

**UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA**

**FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA**



**¿Existieron delfines de río en la costa peruana hace ~6 millones de años? El hábitat del delfín *Pliopontos littoralis* del Mioceno tardío de la Formación Pisco, Arequipa, Perú**

**Tesis para optar el título profesional de Licenciado en Biología**

**AUTORA:**

Patricia Andrea Carrasco Zúñiga

**ASESOR:**

PhD. Rodolfo Martín Salas Gismondi

Lima, Perú

2022

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>2</b>
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>3</b>
1. Generalidades de los cetáceos odontocetos.....	3
1.1. Origen y relaciones filogenéticas.....	3
1.2. Anatomía y ecología.....	4
2. Evolución y filogenia de los delfines de río .....	7
2.1. Relaciones de parentesco .....	7
2.2. Convergencias en los delfines de río actuales y anatomía craneal .....	8
2.3. Biogeografía y hábitat .....	9
3. Paleoclima y biodiversidad en el Neógeno (~10-2 Ma).....	11
3.1. Características climáticas globales y ambientales regionales (costa del Pacífico sudeste).....	11
3.2. Geología y paleontología de la Formación Pisco .....	12
3.2.1. Paleoambiente.....	12
3.2.2. Registro fósil .....	13
3.3. Características generales <i>Pliopontos littoralis</i> Muizon, 1983 .....	14
4. Morfometría geométrica .....	16
4.1. Principios de la técnica.....	16
<b>II. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS</b> .....	<b>17</b>
1. Problema y pregunta de investigación: .....	17
2. Hipótesis .....	19
3. Objetivos: .....	19
3.1. Objetivo general: .....	19
3.2. Objetivos específicos: .....	19
<b>III. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>20</b>
1. Especímenes .....	20

2. Cuantificación de la forma del cráneo .....	22
3. Variación morfológica intrínseca al clado, hábitat y zona climática y significancias estadísticas. ....	23
<b>IV. RESULTADOS .....</b>	<b>24</b>
1. Descripción anatómica cualitativa de los nuevos ejemplares de <i>Pliopontos littoralis</i>	24
2. Comparación de <i>Pliopontos</i> con delfines de río, longirrostrinos y marinos. ....	27
2. Análisis cuantitativos .....	29
2.1. Morfoespacio craneano .....	29
2.2. Agrupaciones por hábitat .....	33
2.3. Análisis variado canónico (CVA) .....	35
2.4. Otros análisis .....	38
<b>V. DISCUSIÓN .....</b>	<b>44</b>
1. Ecología de <i>Pliopontos</i> y de los delfines del Mioceno .....	44
1.1. <i>Pliopontos</i> , longirrostría y estrategia de alimentación .....	44
1.2. <i>Pliopontos</i> , longirrostría y hábitat .....	45
2.2. Semejanzas entre los ambientes fluviales y costeros: el morfotipo marino-costero del Mioceno .....	49
<b>VI. CONCLUSIONES .....</b>	<b>52</b>
<b>VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>53</b>
<b>VIII. ANEXOS .....</b>	<b>60</b>
<b>IX. AGRADECIMIENTOS .....</b>	<b>66</b>

## RESUMEN

El rostro largo y delgado (longirrostría) evolucionó varias veces entre los delfines de río por lo que se estima que posee un fuerte componente adaptativo ligado al hábitat fluvial. En contraste, los delfines marinos vivos tienen mayoritariamente rostros cortos y voluminosos. *Pliopontos littoralis*, es un delfín que habría tenido hábitos marino-costeros pues sus fósiles fueron descubiertos en rocas de origen marino de ~8-6 millones de años en Sacaco (Arequipa, Perú). Nos preguntamos cuál fue su ecología, costera o fluvial, ya que su rostro largo y delgado es similar a aquel de los delfines de río.

Para hacer inferencias sobre la ecología de *Pliopontos*, utilicé métodos morfométricos bidimensionales en contexto filogenético. La base de datos incluyó 58 taxones de delfines entre formas fluviales y marinas, actuales y fósiles. Los análisis ubican a *Pliopontos* dentro del morfoespacio de los delfines de río (e.g., *Lipotes*, *Inia*) y sugieren para *Pliopontos* un ecomorfotipo fluvial. Si bien *Pliopontos* está lejos de taxa marinos actuales como se esperaba, los análisis recuperan a varios taxa longirrostrós e hiperlongirrostrós del Mioceno, presumiblemente marino-costeros, cerca al ecomorfotipo fluvial. Estos hallazgos sugieren que existió un ecomorfotipo marino-costero, predominantemente longirrostro similar a los delfines de río modernos. El morfoespacio de los delfines marinos se amplía notablemente al incluir formas fósiles y actuales, y se reducen las brechas morfológicas entre los delfines de río y costeros.

En síntesis, los resultados obtenidos no discriminan entre una ecología fluvial o marino-costera para *Pliopontos*. Más bien, sugieren que pudo habitar tanto aguas costeras como de ríos, tal como lo hace *Pontoporia blainvillei*, su único pariente vivo, que habita en el Río de La Plata y en la costa Atlántica de Brasil y Argentina. Estos resultados preliminares ofrecen un modelo para explorar la evolución morfológica de los delfines fluviales a partir de formas marino-costeras del Mioceno.

**Palabras clave:** *Pliopontos littoralis*, Mioceno, morfometría geométrica, longirrostría, hiperlongirrostría, delfines de río, patrones de ecolocalización.

## ABSTRACT

Longirostry (long and slender rostrum) is a trait that evolved several times among river dolphins. This feature is thought to possess a strong adaptive component linked to riverine habitats. In contrast, extant oceanic dolphins generally have shorter and more voluminous rostra. *Pliopontos littoralis*, discovered from ~8-6 million-years-old rocks of marine origin in Sacaco (Arequipa, Peru) is a dolphin that would have had marine-coastal habits. I inquired about its ecology, marine or fluvial, since its long and slender rostrum is very similar to that of river dolphins.

To provide inferences about *Pliopontos* ecology, I used two-dimensional geometric morphometry in a phylogenetic context. The database included 58 dolphin taxa (odontocetes), including riverine and marine, living and fossil forms. The analyses recovered *Pliopontos* within the morphospace of river dolphins (e.g., *Lipotes*, *Inia*) and suggested a fluvial ecomorphotype for *Pliopontos*. Although *Pliopontos* is positioned far from living marine taxa as expected, the analyses recovered several longirostrine and hyperlongirostrine Miocene taxa, presumably coastal-marine, close to the riverine ecomorphotype. My findings suggest that there was a coastal-marine ecomorphotype, predominantly long-snouted like modern river dolphins. The morphospace of marine dolphins is notably larger when including fossil forms, and the morphological gaps between river and marine dolphins are reduced.

In summary, my analyses do not discriminate between fluvial or marine-coastal ecology for *Pliopontos*. Rather, these suggest that it may have inhabited both coastal and river waters, as extant *Pontoporia blainvillei*, which inhabits the Río de La Plata and the Atlantic coast of Brazil and Argentina. These preliminary results provide a model to explore the morphological evolution of river dolphins from Miocene marine-coastal forms.

**Key words:** *Pliopontos littoralis*, Miocene, geometric morphometrics, longirostry, hyperlongirostry, modern river dolphins, echolocation patterns.

# I. INTRODUCCIÓN

## 1. Generalidades de los cetáceos odontocetos

### 1.1. Origen y relaciones filogenéticas

Los cetáceos evolucionaron a partir de artiodáctilos (ungulados que caminan sobre un número par de dedos) arcaicos del Eoceno temprano, hace ~53 millones de años (Ma) (1). Prueba de ello son los fósiles de cetáceos anatómicamente terrestres y semiacuáticos, los llamados “arqueocetos” -todos extintos- descubiertos en lo que hoy corresponde a Pakistán y la India (2). Estos primeros cetáceos habitaban las costas del “Mar de Tethys”, un ambiente acuático de aguas someras que se extendía entre Asia, Europa y África (2).

Fósiles del Eoceno de Egipto indican que los neocetos o cetáceos modernos divergieron de arqueocetos basilosáuridos hace ~35 Ma (3). Los neocetos incluyen a los misticetos o cetáceos con barbas y odontocetos o cetáceos con dientes, mamíferos acuáticos obligados distribuidos en los mares de todo el mundo (2). Se cree que los cetáceos modernos irradian como consecuencia de la reestructuración física de los océanos, lo que generó un incremento de la circulación oceánica y de la productividad marina global (4). *Olympicetus*, el odontoceto más basal, encontrado en la Formación Pysht en Washington (EE. UU.) data del Oligoceno superior y retiene características presentes en arqueocetos (5). Pero como los odontocetos modernos, presenta un maxilar que se extiende posteriormente a la muesca antorbital (5). Además de *Olympicetus*, se han reconocido más de diez géneros de odontocetos basales, los cuales engloban especies fósiles emparentadas con el grupo corona (crown group) Odontoceti y muestran características primitivas como la heterodoncia y una constricción intertemporal (2).

Dentro de los odontocetos que aún sobreviven, el primer clado en divergir fue Physeteroidea, que incluye todos los llamados cachalotes (6). Los más antiguos representantes de este grupo son de Azerbaiyán, del Oligoceno tardío (6). Una característica ancestral de los Physeteroidea, es que sus vías nasales se encuentran separadas, pero solo el orificio izquierdo es funcional (2). El clado hermano de Physeteroidea es Synrhina; a diferencia de los primeros, sus pasajes nasales se juntan o anastomosan, creando así un solo orificio externo

(2). Sus representantes modernos son los platanístidos, zífidos y Delphinida (6). Según fósiles encontrados en Oregón (EE. UU.), se ha sugerido que la evolución de los Synrhina habría comenzado en el Oligoceno tardío (~25 Ma), con los platanístidos como el primer grupo en divergir (7). Los platanístidos forman parte de Platanistoidea, un amplio grupo que fue exitoso a mediados y finales del Mioceno que agrupa cetáceos modernos y basales tales como Allodelphinidae, Squalodelphinidae y Platanidelphidi, todos con rostros largos y delgados encontrados en depósitos marinos-costeros en el Atlántico Norte, América del Norte y Sur (2). En la actualidad, los platanístidos están representados únicamente por el delfín de río *Platanista*, limitado a los ríos Indo y Ganges, situados al sur de Asia (8). Ziphiidae es el segundo clado más diverso de cetáceos vivientes que diverge con posterioridad a los platanístidos (6). Aparecen en el registro fósil de Europa en rocas del Mioceno (~13-15 Ma) y se caracterizan por su rostro largo y una conspicua cresta premaxilar (2).

El clado Delphinida incluye los grupos Lipotoidea, Inioidea y Delphinoidea (9). Los Delphinida se conocen por la duplicación del paladar en láminas laterales y mediales, la mayor robustez y el acortamiento del proceso anterior del periótico, entre otras sinapomorfías (9). *Lipotes* y *Parapontoporia* se incluyen en Lipotidae (9). Asimismo, dentro de Inioidea se encuentran Pontoporiidae, Iniidae y aparentemente los Albireonidae (10). En Pontoporiidae se incluye al actual delfín *Pontoporia blainvillei* y a seis cetáceos extintos; *Pliopontos*, *Brachydelphis*, *Pontistes*, *Auroracetus*, *Protophocaena* y *Stenasodelphis* (11).

Delphinoidea, está representada por Delphinidae, Phocoenidae y Monodontidae (delfines oceánicos, marsopas y monodóntidos, respectivamente) (2). Este es el clado de cetáceos actuales más diverso con 17 géneros caracterizados por un engrosamiento del ápice de la apófisis anterior del periótico (8). Basados en el registro fósil de dos cráneos bien preservados encontrados en la Formación Haraichi, Japón, la divergencia de este clado se remontaría al Mioceno tardío con la especie *Noridelphis Annakaensis* como el taxón más basal de los delfínidos (~11.3 Ma) (12).

## **1.2. Anatomía y ecología**

La historia evolutiva de los cetáceos involucra modificaciones anatómicas y fisiológicas que les permitieron explorar hábitats acuáticos como zonas marino-costeras, mares profundos y

ambientes fluviales (río Amazonas/Orinoco, Indo, Ganges y el Río de la Plata) (2,13). Debido a la variedad de nichos ecológicos en los que habitan, los cetáceos desarrollaron diferentes adaptaciones a estos ecosistemas, tales como cambios en el tejido blando que incluye la pérdida de pelo, el desarrollo de una aleta caudal y el aumento de su capa de grasa asociado con la conservación del calor corporal en los cetáceos habitantes de ecosistemas gélidos como *Delphinapterus leucas*, distribuido en altas latitudes del hemisferio norte (13,14).

Otros cambios involucraron reestructuraciones óseas, tanto en el postcráneo como en el esqueleto craneal y mandibular (2). Estas modificaciones se relacionan con el desarrollo de innovaciones sensoriales, estrategias de alimentación, dietas y locomoción (2). En el postcráneo, las innovaciones que incrementan la eficiencia hidrodinámica y la locomoción son la pérdida de la pelvis y los miembros posteriores, la hiperfalangia, la inmovilización de la articulación del codo y el acortamiento del cuello (15). A nivel craneal, las modificaciones óseas representan módulos funcionales integrados, es decir que las innovaciones anatómicas de la región auditiva, el rostro en asociación a la ecolocalización y en el hocico y dentición, estarían relacionadas y habrían evolucionado a la par (2,15). Estos atributos se observan, por ejemplo, en el sistema de ecolocalización, la audición y en la anatomía de alimentación en cachalotes (*Physeteridae*) para la captura de presas en las profundidades marinas o en delfines de río (*Platanista*, *Lipotes*, *Inia*, *Sotalia* y *Pontoporia*) que viven en aguas turbias (15). Audición. Las diferencias entre la acústica de los hábitats fluviales (alta turbidez, obstáculos cercanos) y marino-costeros (alta visibilidad, zonas amplias) favorecieron diferentes ecomorfologías de los sistemas auditivos de los delfines habitantes de estos ecosistemas (16). Las formas internas y externas del periótico reflejan parcialmente las preferencias ambientales de los delfines actuales y extintos (16). Las cócleas de los delfines de río suelen ser redondeadas, delgadas y altas; mientras que las de los marino-estuarinos son generalmente gruesas y globosas (16).

Anatomía de estructuras asociadas a la alimentación. Las estrategias alimenticias de los delfines incluyen la alimentación por succión, raptorial o ambas (17). La primera se infiere a partir de un rostro corto, romo y ancho (condición denominada como ambignatía), la reducción o pérdida de los dientes, hioides agrandados y fusión cervical (18). Estas cualidades le permiten al animal generar una elevada presión negativa en su cavidad oral para lograr el

direccionamiento de sus presas hacia el interior de la boca (17). La alimentación raptorial, en cambio, se asocia con una reducción del arco cigomático, rostros y mandíbulas largas, numerosos dientes en conjunto con el desarrollo de una mayor masa muscular temporal evidenciado por una fosa temporal más desarrollada (18,19). Este perfil proporciona una reducción de la resistencia hidrodinámica durante el movimiento lateral del hocico y estaría vinculada con la captura de presas pequeñas y ágiles (20). Además, estos delfines también pueden incluir succión en su estrategia de alimentación (17). En general, a medida que la masa corporal aumenta, el número de dientes disminuye (21). Usualmente, los odontocetos más grandes se alimentan por succión (21). Así, por ejemplo, en *Physeter* (ballena de esperma o cachalote), cada hemimandíbula contiene de 18 a 26 dientes grandes cónicos que encajan perfectamente en cavidades del maxilar (22). En cambio, el actual delfín de río *Platanista* cuenta con 26 a 39 dientes pequeños, curvos y afilados tanto en la mandíbula como en el maxilar y su alimentación es principalmente raptorial (22).

Telescopía craneal: ecolocación, respiración y olfato. A diferencia de otros mamíferos, los huesos faciales como el premaxilar, maxilar y los nasales, dejan de estar limitados en la parte anterior del cráneo y se desplazan posterior y lateralmente hacia la parte superior de la cabeza, con el maxilar ubicándose detrás de las órbitas y cubriendo la mayor parte del frontal (15). A esta condición se le denomina telescopía craneal y es producto del desplazamiento de ciertas unidades craneales debido al desarrollo de una estructura blanda o sensorial (TC) (2). El TC está usualmente asociado con la presencia de asimetría craneal y facial, en la que los huesos y las estructuras blandas del lado derecho están más desarrollados que los del lado izquierdo (15). Se ha propuesto que la ventaja funcional del TC es la facilitación de la respiración, así como la generación y emisión de sonidos para la ecolocalización y comunicación entre los odontocetos (23,24). La ecolocalización es un sentido activo empleado por los odontocetos para orientarse, buscar presas y percatarse de depredadores mediante la generación y emisión de pulsos de sonido de altas intensidades y la subsiguiente recepción auditiva a través de la mandíbula (2).

## 2. Evolución y filogenia de los delfines de río

### 2.1. Relaciones de parentesco

Los delfines de río actuales son cuatro: *Inia* (buefo colorado o boto), *Platanista* (delfín del Ganges), *Pontoporia blainvillei* (franciscana o delfín del Río de la Plata) y *Lipotes vexillifer* (baiji o delfín chino de río) (25,26). Estudios de filogenia basados en datos morfológicos y moleculares que analizaron los cuatro delfines fluviales modernos soportaron la no monofilia del grupo; es decir, que no son descendientes de un ancestro común (25). Este grupo de delfines fluviales abarca cuatro clados: los platanístidos, lipótidos e ínidos (26,27). Los primeros representantes de los synrhínidos (Platanistidae, Zíphiidae y Delphinida) en divergir durante el Oligoceno tardío, fueron los platanístidos quienes eran diversos durante el Mioceno; sin embargo, ahora solo tienen un representante: el delfín de los ríos Ganges/Indo, *Platanista* (28).

El siguiente clado en divergir, entre el Mioceno-Plioceno, fueron los lipótidos, conformados por el delfín recientemente extinto *Lipotes vexillifer* del río Yangtzé y el extinto *Parapontoporia* (6). Los Inioideos, en cambio, podrían haber divergido en el Mioceno tardío (~6 Ma) (2). Este último clado incluye a los Iniidae, Pontoporiidae y Albireonidae (10). Dentro de Iniidae se encuentra *Ischyrorhynchus*, un odontoceto del Mioceno tardío cuyos restos fueron encontrados en depósitos de agua dulce en Argentina, y el delfín actual del Amazonas, *Inia* (29).

Pontoporiidae es un clado con un diverso registro paleontológico, con un representante actual y al menos seis géneros fósiles descritos (*Pliopontos*, *Brachydelphis*, *Pontistes*, *Auroracetus*, *Protophocaena*, *Samaydelphis* y *Stenasodelphis*) descubiertos en yacimientos marinos desde el Mioceno tardío hacia finales del Plioceno en América del Sur, la costa oriental de América del Norte y el Mar del Norte (11,30–32). La filogenia basada en datos morfológicos y moleculares apoya que los pontopóridos es el grupo más relacionado con los ínidos (6). La única especie viviente del grupo de los pontopóridos es *Pontoporia blainvillei* (9). El registro más antiguo lo constituye *Brachydelphis*, taxón hermano del *Pliopontos littoralis*, este último tema central de la presente disertación (9). Ambos taxa fueron encontrados en yacimientos del Mioceno tardío (~8-6 Ma) de la Formación Pisco que denotan

paleoambientes marino-costeros (9,31,33). Asimismo, *Samaydelphis*, un delfín pontopórido longirrosto contemporáneo a *Brachydelphis*, fue hallado en seis localidades diferentes a lo largo de la Cuenca Este de Pisco (32). *Pontistes rectifrons* representa también un pontopórido, sus fósiles fueron descubiertos en la Formación Ituzaingó del Mioceno tardío de Argentina y sus restos fueron hallados en sedimentos estuarinos (8). Los otros tres géneros de pontopóridos (*Auroracetus*, *Protophocaena* y *Stenasodelphis*) son conocidos únicamente por fragmentos procedentes de yacimientos marinos del Atlántico Norte (11).

## **2.2. Convergencias en los delfines de río actuales y anatomía craneal**

La no monofilia de los cuatro delfines de río actuales se apoya en datos morfológicos y moleculares, así como en las marcadas diferencias anatómicas de sus cráneos (25,27). En el 2017, un estudio empleó morfometría geométrica para la cuantificación de características craneales y de partes blandas de cuatro delfines de río actuales (*Inia*, *Pontoporia*, *Platanista* y *Lipotes*) (27). Esta investigación sugirió ocho características que evolucionaron independientemente en delfines de río modernos, resultado que además se apoya en la distribución geográfica dispar de estos taxa (25,27). Estas características incluyen un rostro largo y estrecho, una sínfisis mandibular fusionada y alargada, una hilera de dientes alveolares extendida, vértebras cervicales no fusionadas, una apófisis cigomática agrandada, huesos nasales en línea con los procesos cigomáticos, órbitas reducidas y aletas anchas de los miembros delanteros (27). La evolución independiente de las características descritas refleja un fuerte componente adaptativo para un ecosistema fluvial (25), pues sus órbitas reducidas estarían relacionadas con la ineficiencia de la visión en entornos con altos niveles de turbidez, -como sucede en los sistemas fluviales-, mientras que sus rostros largos y estrechos facilitarían la alimentación de estos delfines al incrementar la eficiencia de la ecolocalización en entornos someros además de favorecer la captura de presas pequeñas y ágiles en estos sistemas al reducir la resistencia hídrica (13,20,34).

Mientras que *Platanista*, el único representante viviente de los platanístidos, se distingue por el desarrollo de prominentes crestas maxilares y por su paladar cubierto por el maxilar y el pterigoide; los ínidos, lipótidos y pontopóridos se asemejan en el desarrollo de una lámina lateral del paladar y de un borde ventral del proceso anterior del periótico (8). De estos, los

pontopóridos e ínidos están emparentados estrechamente, dado que ambos comparten las siguientes sinapomorfías: presencia de eminencias premaxilares e inflexión dorsal de los bordes post-orbitales del maxilar (8). Los pontopóridos, además son reconocidos por sus nasales planos, más o menos horizontales y bastante extendidas anteroposteriormente, por un vértice muy bajo y simétrico además de eminencias premaxilares marcadamente agrandadas (8,9)(8). Con excepción de su tamaño, *Pliopontos littoralis*, -el pontopórido extinto hallado en Perú cercanamente emparentado con *Pontoporia*- , es muy parecido a este dado que ambos presentan un rostro largo y estrecho con dientes pequeños, similares y afilados (8)

### **2.3. Biogeografía y hábitat**

La distribución de los cuatro delfines de río actuales es dispar (14). Estos habitan en América del Sur (*Inia* : cuencas del Amazonas y el Orinoco; *Pontoporia blainvillei*: el Río de la Plata y las costas del Atlántico sur de Brasil, Uruguay y Argentina) y en el continente asiático (*Platanista* : Río Ganges y; *Lipotes vexillifer*: habitaba el Río Yangtsé) (14).

Aunque se conoce poco sobre la ocupación de los hábitats fluviales por los cetáceos, fósiles de la Formación Namba sugieren que los platanístidos basales habrían habitado ambientes fluvio-lacustres desde el Oligoceno tardío, al sur de Australia (35). Asimismo, en depósitos no marinos del Mioceno medio (~13 Ma), se encontró un periótico perteneciente a un delfín platanístido en el Arco de Fitzcarrald, la actual Amazonía peruana, además de restos del rostro y perióticos de tres especímenes de platanístidos en depósitos fluviales de la Venta, Colombia, coetáneos al delfín del Arco de Fitzcarrald (36,37).

En América del Sur, los ínidos (junto con los mencionados platanístidos, todos estos ahora extintos) habrían ocupado ambientes de agua dulce desde el Mioceno medio al Plioceno medio (~11,6-2,6 Ma), como resultado de una transgresión marina en el Cratón de Brasil y debido a elevaciones en el nivel del mar durante el Mioceno medio (25,38). Dentro de Iniidae se encuentra *Ischyrorhynchus*, un odontoceto de rostro largo y delgado del Mioceno tardío cuyos restos fueron encontrados en depósitos de agua dulce tanto al norte como al sur de Sudamérica -en la localidad de Paraná y La Plata-, en Argentina y en la Formación Urumaco,

en Venezuela (39). Evidenciando la fuerte convergencia craneana (longirostría) que poseen los delfines habitantes de sistemas fluviales (39). Además de *Ischyrorrhynchus*, los delfines extintos *Isthminia panamensis* (Mioceno tardío) y *Brujadelphis ankylorostis* (Mioceno medio) encontrados en entornos marino-costeros de Panamá y Perú, respectivamente; constituyen las especies fósiles más cercanas al delfín actual del Amazonas, *Inia* (10,40). Debido a la distribución geográfica del grupo, los investigadores propusieron que habría existido solo una o más de una invasión de ínidos marinos a los sistemas fluviales a finales del Mioceno en Sudamérica, luego de la invasión de platanístidos en el Mioceno medio (10,36,40).

En el 2017, Aguirre-Fernández y colaboradores revelaron que el ínido fósil descubierto en rocas marinas de la formación Codore (Venezuela) datado en la transición del Mioceno al Plioceno, podría haber habitado tanto entornos marinos como fluviales y lacustres (38). Para ello se basaron en análisis de morfometría geométrica del periótico y laberinto óseo, el cual lo situó entre los delfines de río *Inia geoffrensis* y *Pontoporia blainvillei* (38).

Tanto por la morfología de los perióticos como por las localidades donde fueron hallados estos cetáceos fósiles, se ha propuesto una diversidad desconocida mayor a la actual de delfines de río en Sudamérica (36). En base a los fósiles de cetáceos fluviales reportados, se han planteado colonizaciones independientes de los sistemas fluviales alrededor del mundo, por lo menos en cuatro oportunidades; dos en Sudamérica, en Oceanía y en Asia, donde actualmente se encuentra el delfín *Platanista* (25,35–37).

Se estima que los ancestros marinos de los actuales delfines de los ríos situados en América y Asia habrían colonizado los mares epicontinentales que se habrían formado durante el Mioceno medio no solo en las cuencas de los ríos Amazonas y Paraná, sino también en los ríos asiáticos Ganges y Yangtsé como consecuencia de las transgresiones marinas de esta época que crearon entornos someros (25,41). Sin embargo, tras la reducción del nivel del mar a finales del Mioceno, algunos delfines marinos habrían permanecido aislados en el continente y posteriormente se adaptaron a los sistemas fluviales, mientras que otros se extinguieron (25,41).

### **3. Paleoclima y biodiversidad en el Neógeno (~10-2 Ma)**

#### **3.1. Características climáticas globales y ambientales regionales (costa del Pacífico sudeste)**

El Neógeno es un periodo que se extiende desde ~23 a 2.5 Ma y comprende dos épocas, el Mioceno y el Plioceno. Durante el Mioceno tardío, en un periodo que abarca 12 y 11 Ma, estudios del índice de insaturación de la alquenona de cadena larga (Uk'37) describieron condiciones de calentamiento global con temperaturas superficiales del mar (TSM) hasta 17°C más cálidas que las actuales para el Atlántico Norte(42). Esto implicó una reducción en los gradientes de temperaturas meridionales, lo cual generó un debilitamiento de las celdas de Hadley y una reducción de las zonas hiperáridas hace 11.6 y 7.2 millones de años (42). Así, las zonas hoy desérticas (en latitudes de ~30°) eran praderas, bosques y sabanas en aquel entonces (42). Posteriormente, los mismos registros cuantifican un periodo de glaciación mundial a finales del Mioceno, durante la etapa Messianiense (~7.2-5.3 Ma), probablemente causado por una reducción de los valores globales de CO<sub>2</sub> (42). El incremento de los gradientes meridionales de las temperaturas, con un aumento pronunciado desde los ~6 Ma, promovieron el reforzamiento de las celdas de Hadley, lo que provocó una expansión de las zonas áridas (42). Se cree que esto contribuyó con las reestructuraciones faunísticas y florísticas registradas en estas regiones subtropicales durante el Mioceno tardío, como la expansión de las plantas del tipo C4 sobre las C3, siendo las primeras eficientes en la asimilación de agua y en la fijación del carbono bajo niveles reducidos de CO<sub>2</sub> (42).

Por otro lado, el cierre total del istmo de Panamá a finales del Mioceno, generó la separación de las aguas del Océano Pacífico y el Caribe (43). Esto trajo consigo variaciones en el Caribe como una disminución de la productividad primaria, un aumento de las temperaturas del mar, una abundancia de corales por encima de los moluscos bentónicos entre 4.2 – 3.5 Ma, así como un incremento de salinidad como producto de la reorganización de los drenajes fluviales sudamericanos debido al levantamiento andino que significó la instauración del drenaje fluvial en el Océano Atlántico desde hace 10 Ma (44–46). El comienzo del Plioceno en una escala global (~5.3 Ma) se caracterizó por el establecimiento de una nueva etapa cálida (47). Estudios basados en el análisis de la alquenona indican que el clima del Zancleano

(~5.3-3.6 Ma) era más cálido y húmedo (48). Se ha sugerido que la temperatura media global del Plioceno era ~4°C más alta que la actual (49). Esto generó un menor contraste de las TSM entre el este y oeste del Pacífico tropical y tal vez dio lugar a condiciones similares a El Niño en la costa del Pacífico sudeste (50). Registros en los Andes centromeridionales evidencian disminuciones en las tasas de erosión de antiguas cuencas hidrográficas, en latitudes cercanas a los 30°S (51). La primera hace ~6.1-5.2 Ma y la segunda de ~3.6-3.3 Ma, ambas relacionadas con periodos de aridez continental asociados con eventos fríos (51). Las reducciones de CO<sub>2</sub> y sus periodos glaciales intensos asociados son considerados impulsores de las transiciones ecológicas del Mio-Plioceno en los Andes centrales (51).

## **3.2. Geología y paleontología de la Formación Pisco**

### **3.2.1. Paleoambiente**

La Formación Pisco es una unidad litoestratigráfica que corresponde a una importante transgresión marina que afectó la costa sur del Perú a lo largo de 350 km, desde Pisco (Ica) hasta Yauca (Arequipa) (52). Se caracteriza por contener rocas blancas y amarillentas con un aspecto calcáreo similar al de la tiza (52). Dataciones radiométricas con U/Pb, <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar, <sup>87</sup>Sr/<sup>86</sup>Sr concluyeron que la edad de esta Formación se sitúa desde el Mioceno medio (~13 Ma) hasta el Plioceno temprano (~4.5 Ma) (53,54).

Los depósitos de la Formación Pisco en el área de Sacaco están constituidos por rocas sedimentarias como arenisca de grano grueso a medio, coquina, limolita arenosa tufácea y, en menor medida, por conglomerados (52). Tanto la textura, estructura, como la secuencia de estos depósitos, indican ambientes de deposición intermareal cercanos a la costa (52). Durante el transcurso de la deposición de los estos sedimentos, las temperaturas del agua parecen haber sido más cálidas que en la actualidad; según las mediciones isotópicas de <sup>18</sup>O de bivalvos fósiles, además de la composición de la fauna de los moluscos (52). En Sacaco, Muizon y DeVries (1985) identificaron cinco horizontes portadores de vertebrados fósiles en los depósitos de la Formación Pisco (figura 2), en un orden descendente de antigüedad, estos son: El Jahuay (ELJ), Aguada de Lomas (AGL), Montemar (MTM), Sud-Sacaco (SAS) y Sacaco (SAO), que datan del Mioceno tardío hasta inicios del Plioceno (~9.5-4.8 Ma) (53,54). Ahora

se considera que estos lugares son en realidad localidades con varios niveles estratigráficos (54).

### 3.2.2. Registro fósil

En el área de Sacaco (figura 2) se han hallado fósiles de vertebrados e invertebrados marinos (52). La preservación de estos restos es excepcional, lo que indica que los cadáveres se enterraban de manera rápida, a pesar que se ha propuesto la existencia de aguas tranquilas (55). Entre los fósiles encontrados en la localidad de Sacaco Sur (SAS) se incluyen invertebrados vinculados con zonas rocosas y aguas con temperaturas del mar relativamente altas (52). Respecto a los vertebrados, se encontraron restos de ballenas, delfines, focas, tiburones, pingüinos, cocodrilos, tiburones y hasta perezosos acuáticos (52). Muchos de estos vertebrados son considerados animales estrictamente marino-costeros (56). Entre los delfines, específicamente en los depósitos de Aguada de Lomas (AGL) y SAS (~8-6Ma), se encontraron los restos de un pequeño delfín pontopórido, *Pliopontos littoralis*, un odontoceto objeto de este estudio (31,57).

Los registros de ballenas son abundantes e incluyen los géneros *Balaenoptera*, *Incakujira* y *Piscobalaena*, esta última una ballena pequeña que alcanzaba solo 5-6 m de longitud (57). Otros cetáceos descubiertos en SAS son *Piscolithax* y *Odobenocetops* (55,58). *Piscolithax* es el taxón extinto más diverso de los Phocoenidae (marsopas), con una posición basal en su clado (58). Este grupo incluye tres especies del Mioceno tardío: *Piscolithax tedfordi* y *Piscolithax boreios* (~6-8 Ma) de México y *Piscolithax longirostris* de Perú (~6.3-5.5 Ma) (58). Por otro lado, *Odobenocetops* es considerado como un odontoceto aberrante por sus procesos premaxilares que albergan colmillos, una ligera telescopía craneal y una reducción de sacos premaxilares; además, se estima que presentaba una exigua capacidad ecolocalizadora compensada por una visión binocular (55). A pesar de ser un cetáceo, *Odobenocetops* presenta características muy similares a la morsa actual (*Odobenus rosmarus*), dado que su paladar es abovedado, tiene un borde cornificado del labio superior y una musculatura masticatoria bastante desarrollada bastante (55). Así, se sugiere que *Odobenocetops* se alimentaba por succión en ambientes someros y su dieta habría incluido invertebrados bentónicos de aguas cálidas (55).

Entre los pinnípedos descubiertos solo se han documentado focas del grupo Monachinae, como *Acrophoca*, un género extinto de cráneo sumamente alargado y mandíbulas con dientes bastante distanciados entre sí (59). *Hadrokirus*, muestra mandíbulas y dientes muy robustos, lo que indicaría una dieta durófaga a base de crustáceos y/o moluscos (60). Además de *Piscophoca*, similar a la actual foca monje, cuya anatomía indicaría probables hábitos pelágicos (59). Asimismo, tanto en Chile (Formación Bahía Inglesa) como en la Formación Pisco de Perú se ha reportado el hallazgo de un fócido diminuto de la especie *Australophoca changorum* (61).

Por otra parte, en los depósitos de Sacaco también se descubrieron los restos de *Thalassocnus*, un género correspondiente al grupo Xenarthra (54). Se trata de un grupo extinto de perezosos terrestres semiacuáticos, con un registro fósil que data de ~9.6-4.5 Ma (54). El incremento en la masividad de su dentadura y el aumento de la profundidad de su mandíbula acrecientan la fuerza del aplastamiento durante su masticación y sugieren que el alimento principal de *Thalassocnus* era el pasto marino (62). Las angiospermas marinas que consumía habitan en ecosistemas someros y de aguas tropicales (62). Por esto, se sugiere que la disminución de la TSM a lo largo de la costa peruana desde el Mioceno hasta el Plioceno tardío, pudieron haber causado la reducción de la fuente del alimento de *Thalassocnus*, el pasto marino, finalizando así con este linaje de perezosos marinos (62).

### **3.3. Características generales *Pliopontos littoralis* Muizon, 1983**

*Pliopontos littoralis* fue un delfín pontopórido relativamente pequeño del cual se conocen cinco especímenes, tres de ellos depositados en el Museo Nacional de Historia Natural de París (MNHN SAS 931,193 y 953) (31,57). Estos tres primeros ejemplares, -entre los que destaca el holotipo MNHN SAS 931-, fueron recolectados en la localidad de Sacaco sur (SAS) y descritos por el paleontólogo Christian de Muizon en 1983 y 1984. MNHN SAS 931,193 y 953 carecen de casi la mitad anterior del rostro (57) (figura 3), estos cráneos fueron encontrados junto con periótics, dientes aislados, un húmero, además de vértebras cervicales y lumbares -no se encontraron mandíbulas ni esqueletos completos-(57). Los reportes de huesos aislados, pero bien preservados y la carencia de un esqueleto articulado

de *Pliopontos*, evidencian un transporte mesurado y un enterramiento rápido en un entorno de moderada energía.

Como fue descrito, el pariente actual de *Pliopontos* es el delfín de río y costero *Pontoporia blainvillei*, con quien comparte un cráneo muy similar; ambos rostros son estrechos y alargados con decenas de pequeños alvéolos, similares y cercanos entre sí (figuras 1 y 5) (57). Los dientes de *Pliopontos* son circulares, diminutos, cónicos, afilados y con un esmalte liso como en *Pontoporia* (57). A diferencia de su pariente actual, el neurocráneo de *Pliopontos* es más corto y ancho que en *Pontoporia* (figuras 1 y 5) (31). Si bien sus narinas son alargadas como en *Pontoporia*, la forma de estas es más rectangular en *Pliopontos* y contactan con el occipital (31). Asimismo, las órbitas de *Pliopontos* son ligeramente más grandes que *Pontoporia*, con el primero con un proceso cigomático del escamoso proporcionalmente más corto que en *Pontoporia blainvillei* (figuras 1 y 5) (31). Por otro lado, como se mencionó, el género extinto *Brachydelphis maseazi* representa el taxón más cercanamente emparentado con *Pliopontos* (57). Esta especie posee el vértice del cráneo más elevado que *Pliopontos*, así como un peculiar rostro sumamente corto y puntiagudo en su porción más anterior (63). Tanto *Brachydelphis* y *Pliopontos*, como *Pontoporia*, habrían tenido un reducido tamaño corporal que no excedían los 2 m, junto con dimensiones del cráneo similares entre sí (tabla 1) (31).



**Figura 1.** Fotografías del paratipo de *Pliopontos littoralis* (MNHN SAS 953) depositado en el MNHN de París y hallado en los depósitos de Sacaco Sur (SAS), Formación Pisco. a) vista dorsal, b) vista ventral, c) vista lateral. Barra de referencia de 10 cm.

## 4. Morfometría geométrica

### 4.1. Principios de la técnica

La morfometría geométrica es una metodología que analiza la variación de la forma de manera cuantitativa a partir del análisis de puntos de referencia o “landmarks” (64). A diferencia de la morfometría tradicional que mide la longitud, la profundidad, el ancho y proporciones entre ellas, la morfología geométrica elimina la dependencia y el posible error de comparar desde un solo punto los demás datos morfológicos (64). Así, un error en el establecimiento de un punto no afecta significativamente las otras mediciones además de

que se evita superposiciones en la información (64). Esto permite analizar cuantitativamente la variación de la forma con independencia del tamaño, por lo que se logra obtener un análisis geométrico integral (64). La captura de la geometría es precisa y se consigue a través de landmarks (LM's) o puntos de referencia -regiones homólogas o puntos anatómicos discretos reconocibles en los individuos del estudio - y semilandmarks (SLM's) entre landmarks (anexos 2 y 3). Para el presente estudio, esta metodología fue ejecutada de manera bidimensional (64).

En el presente proyecto, empleamos morfometría geométrica en el estudio ecomorfológico; aquí el objetivo fue reconocer las variaciones de la forma de *Pliopontos* y otros odontocetos y asociarla de manera plausible con aspectos de su ecología (estrategia de alimentación, distribución geográfica, hábitat), considerando también la señal evolutiva de estas especies mediante un mapeo filogenético anexado en los análisis morfométricos.

Los resultados morfométricos geométricos suelen complementarse con metodologías diversas, entre los que destacan el análisis de componentes principales (PCA), análisis variado canónico (CVA), funciones discriminantes (DF), mapeo filogenético y pruebas de permutación (64,65). Entre ellos, el PCA es empleado para modelar las transformaciones evolutivas y de ontogenia y también para mostrar la similitud y diferencia entre las muestras (65). Consiste en expresar un conjunto de variables en combinaciones lineales de factores no correlacionados (64). Así también, el análisis variado canónico (CVA) es un método de ordenación que busca encontrar las variaciones canónicas a lo largo de los cuales los grupos se discriminan entre sí (64). Busca explicaciones biológicas para esta variación mediante ejes (variaciones canónicas) que maximizan la variación entre grupos más que la variación dentro de los mismos (64).

## **II. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS**

### **1. Problema y pregunta de investigación:**

*Pliopontos littoralis* nunca ha sido incluido en algún estudio cuantitativo y su potencial ecología no se ha explorado. Debido a que sus restos fueron descubiertos en rocas de origen

marino, el paleontólogo Christian de Muizon (1983) consideró que esta evidencia tafonómica era suficiente para asumir que se trataba de un cetáceo de hábitos marinos (8,31). Sin embargo, las particularidades craneanas cualitativas que exhibe este odontoceto, principalmente la forma alargada y estrecha del rostro, son similares tanto a los odontocetos marino-costeros del Mioceno como a los delfines de río actuales (27). Se ha propuesto que estas características rostrales son convergentes en los cetáceos fluviales modernos, dado que fueron adquiridas independientemente en los cuatro clados de delfines de río (25,27). De este modo, se ha propuesto que la evolución de esta morfología craneal posee un fuerte componente adaptativo para un hábitat fluvial (27). El conocimiento del posible hábitat de *Pliopontos* podría ayudar a comprender aspectos de las características físicas del ambiente marino y la franja costera peruana, situación que aún se encuentra en debate (51). Además, hasta el momento los estudios de morfometría geométrica que incorporaron cetáceos fluviales no han evaluado en conjunto las cinco especies de delfines de río vivientes, los cetáceos costeros longirrostrinos del Mioceno y los delfines marinos modernos y relacionado las variaciones morfológicas craneales intrínsecas a estos grupos con su ecología, con énfasis en sus patrones de ecolocalización (19,66).

En este sentido, la pregunta de investigación principal de este estudio es la siguiente: ¿Cuál fue la ecología que habría tenido *Pliopontos littoralis*? Asimismo, ¿pudo *Pliopontos* haber habitado ríos?, ¿se puede distinguir cuantitativamente la morfología craneal de los delfines fluviales modernos y los delfines costeros longirrostrinos extintos? ¿puede la morfometría geométrica ayudar a comprender de qué modo la longirrostría está vinculada con hábitats fluviales y costeros? ¿cuál fue la posible ecología de los delfines longirrostrinos del Mioceno contemporáneos a *Pliopontos*? Con estos propósitos estudiaré la morfología del cráneo de *Pliopontos* de manera cuantitativa y la compararé con delfines oceánicos, costeros y de río actuales, así como con odontocetos longirrostrinos marino-costeros del Mioceno. Con estos datos emplearé la ubicación ocupada por *Pliopontos* dentro del morfoespacio de los cetáceos mencionados para así evaluar su posible ecología.

## 2. Hipótesis

En el presente estudio cuestiono la propuesta de que *Pliopontos* habría sido un delfín exclusivamente marino; en cambio, sugiero que fue un delfín capaz de alternar ecosistemas fluviales y marino-costeros, debido a su morfología rostral convergente con los delfines de río actuales y similar a la de su pariente viviente *Pontoporia blainvillei* o Franciscana, según las hipótesis filogenéticas existentes (31,33). La Franciscana no solo habita en el Río de la Plata, sino también la zona costera Atlántica de Brasil y Argentina (14). El cráneo de *Pontoporia* es similar al de *Pliopontos* pues en ambos el rostro es largo y delgado, con dientes pequeños y alveolos cercanos entre sí (31). Suponer que *Pliopontos* fue marino, únicamente por el ambiente de depositación en el que fue hallado, ignora la evidencia morfológica y filogenética.

Si encuentro que *Pliopontos* pudo haber alternado tanto ambientes fluviales como marinos-costeros, esto tendría algunas implicancias evolutivas en el entendimiento de la adquisición de una ecología fluvial a partir de una marina.

## 3. Objetivos:

### 3.1. Objetivo general:

- Explorar la posible ecología del delfín *Pliopontos littoralis* mediante la cuantificación de su morfología craneal.

### 3.2. Objetivos específicos:

- Ubicar la posición de *Pliopontos* en el morfoespacio de los delfines fluviales y marinos actuales, además de los odontocetos extintos del Mioceno y así evaluar su posible ecología (hábitat, estrategias de alimentación).
- Explorar la ecología de los odontocetos longirrostrinos e hiperlongirrostrinos del Mioceno.
- Analizar las variaciones morfológicas craneales de los delfines de río modernos y los cetáceos costeros extintos longirrostrinos y hiperlongirrostrinos del Mioceno y evaluar el vínculo existente entre sus hábitats.

- Mapear la filogenia de los taxones de cetáceos empleados en el análisis de componentes principales (PCA) con el propósito de reconocer trayectorias evolutivas y eventuales convergencias en la morfología craneal de los delfines de río.

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 1. Especímenes

Ejecuté la limpieza de dos fósiles de *Pliopontos littoralis* hallados en el área de Sacaco (Arequipa, Perú). Los especímenes fueron los siguientes: MUSM 3901, un cráneo casi completo y MUSM 953, un cráneo fragmentado en vista ventral (figuras 3 y 4). Los dos ejemplares provienen de la Formación Pisco, situada en la costa sur del Perú (figura 2). Mientras que MUSM 3901 fue hallado en Sacaco Sur, MUSM 953 fue encontrado en los depósitos de Aguada de Lomas, ambos estratos de entre ~8-6 millones de años. Preparé ambos cráneos en el Laboratorio de BioGeoCiencias, LID 313, UPCH. Acabada la preparación de los especímenes de *Pliopontos*, procedí a fotografiar los dos cráneos empleando una cámara Sony 5R con un sensor de recorte incluido, además de un lente modelo SEL 1855 con una distancia focal de 35 mm caracterizado por presentar una distorsión de barril con una fuerte re-corrección hacia los bordes de la fotografía (67). Para el registro fotográfico utilicé una escala de referencia de 10 cm y consideré solo la vista dorsal y ventral del cráneo dado que la vista lateral en todos los especímenes se encuentra bastante dañada. Además, aseguré una correcta ubicación de la cámara en un ángulo de 90° respecto al plano longitudinal del cráneo con una distancia aproximada de 30 cm en relación a la muestra.

Procedí a analizar el cráneo de *Pliopontos* de forma cuantitativa mediante morfometría geométrica bidimensional y comparativamente con otras 52 especies de odontocetos marinos (costeros y/o oceánicos) actuales, delfines modernos de río y odontocetos fósiles -a través de fotografías y capturas de imágenes de escaneos en ambas vistas-, sumando un total de 88 muestras examinadas. Debido a la pandemia, así como por la lejanía de las colecciones, solicité y recolecté las imágenes cuantificadas de repositorios virtuales -los cuales no emplean un único modelo de cámara-, de modo que, para disminuir la distorsión de la

imagen, los especímenes fueron colocados al centro de la composición y fotografiados desde una distancia mínima de 30 cm hacia la muestra.

Dentro de los delfines exclusivamente costeros actuales, consideré quince especies; *Phocoena spinipinnis* (n=1), *Phocoena phocoena* (n=4), *Tursiops truncatus* (n=2), *Orcaella heinsohni* (n=1), *Orcaella brevirostris* (n=3), *Sotalia guianensis* (n=3), *Sousa chinensis* (n=3), *Lagenorhynchus obscurus* (n=1), *Cephalorhynchus commersonii* (n=1), *Cephalorhynchus eutropia* (n=1), *Cephalorhynchus hector* (n=1), *Delphinus capensis* (n=1), *Sousa teuszii* (n=1), *Tursiops aduncus* (n=1) y *Globicephala melas* (n=1). Respecto a los odontocetos exclusivamente oceánicos analizados, fueron siete especies; *Ziphius cavirostris* (n=1), *Mesoplodon mirus* (n=1), *Feresa attenuata* (n=2), *Peponocephala electra* (n=3), *Lissodelphis peronii* (n=1), *Stenella coeruleoalba* (n=1) y *Lagenorhynchus obliquidens* (n=1). Los delfines que presentan una distribución tanto costera como oceánica estudiados fueron once; *Grampus griseus* (n=3), *Stenella longirostris* (n=1), *Orcinus orca* (n=1), *Delphinapterus leucas* (n=4), *Steno bredanensis* (n=3), *Delphinus delphis* (n=1), *Globicephala macrorhynchus* (n=1), *Lagenodelphis hosei* (n=1), *Pseudorca crassidens* (n=1), *Stenella attenuata* (n=1) y *Stenella frontalis* (n=1). Mientras que los delfines de río modernos que incluí, cinco; *Inia* (n=4), *Platanista* (n=2), *Pontoporia blainvillei* (n=5), *Sotalia fluviatilis* (n=3), y *Lipotes vexillifer* (n=4). Finalmente, además de *Pliopontos* (n=2) consideré catorce especies de odontocetos fósiles del Mioceno; *Xiphiacetus cristatus* (n=1), *Schizodelphis morckhoviensis* (n=1), *Brachydelphis mazeasi* (n=1), *Huaridelphis raimondii* (n=2), *Ensidelphis riveroi* (n=1), *Furcacetus flexirostrum* (n=1), *Goedertius oregonensis* (n=1), *Macrosqualodelphis ukupachai* (n=1), *Zarhinocetus errabundus* (n=1), *Pomatodelphis inaequalis* (n=1), *Messapicetus gregarius* (n=1), *Atocetus iquensis* (n=1), *Lomacetus ginsburgi* (n=1) y *Samaydelphis chalcatanae* (n=1). Los especímenes que analicé fueron proporcionados por las paleontólogas Maíra Laeta, Ellen Coombs y los paleontólogos Olivier Lambert, Rodolfo Salas-Gismondi, Matthew McCurry, Giovanni Bianucci, Christian de Muizon, Gabriel Aguirre-Fernández y Aldo Benites-Palomino. Los cráneos forman parte de las colecciones del Museo de Historia Natural de San Marcos, Perú (MUSM), Museo Nacional de la Universidad Federal de Río de Janeiro, Brasil (MN), Museo de Historia Natural de Dinamarca (NHMDK) Museo de Historia Natural, Reino Unido

(NHMUK), Real Instituto Belga de Ciencias Naturales Bruselas, Bélgica (IRSN) y del Museo Conmemorativo de la Guerra de Auckland, Nueva Zelanda (MoNZ).

Las muestras pertenecen a individuos adultos identificados por el cierre total de las suturas craneales. Efectué los análisis con independencia del sexo (masculino o femenino), debido a que los odontocetos no presentan una variación considerable de la morfología del cráneo entre sexos (68). Asimismo, no consideré la variación poblacional dado que las colecciones científicas de odontocetos actuales no siempre consignan información sobre esta variable, al igual que ocurre con el sexo de los especímenes.

## **2. Cuantificación de la forma del cráneo**

En el presente estudio empleé morfometría geométrica, la cual como fue descrita, es una técnica que se distingue de la morfometría tradicional dado que permite analizar cuantitativamente la forma con independencia del tamaño. Los puntos de referencia o landmarks empleados aquí fueron utilizados en diversos estudios previos y que lograron constatar la agrupación por hábitat de cetáceos marinos, costeros y de río modernos de acuerdo a sus posiciones cercanas en el morfoespacio (19,27,68,69). La digitalización de los puntos de referencia las realicé con el software TpsDig32. En cada una de las vistas ventrales del cráneo establecí 20 LM's y 52 SML's, mientras que, en las vistas dorsales, 18 landmarks y 40 semilandmarks. Posterior a la digitalización, ejecuté el programa MorphoJ para realizar el ajuste de superposición de Procrustes con el fin de obtener información exclusiva sobre la forma sin considerar información relacionada al tamaño, posición y rotación de los cráneos. De inmediato, efectué un análisis de regresión multivariada del tamaño del centroide con las coordenadas de Procrustes con el objeto de verificar la independencia entre el tamaño sobre la forma del cráneo (tabla 2 y 3). Seguidamente, generé una matriz de covarianza de estos datos con los cuales analicé las formas craneales a través del análisis de componentes principales (PCA).

### **3. Variación morfológica intrínseca al clado, hábitat y zona climática y significancias estadísticas.**

Para conocer y contrastar la combinación de variables que explican mejor la variación de la forma en los delfines analizados, utilicé las formas promediadas del cráneo para cada una de las 53 especies estudiadas. En los PCA's obtenidos establecí gráficamente la categoría de hábitat, clado o zona climática de los odontocetos evaluados dentro de los espacios de forma obtenidos. Así también, construí las relaciones de parentesco a través de estudios morfológicos y moleculares que propusieron hipótesis filogenéticas para los clados evaluados. La filogenia de los taxones analizados fue mapeada en los PCA's con el propósito de reconocer trayectorias evolutivas y eventualmente convergencias en la morfología. Además, mediante una prueba de permutación evalué si existe una señal filogenética en los resultados del PCA.

Posteriormente, con el objetivo de analizar gráficamente si las preferencias de hábitat (totalmente marino, fluvial o costero) pueden distinguirse en función de la morfología craneana de los delfines estudiados, recurrí al análisis variado canónico (CVA) (70). Los tres tipos de hábitats descritos se soportan en las distribuciones de las especies actuales recopiladas en Jefferson et al. 2015 y Galatius et al. 2020 (14,19). Las especies extintas como los delfines longirrostrós del Mioceno las consideré como costeras, dado que fueron encontradas en depósitos que denotan paleoambientes marino-costeros (71–73). Antes de efectuar el CVA, excluí los odontocetos habitantes de más de un ecosistema (oceánicos y costeros) debido al principio de exclusión mutua entre los grupos necesario para este análisis (64).

Luego de obtener los resultados del análisis canónico variado, realicé pruebas de permutaciones (10 000 iteraciones) a partir de las distancias de Procrustes -valores productos del CVA- para diferenciar estadísticamente entre los tres tipos de hábitats.

## IV. RESULTADOS

### 1. Descripción anatómica cualitativa de los nuevos ejemplares de *Pliopontos*

#### *littoralis*

Se conocen cinco especímenes de *Pliopontos*, tres depositados en París (MNHN SAS 931,193 y 953) y dos en Perú (MUSM 3901 y MUSM 953). Todos fueron colectados en la localidad de Sacaco Sur (SAS) a excepción de MUSM 953, recuperado de los depósitos de Aguada de Lomas (57). MUSM 3901 y MUSM 953 incluyen solo material craneano y pertenecieron a individuos adultos (figuras 3 y 4). No se encontraron otras estructuras óseas asociadas, como vértebras, mandíbulas o dientes. MUSM 953 es un cráneo incompleto de *Pliopontos* que carece de las estructuras ubicadas en la región ventral, probablemente destruidas durante el proceso de fosilización (figura 4). El rostro parece mantener su longitud original. En vista dorsal no se observan los procesos anteriores y mediales del premaxilar, así como de los procesos cigomáticos del escamoso. El neurocráneo presenta cierta compresión dorso-ventral en la que se evidencian áreas dañadas, tales como la mitad izquierda del sobrelapamiento del maxilar sobre el frontal y la región posterior y lateral del frontal (figura 4). MUSM 3901, en cambio, es un cráneo con el rostro virtualmente completo (figura 3). En vista dorsal se observan zonas dañadas como la región anterior y lateral del complejo lacrimoyugal derecho, el exoccipital derecho, el proceso cigomático izquierdo del escamoso y mínimamente el derecho (figura 3). Por otro lado, en vista ventral se evidencia una cresta basioccipital y un cóndilo occipital izquierdos fragmentados, además del canal pterigopalatino derecho, el vómer y la fosa temporal derecha fraccionadas (figura 3).

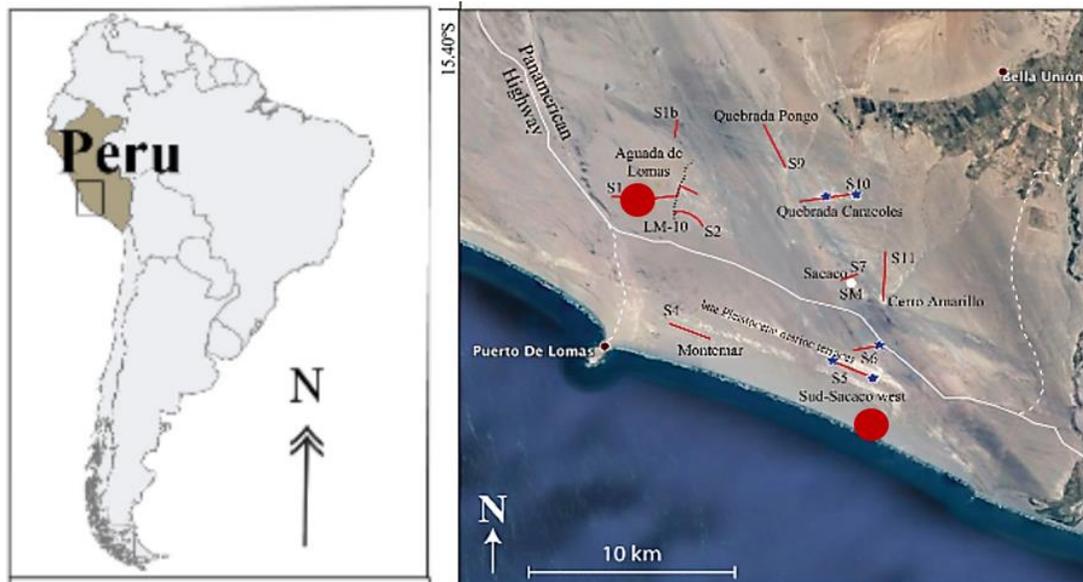
Considerando la totalidad de medidas del ancho bicigomático de *Pliopontos* que oscilan entre 150 mm y 135 mm (57) y tomando en cuenta la ecuación planteada por Pyenson y Sponberg (2011) para estimar la longitud corporal de los delfínidos basales, *Pliopontos* habría sido un pequeño delfín que no superó los dos metros de longitud (74).

A diferencia de los ejemplares de París que carecen de casi la mitad del rostro (Muizon, 1984), MUSM 3901 y MUSM 953 presentan el rostro casi completo (figuras 3 y 4).

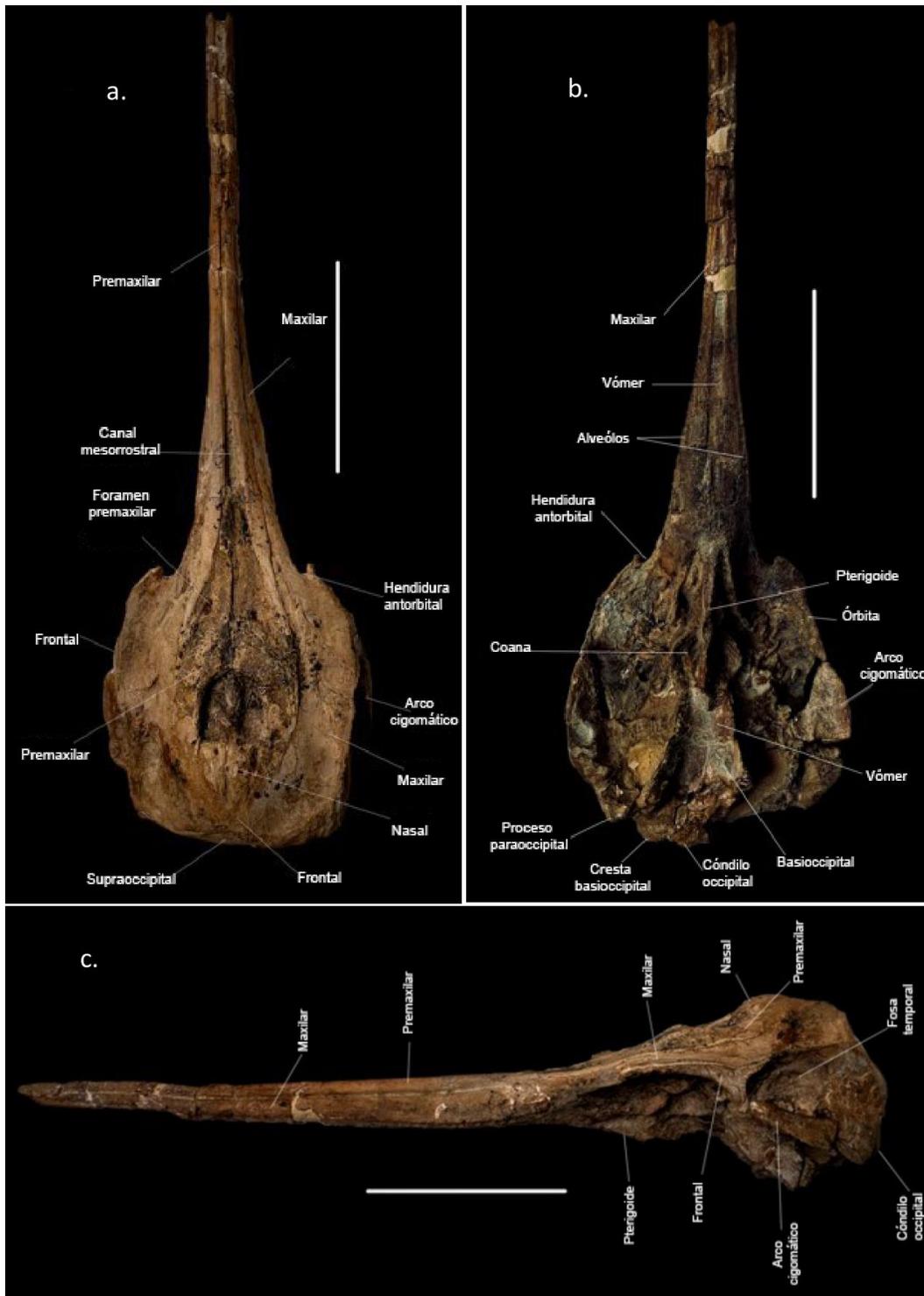
De manera similar a lo descrito sobre *Pliopontos* por Muizon (Muizon, 1984), los alvéolos del maxilar son circulares, subiguales, numerosos, pequeños y se encuentran ubicados de

manera adyacente uno con el otro, con un mínimo diastema entre ellos (figuras 3 y 4) (57). El diámetro de los alvéolos de MUSM 3901 y 953 posee una variación entre 2,1 a 3 mm, similar a los ejemplares de París. En el maxilar, MUSM 3901 cuenta con 13 a 14 alvéolos/ 50mm, parecido a MUSM 953 que posee 14 a 15 alvéolos/ 50 mm.

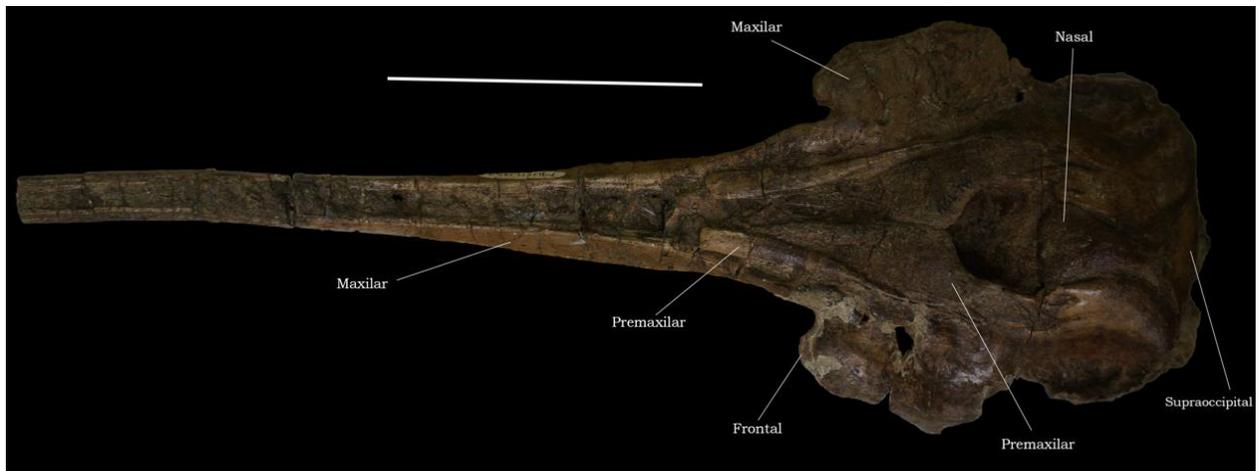
La caja craneal corta y ancha. Los nasales de MUSM 953 y 3901 tienen una posición ligeramente más baja que los especímenes ubicados en París (figura 3,c). Las fosas nasales son alargadas y de perfil rectangular (figura 3,a y 4). En MUSM 953 el supraoccipital es bastante más grueso que en los otros ejemplares. En este mismo espécimen, la región posterior del solapamiento del maxilar sobre el frontal es más estrecha y alta (figura 4). Se observa que el arco cigomático de MUSM 3901 (figura 3, c) es menos grueso y lineal que MNHN 931,191 y 953.



**Figura 2.** Mapa donde fueron hallados los restos *Pliopontos littoralis*. Depósitos de la Subcuenca de Sacaco o Sacaco sub-basin y Aguada de Lomas (círculos rojos); Formación Pisco, costa sur del Perú. Tomado de: Ochoa et al. Age and provenance of the Mio-Pleistocene sediments from the Sacaco area, Peruvian continental margin. *Journal of South American Earth Sciences*. 2022; 116, 103799.



**Figura 3.** Fotografías del ejemplar MUSM 3901 de *Pliopontos* con la descripción de sus partes. a) Vista dorsal, b) vista ventral, c) vista lateral. Barra de referencia de 10 cm.



**Figura 4.** Fotografía del ejemplar MUSM 953 de *Pliopontos* con la descripción de sus partes. Se muestra el cráneo en vista dorsal. Barra de referencia de 10 cm.

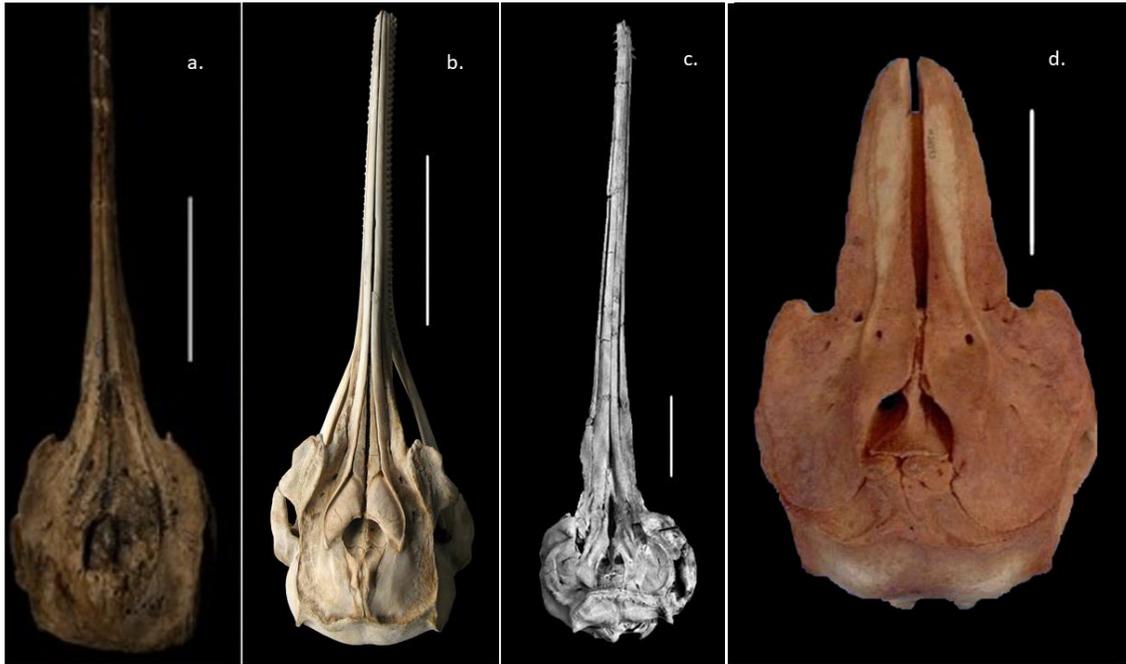
## 2. Comparación de *Pliopontos* con delfines de río, longirrostrinos y marinos.

Tamaño corporal. *Pliopontos* habría tenido un mayor tamaño corporal que el actual pontopórido fluvial y costero *Pontoporia blainvillei* y un tamaño similar al platanistoide hiperlongirrostrino *Ensidelphis riveroi* (72). Probablemente fue más pequeño que los delfines platanístidos marino-costeros del Mioceno, tales como *Pomatodelphis inaequalis* y *Furcacetus flexirostrum*, así como al actual delfín marino *Feresa attenuata* (tabla 1) (72).

Rostro. La longitud del rostro de *Pliopontos* es cercana a la de los delfines de río actuales *Pontoporia blainvillei* (figura 5) y *Platanista*, mientras que *Inia* y *Lipotes vexillifer*, también fluviales, poseen unas proporciones rostrales mucho más extensas (tabla 1). Asimismo, su hocico es proporcionalmente más largo que aquel del delfín costero y de río, *Sotalia fluviatilis*. Al comparar el rostro de *Pliopontos* con delfines hiperlongirrostrinos costeros tales como *Pomatodelphis* (figura 5), *Furcacetus* y *Ensidelphis*, se observa una notoria diferencia en las dimensiones rostrales, siendo el de *Pliopontos* proporcionalmente más corto. (tabla 1). El rostro de *Pliopontos* es proporcionalmente más largo que el moderno delfín marino *Feresa attenuata* (figura 5).

Órbitas. Al comparar cualitativamente el tamaño de las órbitas de los delfines hiperlongirrostrinos *Ensidelphis riveroi* o *Furcacetus flexirostrum* con las de *Pliopontos*, todos ellos poseen órbitas de proporciones similares. Al comparar *Pliopontos* con *Pontoporia*, se observa que su extensión anteroposterior en *Pliopontos* es proporcionalmente mayor que en

*Pontoporia*. Al contrastar las órbitas de *Pliopontos* con los cetáceos únicamente de río como *Lipotes vexillifer*, *Inia* o *Platanista*, se observa que éstas son relativamente más grandes que las de todos ellos. En relación con *Feresa attenuata* y otros delfines exclusivamente marinos, *Pliopontos* posee órbitas relativamente más pequeñas.



**Figura 5.** Cráneo de *Pliopontos* (a) comparado con el delfín de río moderno *Pontoporia blainvillei* (b), el delfín marino-costero del Mioceno *Pomatodelphis inaequalis* (c) y con un delfín oceánico actual *Feresa attenuata* (d), todos en vista dorsal. Barra de referencia de 10 cm.

**Tabla 1.** Medidas del cráneo de los dos nuevos especímenes de *Pliopontos* (MUSM 3901 y 953) comparadas con delfines de río modernos (*Pontoporia* e *Inia*), delfines costeros del Mioceno (*Furcacetus*, *Ensidelphis*, *Pomatodelphis*) y un delfín marino actual (*Feresa*).

	Longitud del cráneo	Longitud del rostro	Ancho bicigomático	Ancho base del rostro
<b>MUSM 3901</b>	39.6cm	25.3cm	13.8cm	5.3cm
<b>MUSM 953</b>	37.7cm	24.5cm	---	5.6cm
<b><i>Pontoporia</i></b>	40.1cm	28.4cm	12cm	4.57cm

<i>Inia</i>	50cm	33cm	20.3cm	9.6cm
<i>Pomatodelphis</i>	92.5cm	77cm	20cm	10cm
<i>Furcacetus</i>	58.5cm	39.2cm	24cm	9.7cm
<i>Ensidelphis</i>	86.5cm	69cm	19.6cm	7cm
<i>Feresia</i>	37.3cm	17.6cm	23cm	11.8cm

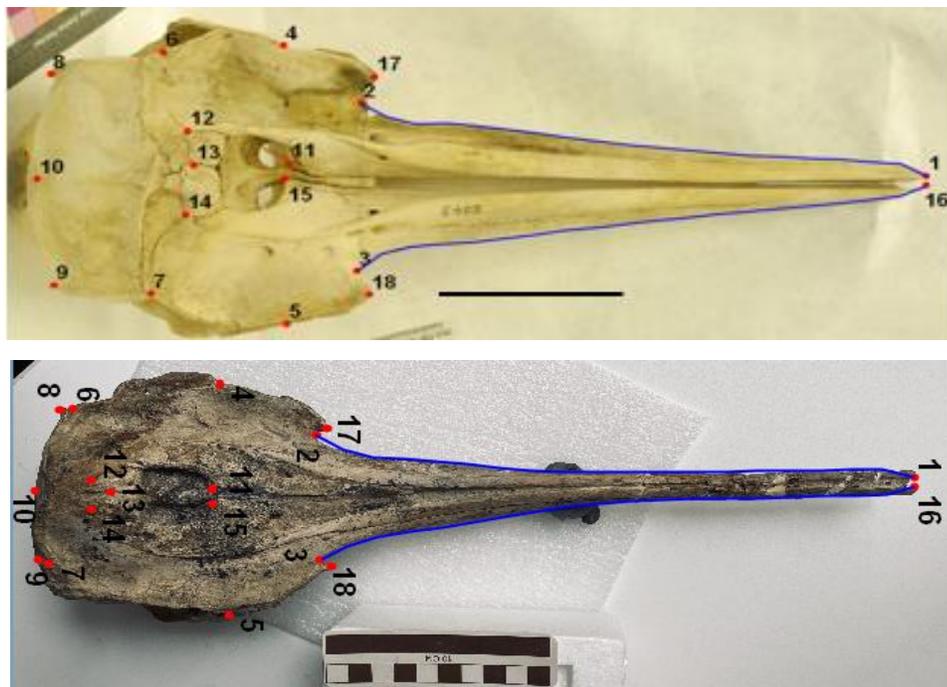
## 2. Análisis cuantitativos

### 2.1. Morfoespacio craneano

#### 2.1.1. Morfoespacio de la vista dorsal

Los resultados derivados del análisis de regresión multivariada del tamaño del centroide con las coordenadas de Procrustes del conjunto de landmarks de la vista dorsal del cráneo (figura 6 y anexo 2), indican que no se rechaza la independencia del tamaño sobre la forma ( $p=0.2583$ ) (tabla 2), con un bajo porcentaje alométrico influyendo sobre ella (2.6481%) (tabla 2). Realicé un análisis de componentes principales (PCA) con un mapeo filogenético de las 50 especies empleadas (anexo 1) en el cual se soportó la presencia de una señal filogenética ( $p<0.001$ ) (tabla 2). De ese modo, generamos un morfoespacio en el cual el porcentaje de la varianza de la forma del cráneo explicada por los dos primeros componentes principales (PC) fue del 83.71% (PC1) y 6.31% (PC2); explicando en su conjunto el 90.02% de la varianza total (figuras 8, 12 y 14). El PC1 describe la variación en la longitud y ancho del rostro, de las proporciones del cráneo, además de una variación integrada de los elementos situados en la parte posterior del cráneo (nasales, supraoccipital, punto medio entre los cóndilos occipitales, término del solapamiento del maxilar sobre el frontal, región anterior del arco cigomático y pterigoides) (figuras 8, 12 y 14). Los odontocetos con un cráneo voluminoso, una pequeña longitud del hocico y con un rostro ancho (e.g. *Globicephala melas*, *Globicephala macrorhynchus*) se sitúan en el extremo positivo del PC1, mientras que los delfines con rostros sumamente largos y estrechos como los cetáceos longirrostrinos (e.g. *Pliopontos littoralis*, *Pontoporia blainvillei*) e hiperlongirrostrinos (e.g. *Schizodelphis morckhoviensis*, *Xiphiacetus cristatus*) están ubicados en los valores negativos del PC1 (figuras 8, 12 y 14).

El PC2 captura las proporciones de la zona posterior del cráneo, con una ligera variación de la amplitud en la base del rostro, además del cambio en la distancia entre el punto medio de los cóndilos occipitales con la zona más posterior y aguda del supraoccipital (figuras 8, 12 y 14). *Cephalorhynchus commersonii*, ubicado en el extremo positivo del PC2, presenta un hocico reducido en la base, una región posterior del cráneo ancha y un supraoccipital extendido. En oposición, *Globicephala macrorhynchus*, situada en el extremo negativo del PC2, se caracteriza por una amplia base del rostro, un cráneo bastante estrecho en la región más posterior y por una ínfima distancia entre los cóndilos occipitales y el término del maxilar (figuras 8, 12 y 14).



**Figura 6.** Configuración y digitalización de landmarks y semilandmarks colocados en ambos cráneos en vista dorsal. Especies: *Steno bredanensis* (arriba) y *Pliopontos littoralis* (abajo). Barras de referencia de 10 cm.

Porcentaje de alometría en los datos	Test de permutación: H <sub>0</sub> : independencia del tamaño sobre la forma	Test de permutación: H <sub>0</sub> : ausencia de señal filogenética
2.6481%	p-value=0.2583	p-value=<0.001

**Tabla 2.** Vista dorsal del cráneo. Resultados del análisis de regresión multivariada entre las coordenadas de Procrustes con el tamaño del centroide. H<sub>0</sub>: Independencia del tamaño sobre la forma, además del porcentaje de alometría en las muestras evaluadas. Asimismo, se muestran los valores de significancia estadística del test

de permutación para corroborar la presencia de señal filogenética en los resultados del PCA. Ambas pruebas de permutación se realizaron con 10 000 iteraciones.

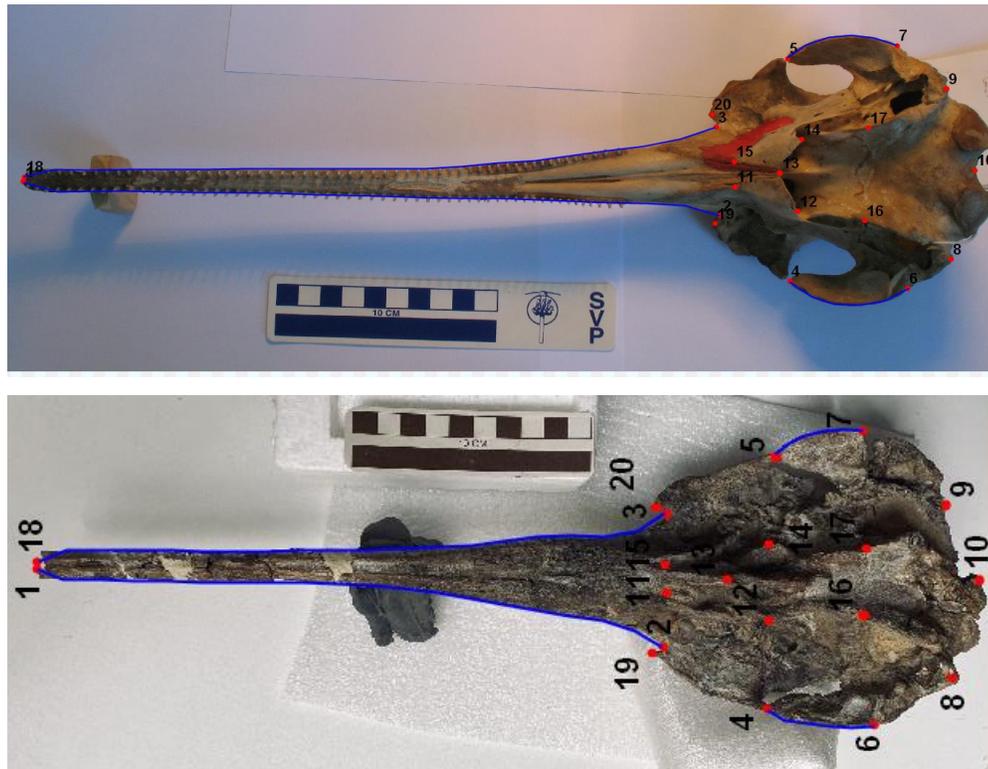
### **2.1.2. Morfoespacio de la vista ventral**

En la vista ventral, los resultados del análisis de regresión multivariada del tamaño del centroide con las coordenadas de Procrustes indican que existe independencia del tamaño sobre la forma ( $p=0.2072$ ) (tabla 3). Asimismo, al igual que para la vista dorsal, llevó a cabo un mapeo de la filogenia sobre los resultados del PCA donde, a través de una prueba de permutación, no se rechazó la existencia de una señal filogenética sobre el PCA ( $p<0.001$ ) (tabla 3).

Los resultados del PCA basados en los landmarks de los cráneos (figura 7, anexo 3) de 48 odontocetos en vista ventral (figuras 9, 13 y 15) muestran que el componente principal 1 (PC1) explica el 81.34% de la varianza de la morfología craneal de las especies evaluadas, mientras que el PC2 lo hace con el 6.97%. Estos dos primeros componentes principales explican el 88.31% de la varianza total.

A lo largo del PC1 se observan variaciones en la longitud y las proporciones del rostro, además de la variación en los componentes posteriores del cráneo (procesos cigomáticos, pterigoides, procesos paraoccipitales y el punto intermedio entre los cóndilos occipitales) (figuras 9, 13 y 15). Estos cambios morfológicos concuerdan con las variaciones observadas en el PC1 para la vista dorsal del cráneo de los delfines (figuras 8, 12 y 14). Los cetáceos ubicados en los valores más positivos del PC1 (e.g. *Globicephala macrorhynchus*) se caracterizan por una región palatina ancha y ligeramente reducida longitudinalmente, un cráneo posterior más ancho con el pterigoides y el espacio entre los cóndilos occipitales más separados entre ellos (figuras 9, 13 y 15). En el extremo negativo del PC1 se sitúan los cetáceos con rostros largos y estrechos con un menor distanciamiento entre todos los componentes de la zona posterior del cráneo (e.g. *Xiphiacetus*) figuras 9, 13 y 15). El PC2 para la vista ventral, de manera similar al PC2 de la vista dorsal (figuras 8, 12 y 14), se relaciona con el ancho de la región palatina y con una moderada variación en la proporción de los componentes de la caja craneal. Las especies con valores más positivos del PC2 (e.g. *Brachydelphis maseazi*) presentan una región posterior del cráneo moderadamente ancha y

hocicos ligeramente estrechos (figuras 9,13,15). Ocurre lo opuesto a valores negativos del PC2, e.g. *Globicephala melas*.



**Figura 7.** Configuración y digitalización de landmarks y semilandmarks colocados en ambos cráneos en vista ventral. Especies mostradas: *Pontoporia blainvillei* (arriba) y *Pliopontos littoralis* (abajo). Barras de referencia de 10 cm.

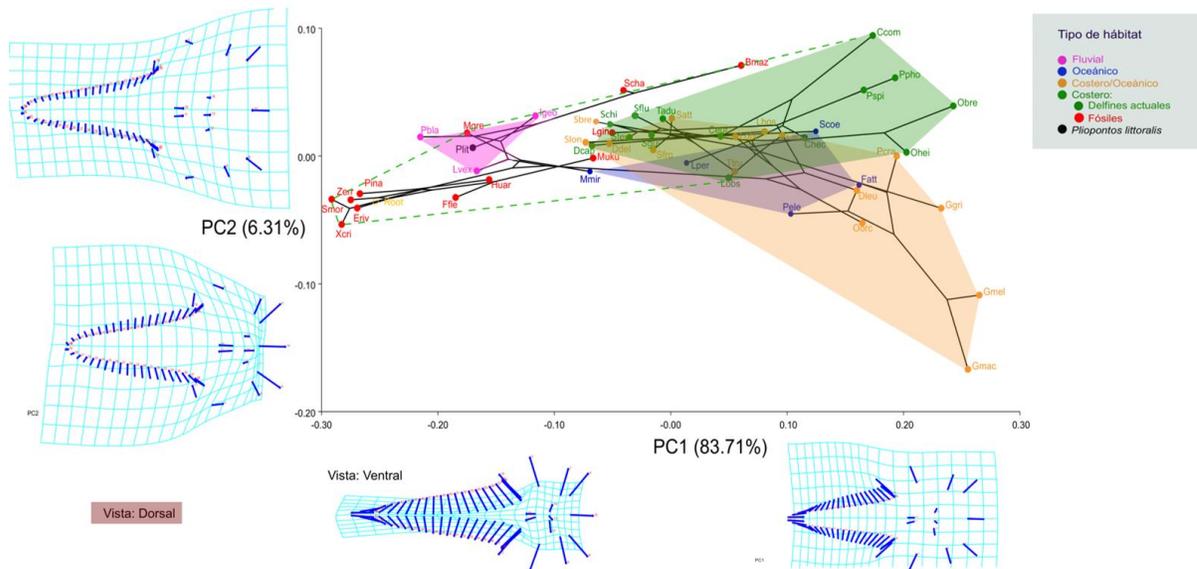
Porcentaje de alometría en los datos	Test de permutación: H <sub>0</sub> : independencia del tamaño sobre la forma	Test de permutación: H <sub>0</sub> : ausencia de señal filogenética
3.3832%	p-value=0.2072	p-value=<0.001

**Tabla 3.** Vista ventral del cráneo. Resultados del análisis de regresión multivariada entre las coordenadas de Procrustes con el tamaño del centroide. H<sub>0</sub>: Independencia del tamaño sobre la forma. Se muestran los valores de significancia estadística del test de permutación para corroborar la presencia de señal filogenética en los resultados del PCA. Ambas pruebas de permutación se realizaron con 10 000 iteraciones.

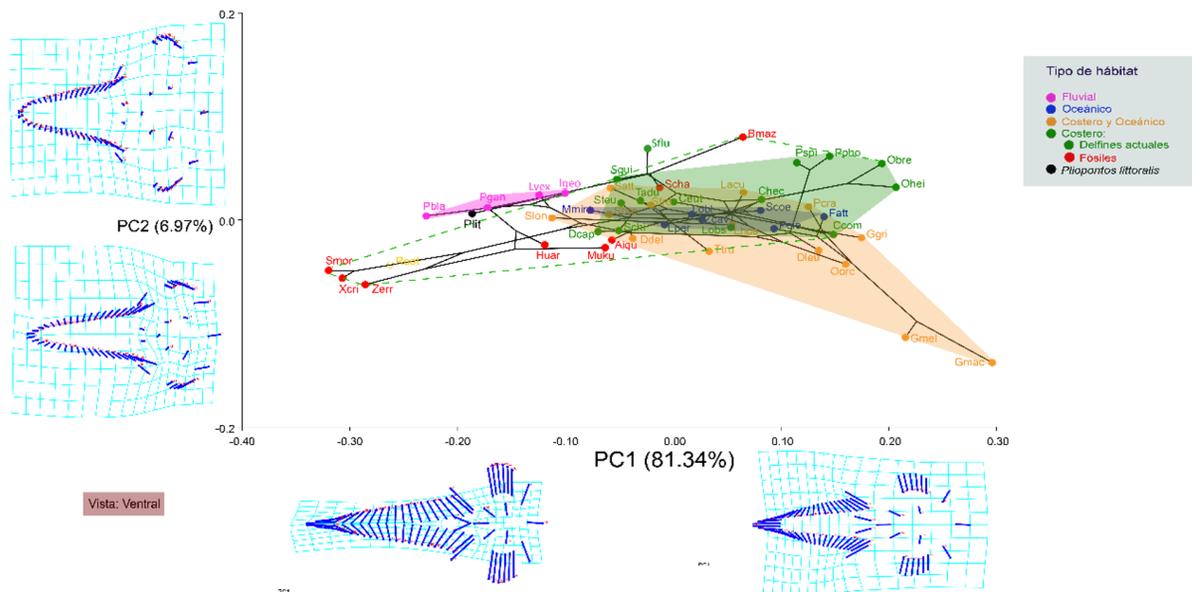
## 2.2. Agrupaciones por hábitat

En las figuras 8 y 9 -tanto en la vista dorsal como en la ventral-, es posible evidenciar la superposición de los morfoespacios correspondientes a las categorías costera, oceánica y costera-oceánica. En cambio, la categoría fluvial se localiza en un morfoespacio exclusivo, el cual distingue a los delfines de río de otros por sus rostros largos y delgados, así como por un volumen craneano reducido, con *Pliopontos littoralis* ubicándose dentro del morfoespacio de los delfines fluviales y más próximo a las especies fósiles presumiblemente costeras que al resto de delfines actuales costeros y oceánicos. Por otro lado, se observa que el morfoespacio fluvial y el de los delfines costeros extintos (e.g. *Huaridelphis*, *Messapicetus gregarius*) se solapan en un gran porcentaje en la vista dorsal a lo largo de los valores negativos del PC1 (figura 8).

Los valores de PC1 separan claramente a los delfines de río actuales del resto de cetáceos vivientes en ambas vistas (figuras 8 y 9), en los cuales el ecomorfotipo fluvial y el costero extinto se definen a través de los valores negativos del PC1; mientras que los otros ecomorfotipos existentes, en su mayoría lo hacen por los valores positivos del PC1 -en donde se ubican los odontocetos con rostros macizos. En el PC2 de ambas vistas craneanas, los odontocetos fluviales se concentran en un rango estrecho de valores positivos; en contraste- tanto en la vista dorsal como ventral para el mismo PC -, los morfoespacios de los delfines longirrostrós e hiperlongirrostrós del Mioceno junto con los cetáceos costeros y oceánicos vivientes presentan una amplia variación de la forma del cráneo reflejada como una vasta ocupación de los valores positivos y negativos del PC2 (figuras 8 y 9). Aquí, los delfines fluviales junto con los exclusivamente costeros actuales y fósiles comparten múltiples características morfológicas de sus cráneos capturadas en la vista dorsal y ventral del PC2, ya que los morfoespacios de ambos se superponen notablemente en valores más altos del PC2.



**Figura 8.** Mapeo filogenético de 50 especies de odontocetos evaluados sobre un PCA considerando los PC1 vs PC2 con las formas craneanas promedio por especie en vista dorsal. Las abreviaturas corresponden a las especies descritas en el anexo 1. Se muestran las grillas de deformación para los máximos valores positivos y negativos para cada PC. El círculo anaranjado indica la raíz del árbol filogenético. Los polígonos coloreados encierran el morfoespacio de los delfines de acuerdo a su clasificación ecológica; fluviales (rosado), oceánicos (azul), costeros (verde con líneas sólidas para los cetáceos actuales y líneas verdes punteadas para los fósiles), costero y oceánico (anaranjado). *Pliopontos littoralis* se encuentra coloreado en negro. Prueba de permutación,  $H_0$ : Inexistencia de señal filogenética ( $p=0.0001$ ).



**Figura 9.** Mapeo filogenético de 48 especies de odontocetos evaluados sobre un PCA considerando los PC1 vs PC2 con las formas craneales promedio por especie en vista ventral. Las abreviaturas corresponden a las especies descritas en el anexo 1. Se muestran también las grillas de deformación para los máximos valores

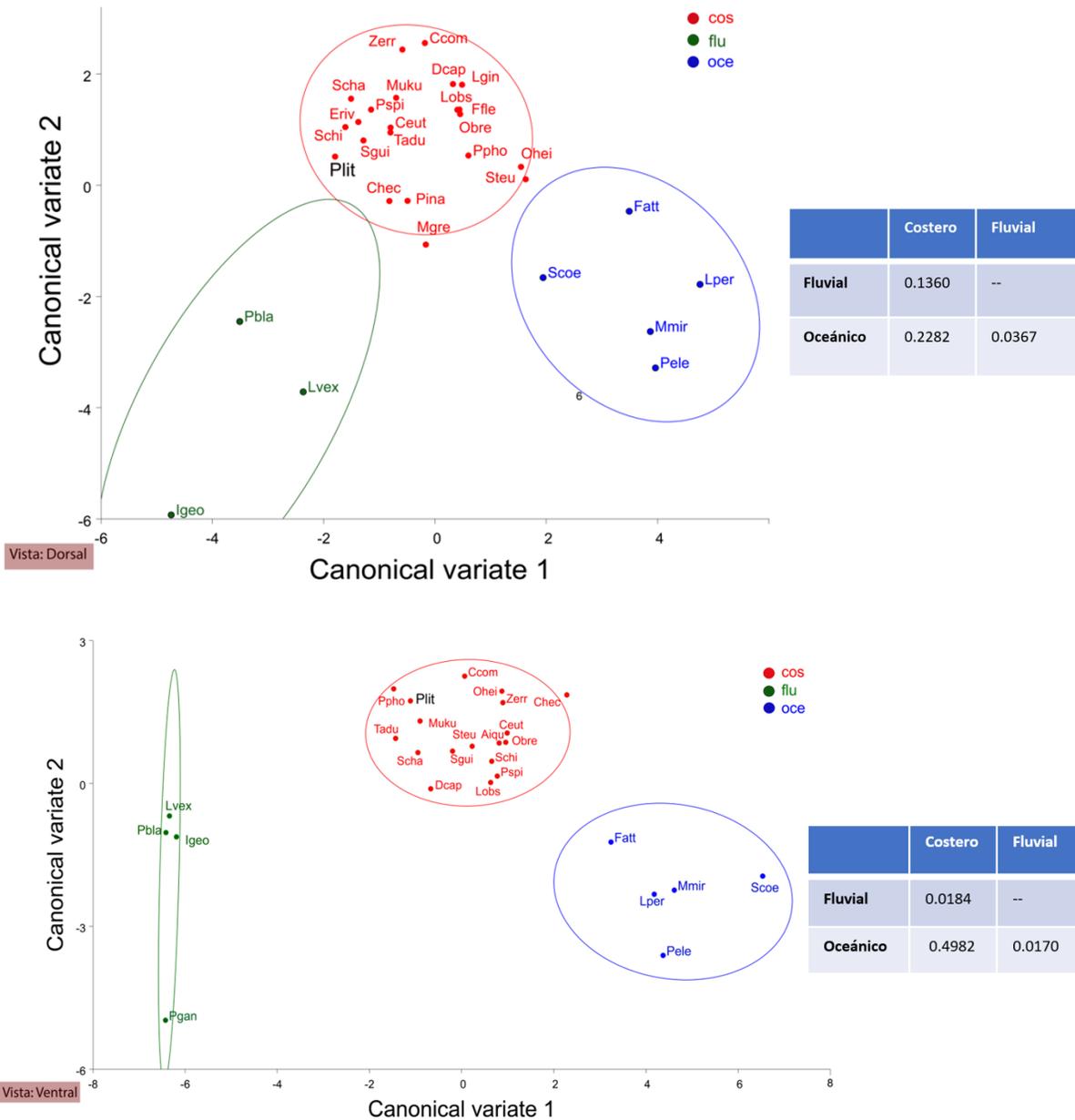
positivos y negativos para cada PC. El círculo anaranjado indica la raíz del árbol filogenético. Los polígonos coloreados encierran el morfoespacio de los delfines de acuerdo a su clasificación ecológica; fluviales (rosado), oceánicos (azul), costeros (verde con líneas sólidas para los cetáceos actuales y líneas verdes punteadas para los fósiles), costero y oceánico (anaranjado). *Pliopontos littoralis* se encuentra coloreado en negro. Prueba de permutación,  $H_0$ : Inexistencia de señal filogenética ( $p=0.0001$ ).

### **2.3. Análisis variado canónico (CVA)**

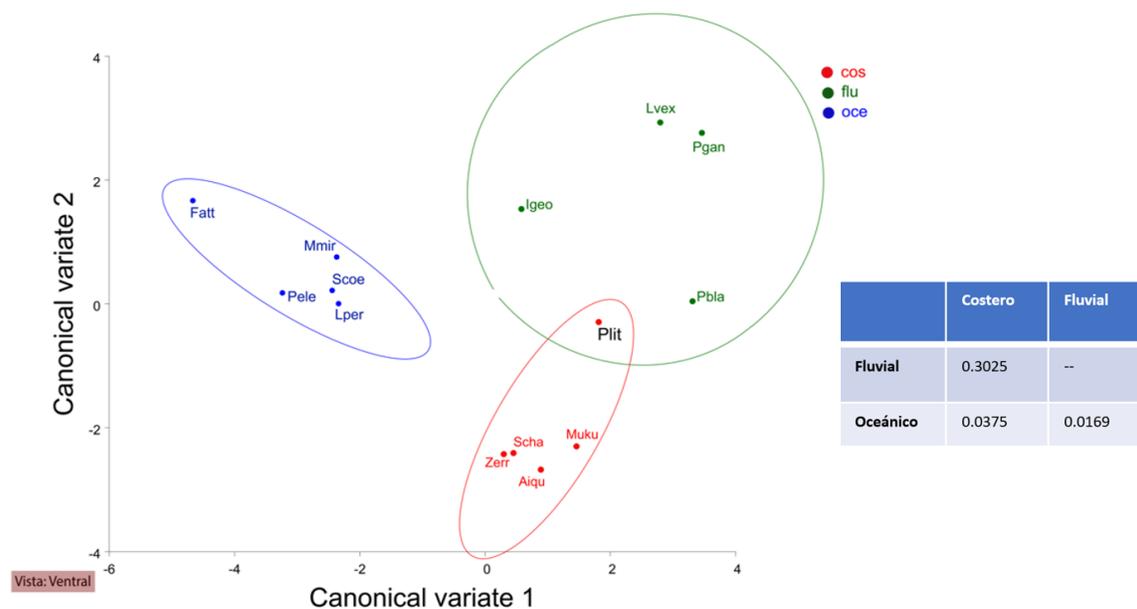
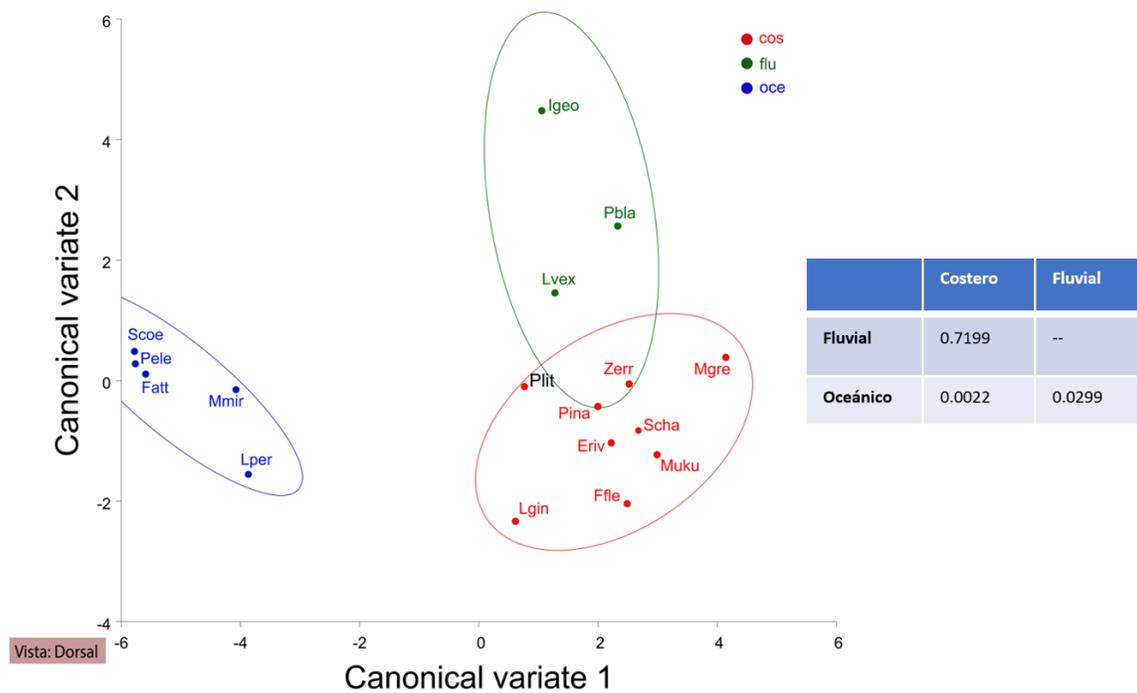
Con el objeto de analizar gráficamente las preferencias de hábitat a partir de la morfología del cráneo, establecí las siguientes categorías de hábitat: costero, oceánico y fluvial, de acuerdo con las distribuciones de las especies actuales (14,19). Las especies extintas como los delfines longirrostrós e hiperlongirrostrós del Mioceno las consideré como costeras en base a evidencia tafonómica, dado que fueron encontradas en yacimientos que denotan paleoambientes marino-costeros.

Para esta exploración, efectué un análisis canónico variado (CVA) en el cual no se incluí los odontocetos habitantes de más de un ecosistema (oceánicos y costeros) debido a que los grupos deben ser mutuamente excluyentes para esta metodología (64).

La primera salida gráfica del análisis canónico variado (CVA) en ambas vistas -dorsal y ventral- que incluye a los delfines costeros actuales (figura 10) evidencia que los delfines oceánicos, costeros y fluviales se encuentran claramente separados por su morfología craneal (figura 10), con el primer eje canónico (CV1) explicando el 54% de la variación total de la forma para la vista dorsal y el 81% para la ventral. Las pruebas de permutaciones realizadas a partir de las distancias de Procrustes del CVA (figura 10) sugieren que existe una diferencia significativa ( $p<0.005$ ) en la vista ventral al comparar los odontocetos fluviales con los costeros o los oceánicos con los fluviales; sin embargo, no la hay al contrastar los delfines costeros con los oceánicos (figura 10). Ocurre lo mismo para la vista dorsal, a diferencia de que la variación morfológica entre los delfines costeros y fluviales se hace menos significativa al considerar solamente los delfines longirrostrós e hiperlongirrostrós del Mioceno (figura 10 y 11).



**Figura 10** Análisis variado canónico variado (CVA) de las formas promedios craneales de 30 y 27 especies de odontocetos en vista dorsal (arriba) y ventral (abajo), respectivamente. El criterio para agrupar las especies fue el hábitat. Los puntos rojos representan especies de delfines actuales preestablecidas dentro de la categoría fluvial; los azules, oceánica, mientras que los puntos verdes corresponden a delfines asignados como costeros (considerando los delfines actuales y todos los fósiles evaluados). A la derecha se observa un cuadro que resume las significancias estadísticas (p-values) para las distancias de Procrustes entre grupos luego de 10 000 rondas de permutaciones.  $H_0$ = No existe diferencia significativa entre los grupos.

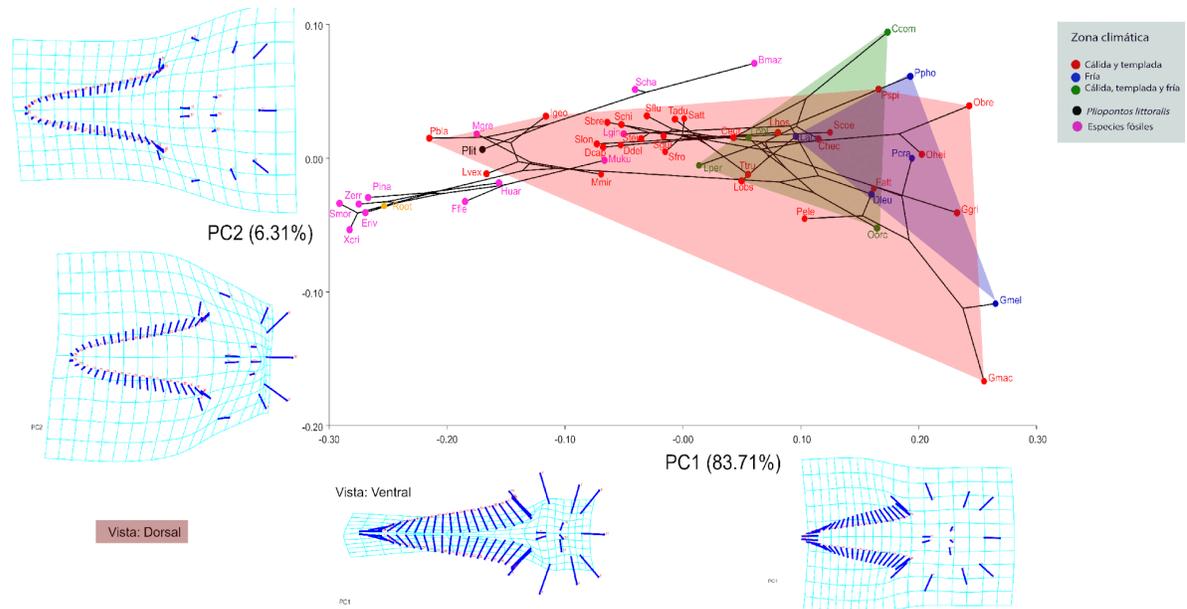


**Figura 11.** CVA de las formas promedios craneales de 17 y 13 especies de odontocetos en vista dorsal (arriba) y ventral (abajo), respectivamente. El criterio para agrupar las especies fue el hábitat. Los puntos rojos representan especies de delfines preestablecidas dentro de la categoría fluvial; los azules, oceánica, mientras que los puntos verdes corresponden a delfines asignados como costeros (solo se incluyeron odontocetos fósiles, los delfines costeros actuales no fueron considerados dentro de este grupo). A la derecha se observa un cuadro que resume las significancias estadísticas (p-values) para las distancias de Procrustes entre grupos luego de 10 000 rondas de permutaciones.  $H_0$ = No existe diferencia significativa entre los grupos.

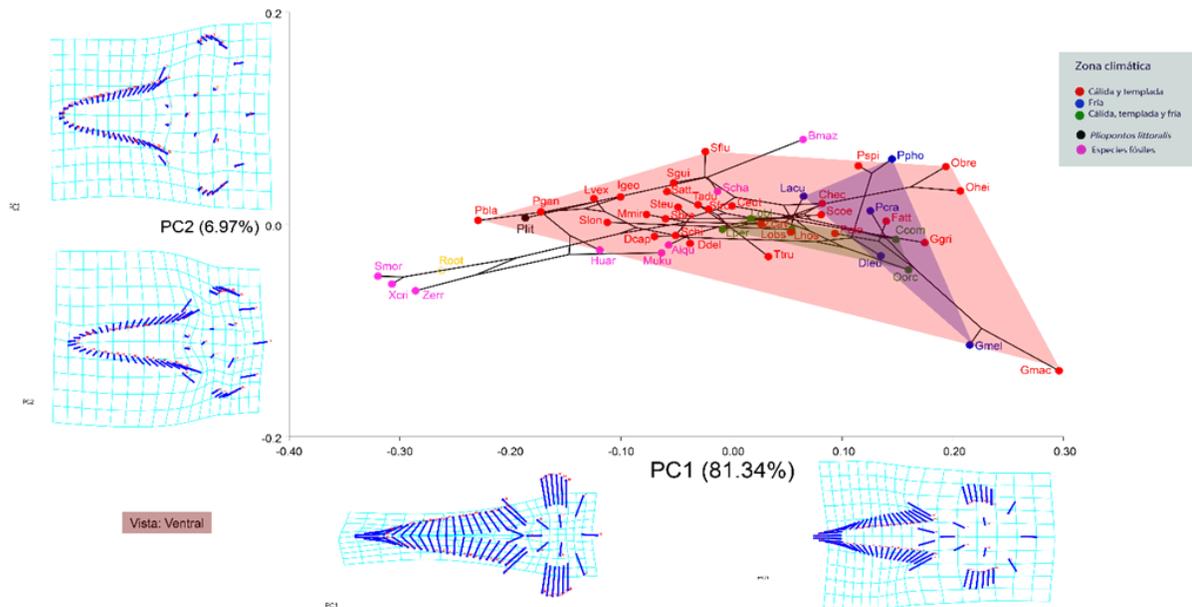
## 2.4. Otros análisis

### 2.4.1. Agrupaciones por zona climática

De manera general, las figuras 12 y 13 muestran que el morfoespacio de las especies distribuidas en aguas cálidas y templadas es mucho más extenso que el resto de zonas climáticas. En el PC1, se observa que los habitantes de aguas cálidas y templadas se caracterizan por poseer desde rostros sumamente largos y estrechos hasta aquellos enormemente anchos y cortos; al realizar el mismo ejercicio para el PC2, se nota que aquí también el espacio de forma de los delfines de aguas cálidas y templadas ocupan casi la totalidad de valores positivos y negativos para este PC, presentando desde cajas craneales voluminosas hasta aquellas bastante reducidas -tanto para la vista dorsal como para la ventral- (figuras 12 y 13). En oposición, los odontocetos de aguas frías se distinguen por sus rostros macizos al distribuirse a lo largo de los valores positivos del PC1 (figuras 12 y 13). No se reconoce ninguna forma longirrostrina viviente en climas fríos. El morfoespacio del grupo de delfines que ocupan aguas cálidas, frías y templadas se ubica virtualmente dentro de aquel de climas cálidos y templados, al mismo tiempo que se sobrepone parcialmente con aquellos de hábitats exclusivamente fríos. Se evidencia que la mayoría de las formas fósiles longirrostrinas e hiperlongirrostrinas se encuentran por fuera de los morfoespacios ocupados por las especies vivientes de cualquier área climática, ubicándose más cerca del espacio de forma de los cetáceos de aguas templadas y cálidas que de las otras categorías. *Pliopontos littoralis* se distribuye dentro del morfoespacio de las especies actuales de climas cálidos y templados (figuras 12 y 13).



**Figura 12.** Mapeo filogenético de 50 especies de odontocetos evaluados sobre un PCA considerando los PC1 vs PC2 con las formas craneales promedio por especie en vista dorsal. Las abreviaturas corresponden a las especies descritas en el anexo 1. Se muestran también las grillas de deformación para los máximos valores positivos y negativos para cada PC. El círculo anaranjado indica la raíz del árbol filogenético. Los polígonos coloreados encierran el morfoespacio de los delfines según la zona climática en la que se distribuyen; fría (azul), cálida y templada (rojo), cálida, templada y fría (verde). *Pliopontons littoralis* se encuentra coloreado en negro, mientras que las otras especies fósiles, en rosado. Prueba de permutación,  $H_0$ : Inexistencia de señal filogenética ( $p=0.0001$ ).



**Figura 13.** Mapeo filogenético de 48 especies de odontocetos evaluados sobre un análisis de componentes principales (PCA) considerando los PC1 vs PC2 con las formas craneales promedio por especie en vista ventral.

Las abreviaturas corresponden a las especies descritas en el anexo 1. Se muestran también las grillas de deformación para los máximos valores positivos y negativos para cada PC. El círculo anaranjado indica la raíz del árbol filogenético. Los polígonos coloreados encierran el morfoespacio de los delfines según la zona climática en la que se distribuyen; fría (azul), cálida y templada (rojo), cálida, templada y fría (verde). *Pliopontos littoralis* se encuentra coloreado en negro, mientras que las otras especies fósiles, en rosado. Prueba de permutación,  $H_0$ : Inexistencia de señal filogenética ( $p=0.0001$ ).

En la tabla 7 es posible contrastar los tamaños corporales promedios de los delfines longirrostrinos actuales (delfines de río modernos, cetáceos oceánicos y costeros; ambos habitantes de aguas cálidas a templadas) y los odontocetos que habitan exclusivamente zonas frías (todos marinos). En este cuadro es posible notar que los cetáceos habitantes de aguas cercanas al punto de congelación poseen un tamaño corporal promedio mayor a los 2.40 metros, mientras que los delfines actuales distribuidos en aguas cálidas y templadas se distinguen por un tamaño corporal promedio menor a los 2.30 metros, una dimensión corporal notablemente menor que el de los odontocetos de ecosistemas gélidos.

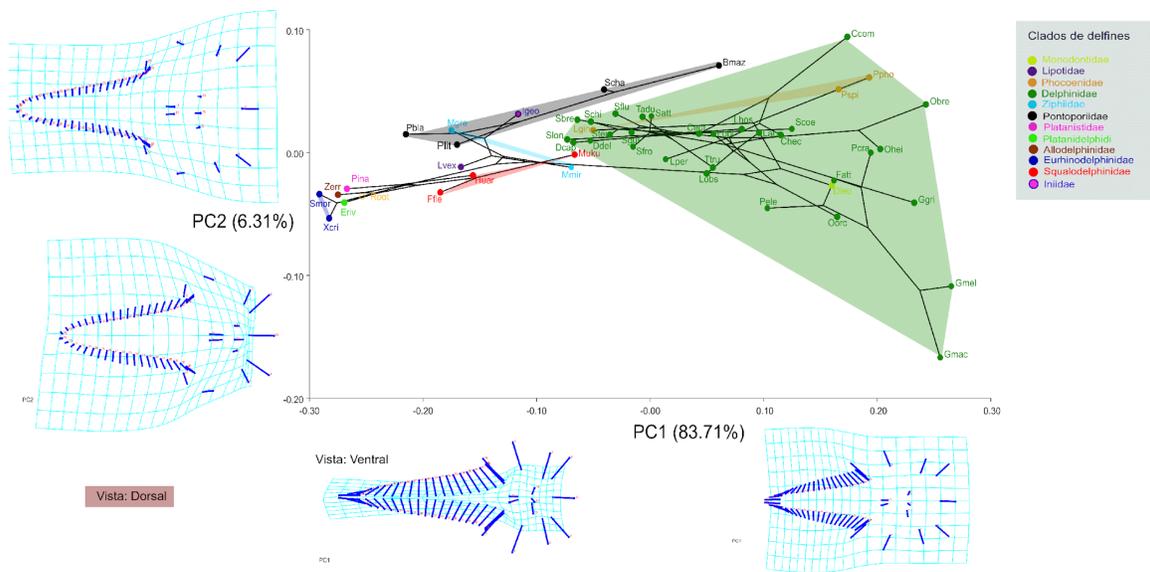
**Tabla 7.** Tamaños corporales promedios aproximados de los delfines actuales longirrostrinos y los cetáceos que habitan aguas frías (Extraído de: Jefferson T, Webber M & Pitman R. Marine Mammals of the world a comprehensive guide to their identification. 2nd ed. UK: Elsevier Inc.; 2015).

	Especie	Hábitat	Zona climática	Tamaño corporal aproximado
1.	<i>Pontoporia blainvillei</i>	Fluvial	Cálida-templada	~1.50m
2.	<i>Platanista</i>	Fluvial	Cálida-templada	~2.30m
3.	<i>Lipotes vexillifer</i>	Fluvial	Cálida-templada	~2.30m
4.	<i>Sotalia fluviatilis</i>	Fluvial	Cálida-templada	~1.40m
5.	<i>Inia</i>	Fluvial	Cálida-templada	~2.00m
6.	<i>Steno bredanensis</i>	Oceánico -costero	Cálida-templada	~2.10m

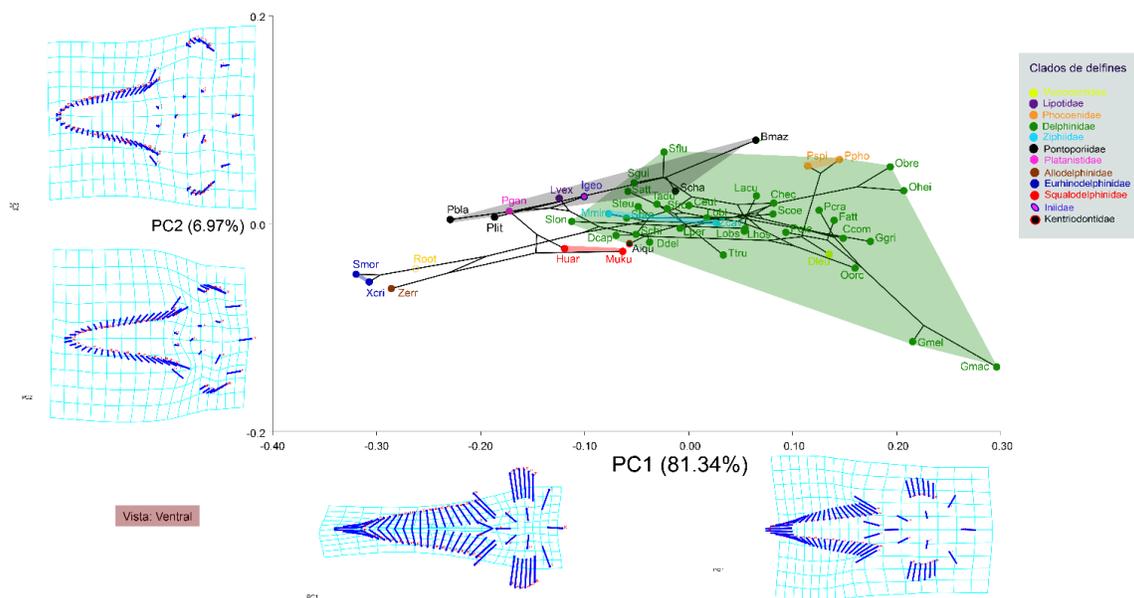
7.	<i>Stenella longirostris</i>	Oceánico -costero	Cálida-templada	~2.10m
8.	<i>Sousa chinensis</i>	Costero	Cálida-templada	~2.30m
9.	<i>Delphinus capensis</i>	Costero	Cálida-templada	~2.00m
10.	<i>Pseudorca crassidens</i>	Oceánico	Fría	~4.50m
11.	<i>Globicephala melas</i>	Oceánico	Fría	~5.50m
12.	<i>Delphinapterus leucas</i>	Oceánico	Fría	~4.00m
13.	<i>Phocoena phocoena</i>	Oceánico	Fría	~1.60m

#### 2.4.2. Agrupaciones por clado y mapeo filogenético

En los resultados de los PCA's para las ventrales y dorsales de la morfología craneana de los odontocetos, se observa que el morfoespacio ocupado por Delphinoidea (grupo que incluye a Phocoenidae, Monodontidae, Ziphiidae, Kentriodontidae y Delphinidae) es notoriamente más grande que el resto de clados de odontocetos aquí analizados, lo cual representa una elevada disparidad anatómica del cráneo por parte del grupo Delphinoidea (figuras 14 y 15). Asimismo, Delphinidae ocupa un amplio morfoespacio a lo largo del PC2 en ambas vistas; ocurre lo mismo en el PC1 pero aquí su distribución se limita a ocupar los valores intermedios y positivos, donde se localizan los delfines con rostros anchos y compactos (figuras 14 y 15). Mientras que Delphinidae prácticamente carece de representantes longirrostrinos, Eurhinidelphinidae, Platanidelphidi, Allodelphinidae, Platanistidae, Pontoporiidae, Iniidae, Squalodelphinidae y Ziphidae incluyen casi únicamente representantes de rostros largos y delgados (figuras 14 y 15).



**Figura 14.** Mapeo filogenético de 50 especies de odontocetos evaluados sobre un PCA considerando los PC1 vs PC2 con las formas craneales promedios por especie en vista dorsal. Las abreviaturas corresponden a las especies descritas en el anexo 1. Se muestran también las grillas de deformación para los máximos valores positivos y negativos para cada PC. El círculo anaranjado indica la raíz del árbol filogenético. Los polígonos coloreados encierran el morfoespacio de los delfines de acuerdo al clado al que pertenecen; Pontoporiidae (negro), Delphinidae (verde), Ziphiidae (celeste), Eurhinodelphinidae (azul), Phocoenidae (anaranjado), Squalodelphinidae (rojo); los siguientes clados solo cuentan con una especie analizada: Monodontidae (amarillo), Lipotidae (morado), Platanistidae (rosado), Platanidelphidi (verde claro), Allodelphinidae (marrón) e Iniidae (rosado limitado por un círculo azul). Prueba de permutación,  $H_0$ : Inexistencia de señal filogenética ( $p=0.0001$ ).



**Figura 15.** Mapeo filogenético de 48 especies de odontocetos evaluados sobre un PCA considerando los PC1 vs PC2 con las formas craneales promedios por especie en vista ventral. Las abreviaturas corresponden a las especies descritas en el anexo 1. Se muestran también las grillas de deformación para los máximos valores positivos y negativos para cada PC. El círculo anaranjado indica la raíz del árbol filogenético. Los polígonos coloreados encierran el morfoespacio de los delfines de acuerdo al clado al que pertenecen; Pontoporiidae (negro), Delphinidae (verde), Ziphiidae (celeste), Eurhinodelphinidae (azul), Phocoenidae (anaranjado), Squalodelphinidae (rojo); los siguientes clados solo cuentan con una especie analizada: Monodontidae (amarillo), Lipotidae (morado), Platanistidae (rosado), Allodelphinidae (marrón), Iniidae (rosado limitado por un círculo azul) y Kentriodontidae (negro limitado por un círculo rojo). Prueba de permutación,  $H_0$ : Inexistencia de señal filogenética ( $p=0.0001$ ).

La distribución de Delphinoidea dentro del morfoespacio observado en las figuras 14 y 15, alejado del resto de clados, corresponde con las mayores distancias filogenéticas que posee con estos grupos, evidenciadas a través de nodos internos que se separan en diferentes taxa ubicados de manera distante en el morfoespacio. Asimismo, los otros clados (e.g. Eurhinodelphinidae, Pontoporiidae) evidencian un resultado similar; sus espacios de forma se sitúan de manera remota entre ellos, pero muy cercana entre los representantes del mismo grupo, tal como ocurre con los focénidos *Phocoena phocoena* y *Phocoena spinipinnis*, además de los eurrinodelfínidos *Schizodelphis morckhoviensis* y *Xiphiacetus cristatus*, especies cercanamente emparentadas identificadas a través de nodos internos que finalizan en taxones hermanos (figuras 14 y 15).

Finalmente, la agrupación de los delfines de río actuales en ubicaciones cercanas entre ellas dentro del morfoespacio (figuras 8 y 9) refleja convergencias morfológicas que definen este grupo -denotadas por intersecciones y trazos paralelos que arriban a un mismo morfoespacio- tales como una región anterior del rostro ligeramente aguda, el punto más anterior del contacto entre el frontal y el maxilar alineado con el punto más agudo y posterior del supraoccipital, un rostro largo y delgado, además de una región posterior del cráneo no voluminosa (figuras 8 y 9).

## V. DISCUSIÓN

### 1. Ecología de *Pliopontos* y de los delfines del Mioceno

#### 1.1. *Pliopontos*, longirrostría y estrategia de alimentación

Se ha propuesto que el rostro largo y delgado evolucionó independientemente al menos cuatro veces dentro de Odontoceti a partir de ancestros con hocicos cortos (brevirostrinos) y medianos (mesorostrinos) (75). Esto indicaría que las similitudes rostrales aquí observadas no representan exclusivamente una señal filogenética, sino que serían convergencias ecológicas explicadas principalmente por el empleo de una estrategia de alimentación en común, que parece ser la variable principal que explica las modificaciones craneales en todos los odontocetos (17,18,20,76). Las estrategias de alimentación empleadas por los odontocetos incluyen tanto la alimentación por succión, raptorial o ambas (18). Los delfines de río modernos (*Pontoporia blainvillei*, *Platanista*, *Lipotes vexillifer* †, *Inia* y *Sotalia fluviatilis*), han sido descritos como depredadores raptoriales (17). *Pliopontos* y estos cetáceos fueron situados en los valores negativos del PC1 de los análisis de componentes principales (PCA) aquí presentados (figuras 8,9), los cuales se caracterizan por tener un menor volumen de la zona posterior del cráneo, un rostro largo y delgado (longirrostría), un arco cigomático reducido, así como numerosos dientes (17). En cambio, los cetáceos marinos ubicados en los valores más altos del PC1 de nuestros PCAs, tales como *Orcaella heinsoni* y *Phocoena phocoena* (figuras 8,10,) utilizan la succión como su principal estrategia de alimentación (ver abajo) (17). Cabe resaltar que no existe una separación precisa entre los alimentadores por succión y raptoriales, dado que muchos de los odontocetos emplean ambos modos de alimentación, con una predominante sobre la otra de acuerdo con la anatomía craneal (17,18).

En este trabajo, además de *Pliopontos*, utilicé catorce especies fósiles que vivieron durante el Mioceno (9,71,72). Las ubicaciones de los extintos *Huaridelphis*, *Xiphiacetus*, *Brachydelphis*, *Ensidelphis*, *Furcacetes*, *Goedertius*, *Macrosqualodelphis*, *Zarhinocetus*, *Pomatodelphis*, *Messapicetus*, *Atocetus*, *Lomacetus*, *Samaydelphis* y *Schizodelphis*, dentro de los morfoespacios que analicé fueron distantes del resto de odontocetos oceánicos,

costeros y fluviales (figuras 8 y 9), estas particularidades en las morfologías craneales de estos delfines extintos podrían estar relacionadas con ecologías inexistentes en la actualidad, pero presentes en el Mioceno. La morfología rostral de los fósiles ubicados en los extremos negativos del PC1 sugiere la existencia de un ecomorfotipo “hiperlongirrostro” (*Schizodelphis morckhoviensis*, Smor; *Xiphiacetus cristatus*, Xcri; *Zarhinocetus errabundus*, Zerr; *Pomatodelphis inaequalis*, Pina; *Ensidelphis riveroi*, Eriv) de odontocetos, distinguible de aquel longirrostro de los delfines de río (77). En los hiperlongirrostrinos la longitud del hocico sobrepasa en 400% el largo de caja craneal en comparación con más del 140% de exceso característico de los delfines longirrostrinos, localizados entre los valores intermedios y negativos del PC1 para la vista dorsal y ventral según nuestros resultados (77).

De este modo, a partir de la ocupación de los valores negativos para el PC1 de *Pliopontos* y las demás especies fósiles (con excepción de *Brachydelphis*), así como por sus extensas hileras de dientes, propongo que el principal modo de alimentación que habrían utilizado los delfines extintos del Mioceno aquí analizados fue raptorial, al igual que los odontocetos actuales que se ubican en los valores inferiores a intermedios del PC1 (figuras 8 y 9).

*Brachydelphis maseazi* fue el único fósil que se ubicó en los valores positivos del PC1 (figuras 8,9). Este cetáceo se caracteriza por un rostro extraordinariamente corto (brevirostrino), puntiagudo y curvado hacia arriba en su extremo anterior (33). Dada la ocupación del morfoespacio de *Brachydelphis*, además de su reducida hilera de dientes y sus proporciones voluminosas de la parte posterior de su cráneo, sugiero que la estrategia de alimentación por succión fue predominante en *Brachydelphis maseazi*. Los rostros cortos, romos y anchos, la dentición reducida y los hioides grandes proporcionan mayor succión al generar una elevada presión negativa en su cavidad oral para lograr el direccionamiento de las presas hacia el interior de la boca (17).

### **1.2. *Pliopontos*, longirrostría y hábitat**

La ubicación del delfín pontopórido *Pliopontos littoralis* en los morfoespacios analizados (figuras 8-9,12-15) exhibe tanto una señal filogenética como ecológica. Los valores ocupados a lo largo del PC1 y PC2 no solo indicarían la existencia de estrategias de alimentación similares a los delfines fluviales modernos y costeros del Mioceno, sino también de patrones

de ecolocalización y hábitats semejantes entre estos odontocetos y estarían ligados a la navegación en un hábitat somero y complejo.

El pequeño volumen de la región posterior del cráneo, la longirrostría, la menor amplitud en la base del rostro junto con la migración posterior conjunta de los nasales, del arco cigomático y el punto anterior entre el frontal y el maxilar alineados con el punto posterior del supraoccipital (capturados por valores negativos del PC1 y positivos del PC2; figuras 8 y 9) son característicos de los delfines fluviales actuales, *Pliopontos* y los longirrostrinos e hiperlongirrostrinos del Mioceno. Considero que, por una parte, esta morfología indica una señal filogenética, pero también ecológica. Como fue mencionado, los delfines emplean la ecolocalización para navegar, buscar presas y percatarse de depredadores (13). El melón, una estructura rica en lípidos y tejido conectivo, se sitúa en la región posterior del rostro de los odontocetos, por lo que la morfología y tamaño del melón influye sobre la morfología rostral. Debido a que el melón se usa en la propagación del sonido al medio acuático circundante (2), los patrones de ecolocalización y la morfología del melón son moldeados tanto por el hábitat como por el tamaño del cuerpo (13). Es posible que patrones de ecolocalización similares hayan modelado características comparables en la región ósea correspondiente al melón en los delfines de río, *Pliopontos* y los longirrostrinos e hiperlongirrostrinos del Mioceno para su óptima navegación en un hábitat complejo como son los ríos, lagos y estuarios (13).

En los resultados de los análisis cuantitativos que efectué, *Pliopontos* se ubicó dentro del morfoespacio de los delfines fluviales actuales y cerca de los marino-costeros (longirrostrinos e hiperlongirrostrinos extintos; figuras 8 y 9). A partir de estos hallazgos propongo que *Pliopontos* pudo haber habitado en un entorno fluvial como el de los delfines de río actuales. Sin embargo, su proximidad al morfotipo de los cetáceos presumiblemente marino-costeros del Mioceno hace más compleja su interpretación y sugiere que podría haber alternado ambientes costeros y fluviales.

### **1.3. *Pliopontos* y la temperatura en la costa del Pacífico sudeste hace ~8-6 Ma.**

El morfoespacio ocupado por *Pliopontos*, así como por los delfines longirrostrinos e hiperlongirrostrinos también procedentes de los yacimientos de la Formación Pisco, morfotipos no presentes en aguas frías, apoya los planteamientos de condiciones cálidas a

templadas para la superficie del mar a lo largo de la costa del Pacífico sudeste a finales del Mioceno.

Las mediciones isotópicas de  $^{18}\text{O}$  de bivalvos fósiles, el hallazgo de cocodrilos marinos longirrostrinos (*Piscogavialis* y un taxón de Tomistominae), -vertebrados ectotérmicos limitados a ambientes cálidos-, además del registro de polen, hojas y madera (Dra. Diana Ochoa, observación personal) sugieren que las temperaturas superficiales de la costa peruana hasta hace  $\sim 4.5$  Ma, habrían sido más altas que las actuales (52,54). Mis resultados apoyan estas propuestas dado que la posición del pequeño delfín *Pliopontos littoralis* se ubicó dentro del morfoespacio de los odontocetos actuales distribuidos en regiones templadas a cálidas, además de la localización en el filomorfoespacio de los otros delfines analizados también hallados en sedimentos de la Formación Pisco (*Furcacetus flexirostrum*, *Huaridelphis*, *Ensidelphis riveroi*, *Macrosqualodelphis ukupachai*, *Messapicetus gregarius* y *Samaydelphis chacaltanae*), posicionados más próximos al espacio de forma de los delfines modernos de aguas cálidas y notablemente alejados de los odontocetos distribuidos en ecosistemas de aguas frías (figuras 12,13).

De acuerdo con los resultados que presenté, los cetáceos habitantes de aguas cálidas y templadas son longirrostrinos, mesorrostrinos y brevirrostrinos, mientras que las zonas climáticas de aguas frías no incluyen formas longirrostras ni de tamaños corporales reducidos (figuras 12,13). Lo último se explica porque los delfines voluminosos estarían favorecidos de habitar aguas frías debido a la menor relación superficie/volumen corporal que presentan, dado que este mecanismo de termorregulación reduce la pérdida de calor en el medio marino en comparación con las especies pequeñas (78). Así, el tamaño corporal reducido de las especies con rostros largos y delgados comparado con los delfines que habitan aguas gélidas explicaría la carencia de delfines longirrostrinos en ambientes fríos (figuras 12,13; tabla 7)(14,19). Además, como fue mencionado, se ha propuesto que la mayor frecuencia de las formas longirrostrinas e hiperlongirrostrinas en las aguas cálidas y templadas podría ser el resultado de la carrera armamentística entre las presas pequeñas y ágiles presentes en estos ecosistemas (77). De este modo, considero que los registros de un gran número de cetáceos con rostros largos y delgados soportan que las temperaturas superficiales del mar en la costa peruana durante el Mioceno tardío fueron de cálidas a templadas.

## **2. Implicancias para el entendimiento de los patrones de ecolocalización y la longirrostría en el hábitat fluvial y costero**

### **2.1 Patrones de ecolocalización**

Dentro de los patrones de ecolocalización se encuentran las frecuencias de los clics del biosonar los cuales tienen una relación inversa con el tamaño corporal (79). Es decir, los odontocetos de mayor tamaño suelen emplear un biosonar de baja frecuencia, mientras que los más pequeños, de alta frecuencia (79). Los delfines de río actuales (sin considerar al delfín del río Ganges, *Platanista*) constituyen una excepción a la regla, ya que utilizan frecuencias elevadas en comparación con odontocetos marinos de tamaño similar (80). Se piensa que, al depender casi exclusivamente de la eficacia de su sistema de ecolocalización en un entorno con una baja visibilidad, la evolución favoreció un sistema de altas frecuencias con gran capacidad de direccionalidad en el biosonar (81). Al parecer, el caso del delfín *Platanista* contradice la hipótesis de que las altas frecuencias son ventajosas para los hábitats fluviales, ya que este cetáceo utiliza bajas frecuencias de ecolocalización (81). Se ha propuesto que sus singulares crestas maxilares enfocan las bajas frecuencias de su biosonar logrando así una direccionalidad óptima (80). Esto podría explicar la posición en el morfoespacio relativamente distante respecto a los otros delfines de río en valores de PC2 en vista ventral que reflejan la variación morfológica craneal posterior de *Platanista* (figura 9).

Además de las altas frecuencias empleadas, se ha sugerido que la baja profundidad del ambiente donde residen los delfines de río, su elevado desorden y sus altos niveles de reverberación (reflectancia sonora no deseada debido a objetos próximos como troncos y vegetación) favorecen un sistema de biosonar de corto alcance y mayores tasas de clics de ecolocalización (34,80,81). Lo último se debe a que estos delfines requieren una actualización constante de las propiedades de su entorno para navegar en un hábitat complejo (81). Por otro lado, los delfines fluviales utilizan un biosonar de corto alcance porque sus objetivos están próximos a ellos; de esta manera, evitan ambigüedades sonoras (81). Asimismo, se ha sugerido que el ancho y la longitud del rostro influyen en la propagación del sonido y permite formar el haz sonoro direccional en los odontocetos (80). De este modo, las similitudes entre la longitud y amplitud del hocico de los delfines de río (observados en los valores negativos

del PC1, figuras 8 y 9) no estarían relacionadas únicamente con sus estrategias de alimentación y el tamaño de sus presas afines, sino que también favorecerían la ecolocalización de estos odontocetos en hábitats complejos y someros como son los ríos (80). Al parecer, los delfines exclusivamente oceánicos cuentan con adaptaciones ecológicas distintas reflejadas en la parte posterior de su morfología craneal -expresadas por una mínima superposición con el morfoespacio correspondiente a los delfines de río- (figura 9), dado que se valen de un biosonar de largo alcance, emplean tanto bajas como altas frecuencias y pequeñas tasas de clics ecolocalizadores debido a la vastedad del espacio donde habitan, sus menores niveles de desorden y reverberación (34,80,81).

En síntesis, el rostro largo y delgado, los patrones de ecolocalización de frecuencias elevadas, los menores alcances y las mayores tasas de clics ecolocalizadores de los delfines de río modernos les proporcionan escenas auditivas simples de procesar e interpretar al incrementar la direccionalidad de su biosonar, de modo que la navegación de estos delfines en entornos intrincados se ve favorecida (34,80,81). Los patrones ecológicos convergentes relacionados con la ecolocalización en los odontocetos fluviales estarían reflejados en la similitud de su morfología posterior craneal circunscritas en el PC2, así como en la longitud y amplitud de su hocico (PC1), tanto en la vista ventral como en la dorsal, denotadas por intersecciones y trazos paralelos que arriban a un mismo morfoespacio (figuras 8 y 9). Si bien las semejanzas morfológicas observadas en los delfines de río podrían tener cierto componente filogenético, el morfoespacio de *Sotalia fluviatilis* y *Platanista* (figuras 8,9,10,11) cercano al resto de cetáceos fluviales filogenéticamente distantes, reforzarían la evolución convergente de estas características (anexo 4).

---

## **2.2. Semejanzas entre los ambientes fluviales y costeros: el morfotipo marino-costero del Mioceno**

Las similitudes anatómicas craneanas entre los delfines fluviales actuales y los cetáceos costeros extintos de este estudio (figuras 8 y 9) podrían estar reflejando el parecido geométrico de ambos hábitats: entornos someros y espacialmente complejos (81). Esta condición impide distinguir morfológicamente entre estas dos ecologías, por ende, empleando únicamente morfometría geométrica no es factible concluir que *Pliopontos* fue

fluvial, sino que en general, habría habitado en un entorno superficial, cercano a la costa, con altos niveles de desorden y reverberación. Estas condiciones se presentan tanto en sistemas fluviales con caudales medianos a grandes, entre los que albergan a los delfines de río actuales, así como en los sistemas costeros (79,81). De este modo, *Pliopontos littoralis* podría haber tenido la capacidad de haber alternado ríos y costas, presentado una distribución similar que su pariente viviente más cercano, *Pontoporia blainvillei*, que se localiza en el Río de La Plata como en las costas Atlánticas de Brasil y Argentina (14). El caso de los delfines actuales *Sotalia fluviatilis*—que habita los ríos Amazonas y Orinoco—y *Neophocaena asiaeorientalis* una marsopa cuyo hábitat incluye bahías, estuarios, y algunos ríos del continente asiático oriental como el Yangtsé, representarían una exclusión a esta sugerencia dado que estos delfines no muestran una morfología craneal evidentemente longirrostra (14). Sin embargo, esto no expresa el rechazo de nuestra propuesta dado que existen otros mecanismos como los fisiológicos para las adaptaciones de los cetáceos a entornos diferentes (82).

Estos resultados tienen implicancias en el entendimiento de la adquisición evolutiva de la ecología fluvial a partir de una marina. Casi la totalidad de los delfines vivientes pertenecientes al clado Delphinoidea (focénidos, monodóntidos y delfínidos) se caracterizan por presentar rostros más cortos y voluminosos en comparación con los delfines de río actuales y fósiles costeros, los cuales tienen rostros considerablemente largos y delgados (figuras 8,9,12-15). Los delfines extintos evaluados como los platanístidos, allodelfínidos, eurinodelfínidos y esqualodelfínidos fueron exitosos a inicios y mediados del Mioceno; sin embargo, experimentaron un declive en su diversidad al término del Mioceno medio y principios del Mioceno tardío (1,15,28,71). En contraste, los delfínidos incrementaron su tasa de especiación de forma dramática entre el Mioceno medio y el Plioceno tardío (~13-3Ma) (4), llegando a ser el grupo más extendido y dominante de casi todos los ambientes acuáticos, por lo que se ha sugerido que los delfínidos sustituyeron ecológicamente a sus contemporáneos del Mioceno ahora extintos (4).

En este estudio propongo que el morfotipo longirrostrino particular de los delfines de río fue ancestralmente marino-costero y que la gran diversificación experimentada de los odontocetos de rostros largos y delgados como los platanístidos, allodelfínidos,

eurinodelfínidos y esqualodelfínidos -acorde con la proliferación de hábitats neríticos en el Mioceno- habría sido el resultado de que esta morfología proporciona una ventaja para el empleo de la ecolocalización en entornos someros al incrementar la direccionalidad de su biosonar, generando una elevada especialidad y dependencia de los hábitats someros sobre los pelágicos (figuras 14 y 15).

Esta propuesta soporta la hipótesis de que algunos grupos de los delfines longirrostrinos e hiperlongirrostrinos invadieron mares epicontinentales existentes a mediados del Mioceno y posteriormente lograron adaptarse a los entornos fluviales luego de la disminución del nivel del mar durante el Mioceno tardío, para finalmente dar origen a los delfines longirrostrinos de río modernos (25,41). Asimismo, a partir de los hallazgos de fósiles pertenecientes a platanístidos, pontopóridos e ínidos en yacimientos no marinos al norte de Sudamérica, se sugiere que los ancestros de los delfines fluviales modernos ya habrían tenido rostros largos y delgados (25,38,83). Por consiguiente, la existencia de delfines marino-costeros con morfologías hiperlongirrostras y longirrostras habría favorecido la colonización de los ambientes fluviales pues la morfología rostral y las estrategias de ecolocalización son similares en ambos ambientes. De esta manera, sugiero la plausibilidad de que el rostro largo y delgado, común en los delfines de río actuales, es un rezago evolutivo más que el producto de una convergencia ecológica entre estos clados (25,27). Para soportar esta hipótesis, se requieren futuras investigaciones ecomorfológicas en paralelo con análisis filogenéticos estrictos que incluyan los delfines aquí analizados.

Por otro lado, propongo que la desaparición de los representantes marino-costeros del morfotipo hiperlongirrostro resultó en la vasta distancia morfológica rostral existente entre los delfines de río y costeros vivientes (figuras 10,11), debido que, al incluir a los delfines longirrostrinos e hiperlongirrostrinos marino-costeros junto con los delfines actuales, las diferencias morfológicas craneales entre la ecología fluvial y costera dejan de ser significativas (figuras 10 y 11).

Finalmente, el término del registro de los restos de *Pliopontos* y otros delfines de rostros largos y delgados del Mioceno podría explicarse por un sinergismo de factores tales como la reducción de nichos costeros y de las precipitaciones en el margen del Pacífico sudeste debido a un enfriamiento global pronunciado así como una marcada disminución de la

productividad primaria global (42,84). En la costa peruana, estas variables no solo habrían finalizado con *Pliopontos* sino también con la diversidad y disparidad del singular ecosistema del margen costero peruano durante el Mioceno tardío.

---

## VI. CONCLUSIONES

Los análisis morfométricos geométricos del cráneo de *Pliopontos littoralis* y sus contemporáneos delfines longirrostrinos e hiperlongirrostrinos que presenté, revelaron que estos odontocetos habrían sido depredadores raptorales, con excepción de *Brachydelphis mazaesi*, quien se habría alimentado por succión.

A partir de la ubicación de *Pliopontos* dentro del morfoespacio de los delfines fluviales actuales y próximo a los marino-costeros extintos, propongo que este pequeño delfín habría tenido la capacidad de alternar zonas fluviales y marino-costeras, tal como su pariente viviente *Pontoporia blainvillei*, distribuido en el Río de la Plata y en las costas Atlánticas del sudoeste.

Los resultados morfométricos aquí plasmados de acuerdo a la zona climática, sugieren que el registro sostenido de odontocetos longirrostrinos e hiperlongirrostrinos encontrados en sedimentos de la Formación Pisco, morfologías no distribuidas en aguas frías, apoya temperaturas superficiales entre cálidas a templadas durante el Mioceno medio al tardío para el margen costero del Pacífico sudeste.

El rostro largo y delgado de *Pliopontos* semejante a los delfines de río actuales y a los odontocetos longirrostrinos e hiperlongirrostrinos evaluados, habría favorecido patrones de ecolocalización idóneos para la navegación en sistemas fluviales y costeros pues ambos ambientes evidencian una geometría similar al tratarse de entornos someros y complejos. Estos resultados tienen implicancias en el entendimiento de la adquisición evolutiva de la ecología fluvial a partir de una marina dado que la anatomía les habría permitido adaptarse eficazmente a los mares epicontinentales someros remanentes de mediados del Mioceno. Así, sugiero que la longirrostría característica de los delfines de río modernos podría no ser el producto de una convergencia evolutiva para un hábitat fluvial sino de un rezago evolutivo de los ancestros de los delfines de río actuales. Esta interesante propuesta debería ser

abordada en futuros estudios de filogenia y morfológicos que incluyan los cetáceos aquí empleados.

Finalmente, apoyo que la desaparición de los delfines costeros contemporáneos a *Pliopontos*, predominantemente hiperlongirrostrós, sería el resultado de su elevada especialización de hábitat y recursos a los nichos costeros, los cuales se perdieron a finales del Mioceno como resultado de un enfriamiento global generalizado y su consecuente reducción del nivel del mar. De esta manera, la pérdida del morfotipo hiperlongirrostrino marino-costero resultó en las distancias morfológicas significativas craneales observables entre los delfines de río y costeros actuales.

---

## VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Fordyce RE, Muizon C De. Evolutionary history of cetaceans: a review. In: Secondary adaptation to life in the water. Pfeil Verlag, Munich; 2001. p. 169–233.
2. Marx FG, Lambert O, Uhen M. Cetacean Paleobiology. 1st ed. USA: John Wiley & Sons, Ltd.; 2016.
3. Uhen MD. The Origin(s) of Whales. Annu Rev Earth Planet Sci. 2010;38(1):189–219.
4. Steeman ME, Hebsgaard MB, et al. Radiation of Extant Cetaceans Driven by Restructuring of the Oceans. Syst Biol. 2009;58(6):573–85.
5. Vélez-Juarbe J. A new stem odontocete from the late Oligocene Pysht Formation in Washington State, U.S.A. J Vertebr Paleontol. 2017;37(5).
6. Geisler JH, et al. A supermatrix analysis of genomic, morphological, and paleontological data from crown Cetacea. BMC Evol Biol. 2011;11:1–33.
7. Barnes LG. A Phylogenetic Analysis of the Superfamily Platanistoidea (Mammalia, Cetacea, Odontoceti). Beitr Paläont. 2013;30:25–42.
8. Muizon C De. In: Encyclopedia of Marine Mammals. Perrin W, Würsig B, Thewissen J, editors. Encyclopedia of Marine Mammals. 2nd ed. Burlington: Elsevier; 2009. p. 979–85.
9. Muizon C De. Les relations phylogénétiques des Delphinida (Cetacea, Mammalia). Ann Paléontologie. 1988;74(4):159–227.

10. Lambert O et al. A new inioid (Cetacea, Odontoceti, Delphinida) from the Miocene of Peru and the origin of modern dolphin and porpoise families. *Zool J Linn Soc.* 2017;179(4):919–46.
11. Post K, Louwye S, Lambert O. *Scaldiporia vandokkumi*, a new pontoporiid (Mammalia, Cetacea, Odontoceti) from the Late Miocene to earliest Pliocene of the Westerschelde estuary (The Netherlands). *PeerJ.* 2017;2017(11).
12. Kimura T, Hasegawa Y. *Norisdelphis annakaensis*, a new Miocene delphinid from Japan. *J Vertebr Paleontol.* 2020;40(1):1–9.
13. Berta A, Sumich JL, Kovacs KM. *Marine Mammals: Evolutionary Biology.* 3rd edition. Oxford: Elsevier; 2015.
14. Jefferson, TA; Webber, MA; Pitman R. *Marine Mammals of the world a comprehensive guide to their identification.* 2nd ed. UK: Elsevier Inc.; 2015.
15. Berta A, Sumich JL. *The Rise of Marine Mammals: 50 Million Years of Evolution.* 1st ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press; 2017.
16. Gutstein C et al. High frequency echolocation, ear morphology, and the marine-freshwater transition: A comparative study of extant and extinct toothed whales. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 2014;400:62–74.
17. Werth AJ. Mandibular and Dental Variation and the Evolution of Suction Feeding in Odontoceti. *J Mammal.* 2006;87(3):579–88.
18. Schwenk K. Feeding: Form, Function, and Evolution in Tetrapod Vertebrates. In: *Feeding in Marine Mammals.* Werth A, editor. San Diego: Academic Press; 2000. 487–516 p.
19. Galatius A, et al. Evolution and Diversification of Delphinid Skull Shapes. *iScience.* 2020;23(10):101543.
20. McCurry MR, et al. The remarkable convergence of skull shape in crocodylians and toothed whales. *Proc. R. Soc. B.* 2017; 284: 20162348.
21. Werth A. A kinematic study of suction feeding and associated behavior in the long-finned pilot whale, *Globicephala melas*. *Mar Mammal Sci.* 2000;16(2):299–314.
22. Berkovitz B, Shellis P. *The teeth of mammalian vertebrates.* 1st ed. Elsevier, editor. Oxford, United Kingdom; 2018. 254–264 p.

23. Berta A, Ekdale EG, Cranford TW. Review of the Cetacean Nose: Form, Function, and Evolution. *Anat Rec.* 2014;297:2205–15.
24. Huggenberger S, Leidenberger S, Oelschläger HHA. Asymmetry of the nasofacial skull in toothed whales (Odontoceti). *J Zool.* 2016;302(1):15–23.
25. Hamilton H, et al. Evolution of river dolphins. *Proc R Soc Lond B.* 2001;268:549–58.
26. Martin AR, Da Silva VM, Salmon DL. Riverine Habitat Preferences of Botos (*Inia geoffrensis*) and Tucuxis (*Sotalis fluviatilis*) in the Central Amazon. *Mar Mammal Sci.* 2004;20(2):189–200.
27. Page C, Cooper N. Morphological convergence in “river dolphin” skulls. *PeerJ.* 2017;5:e4090.
28. Boersma A, Pyenson N. *Arktocara yakataga*, a new fossil odontocete (Mammalia, Cetacea) from the Oligocene of Alaska and the antiquity of Platanistoidea. *PeerJ.* 2016;4:e2321.
29. Gutstein C, Cozzuol MA, Pyenson ND. The Antiquity of Riverine Adaptations in Iniidae (Cetacea, Odontoceti) Documented by a Humerus from the Late Miocene of the Ituzaingó Formation, Argentina. *Anat Rec.* 2014;297:1096–102.
30. Gutstein CS, Cozzuol MA, Vargas AO, Suárez ME, Schultz CL, Rubilar-Rogers D. Patterns of skull variation of brachydelphis (Cetacea, Odontoceti) From the neogene of the southeastern pacific. *J Mammal.* 2009;90(2):504–19.
31. De Muizon C. *Pliopontos littoralis* un nouveau Platanistidae Cetacea du Pliocene de la cote peruvienne. *Comptes Rendus des Seances - Acad des Sci Ser III.* 1983;296(14):625–8.
32. Lambert O, et al. A new small, mesorostrine inioid (Cetacea, Odontoceti, Delphinida) from four Upper Miocene localities in the Pisco Basin, Peru. *Papers in Palaeontology.* 2020;1–22.
33. Lambert O, De Muizon C. A new long-snouted species of the Miocene pontoporiid dolphin *Brachydelphis* and a review of the Mio-Pliocene marine mammal levels in the Sacaco Basin, Peru. *J Vertebr Paleontol.* 2013;33(3):709–21.
34. Song Z, Zhang Y, Wei C, Wang X. Inducing rostrum interfacial waves by fluid-solid coupling in a Chinese river dolphin (*Lipotes vexillifer*). *Physical review.* 2016; E 93,

- 012411.
35. Fordyce RE. Rhabdosteid dolphins (Mammalia : Cetacea) from the Middle Miocene , Lake Frome area , South Australia. *Alcheringa An Australas J Palaeontol.* 1983;7(1):27–40.
  36. Benites-Palomino A, et al. Miocene Freshwater Dolphins from La Venta, Huila, Colombia Suggest Independent Invasions of Riverine Environments in Tropical South America. *J Vertebr Paleontol.* 2020;40(5):1–7.
  37. Bianucci G, et al. A Miocene relative of the Ganges River dolphin (Odontoceti, Platanistidae) from the Amazonian Basin. *J Vertebr Paleontol.* 2013;33(3):741–5.
  38. Aguirre-Fernández G, et al. A dolphin fossil ear bone from the northern Neotropics—insights into habitat transitions in iniid evolution. *J Vertebr Paleontol.* 2017;37(3).
  39. Aguirre-Fernández G, et al. Fossil Cetaceans (Mammalia, Cetacea) from the Neogene of Colombia and Venezuela. *J Mammal Evol.* 2017;24:71–90.
  40. Pyenson N et al. *Isthminia panamensis*, a new fossil inioid (Mammalia, Cetacea) from the Chagres Formation of Panama and the evolution of “river dolphins” in the Americas. *PeerJ.* 2015;2015(9).
  41. Cassens I, et al. Independent adaptation to riverine habitats allowed survival of ancient cetacean lineages. *PNAS.* 2000;97(21):11343–7.
  42. Herbert TD et al. Late Miocene global cooling and the rise of modern ecosystems. *Nat Geosci.* 2016;9(11):843–7.
  43. Jaramillo CA. Evolution of the Isthmus of Panama: biological, palaeoceanographic and palaeoclimatological implications. *Mt Clim Biodivers.* 2018;(22).
  44. Hoorn C, et al. Amazonia Through Time : Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science (80).* 2010;330:927–31.
  45. Coates AG, et al. Closure of the Isthmus of Panama : The near-shore marine record of Costa Rica and western Panama Closure of the Isthmus of Panama. *Geol Soc Am Bull.* 1992; 7;814-828.
  46. Jackson JBC, O’Dea A. Timing of the oceanographic and biological isolation of the caribbean sea from the tropical eastern pacific ocean. *Bull Mar Sci.* 2013;89(4):779–800.

47. Sniderman JM, et al. Pliocene reversal of late Neogene aridification. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2016;113(8):1999–2004.
48. Liu J, et al. Eastern equatorial Pacific cold tongue evolution since the late Miocene linked to extratropical climate. *Sci Adv*. 2019;5(4):1–8.
49. Brierley C, Fedorov A. Relative importance of meridional and zonal sea surface temperature gradients for the onset of the ice ages and Pliocene-Pleistocene climate evolution. *Paleoceanography*. 2010;25(2).
50. Lawrence KT, Liu Z, Herbert TD. Evolution of the eastern tropical Pacific through Pliocene-Pleistocene glaciation. *Science*. 2006;312(79).
51. Amidon W et al. Mio-Pliocene aridity in the south-central Andes associated with Southern Hemisphere cold periods. *Proc Natl Acad Sci*. 2017;114(25).
52. Muizon C De, DeVries T. Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologische Rundschau*. 1985. p. 547–63.
53. Di Celma C et al. Sequence stratigraphy and paleontology of the Upper Miocene Pisco Formation along the western side of the lower Ica valley (Ica desert, Peru). *Riv Ital di Paleontol e Stratigr*. 2017;123(2):255–73.
54. Ochoa D, Salas R, et al. Late Neogene evolution of the Peruvian margin and its ecosystems : a synthesis from the Sacaco record. *Int J Earth Sci*. 2021. 995–1025 p.
55. Muizon C De et al. *Odobenocetops peruvianus*, the walrus-convergent delphinoid (Mammalia: Cetacea) from the Early Pliocene of Peru. *Smithson Contrib to Paleobiol*. 2002;93(May 2014):223–61.
56. Salas-Gismondi R, Ochoa D, et al. Miocene fossils from the southeastern Pacific shed light on the last radiation of marine crocodylians. *Proc R Soc B*. 2022;289:202203.
57. Muizon C de. Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou): Les Odontocètes (Cetacea, Mammalia) du Pliocène inférieur de Sud-Sacaco. Deuxième p. Paris: Institut Français d'études andines; 1984. 1–207 p.
58. Fajardo-Mellor L et al. The phylogenetic relationships and biogeography of true porpoises (Mammalia: Phocoenidae) based on morphological data. *Mar Mammal Sci*. 2006;22(4):910–32.
59. Muizon C De. Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou). Première p.

- Institut Francais d'études andines; 1981. 1–175 p.
60. Alava J. Tropical Pinnipeds: Bio-Ecology, Threats and Conservation. 1st ed. NW: Taylor & Francis; 2017. 15–17 p.
  61. Valenzuela-Toro AM et al. A new dwarf seal from the late Neogene of South America and the evolution of pinnipeds in the southern hemisphere. *Pap Palaeontol.* 2016;2(1):101–15.
  62. Muizon C De, McDonald G. The Cranial Anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra , Mammalia ), a Derived Nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation ( Peru ). *The Society of Vertebrate Paleontology Stable UR.* 2010;22(2):349–65.
  63. Muizon C De, Marocco R. Los vertebrados del Neógeno de la costa sur del Perú : ambiente sedimentario y condiciones de fosilización de la costa sur del Perú. *Bull Inst Fr Et And.* 1988;17(2):105–17.
  64. Zelditch M et al. *Geometric Morphometrics for Biologists.* Academic Press; 2012.
  65. David Polly P et al. Phylogenetic principal components analysis and geometric morphometrics. *Hystrix.* 2013;24(1).
  66. Viglino M, et al. Hearing from the ocean and into the river : the evolution of the inner ear of Platanistoidea (Cetacea : Odontoceti) Hearing from the ocean and into the river : the evolution of the inner ear of Platanistoidea (Cetacea: Odontoceti). *Paleobiology.* 2021;1–21.
  67. Butler R, Westlake A. Sony NEX-3/NEX-5 Review [Internet]. Digital photography review. 2010. Available from: [www.dpreview.com/reviews/sonynex5nex3/7](http://www.dpreview.com/reviews/sonynex5nex3/7)
  68. Montiero-Filho E, Monteiro LR, Dos Reis SF. Skull shape and size divergence in dolphins of the genus *Sotalia*: A tridimensional morphometric analysis. *J Mammal.* 2002;83(1):125–34.
  69. Loy A, Tamburelli A, Slice D. Craniometric variation of some Mediterranean and Atlantic populations of *Stenella coeruleoalba* (Mammalia , Delphinidae): A three-dimensional geometric morphometric analysis. *Mar Mamm Sci.* 2011;27(2):E65–78.
  70. Salas-Gismondi R et al. New Miocene Caribbean gavialoids and patterns of longirostry in crocodylians. *J Syst Palaeontol.* 2018;17(12):1049–75.
  71. Lambert O, Bianucci G, Urbina M. *Huaridelphis raimondii*, a new early Miocene

- Squalodelphinidae (Cetacea , Odontoceti) from the Chilcatay Formation , Peru. *J Vertebr Paleontol.* 2014;34(5):987–1004.
72. Bianucci G, De Muizon C, Urbina M, Lambert O. Extensive diversity and disparity of the early Miocene platanistoids (Cetacea, odontoceti) in the Southeastern Pacific (Chilcatay Formation, Peru). *Life.* 2020;10(27).
  73. Ochoa D, Salas-Gismondi R, et al. Late Neogene evolution of the Peruvian margin and its ecosystems: a synthesis from the Sacaco record. *International Journal of Earth Sciences.* 2021. 995–1025 p.
  74. Pyenson ND, Sponberg SN. Reconstructing Body Size in Extinct Crown Cetacea (Neoceti) Using Allometry, Phylogenetic Methods and Tests from the Fossil Record. *J Mammal Evol.* 2011;18:269–88.
  75. Boessenecker R, Fraser D, Church, et al. A toothless dwarf dolphin (Odontoceti: Xenorophidae) points to explosive feeding diversification of modern whales (Neoceti). *Proc R Soc B.* 2017;284:201705.
  76. Galatius A, Racicot R, et al. Evolution and Diversification of Delphinid Skull shape. *IScience.* 2020;23(10):101543.
  77. McCurry M, Pyenson N. Hyper-longirostry and kinematic disparity in extinct toothed whales. *Paleobiology.* 2019;45(1):21–9.
  78. Favilla AB, Costa DP. Thermoregulatory Strategies of Diving Air-Breathing Marine Vertebrates : A Review. *Front Ecol Evol.* 2020;8:555509.
  79. Jensen FH, Johnson M, et al. Narrow Acoustic Field of View Drives Frequency Scaling in Toothed Whale Biosonar Report. *Curr Biol.* 2018;28(23):3878–85.
  80. Jensen F, Rocco A, et al. Clicking in Shallow Rivers: Short-Range Echolocation of Irrawaddy and Ganges River Dolphins in a Shallow, Acoustically Complex Habitat. *PLoS One.* 2013;8,(4):e59284).
  81. Ladegaard M, Jensen FH, Freitas M De, Maria V, Madsen PT. Amazon river dolphins (*Inia geoffrensis*) use a high-frequency short-range biosonar. *J Exp Mar Biol.* 2015;218:3091–101.
  82. Suzuki M, Ortiz RM. Water Balance. In: *Marine Mammal Physiology: Requisites for Ocean Living.* 1st edition. Castellini MA, Mellish J-A. Alaska,USA: Taylor & Francis;

2016. 139–161 p.

83. Bianucci G, Lambert O, Salas-Gismondi R, Al. E. A Miocene relative of the Ganges River dolphin (Odontoceti, Platanistidae) from the Amazonian Basin. *J Vertebr Paleontol.* 2013;33(3):741–5.
84. Zachos J, Ellen T. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science.* 2001;292(5517):686–93.

## VIII. ANEXOS

1. Tabla de datos de las 50 especies de odontocetos empleados en este proyecto. Las clasificaciones ecológicas fueron extraídas de: Jefferson, T.A.; Webber, MA; Pitman R. *Marine Mammals of the world a comprehensive guide to their identificaton.* 2nd ed. UK: Elsevier Inc.; 2015.

Especie	Código	Clado	Clasificación ecológica	Código(s) del (os) espécimen(es)	Edad	Zona climática
<i>Atocetus iquensis</i>	Aiqu	Kentriodontidae	Costero	MNHN PPI 114	Mioceno	¿?
<i>Brachydelphis mazeasi</i>	Bmaz	Pontoporiidae	"Marino"	MUSM 564	Mioceno	¿?
<i>Cephalorhynchus commersonii</i>	Ccom	Delphinidae	Costero	--	Actual	Cálida, templada y fría
<i>Cephalorhynchus eutropia</i>	Ceut	Delphinidae	Costero	Smithsonian	Actual	Cálida y templada
<i>Cephalorhynchus hectori</i>	Chec	Delphinidae	Costero	MA_I310498	Actual	Cálida y templada
<i>Delphinapterus leucas</i>	Dleu	Monodontidae	Oceánico	NMR Rotterdam 3014	Actual	Fría
<i>Delphinus capensis</i>	Dcap	Delphinidae	Costero	RB01_MZ	Actual	Cálida y templada
<i>Delphinus delphis</i>	Ddel	Delphinidae	Costero y oceánico	Idaho	Actual	Cálida y templada
<i>Ensidelphis riveroi</i>	Eriv	Platanidelphidi	Costero	MUSM 3898	Mioceno	¿?
<i>Feresa attenuata</i>	Fatt	Delphinidae	Oceánico	USNM 504918	Actual	Cálida y templada
<i>Furcacetes flexirostrum</i>	Ffle	Platanidelphidi	Costero	MUSM 487	Mioceno temprano	¿?

<i>Globicephala macrorhyncus</i>	Gmac	Delphinidae	Costero y oceánico	Kahaku	Actual	Cálida y templada
<i>Globicephala melas</i>	Gmel	Delphinidae	Costero	--	Actual	Fría
<i>Goedertius oregonensis</i>	Gore	Allodelphinidae	Costero	LACM 123887	Mioceno	¿?
<i>Grampus griseus</i>	Ggri	Delphinidae	Oceánico	IRSNB y NMR 829	Actual	Cálida y templada
<i>Huaridelphis</i>	Huar	Platanistidae	"Marino"	MUSM 1396, MUSM 1403	Mioceno	¿?
<i>Inia</i>	Igeo	Iniidae	Fluvial	ZMA_1771, KU - NHM	Actual	Cálida y templada
<i>Lagenodelphis hosei</i>	Lhos	Delphinidae	Costero y oceánico	Museum Victoria	Actual	Cálida y templada
<i>Lagenorhynchus acutus</i>	Lacu	Delphinidae	Oceánico	1876 Fordyce 1-25MoNZ	Actual	Fría
<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>	Lobli	Delphinidae	Costero y oceánico	Kahaku	Actual	Cálida, templada y fría
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	Lobs	Delphinidae	Costero	IRSNB_472	Actual	Cálida y templada
<i>Lipotes vexillifer</i>	Lvex	Lipotidae	Fluvial	NJNU 7907	Actual	Cálida y templada
<i>Lissodelphis peronii</i>	Lper	Delphinidae	Oceánico	--	Actual	Cálida, templada y fría
<i>Lomacetus ginsburgi</i>	Lgin	Phocoenidae	Costero	MNHN PPI 104	Mioceno	¿?
<i>Macrosqualodelphis ukupachai</i>	Muku	Squalodelphinidae	Costero	MUSM 2545	Oligoceno-Mioceno temprano	¿?
<i>Mesoplodon mirus</i>	Mmir	Ziphiidae	Oceánico	USNM 550351	Actual	Cálida y templada
<i>Messapicetus gregarius</i>	Mgre	Ziphiidae	Costero	MUSM 1481	Mioceno	¿?
<i>Orcaella brevirostris</i>	Obre	Delphinidae	Costero	NHMDK. MCE1092, NHMUK1883.11.20.2, USNM 199743	Actual	Cálida y templada
<i>Orcaella heinsohni</i>	Ohei	Delphinidae	Costero	USNM 284430	Actual	Cálida y templada
<i>Orcinus orca</i>	Oorc	Delphinidae	Oceánico	NMNZ_1077	Actual	Cálida, templada y fría
<i>Peponocephala electra</i>	Pele	Delphinidae	Oceánico	USNM 504511	Actual	Cálida y templada
<i>Phocoena phocoena</i>	Ppho	Phocoenidae	Costero	IRSNB 16233, IRSNB 34585	Actual	Fría

<i>Phocoena spinipinnis</i>	Pspi	Phocoenidae	Costero	IRSNB 21219	Actual	Cálida y templada
<i>Platanista</i>	Pgan	Platanistidae	Fluvial	IRSNB 172409	Actual	Cálida y templada
<b><i>Pliopontos littoralis</i></b>	<b>Plit</b>	<b>Pontoporiidae</b>	<b>En estudio</b>	<b>MUSM 3901, MUSM 953</b>	<b>Mioceno</b>	<b>¿?</b>
<i>Pomatodelphis inaequalis</i>	Pina	Platanistidae	Costero	USNM 187414	Mioceno	¿?
<i>Pontoporia blainvillei</i>	Pbla	Pontoporiidae	Fluvial	MNHN_1928-168, CVP_6804	Actual	Cálida y templada
<i>Pseudorca crassidens</i>	Pcra	Delphinidae	Costero y oceánico	Kahaku	Actual	Fría
<i>Samaydelphis chalcatae</i>	Scha	Pontoporiidae	Costero	MUSM 565	Mioceno	¿?
<i>Schizodelphis morckhoviensis</i>	Smor	Eurhinodelphinidae	"Marino"	USNM 13873	Mioceno	¿?
<i>Sotalia guianensis</i>	Sgui	Delphinidae	Costero	NNML 21756	Actual	Cálida y templada
<i>Sotalia fluviatilis</i>	Sflu	Delphinidae	Fluvial	LACM 19594, EBRG 24115	Actual	Cálida y templada
<i>Sousa chinensis</i>	Schi	Delphinidae	Costero	LACM 72168	Actual	Cálida y templada
<i>Sousa teuszii</i>	Steu	Delphinidae	Costero	MEV-10707123	Actual	Cálida y templada
<i>Stenella attenuata</i>	Satt	Delphinidae	Costero y oceánico	RB01_MZ	Actual	Cálida y templada
<i>Stenella coeruleoalba</i>	Scoe	Delphinidae	Oceánico	RB01_MZ	Actual	Cálida y templada
<i>Stenella frontalis</i>	Sfro	Delphinidae	Costero y oceánico	--	Actual	Cálida y templada
<i>Stenella longirostris</i>	Slon	Delphinidae	Oceánico	FMNH_127190	Actual	Cálida y templada
<i>Steno bredanensis</i>	Sbre	Delphinidae	Oceánico	2043 Fordyce1-24MoNZ	Actual	Cálida y templada
<i>Tursiops aduncus</i>	Tadu	Delphinidae	Costero	Jeju	Actual	Cálida y templada
<i>Tursiops truncatus</i>	Ttru	Delphinidae	Costero	DKY_0120Im, SDNHM 20143	Actual	Cálida y templada
<i>Xiphiacetus cristatus</i>	Xcri	Eurhinodelphinidae	"Marino"	USNM 21363	Mioceno	¿?
<i>Zarhinocetus errabundus</i>	Zerr	Squalodontidae	Costero	LACM 149588	Mioceno temprano a medio	¿?
<i>Ziphius cavirostris</i>	Zcav	Ziphiidae	Oceánico	USNM_572165	Actual	Cálida y templada

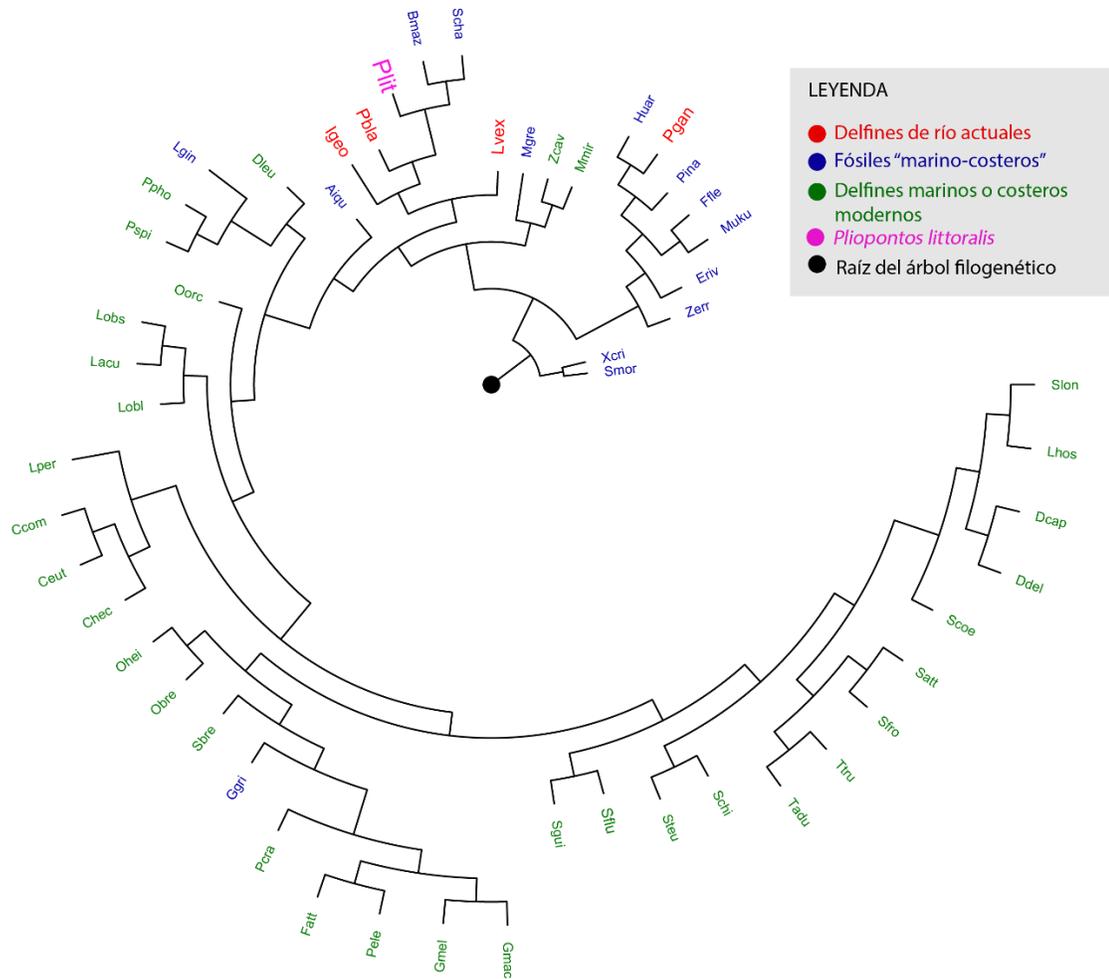
2. Descripción de los landmarks y semilandmarks empleados para la vista dorsal del cráneo de los odontocetos evaluados.

<b>Descripción de landmarks y semilandmarks empleados en la vista dorsal del cráneo</b>	
<b>Número de landmark(s)</b>	<b>Detalles</b>
1,16	Punto más anterior izquierdo y derecho del premaxilar
2,3	Punto medio izquierdo y derecho de la hendidura antorbital (antorbital notch)
4,5	El punto más anterior izquierdo y derecho del arco cigomático
6,7	Punto más posterior izquierdo y derecho del sobrelapamiento entre el maxilar y el frontal
8,9	Punto más agudo y posterior izquierdo y derecho del supraoccipital
10	El punto medio más anterior entre los cóndilos occipitales situados en el supraoccipital
11,15	Punto más anterior de la convergencia izquierda y derecha entre la fosa del saco premaxilar y las narinas externas
13	Punto medio más anterior de la unión entre los nasales
12,14	Punto más posterior de convergencia izquierda y derecha entre el maxilar, nasal y frontal
17,18	Punto más anterior del contacto entre el frontal y el maxilar
<b>Número de curva</b>	<b>Detalles</b>
1	20 puntos equidistantes (semilandmarks), empezando en el landmark 1 y terminando en 2
2	20 puntos equidistantes (semilandmarks), empezando en el landmark 16 y terminando en 3

3. Descripción de los landmarks y semilandmarks seleccionados para la vista ventral del cráneo de los odontocetos evaluados.

<b>Descripción de landmarks y semilandmarks empleados en la vista ventral del cráneo</b>	
<b>Número de landmark(s)</b>	<b>Detalles</b>
1, 18	Punto más anterior izquierdo y derecho del premaxilar
2,3	Inicio de la intersección izquierda y derecha del maxilar y el lacrimoyugal
4,5	El punto más anterior izquierdo y derecho del arco cigomático
6,7	El punto más posterior izquierdo y derecho del arco cigomático
8,9	El punto más ventral izquierdo y derecho del proceso paraoccipital
10	El punto medio más anterior entre los cóndilos occipitales
11,15	El punto más anterior izquierdo y derecho del pterigoides
13	El punto más posterior medial del pterigoides
12,14	El punto más posterior izquierdo y derecho del pterigoides
16,17	Punto más posterior izquierdo y derecho del pterigoide situado en los lados extremos del basioccipital
19,20	Punto más anterior izquierdo y derecho de la intersección del maxilar con el lacrimoyugal
<b>Número de curva</b>	<b>Detalles</b>
1	6 puntos equidistantes (semilandmarks), empezando en el landmark 4 y terminando en 6
2	6 puntos equidistantes (semilandmarks), empezando en el landmark 5 y terminando en 7
3	20 puntos equidistantes (semilandmarks), empezando en el landmark 1 y terminando en el 2
4	20 puntos equidistantes (semilandmarks), empezando en el landmark 18 y terminando en el 3

4. Cladograma de 53 especies de odontocetos estudiados basado en data morfológica y molecular obtenida de McGowen et al. (2019) y Bianucci et al. (2018). Los delfines de río modernos están representados en color rojo, los odontocetos fósiles del Mioceno se aprecian en azul, mientras que los delfines marinos modernos, en verde. Por último, *Pliopontos littoralis* corresponde al color rosado. Observar que la raíz de la filogenia se muestra como un círculo negro.



## IX. AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo económico brindado por el Estado mediante el proyecto: “Sostenibilidad económica del ecosistema marino-costero frente a los riesgos climáticos”. Contrato 034-2019-FONDECYT-BM-INC.INV, c.c. 230305111071.

Asimismo, agradezco las fotografías y los escaneos de los cráneos de delfines analizados en el presente estudio proporcionados por: la Dra. Maíra Laeta, Dra. Ellen Coombs, el Dr. Olivier Lambert, Dr. Matthew McCurry, Dr. Giovanni Bianucci, Dr. Christian de Muizon, Dr. Gabriel Aguirre-Fernández y MSc. Aldo Benites-Palomino. Cráneos que forman parte de las colecciones del Museo de Historia Natural de San Marcos, Perú (MUSM), Museo Nacional de la Universidad Federal de Río de Janeiro, Brasil (MN), Museo de Historia Natural de Dinamarca (NHMDK) Museo de Historia Natural, Reino Unido (NHMUK), Real Instituto Belga de Ciencias Naturales Bruselas, Bélgica (IRSN) y del Museo Conmemorativo de la Guerra de Auckland, Nueva Zelanda (MoNZ).

Por último, agradezco el considerable soporte de mi asesor, el Dr. Rodolfo Salas Gismondi, director del Laboratorio de Paleontología y Evolución de Vertebrados (LID – 312, UPCH), lugar donde realicé la preparación de los fósiles de *Pliopontos littoralis*.