y separados de ella por un surco, el canto se coloca en una cavidad correspondiente posterolateral y ligeramente dorsal al proceso espinoso del escamoso (1); presente, largo, orientado posterodorsalmente, y el extremo posterior intersecta el margen dorsal del petroso, en vista lateral tiene forma sigmoidal (2), presentan forma sigmoidal y lateralmente alargado con un proceso en forma de gancho (3).
- 49) Articulación del timpánico con el escamoso (Lambert, 2005): presente (0), ausente (1).
- 50) Espesor del proceso posterior del timpánico (Geisler y Sanders, 2003): Grueso en la región ventral la articulación de la superficie con petroso (0), forma una lámina delgada (1).
- 51) Surcos laterales de la bula:(Geisler y Sanders, 2003): Presente (0); ausente (1).
- 52) Involucro (Geisler y Sanders, 2003): En vista medial los bordes dorsal y ventral convergen anteriormente (0); excavado por delante de la base del proceso posterior a fin de que las partes dorsal y ventral sean paralelas (1)
- 53) Foramen elíptico del timpánico (Geisler y Sanders, 2003): presente, la conexión entre timpánico y su proceso posterior se divide en dos pedículos (0); ausente (1).
- 54) Involucro (Geisler y Sanders, 2003): porta un surco transversal prominente en la superficie dorsal que divide al involucro en una parte posterior más grueso y una parte anterior delgada (0); surco ausente (1)
- 55) Espina anterior del timpánico (Lambert, 2005): ausente, con una margen anterior más o menos rectilíneo (0), margen anterior en punta, pero sin un marcado engrosamiento (1), espina anterior fuertemente individualizada (2).
- 56) Convexidad anterolateral del timpánico con una muesca anterolateral (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1).

- 57)** Surco medial del timpánico (Lambert, 2005): corta extensión en la cara ventral de la muesca interprominental (0), curvatura anterolateral del surco medio para conectar el largo surco lateral en el labio exterior (1), ranura mediana llegando a un nivel anterior más allá de los surcos laterales, y, a menudo lateralmente poco recurvado (2), surco medio rectilíneo largo y profundo llegando por lo menos a la base de la espina anterior (3).
- 58)** Prominencia posterior interna del timpánico estrechándose posteriormente, en vista ventral, muy separados de la prominencia posterior externa redondeada por la parte posterior profunda del surco medio (Lambert, 2005): no (0), si (1).
- 59)** Margen ventral del timpánico en vista lateral (Lambert, 2005): convexo (0), cóncavo (1).
- 60)** Proceso sigmoide (ordenado) (Geisler y Sanders, 2003): Forma una placa recta transversal que se dirige perpendicular al eje longitudinal de la bula (0), forma una placa curvada y su parte proximal se dirige posterolateralmente mientras que el extremo distal curvado se dirige lateralmente (1).
- 61)** Tubérculo del martillo (Geisler y Sanders, 2003): Sin reducción (0); muy reducido, casi indistinguible de la cabeza articular (1).
- 62)** Proceso muscular del martillo (ordenado) (Geisler y Sanders, 2003): Proceso muscular más corto que el manubrio del martillo (0); iguales (1); proceso muscular más largo que el manubrio (2).
- 63)** Dientes posteriores con raíces dobles (de Muizon, 1987): presente (0), ausente (1).
- 64)** Sinfisis mandibular (ordenado) (Geisler y Sanders, 2003): Fusionada (0); sutura, pero sin fusionar (1), no fusionada, conectados por ligamentos (2). Barnes (1990) entendió a la pérdida de la sinfisis mandibular como una sinapomorfia de Mysticeti. El estado "1" es probablemente la condición primitiva para los cetáceos y artiodáctilos, sin embargo, la condición fusionada fue designado como el estado "0" para poner en práctica el ordenamiento de los estados en los análisis filogenéticos.
- 65)** Pasaje nasal (Lambert, 2005): separados (0), un solo orificio nasal con fosas nasales todavía separados distal a las fosas nasales óseas (1), fusión de los conductos nasales en toda su longitud (2).
- 66)** Saco vestibular (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1), hipertrofiado (2).
- 67)** Saco proximal (Lambert, 2005): ausente (0), saco frontal simple (1), saco complejo con sacos nasofrontales y vestibulo (2).
- 68)** Saco distal (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1).
- 69)** Ligamento del orificio nasal (Lambert, 2005): ausente (0), presente (1).

- 70)** Acromion localizado en el borde anterior de la escápula, sin fosa supraespinosa (Lambert, 2005): no (0), si (1).
- 71)** Proceso coracoides (Lambert, 2005): presente (0), ausente (1).
- 72)** Vértebras atlas y axis (Geisler y Sanders, 2003): no fusionadas (0), fusionadas (1).
- 73)** Vértebras cervicales posteriores al atlas (ordenado) (Geisler y Sanders, 2003): Todas separadas (0), solo la segunda y la tercera fusionadas juntas (1), de la segunda a la cuarta fusionadas juntas (2), de la segunda a la quinta fusionadas juntas (3), de la segunda a la sexta fusionadas (4), de la segunda a la séptima fusionadas (5). La fusión de las vértebras cervicales está relacionado con la reducción extrema del cuello.
- 74)** Número de vértebras torácicas (Geisler y Sanders, 2003): 18-17 (0), 16-15 (1), 14 (2), 13 (3), 12 (4), 11 (5), 10 o menos (6).
- 75)** Número de vértebras torácicas con articulación capitular (Geisler y Sanders, 2003): 11 (0); 10 (1); 9 (2); 8 (3); 7 (4); 6 (5); 4-5 (6); 3 o menos (7).
- 76)** Facetas de articulación capitular de las vértebras posteriores (Geisler y Sanders, 2003): facetas se tornan hacia abajo siguiendo la secuencia vertebral para fusionarse con la faceta tubercular (0); facetas cambian de posición bruscamente de una posición en el arco neural a un pedestal que se origina del centro vertebral en la vértebra posterior (1).
- 77)** Borde lateral del proceso transversal de las vértebras lumbares (Geisler y Sanders, 2003): orientado anteroposteriormente (0), con un ángulo anteromedial de 45° o más, relacionada al plano parasagital (1).
- 78)** Procesos trasnversos de las vértebras lumbares (Geisler y Sanders, 2003): orientados ventrolateralmente (0), orientados lateralmente y horizontalmente (1) (Sanders y Barnes, 2002).
- 79)** Vértebras lumbares (Geisler y Sanders, 2003): Procesos transversos estrechos distalmente o aproximadamente con el mismo ancho anteroposterior que sus bases (0), procesos transversos con extremos distales más expandidos (1).
- 80)** Cara anterior del cuerpo vertebral de las vértebras lumbares (ordenado) (Geisler y Sanders, 2003): corto, de longitud <63% del ancho (0), largo, de longitud entre 79 y 136% del ancho (1), muy largo, longitud > 147% del ancho (2).

APÉNDICE II: Especímenes y referencias

Aetiocetus cotylalveus: Geisler y Sanders (2003): molde de USNM 25210 (DP) (Emlong, 1966; Barnes *et al.*, 1994).

Berardius bairdii: Geisler y Sanders (2003) y, (Lambert 2005): AMNH 331977 (DM); USNM 49726, 49727, 142118, 550153 (DVZ) (True, 1910b; Balcomb, 1989).

Delphinus: Lambert (2005): numerosos cráneos y esqueletos, particularmente del cráneo de *Delphinus delphis* IRSNB 3750-1520.

Eurhinodelphis bossi: Geisler y Sanders (2003): USNM 8842, 10464, 10714 (DP) (Kellogg, 1925)

Eurhinodelphis cocheteuxi: Lambert (2005): IRSNB 3252-M.294; IRSNB M.1856.

Eurhinodelphis sp.: Geisler y Sanders (2003): USNM 2361, 167629 (DP)

Inia geoffrensis: Geisler y Sanders (2003): AMNH93412, 93413, 93414, 93416, 95753, 98695, 209101, 209102, 209103, 209104, 209106 (DM)

Kentriodon pernix: Geisler y Sanders (2003): USNM 8060, 10670, 21027, 25005, 171069, 171077, 447519 (DP) (Kellogg, 1927).

Kogia breviceps: Geisler y Sanders (2003): AMNH 34867, 35680, 36595, 139684, 365912, 215172 (DM).

Kogia breviceps: Lambert (2005): ZMA 16030, 16035. Huesos del oído USNM 22016.

Kogia simas: Lambert (2005): ZMA 14765, 13180.

Lipotes vexillifer: Geisler y Sanders (2003): AMNH 57333

Lipotes: Lambert (2005): USNM 218293, fotografías del esqueleto AMNH 5333, moldes del hueso del oído AMNH 5333.

Mesoplodon europaeus: Geisler y Sanders (2003): AMNH 90051, 121894, 135639, 182649 (DM); USNM 23346, 360854 (DVZ) (True, 1910b; Mead, 1989b)

Mesoplodon bidens: Lambert (2005): IRSNB 19.822, 9942-1505b, 9942-892).

Notocetus marplei: University of Otago Zoology Department Museum No. G.54.3 (Dickson, 1964)

Notocetus vanbenedeni: Geisler y Sanders (2005): AMNH 9485 (VP) (True, 1910a)

Notocetus vanbenedeni: MPEF-PV 1804.

Orycterocetus crocodilinus: Geisler y Sanders (2003) y, Lambert (2005): USNM 14730, 22926, 22930, 22931, 22953 (DP) (Kellogg, 1965)

Physeter catodon: Geisler y Sanders (2003): AMNH 34872, 80206 (DM); USNM 395398, 550876 (DVZ)

Physeter: Lambert (2005): esqueleto IRSNB 21229, huesos del oído USNM 49488;

Platanista gangetica: Geisler y Sanders (2003): AMNH 8461(DM)

Platanista gangetica: Lambert (2005): IRSNB 5592-1507, ZMA 10465),

Pontoporia blainvillei: Geisler y Sanders (2003): AMNH 205922, 235271, 235274, 254553, 254555, 254557, 254558, 254560 (DM)

Pontoporia blainvillei: Lambert (2005): IRSNB 6804-1506, ZMA 15518, huesos del oído USNM 501127, 482772),

Prosqualodon davidis: Geisler y Sanders (2003): AMNH 18601 (VP) (cast)

Simocetus rayi: USNM 256517 (Fordyce 2002)

Squalodon calvertensis: Geisler y Sanders (2003): USNM10484, 10949, 20902, 23537, 25910, 183055, 328343, 498743 (DP)

Squalodon calvertensis: Lambert (2005): USNM 10484.

Squalodon bariensis: Lambert (2005): MHNL Dr15; de Muizon (1990).

Tasmacetus shepherdi: USNM 484878 (DVZ) (Mead, 1989a)

Tursiops truncatus: AMNH 1774, 14485, 24111, 34994, 35418, 35419, 35424, 35427, 35547, 74885, 115648, 120920, 180808, 184930, 212554, 217685, 217686, 249111 (DM) (Rommel, 1990).

Waipatia maerewhenua: Lambert (2005): holotipo del cráneo USNM, (Fordyce 1994).

Ziphiodelphis abeli: Lambert (2005): cráneo MGPD 26187–26194, 26390, 26391.

Ziphius: Lambert (2005): cráneo IRSNB 24939-4027, huesos del oído USNM 504347,

Ziphius cavirostris: AMNH 244110, 40015, 40016, 70378 (DM) (True, 1910b)

