

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA

FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA

“Alberto Cazorla Talleri”



Morfología ancestral de los Delphinidae en el Sistema de Humboldt: Evidencia paleontológica del Plio-Pleistoceno (hace 3-1.8 millones de años) del área de Sacaco (Perú)

Tesis para optar el título de Licenciado en Biología

Claudia Caverro Rozas

Lima-Perú

2021

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	2
I. INTRODUCCIÓN	3
1. Generalidades de los Delphinidae.....	3
2. Historia evolutiva de los Delphinidae	4
2.1. Relaciones de parentesco basadas en morfología.....	4
2.2. Relaciones de parentesco basadas en datos moleculares	4
2.3. Biogeografía histórica.....	5
3. Evidencia paleontológica de Delphinidae	6
3.1. Registro fósil más antiguo de Delphinidae, <i>Eodelphinus kabatensis</i> , Mioceno, Japón y otros Delphinidae basales.	6
3.2 Otros Delphinidae fósiles (Plio-Pleistoceno).....	6
4. Perú.....	7
4.1. Sistema de corrientes de Humboldt en la actualidad	7
4.2. Sistema de corrientes de Humboldt del Plio-Pleistoceno.....	7
4.3. Fósiles de Delphinidae en el Perú (<i>Hemisyntachelus oligodon</i>)	8
5. Problemáticas científicas sobre la evolución de los Delphinidae	9
II. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN Y OBJETIVOS	11
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
IV. RESULTADOS	15
1. Asignación taxonómica a Delphinidae	15
2. Descripción cualitativa	15
3. Descripción cuantitativa.....	19
3.1 Análisis morfométrico en vista dorsal	19
3.2 Análisis morfométrico en vista ventral	22
3. Dieta.....	24
4. Hábitat	25
5. Estrategia de Alimentación	27
V. DISCUSIÓN.....	28
1. Identidad Taxonómica.....	28
2. Hábitat y Ecología Alimenticia.....	30

3. Presencia en el Sistema de Humboldt hace 2.7 Ma	32
VI. CONCLUSIONES	35
VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	36
VIII. ANEXO	40

RESUMEN

Delphinidae es el clado de cetáceos vivientes más diverso con 37 especies, 16 de ellas habitantes del mar peruano. Presentan variaciones en la morfología rostral y en el tamaño corporal. Según datos moleculares hubo una diversificación inicial de Delphinidae hace aproximadamente 10 millones de años (Ma), y luego una radiación explosiva hace unos 2.18 Ma. La radiación adaptativa de Delphinidae ocurrió en intervalos temporales de grandes cambios ambientales que fueron determinantes en las características del actual Sistema de corrientes de Humboldt (SH). Sin embargo, aún se desconoce cuál fue la morfología y ecología de los Delphinidae del SH en el Plio-Pleistoceno.

En este trabajo, se estudia a través de la morfometría geométrica un cráneo casi completo asignado al clado Delphinidae (MUSM 3906) y colectado en rocas de unos 2.7 en el área de Sacaco, Arequipa. Se comparó con especies actuales de odontocetos para explorar su tipo de dieta, estrategia de alimentación y hábitat. Los análisis indican que MUSM 3906 habría presentado una dieta piscívora y una estrategia de alimentación raptorial. La especie más cercana a MUSM 3906 en el espacio morfométrico fue *Sotalia fluviatilis*, un Delphininae actualmente ausente del SH y que habita la cuenca del Amazonas. Estos resultados indican que, si bien el SH del Plioceno ya incluía miembros de los Delphinidae, MUSM 3906 posiblemente representa un taxón y una ecomorfología ausente en el sistema moderno.

Palabras clave: Morfología, Paleontología, Sistema de Humboldt, Delphinidae, Plio-Pleistoceno

ABSTRACT

Delphinidae is the most diverse cetacean clade with 37 species, 16 of them inhabiting the Peruvian sea. They show disparity in the rostral morphology and size. According to molecular data there was an initial diversification in the Miocene, approximately 10 million years ago (Ma) and an explosive radiation at the end of the Pliocene, 2.18 Ma. The adaptive radiation of Delphinidae occurred during temporal intervals of great environmental changes that determined the characteristics of the current Humboldt's System (HS). However, the morphology and ecology of the SH Delphinidae in the Plio-Pleistocene is still unknown.

In this work, an almost complete skull assigned to the Delphinidae clade (MUSM 3906) and collected in rocks of about 2.7 in the area of Sacaco, Arequipa is studied through geometric morphometrics. It was compared with current species of odontocetes to explore their type of diet, feeding strategy and habitat. The analyzes indicate that MUSM 3906 would have presented a piscivorous diet and a raptorial feeding strategy. The closest species to MUSM 3906 in the morphometric space was *Sotalia fluviatilis*, a Delphininae currently absent from SH and inhabiting the Amazon basin. These results indicate that, although the Pliocene SH already included members of the Delphinidae, MUSM 3906 possibly represents a taxon and an ecomorphology absent in the modern system.

Key words: Morphology, Paleontology, Humboldt System, Delphinidae, Plio-Pleistocene

I. INTRODUCCIÓN

1. Generalidades de los Delphinidae

Los delfines, marsopas y cachalotes, entre otros, son mamíferos marinos pertenecientes al clado Odontoceti, dentro de Cetacea. A diferencia de los Mysticeti (cetáceos con barbas) vivientes, que carecen de dientes, los odontocetos en general presentan dientes, el número varía según la especie. En la actualidad Delphinidae (delfines, ballenas piloto, pseudorcas y orcas) es el clado más diverso de cetáceos con 37 especies, clasificadas en 17 géneros (1). Las principales diferencias entre taxa se concentran en el tamaño corporal, la anatomía ósea del rostro y mandíbula, y el número y forma de los dientes. Los cetáceos modernos presentan modificaciones en el cráneo y mandíbula, ocurridas durante millones de años de evolución y radiación adaptativa en el medio acuático a partir de ancestros de hábitos terrestres (2).

Los odontocetos son exitosos depredadores tope en los mares del mundo y su cráneo puede ser descrito como la integración de varios complejos funcionales: alimentación, respiración, producción y recepción de sonido y locomoción (2). Sus dientes se caracterizan por ser subiguales (homodontes) y solo presentan una cúspide (en las formas vivientes). El número y forma de los dientes varía dependiendo de la especie y está asociado al tipo de dieta (2), la cual varía desde calamares, peces hasta mamíferos grandes en el caso de *Orcinus orca* y *Pseudorca crassidens* (1). Recientes estudios de morfometría geométrica en odontocetos fósiles y actuales han probado ser relevantes para reconocer la relación entre la ecología alimenticia, estrategia de alimentación y su morfología rostral (3, 4). La principal estrategia de alimentación es la de succión, que consiste en generar una presión negativa en relación al ambiente para capturar, ingerir y transportar la presa (5). Y también pueden presentar la estrategia de alimentación raptorial, en la que se captura la presa con los dientes y se traga con ayuda de movimientos de la mandíbula (4).

Otra característica importante de los cetáceos es la 'telescopización' craneana, que caracteriza el proceso evolutivo vinculado al alargamiento de maxilares y premaxilares con la consecuente migración posterior de las fosas nasales; y el ensanchamiento, aplanamiento y engrosamiento de los huesos occipitales asociados a la inserción de

músculos para la locomoción en el agua (2). Además, los odontocetos presentan un órgano graso sobre el rostro, denominado melón, cuya función es sensorial, a través de la emisión direccionada de sonidos durante la ecolocalización (1, 6).

También presentan un cerebro de gran tamaño, modificaciones en los huesos del oído interno y reducción, eliminación o modificación de estructuras anatómicas, como la ausencia de vértebras sacras. La pelvis es vestigial o inexistente, no poseen pabellón auricular y el meato auditivo externo no está conectado con el tímpano (2, 7). En los cetáceos actuales, se ha perdido el complejo seno paranasal (cavidades aéreas en el rostro de mamíferos); sin embargo, éste se puede encontrar en arqueocetos (2).

2. Historia evolutiva de los Delphinidae

2.1. Relaciones de parentesco basadas en morfología

Estudios realizados con datos morfológicos para establecer relaciones de parentesco de los clados Delphinidae y Cetacea utilizan 40 caracteres incluyendo proporciones y medidas del cráneo, características de los huesos del oído interno, y número y forma de dientes, entre otros (8). Estos análisis aún no han podido resolver completamente sus relaciones filogenéticas, sobre todo aquellas de los Delphinidae debido a la explosiva radiación adaptativa experimentada por este grupo. Los resultados son indicativos de una evolución compleja, que requiere ser analizada usando mayor número de características y teniendo en cuenta la enorme plasticidad del clado que habría generado numerosos casos de evolución convergente (8). Esto llevó a estudios que toman en cuenta datos morfológicos adicionales (neontológicos y paleontológicos) y moleculares, donde se estima que la divergencia de los Delphinidae ocurrió hace aproximadamente 10 Ma y una radiación explosiva durante el Plio-Pleistoceno (9, 10).

2.2. Relaciones de parentesco basadas en datos moleculares

A pesar de que se conocen varios aspectos de la evolución de los Delphinidae, su reciente radiación adaptativa, ocurrida en el Plio-Pleistoceno, complica el entendimiento de su filogenia. En 1990, el primer árbol filogenético basado en el gen mitocondrial de citocromo b, logró identificar la presencia de grupos parafiléticos propuestos por la taxonomía tradicional, tales como *Tursiops* y *Stenella*, pues estos taxa

incluían al ancestro común más cercano, pero no a todos sus descendientes (10, 11). Los árboles filogenéticos basados en ADN mitocondrial indican que dentro de Delphininae (*Sousa, Sotalia, Stenella, Tursiops, Delphinus, Lagenodelphis*) el único clado monofilético es *Delphinus*, pues incluye al ancestro común más cercano y a todos sus descendientes (12). Posteriormente, estudios basados en genes nucleares indicaron que los cetáceos presentan una de las tasas más lentas de evolución molecular dentro de los mamíferos (13).

A partir de datos de 3 genes mitocondriales y 20 loci nucleares, los Delphinidae han sido agrupados en los siguientes clados: *Sotalia* + Delphininae y *Orcaella* + *Steno* + Globicephalinae (*Feresa, Globicephala, Grampus, Orcinus, Peponocephala, Pseudorca*). Sin embargo, aún no se logró relacionar de forma certera Delphininae y Lissodelphininae (*Cephalorhynchus, Lagenorhynchus, Lissodelphis*) (13).

2.3. Biogeografía histórica

De acuerdo a datos moleculares, el origen de Delphinidae data del Mioceno, hace más de 10 millones de años (14). Los procesos de especiación en animales que pueden viajar largas distancias a través del medio acuático pueden deberse a cambios en la productividad, temperatura del agua, dependencia de presas o corrientes oceánicas (14). La época en la que se produjo la radiación adaptativa Delphinidae se caracterizó por el inicio de periodos glaciales, que pudieron haber tenido un rol fundamental en la aparición y extinción de especies, ya que éstos significaron variaciones en la temperatura, nivel del mar, configuración de las costas, corrientes oceánicas, etc. El cambio en su ambiente también habría producido un mayor desarrollo de la ecolocalización y aumento del tamaño cerebral (7, 14). Además, la formación del istmo de Panamá durante el Plioceno pudo haber afectado la distribución y diversidad de los Delphinidae (14).

En la actualidad las especies de Delphinidae se encuentran distribuidas en mares de todo el mundo y se presentan en mayor diversidad en zonas tropicales. Sin embargo, existe una diferencia entre especies en relación a la profundidad y distancia de la costa en la que habitan (1).

3. Evidencia paleontológica de Delphinidae

3.1. Registro fósil más antiguo de Delphinidae, *Eodelphinus kabatensis*, Mioceno, Japón y otros Delphinidae basales.

Los restos de *Eodelphinus kabatensis* fueron hallados en 1977 en rocas del Mioceno tardío de la formación Mashike en Japón. Su edad se estima en 11 Ma por lo que es considerado el fósil de Delphinidae de mayor antigüedad conocido hasta la fecha. Otro fósil de un posible Delphinidae del Mioceno tardío fue hallado en California (LACM 52147). Este fósil aún no ha sido descrito formalmente (15).

Eodelphinus fue inicialmente asignado a *Stenella* (15). En el 2014, se reasignó a *Eodelphis* y finalmente a *Eodelphinus*, debido a que el nombre *Eodelphis* ya pertenecía a un marsupial (*Eodelphis browni* Matthew, 1916) (15, 16). El cambio en su taxonomía se sustentó en que, de acuerdo a datos moleculares, *Stenella* recién surgió en el Plioceno, después de la radiación adaptativa de hace 5-2.35 Ma. Esto evidencia la gran similitud morfológica existente entre algunas especies fósiles y actuales de Delphinidae.

3.2 Otros Delphinidae fósiles (Plio-Pleistoceno)

La mayor parte de los fósiles de Delphinidae descritos son del Plio-Pleistoceno europeo. De acuerdo al trabajo de Murakami (15) se identificaron claramente 13 especies basadas en cráneos virtualmente completos. Una de las 13 especies descrita sobre material europeo, *Hemisyntrochelus oligodon*, ha sido identificada en Perú. Otras especies de identidad incierta han sido erigidas usando fragmentos poco diagnósticos, como vértebras y mandíbulas (15).

El 2010 se describió un fósil perteneciente al Plio-Pleistoceno del Mar del Norte (Países Bajos)(17) . Se clasificó dentro de Delphinidae debido a la morfología del premaxilar y, a pesar de ser un fragmento, se determinó que pertenecía a un nuevo taxón denominado *Platalearostrum hoekmani*. Esta especie se caracteriza por poseer un premaxilar que sobresale del rostro y crea un ápice ancho, perfil cóncavo del rostro en vista anterior,

vómer robusto que llega al ápice del rostro y la presencia de solo 6 dientes maxilares (17).

Otro fósil de Delphinidae fue hallado en México en rocas de aproximadamente 3.6-2.5 Ma (18). A través de la comparación anatómica cualitativa y cuantitativa del rostro, el neurocráneo y el seno ventral se determinó que el fósil estaba emparentado con *Globicephala*, taxon actual caracterizado por presentar maxilares anchos que ocupan gran parte de la superficie dorsal del rostro, proceso antorbital grande y redondeado, además de una reducción del número de dientes. A pesar de presentar similitud en la morfología con la especie actual *Tursiops truncatus*, el estudio reveló que las similitudes eran resultado de evolución convergente por lo que se le asignó a un nuevo taxón, *Protoglobicephala*, y la especie se denominó *Protoglobicephala mexicana* (18).

4. Perú

4.1. Sistema de corrientes de Humboldt en la actualidad

El sistema de Humboldt es uno de los sistemas marinos de afloramiento más productivos del mundo. Se encuentra en la costa oeste de Sudamérica y, a pesar de representar solo 0.1% de la superficie oceánica, produce el 10% de la pesca mundial (19). La especie representativa de la pesca en este ecosistema es la anchoveta (*Engraulis ringens*). Presenta una temperatura de sus aguas relativamente baja, que son afectadas, al igual a su alta productividad interanualmente por el fenómeno del Niño (14). Actualmente en el mar peruano del Sistema de Humboldt habitan 16 especies de Delphinidae pertenecientes a 13 géneros (6).

4.2. Sistema de corrientes de Humboldt del Plio-Pleistoceno

La evolución de los Delphinidae ocurre en marcada sincronía con cambios ambientales y climáticos a nivel global ocurridos a fines del Mioceno y Plioceno y que se presume fueron determinantes en la consolidación de las condiciones físicas y bióticas del Sistema de corrientes de Humboldt (SH). Aunque se ha establecido que la biota del SH

era muy diferente hace 10 Ma (20, 21), se conoce solo parcialmente el proceso y tiempo en el que empezaron a ocupar la costa peruana las especies emblemáticas del SH (21).

De acuerdo a estudios basados en el registro fósil de la costa chilena y peruana, durante el Plioceno tardío, hace unos 3-2 millones de años, ocurrieron cambios en las comunidades de pinnípedos. Las faunas previas, correspondientes al Mioceno tardío-Plioceno temprano, estuvieron dominadas por varias especies de Phocidae (focas); sin embargo, probablemente a partir del Plioceno medio-tardío se instalan taxa de Otariidae (lobos marinos) (21,22). Aunque dos taxa de Otariidae habitan la costa peruana (*Otaria* y *Arctocephalus*), estos taxa son diferentes de aquellos del Plioceno. Este fenómeno de cambio faunístico de fócidos por otáridos no solo se habría dado en Sudamérica, sino también en el sur de África y posiblemente en Australia y Nueva Zelanda asociado a alteraciones en las corrientes marinas (22).

Al parecer, las aves costeras de la costa Pacífica del sudoeste de Sudamérica no han cambiado mucho desde el Mioceno hasta la actualidad. En el registro fósil se encuentran por lo menos 4 especies de pingüinos, 5 de cormoranes, 3 de petreles y 3 de piqueros a lo largo de la costa peruana y chilena (21,23). En la actualidad siguen presentes solo 3 especies de cormoranes incluyendo al Guanay (*Phalacrocorax bougainvillii*). La distribución de aves en el Plioceno indica una gradiente térmica y una zona transicional, la zona central de Chile, correspondiente a una menor temperatura hacia el sur de Chile. El cambio en la diversidad pudo ser causado por el aumento de la temperatura durante el Plioceno. Además, se registró una mayor diversidad de aves de climas fríos en el SH en comparación a sistemas de afloramientos de latitudes similares como la corriente de Benguela en África. Se podría dar debido a una posibilidad de ampliar el área de distribución en la costa Pacífica de Sudamérica. Por lo tanto, se mantienen estas especies dando lugar a una mayor diversidad de aves en el SH (23).

4.3. Fósiles de Delphinidae en el Perú (*Hemisyntrachelus oligodon*)

Un fósil hallado en la formación Pisco en los años 80 fue descrito como *Tursiops oligodon*, por G. Pilleri y H. J. Siber en 1989 (24). Posteriores estudios asignaron este fósil a *Hemisyntrachelus*, género que incluye especímenes fósiles muy similares morfológicamente a *Tursiops truncatus*, especie viviente del “delfín común” o “delfín

pico de botella” (16). *Hemisyntachelus* se diferencia de *Tursiops* en poseer el rostro más ancho en la base, proceso antorbital más robusto, dientes más largos y en menor número (6 en *Hemisyntachelus*, 20 en *Tursiops*). Además, pueden distinguirse por características de la mandíbula, como la inclinación ventral de la punta y el índice menor de longitud/altura de la sínfisis mandibular en *Hemisyntachelus*. El género *Hemisyntachelus* también se encontró en Italia y en el Mar del Norte de los Países Bajos (25).

En 2018, se colectó un nuevo fósil de Delphinidae en la Quebrada Caracoles del área de Sacaco en Perú (MUSM 3906) perteneciente a la Formación Caracoles, con una edad estimada de 2.7 Ma (26). Se reconoció que este nuevo fósil no pertenece a *Hemisyntachelus oligodon* por diferencias en el rostro y la forma de los dientes. *Hemisyntachelus* presenta rostro robusto y dientes grandes (17), en cambio el nuevo fósil hallado presenta dientes pequeños y rostro delgado.

5. Problemáticas científicas sobre la evolución de los Delphinidae

La rápida y reciente diversificación taxonómica y morfológica de los Delphinidae dificulta el establecimiento de una sólida hipótesis filogenética. Por lo que aún se desconoce cuál fue la morfología ancestral que dio origen a los Delphinidae. El registro fósil podría ayudar a desentrañar estos aspectos básicos de su historia evolutiva, pero existen muy pocos fósiles de Delphinidae en buen estado de conservación.

La evidencia neontológica y paleontológica indica que las mayores diferencias entre los Delphinidae se encuentran en la forma del rostro y las características de la dentición, posiblemente en relación con su dieta (2, 14). La determinación de la condición ancestral puede ayudar a trazar las diferentes trayectorias evolutivas de los taxa modernos y ser determinante en reconocer la tendencia de cambios en los recursos marinos aprovechados por los cetáceos de los últimos millones de años. En el caso de cetáceos misticetos se ha planteado que el incremento de la biomasa marina asociada a la disminución de la temperatura del planeta ha sido sustancial en el origen y posterior aumento del tamaño corporal (27). Este tipo de relación, entre cambios en los recursos

a través del tiempo y la diversificación de los Delphinidae, no se ha explorado cuantitativamente en un contexto filogenético.

El Sistema de corrientes de Humboldt actualmente es uno de los sistemas de afloramiento de margen occidental más productivos del mundo (19). Sin embargo, aún no se sabe cuándo se originaron sus características físicas y bióticas modernas. Aspectos de su origen se pueden evaluar identificando la evolución de las comunidades filogenéticas y las características morfológicas de vertebrados marinos a través del tiempo (19, 22, 23). Por ejemplo, el registro fósil de Chile indica que hubo cambios en la comunidad filogenética de pinnípedos y cambios en la diversidad de aves (22, 23).

El fósil de Delphinidae recientemente hallado en el área de Sacaco (MUSM 3906) tiene aproximadamente 2.7 millones de años de antigüedad. El fósil incluye el cráneo completo, y se encuentra en gran estado de preservación. Se ha podido observar que posee alveolos pequeños y que múltiples huesos del post-cráneo se han conservado. En la misma localidad paleontológica se han descubierto restos de pinnípedos, peces óseos y cartilagosos e invertebrados. Existen estudios geológicos en progreso que buscan establecer las características del paleoambiente en la época. Debido a su antigüedad, este fósil tiene el potencial de dar información sobre la morfología ancestral de Delphinidae, debido a que la evidencia molecular indica que la divergencia de los géneros *Tursiops*, *Delphinus* y *Stenella* se dio hace unos 3 Ma (10). Asimismo, la morfología del rostro y la dentición en los cetáceos está relacionada con su dieta y estrategias de alimentación (2). Por lo tanto, analizar su morfología puede dar información sobre las características de los recursos del Sistema de Humboldt durante el Plioceno. Debido a que los delfines son depredadores tope de los ecosistemas marinos, son animales altamente sensibles a los cambios ambientales, climáticos y de los recursos disponibles. Si la morfología de la especie fósil de unos 2.7 Ma descubierta en Sacaco es similar a aquella que vive en el Sistema de Humboldt moderno, podríamos estimar que, al menos aquellos parámetros físicos y bióticos del sistema íntimamente relacionados con su modo de vida no han cambiado sustancialmente.

II. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN Y OBJETIVOS

Pregunta de Investigación:

- ¿Cuál fue la morfología y la ecología de los Delphinidae en el Plio-Pleistoceno en el Sistema de Humbolt?

Objetivo General:

- Explorar la morfología y posible ecología de Delphinidae en el Sistema de Humboldt de hace unos 2.7 millones de años.

Objetivos Específicos:

- Comparar la morfología craneana del fósil de Delphinidae hallado en Sacaco con la de especies actuales y fósiles
- Explorar la ecología de la especie fósil a través de su morfología y similitud con especies actuales.
- Analizar cuantitativamente la morfología respecto a especies actuales mediante morfometría geométrica en relación al hábitat, dieta y estrategia de alimentación.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

El fósil de Delphinidae del Plio-Pleistoceno del área de Sacaco (MUSM 3906) se encuentra en el Laboratorio de BioGeoCiencias (BGC), LID 313. Inicialmente se encontraba en su camiseta de yeso inmerso en su matriz de arenisca fina endurecida. El fósil se preparó con un martillo neumático (WEN 300-L8) en BGC y se consolidó con el polímero paraloid (B-72) diluido en alcohol 96°. Una vez preparado, el fósil fue fotografiado con una cámara Sony 5R. Se tomaron imágenes en vista dorsal con el cráneo y una escala gráfica colocados a 90° de la cámara a una distancia aproximada de 80 cm, debido a que el cráneo no debe estar cerca a los bordes del cuadro de enfoque para evitar la distorsión de la imagen. Además, es necesario contar con una buena iluminación y una referencia para la escala (28).

Posteriormente el fósil se analizó con morfometría geométrica 2D (29). Esta permite el estudio cuantitativo de la forma través de landmarks y semilandmarks, los cuales son hitos ubicados en puntos homólogos de todos los especímenes a analizar. La diferencia entre ambos es que los semilandmarks son puntos equidistantes colocados a lo largo de curvas entre landmarks.

Usando los mismos parámetros de distancia y orientación, se recopilieron fotos de especies actuales de Delphinidae y otros odontocetos para su comparación con el fósil (Anexo I). Las imágenes fueron obtenidas en bases de datos de museos (Anexo) y también de otros investigadores. Es importante mencionar que el fósil se consideró como un 'morfortipo' en caso que no pueda ser asignado con precisión a una especie conocida, puesto que una identificación definitiva requiere un análisis filogenético que el presente trabajo no lo contempla (30, 31). Para el análisis dorsal se incluyeron cráneos de 45 individuos de 23 géneros, 18 de los cuales pertenecen a Delphinidae y 5 géneros de otros 5 clados de odontocetos. Y para el análisis ventral se incluyeron 38 individuos de 21 géneros en total, 16 géneros de Delphinidae y 5 géneros de otros 5 clados de odontocetos (Anexo).

Las imágenes se procesaron con los programas tpsUtil32 y tpsDig232 para la creación del archivo tps donde se colocaron los landmarks y semilandmarks. El set de landmarks seleccionado se basa en un estudio previo de variación de morfología craneal en *Tursiops* (28), que se modificó para incluir variación de la forma del rostro y la cresta nugal en forma de semilandmarks. Se utilizó un set de 15 landmarks y 5 curvas (semilandmarks) dorsales y 12 landmarks y 2 curvas ventrales (Figuras 1 y 2). Una vez generado el archivo tps con las coordenadas de los landmarks y semilandmarks se modificó en el programa tpsUtil32 la codificación de los semilandmarks para que estén en formato de landmarks y puedan ser analizados por el programa MorphoJ (32). El archivo tps obtenido cuenta con 125 landmarks por individuo evaluado en vista dorsal y 72 landmarks en vista ventral.

Los landmarks 5 y 7 de la vista dorsal del fósil y los 6, 8 y 9 de vista ventral fueron reconstruidos con el paquete Geomorph v3.2.1 (33) en R v3.6.1 debido a que las estructuras donde se encontrarían los landmarks se perdieron por erosión. Se utilizó el

comando “estimate.missing” y una vez generados los puntos se modificó el formato de los mismos en base a la escala para poder abrir el archivo tps en tpsDig232 y colocar las curvas correspondientes. Solo se utilizaron landmarks de especies de Delphinidae para la reconstrucción ya que el comando los estima en base a otros sets de landmarks y no por simetría. Después el archivo fue modificado en tpsUtil32 para que los puntos se encuentren en formato de landmarks y puedan ser analizados.

Para evaluar la variación de la forma por morfometría geométrica, se utilizó el programa MorphoJ (32). Primero se centraron los landmarks para su superposición utilizando el método de Procrustes. Se consideró que los cráneos no presentan simetría. Después se generó una matriz de covarianza. Luego se realizó un análisis de componentes principales (PCA) a partir de la matriz de covarianza generada con los datos obtenidos por el método de Procrustes (34). Se realizó un PCA independiente para cada vista, y se obtuvieron las grillas de deformación de los valores extremos de PC1 y PC2. Además, se realizaron regresiones respecto al tamaño del centroide para evaluar si había influencia de la alometría en los datos. Después se delimitaron morfoespacios según taxonomía (Familias y Subfamilias), dieta, estrategia de alimentación, hábitat y presencia en la costa peruana en la actualidad. Estos morfoespacios se basaron en información bibliográfica (4, 35). Por falta de información no se incluyeron todas las especies en los morfoespacios. Para evaluar si los morfoespacios generados eran significativamente diferentes se realizó un análisis discriminante con 1000 permutaciones en MorphoJ. La hipótesis nula es que los grupos son iguales (32), por lo que se consideran como significativamente diferentes en caso de que el p-value sea ≤ 0.05 .

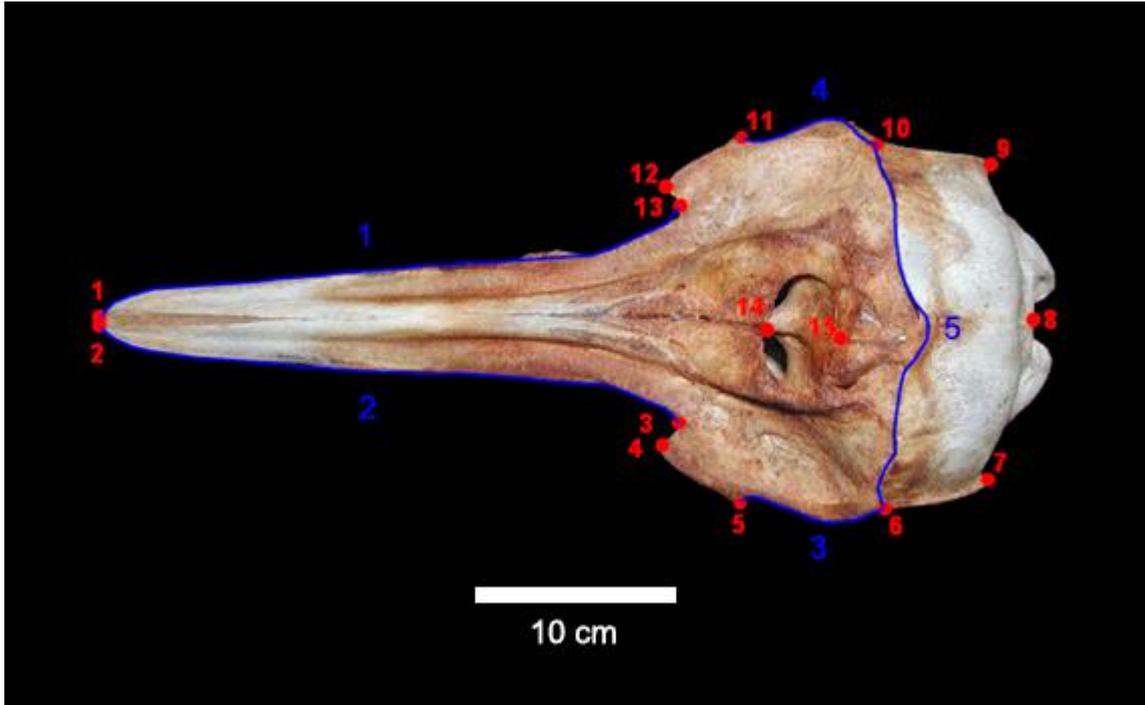


Figura 1. Cráneo de *Delphinus capensis* con landmarks dorsales (curvas azules representan semilandmarks)

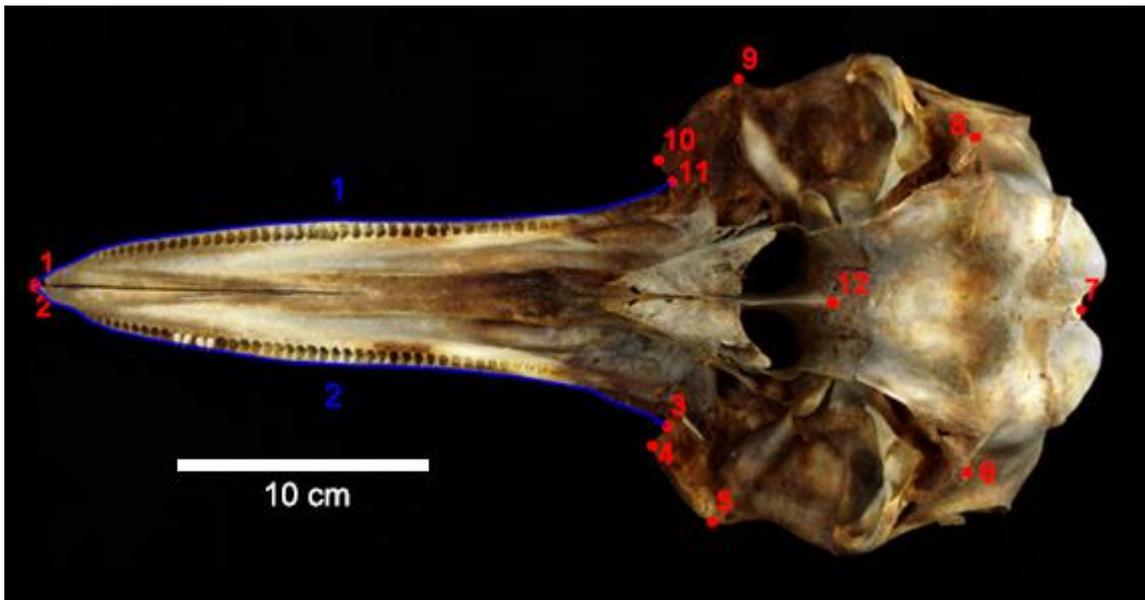


Figura 2. Imagen de cráneo de *Delphinus delphis* con landmarks ventrales (curvas azules representan los semilandmarks)

IV. RESULTADOS

1. Asignación taxonómica a Delphinidae

Se puede identificar que MUSM 3906 pertenece a Delphinidae debido a que presenta asimetría en los procesos ascendentes de los premaxilares, siendo el premaxilar derecho de mayor ancho que el izquierdo. Esta condición se refleja también en las fosas nasales, maxilares y frontales y es típica de los Delphinidae. Además, presenta numerosos alveolos y en vista lateral una zona facial cóncava, pero elevada en la zona de los nasales (36). Asimismo, como algunos Delphininae (e.g. *Delphinus*) el canal mesorostral se encuentra cubierto por una osificación medial del premaxilar.

2. Descripción cualitativa

El cráneo MUSM 3906 se encontraba asociado a vértebras torácicas, vértebras caudales y costillas. No se hallaron las mandíbulas ni dientes. El cráneo se encuentra en buen estado de preservación dorsal; sin embargo, no presenta huesos nasales (Fig. 3). Ventralmente, hay zonas perdidas por erosión y también zonas fragmentadas (Fig. 3). Una fractura atraviesa la zona anterior del rostro.

Se preservaron maxilares, premaxilares, un lacrimal, un fragmento del yugal, la forma de ambas cavidades anteorbitarias (i.e., antorbital notchs), forámenes maxilares, las fosas nasales, ambas suturas frontomaxilares, la cresta nugal. Ventralmente, se preservaron las crestas ventrolaterales e infratemporales y la cresta nasal. En vista ventral el lado derecho se encuentra más completo y preserva el lacrimal y un fragmento del yugal, la sección más anterior del frontal (que forma parte del arco temporal) y un fragmento del parietal. No se preservaron los escamosos de ambos lados, los procesos paraoccipitales, parte de los pterigoides. Además, tampoco se hallaron perióticos.

Al comparar a MUSM 3906 con otras especies de Delphinidae que también presentan un rostro largo y delgado, escotaduras anteorbitaria pronunciadas y una región postrostral delgada se observa que, en vista dorsal, MUSM 3906 presenta un rostro delgado y largo similar al de *Delphinus delphis* (Fig. 4). Pero en el caso de MUSM 3906 no se ensancha en la región cercana a la escotadura anteorbitaria tan marcadamente

como en *Delphinus delphis*. La región postrostral es larga, similar a la de *Sotalia fluviatilis* y posee una zona occipital relativamente corta en comparación a *Delphinus delphis* y *Stenella attenuata*. La escotadura anteorbital de MUSM 3906 es pronunciada y presenta una forma similar a la de *Stenella attenuata*. La ubicación de las fosas nasales es más posterior que en las especies mencionadas y el espacio que dejaron los nasales es mayor. A diferencia de *Sotalia fluviatilis*, no presenta forámenes premaxilares pero sí forámenes infraorbitales dorsales en ambos maxilares a nivel de las fosas nasales. El nuevo fósil también se diferencia por la forma del premaxilar, que se asemeja más al de *Stenella attenuata*, ya que en ambos la “porcelaneous part” (i.e., sección dorsal del premaxilar que no presenta inserciones musculares por lo que tiene una superficie lisa) empieza a separarse en la mitad del rostro. Además, la cresta nugal presenta una forma de V invertida, con el vértice cercano al nasal izquierdo. La asimetría del cráneo se observa especialmente en la zona posterior de los premaxilares, próxima a las fosas nasales, en la región postrostral de los maxilares y los frontales, ya que el premaxilar, maxilar y frontal derecho en cada caso es más ancho que su correspondiente izquierdo.

En la vista ventral (Fig. 5), la forma general del rostro se asemeja más a la de *Stenella*, ya que es largo y delgado. En *Delphinus* el rostro es más ancho y la región postrostral es también proporcionalmente más ancha (Fig. 5). En el fósil se pueden distinguir aproximadamente 20 alvéolos por cada lado; sin embargo, por erosión y una fractura presente en el rostro, no se pueden distinguir todos, por lo tanto, el número total podría ser mayor. Los pterigoides se encontraban fragmentados e incompletos, al igual que la zona del basioccipital. Sin embargo, se puede observar que la fosa nasal izquierda es más ancha y larga, y de mayor tamaño que la fosa derecha, lo cual es evidencia de la asimetría del cráneo. A diferencia de *Delphinus*, no presenta el sulco palatino en el maxilar, que en el caso de *Delphinus* tiene una profundidad mayor a 3mm en la mitad del rostro (Fig. 5).

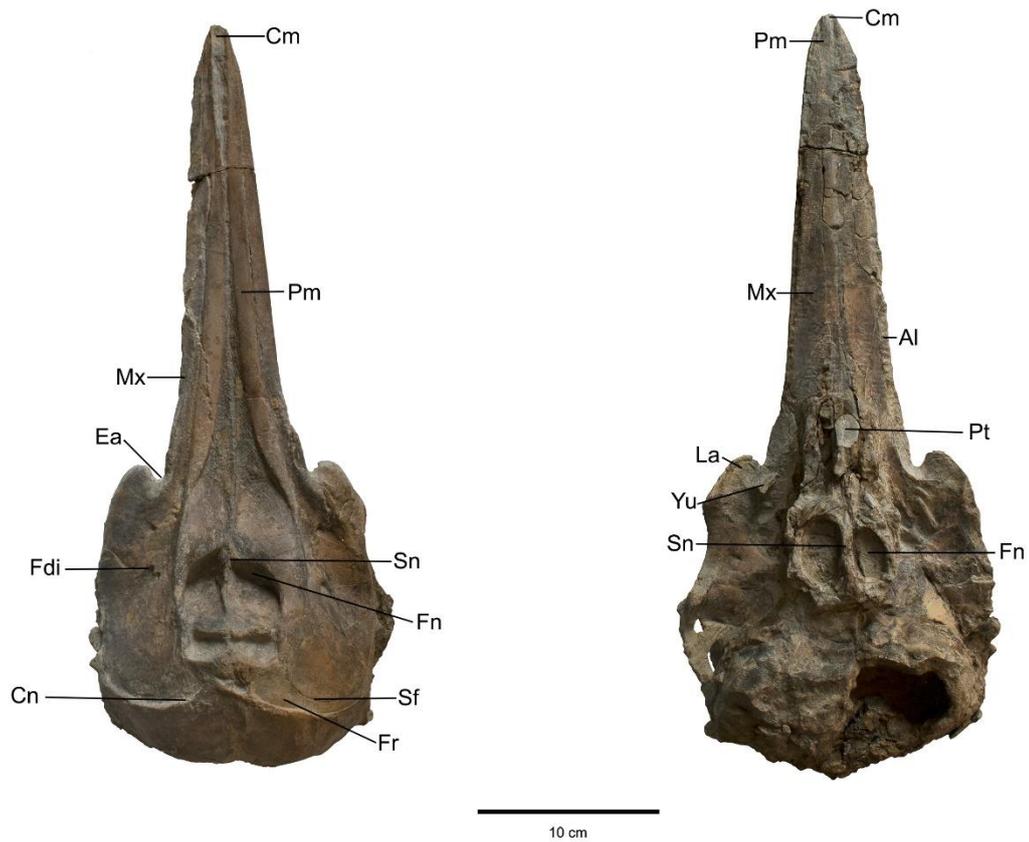


Figura 3. Vistas dorsal y ventral del cráneo de MUSM 3906. Frontal (Fr), maxilar (Mx), premaxilar (Pm), canal mesorostral (Cm), escotadura anteorbital (Ea), cresta nugal (Cn), lacrimal (La), yugal (Yu), septo nasal (Sn), foramen dorsal infraorbital (Fdi), sutura frontomaxilar (Sf), alveolos dentales (Al), pterigoide (Pt).

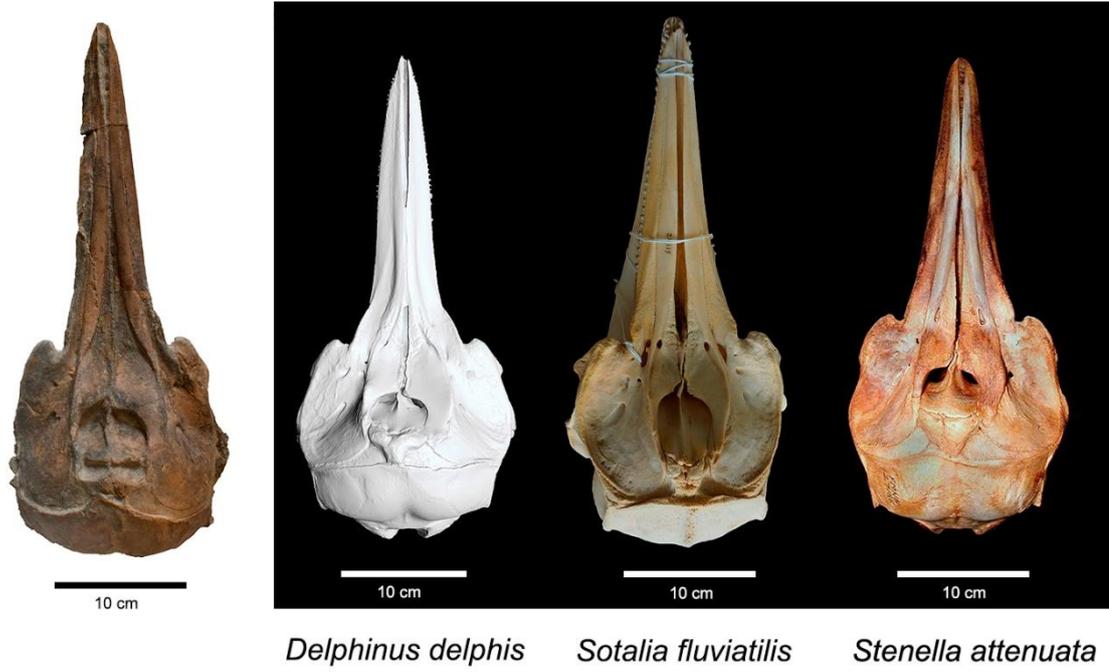


Figura 4. Comparación de MUSM 3906 en vista dorsal con *Delphinus delphis*, *Sotalia fluviatilis* y *Stenella attenuata*

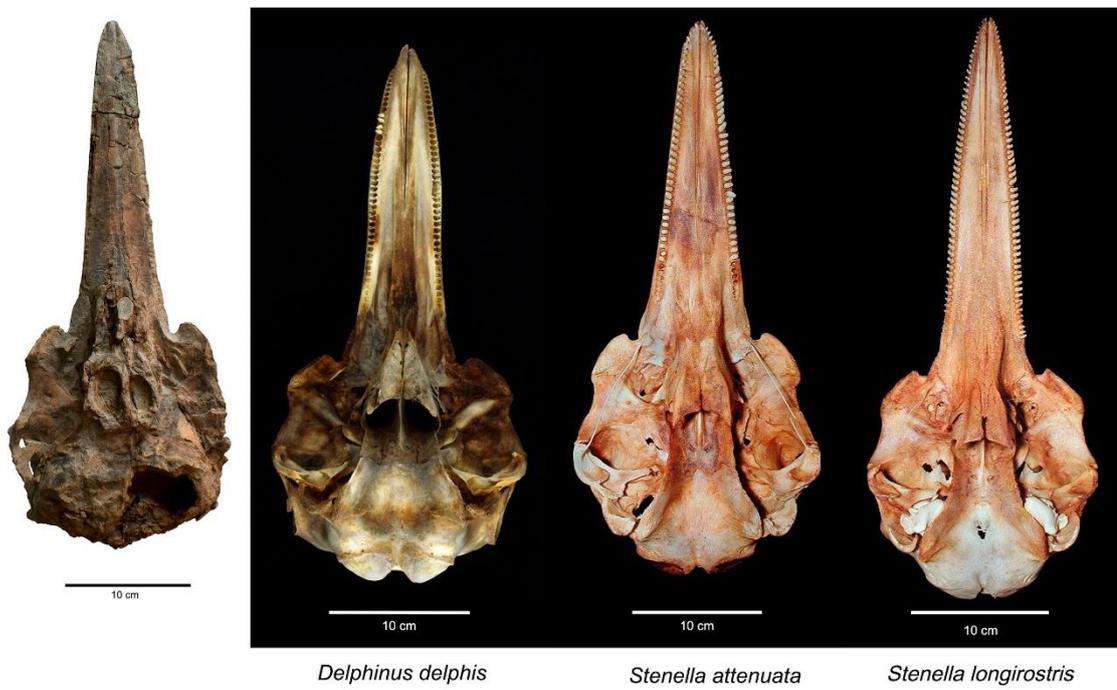


Figura 5. Comparación de MUSM 3906 en vista ventral con *Delphinus delphis*, *Stenella attenuata* y *Stenella longirostris*

3. Descripción cuantitativa

3.1 Análisis morfométrico en vista dorsal

El porcentaje de varianza explicado por los primeros dos Componentes Principales (PC) es de 82.282% (Fig. 6) (Anexo). La regresión realizada respecto al tamaño del centroide indicó que había una influencia de 6.36% de la alometría en los datos. Al ser este valor mayor a 5% se realizó un nuevo PCA con los residuos y no se encontraron diferencias significativas con el PCA inicial.

Se observa que el PC1 refleja diferencias en la longitud del rostro y el ancho del cráneo. A mayores valores en el PC1, el rostro es más alargado y el cráneo (rostro + región postrostral) más delgado, y menores valores de PC1 representan un rostro más corto y un cráneo más ancho. Las curvas 3 y 4, evidencian las mismas tendencias descritas, pues a valores mayores de PC1, el cráneo es más delgado y valores menores de PC1 el cráneo es más ancho (Anexo). La especie con el menor valor de PC1 es *Globicephala melas* y la especie con mayor valor de PC1 es *Pontoporia blainvillei*.

Por otro lado, el PC2 refleja principalmente diferencias en la extensión de la región occipital y la ubicación de la cresta nugal. Valores menores de PC2 presentan una cresta nugal ubicada más anteriormente en comparación a valores mayores de PC2. Que también se ve reflejada como una mayor región occipital en especies con valores menores de PC2. También se ve una variación en la forma y posición de la cresta nugal, pues valores menores de PC2 presentan una cresta nugal más lineal que valores mayores de PC2. En esta última, la forma se asemeja a una v invertida, donde el vértice presenta la tendencia de ubicarse cerca al nasal izquierdo. Aquellos cráneos con valores mayores de PC2 no solo extienden la longitud de la región nasal, sino que también el ancho post orbitario se reduce y también la longitud de la región occipital. En el lado negativo, la región nasal se reduce en longitud y se ensancha la región postorbital, además de presentar una región occipital de mayor longitud. Además, el PC2 también muestra diferencias en la simetría de los cráneos. En aquellos con valores mayores de PC2 el septo nasal y los nasales se encuentran ubicados más anteriormente y hacia la izquierda. Y aquellos con valores menores de PC2 los presentan más dorsalmente y hacia la

derecha. La especie con menor valor de PC2 es *Globicephala macrorhynchus* y la especie con mayor valor de PC2 es *Delphinapterus leucas*.

El morfoespacio delimitado por las especies pertenecientes a Delphinidae se sobrepone con algunas especies de Ziphiidae (Fig. 6). Se observa que *Mesoplodon europaeus*, *Mesoplodon peruvianus* y *Mesoplodon densirostris* presentan mayor similitud en el PC2 a Delphinidae en comparación a las especies de otros clados de odontocetos. Esto es debido a que los landmarks elegidos no capturan la diferencia entre ambos grupos. Ya que los cráneos de especímenes de *Mesoplodon* se diferencian de los de Delphinidae en no contar con dientes y la extensión de los premaxilares sobre los nasales. En el análisis hecho solo con miembros del clado Delphinidae se observa que la variación reflejada por ambos PCs es menor.

En el análisis realizado sólo con Delphinidae se observa que sí existe diferencias entre los subclados Delphininae, Lissodelphininae, y Globicephalinae. Los únicos grupos que no son significativamente diferentes entre ellos son Globicephalinae con Orcinae (Anexo). Las especies de Globicephalinae son las que presentan un rostro más ancho y corto y las que pertenecen a Delphininae un rostro más largo y delgado. La especie de Delphinidae más cercana en el morfoespacio a MUSM 3906 es *Sotalia fluviatilis*. En el PC1 las especies más cercanas son *Delphinus delphis*, *Delphinus capensis* y *Stenella longirostris* y en el PC2 *Cephalorhynchus commersonii*, *Feresa attenuata* y *Orcaella brevirostris* (Fig. 7). El fósil es similar a *Sotalia fluviatilis* en la forma del rostro largo y delgado, a *Delphinus delphis* en la forma de la zona más anterior del rostro, a *Delphinus capensis* en la forma del cráneo largo y delgado, con una región occipital relativamente corta. Asimismo, se asemeja a *Stenella longirostris* en el rostro largo y delgado y una región postrostral delgada en comparación a otras especies como *Peponocephala electra*. En relación a las especies más cercanas en el PC2, el fósil es similar a *Cephalorhynchus commersonii* en el ancho de la región postrostral, a *Feresa attenuata* en la forma de la escotadura anteorbital, la ubicación del septo nasal y la reducida longitud de la zona occipital, y a *Orcaella brevirostris* en la forma de la escotadura anteorbital y la ubicación del septo nasal.

Figura 7. PC1 y PC2 de análisis en vista dorsal del clado Delphinidae agrupado por los subclados Delphininae, Globicephalinae, Lissodelphininae y Orcinae

3.2 Análisis morfométrico en vista ventral

El porcentaje de varianza explicado por los primeros dos Componentes Principales es de 90.012% (Fig. 8) (Anexo). La regresión realizada respecto al tamaño del centroide indicó que el tamaño tenía una influencia de 4.61%.

Se observa que el PC1 refleja diferencias en la longitud y el ancho del cráneo. A mayores valores en el PC1, el cráneo es más alargado y delgado, y menores valores de PC1 representan un cráneo más corto y ancho, evidenciado por la variación de las curvas (1 y 2). También se refleja en el PC1 una variación de la simetría de la región postrostral que se evidencia en valores mayores de PC1. A mayores valores de PC1, el paraoccipital izquierdo es más central en comparación a especies con valores negativos. El menor valor de PC1 lo presenta *Kogia sima* y el mayor valor de PC2 lo presenta *Pontoporia blainvillei* (Fig. 8).

El PC2 no captura una gran variación en la forma del rostro; sin embargo, sí en la región postrostral. La variación observada en la forma del rostro es principalmente en el ancho de la zona más anterior, valores mayores de PC2 muestran un rostro más ancho en comparación a cráneos con valores menores de PC2. A menores valores de PC2, es menor la longitud y el ancho de la región postrostral y los valores mayores de PC2 reflejan una mayor longitud y son en proporción más anchos en esta región. El menor valor de PC2 lo presenta *Globicephala melas* y el mayor valor lo presenta *Kogia sima*.

El morfoespacio definido por especies de Delphinidae también incluye a *Delphinapterus leucas* (Monodontidae). Al igual que en el análisis dorsal, hay una mayor dispersión de los puntos en relación al PC1 que en relación al PC2, ya que en el PC1 hay valores cercanos a -0.4 y 0.4, y en el PC2 los valores más extremos son mayores a -0.1 y menores a 0.1.

Al igual que en el análisis dorsal realizado sólo con Delphinidae se observa que los morfoespacios determinados según subclados son significativamente diferentes entre

ellos con excepción de Globicephalinae y Orcinae (Anexo). La especie con menor valor de PC1 es *Grampus griseus*, y la que presenta el mayor valor es *Stenella longirostris*. En el caso del PC2, la especie que presenta el menor valor es *Globicephala melas* y la que presenta el valor mayor es *Cephalorhynchus commersonii*. En el análisis ventral no se incluyó a *Sotalia fluviatilis* debido a la falta de fotos de cráneos en esta vista.

Las especies más cercanas en el morfoespacio al fósil son *Delphinus capensis* y *Sousa chinensis* en el PC1 y a *Steno bredanensis* y *Stenella courleoalba* en el PC2 (Fig. 9). Respecto a las especies más cercanas en el PC1, el fósil se parece a *Delphinus capensis* en la forma del rostro, largo y delgado, y ambos presentan numerosos alveolos pequeños, y a *Sousa chinensis* en el rostro largo y una región postrostral delgada, pero la escotadura anteorbital en el fósil es más pronunciada.

Se puede observar que tanto para el análisis dorsal como el ventral MUSM se encuentra dentro del morfoespacio de Delphininae.

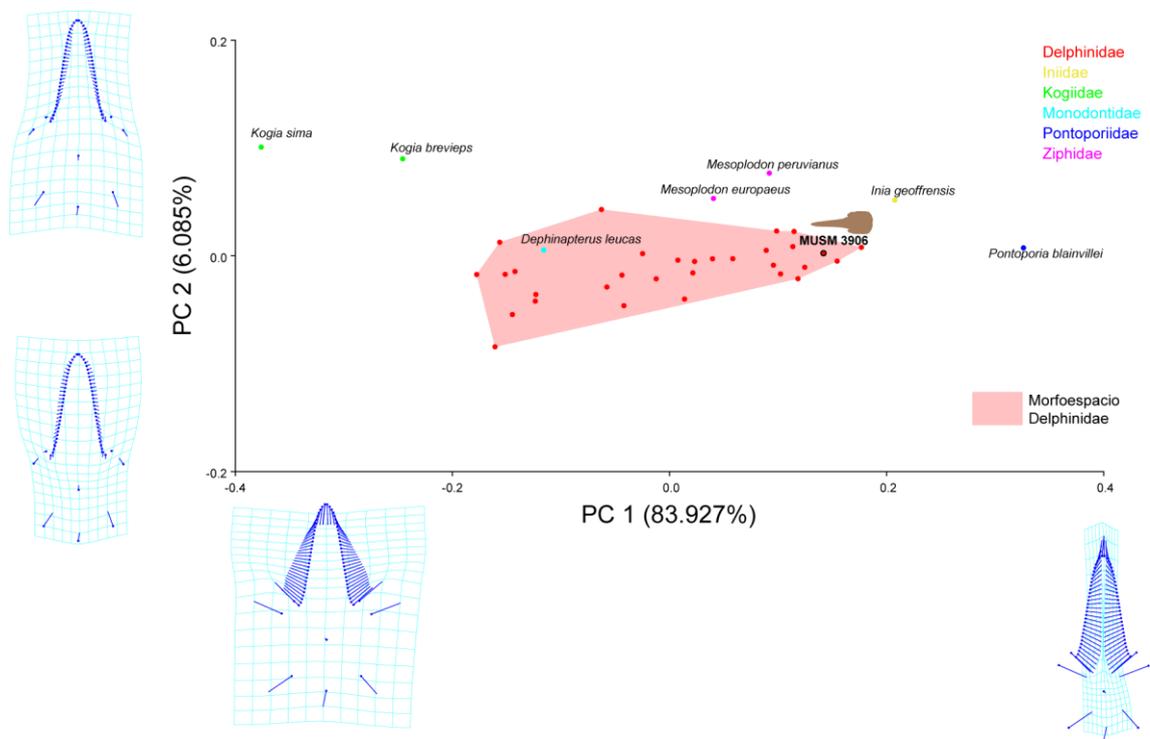


Figura 8. PC1 y PC2 con grillas de deformación del análisis en vista ventral. El morfoespacio ocupado por los Delphinidae se indica sombreado de color rosado, Iniidae, Kogiidae, Monodontidae, Phocoenidae y Pontoporiidae están representadas por una especie.

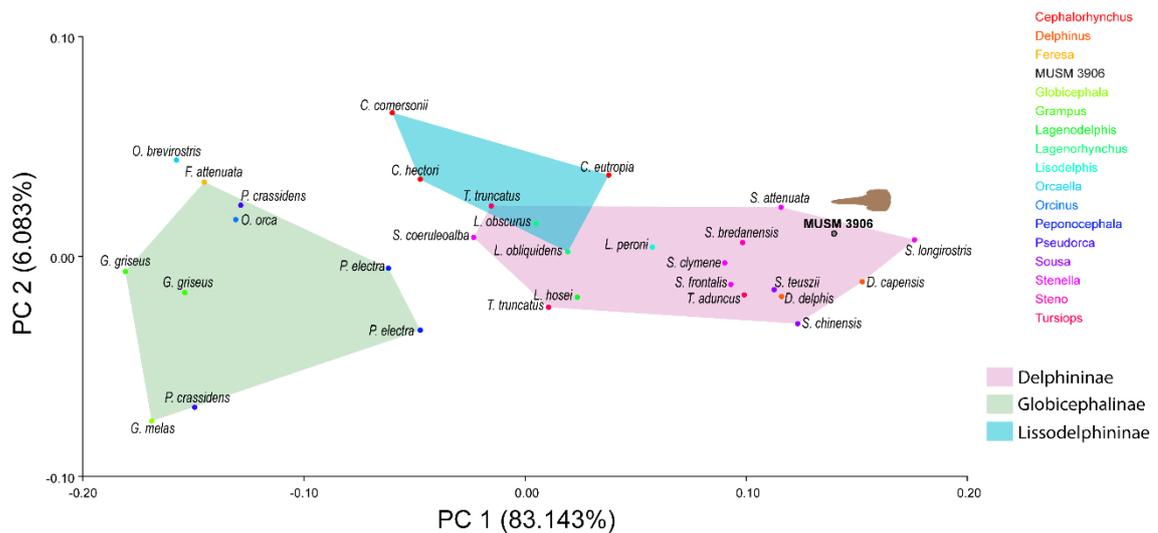


Figura 9. PC1 y PC2 de análisis ventral solo con Delphinidae agrupado por los subclados Delphininae, Globicephalinae y Lissodelphininae

3. Dieta

Las especies pertenecientes a Delphinidae presentan una tres principales tipos de dieta, generalista, piscívora y compuesta por cefalópodos. En las figuras 10 y 11 se observa que el morfoespacio de especies generalistas se superpone con el de especies piscívoras y sobre las que se alimentan de cefalópodos. Sin embargo, en el análisis discriminante todos los grupos son significativamente diferentes en relación al morfoespacio que ocupan entre ellos tanto en vista dorsal (Anexo). En vista ventral son significativamente diferentes los piscívoros de los que se alimentan de cefalópodos (Anexo). Sólo hay una especie que presenta dieta compuesta por cefalópodos en ambos análisis (*Grampus griseus*). Los que presentan menores valores de PC1 son los que se alimentan de cefalópodos y los que presentan mayores valores de PC1 son los piscívoros. En el PC2 tanto generalistas como piscívoros presentan valores cercanos a los extremos (-0.1 y 0.5). MUSEM 3906 se encuentra próximo al morfoespacio de dieta piscívora en ambos análisis.

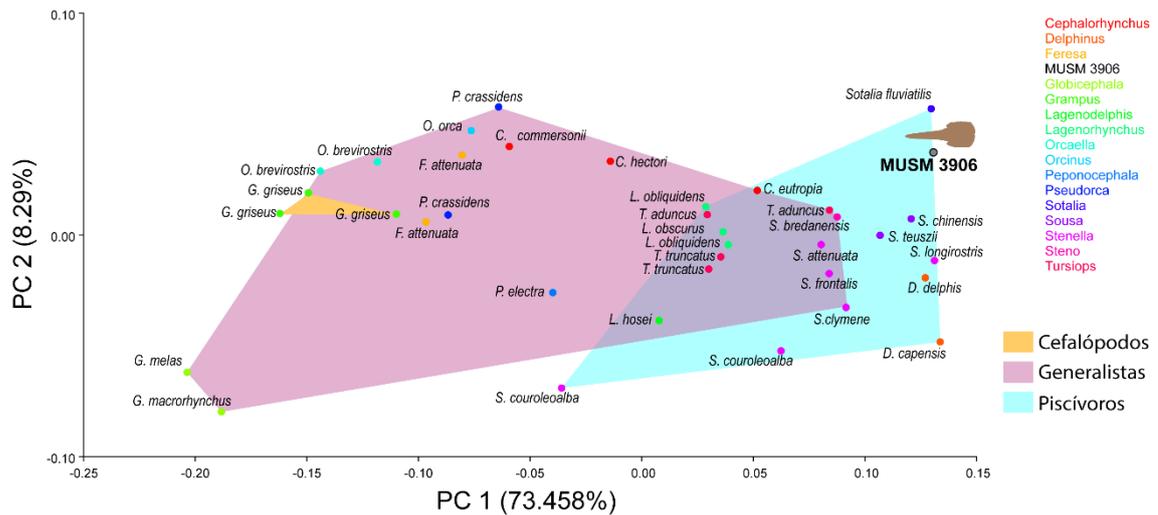


Figura 10. PC1 y PC2 de análisis dorsal con morfoespacios definidos por el tipo de dieta

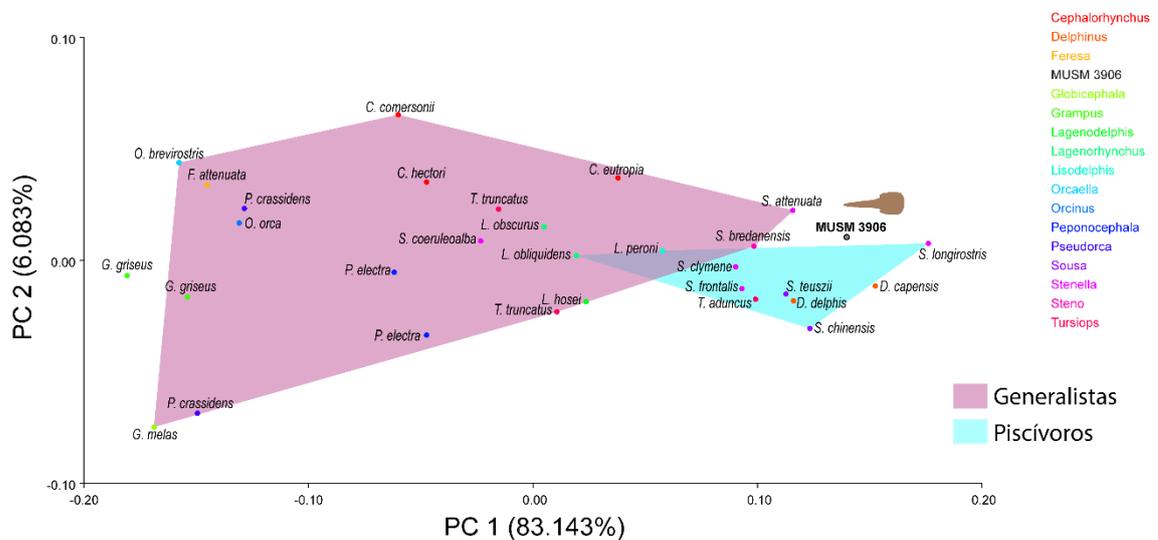


Figura 11. PC1 y PC2 de análisis ventral con morfoespacios definidos por el tipo de dieta

4. Hábitat

En relación al hábitat, (Figuras 12 y 13), tanto en el análisis en vista dorsal como en vista ventral, los morfoespacios de aquellos exclusivamente costeros u oceánicos no se superponen entre ellos, pero lo hacen parcialmente con aquellos que se encuentran en ambos hábitats. En el análisis discriminante los únicos grupos que son significativamente diferentes entre ellos en vista dorsal son el de hábitat oceánico con hábitat costero, y hábitat rivereño/costero con costero y con oceánico/costero. Y en vista ventral son

significativamente diferentes los de hábitat oceánico con costero y oceánico/costero. En el análisis de vista dorsal MUSM no se encuentra dentro de ningún morfoespacio. Sin embargo, es más cercano a *Sotalia fluviatilis*, que presenta un hábitat costero/rivereño, y también es cercano a *Sousa chinensis*, *Cephalorhynchus eutropia* y *Tursiops aduncus* que tienen hábitat costero. En el análisis ventral se encuentra en el morfoespacio del hábitat oceánico/costero. El morfoespacio definido por especies con hábitat oceánico/costero presenta una amplia variación en la forma del rostro (reflejado en el PC1).

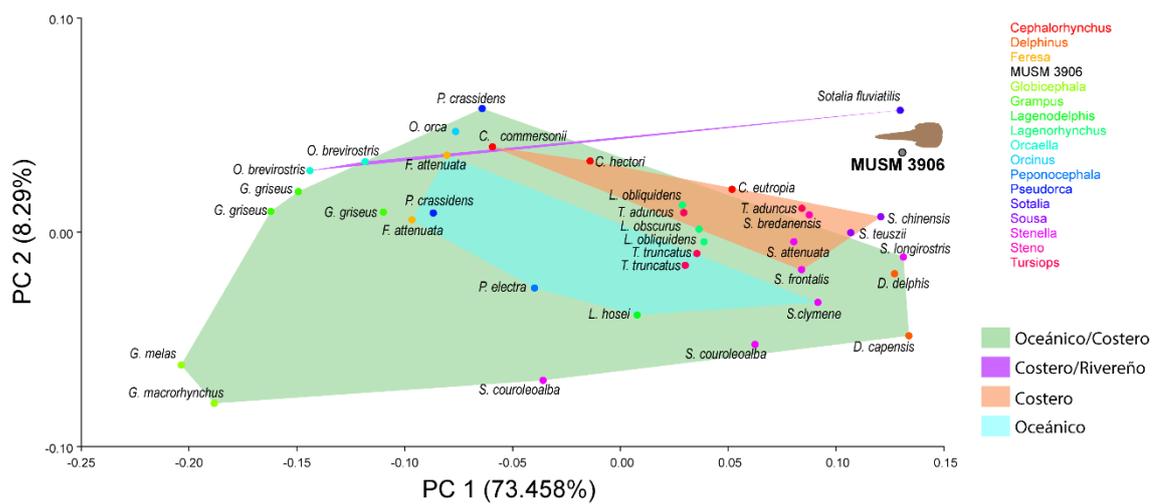


Figura 12. PC1 y PC2 de análisis dorsal con morfoespacios determinados por el hábitat

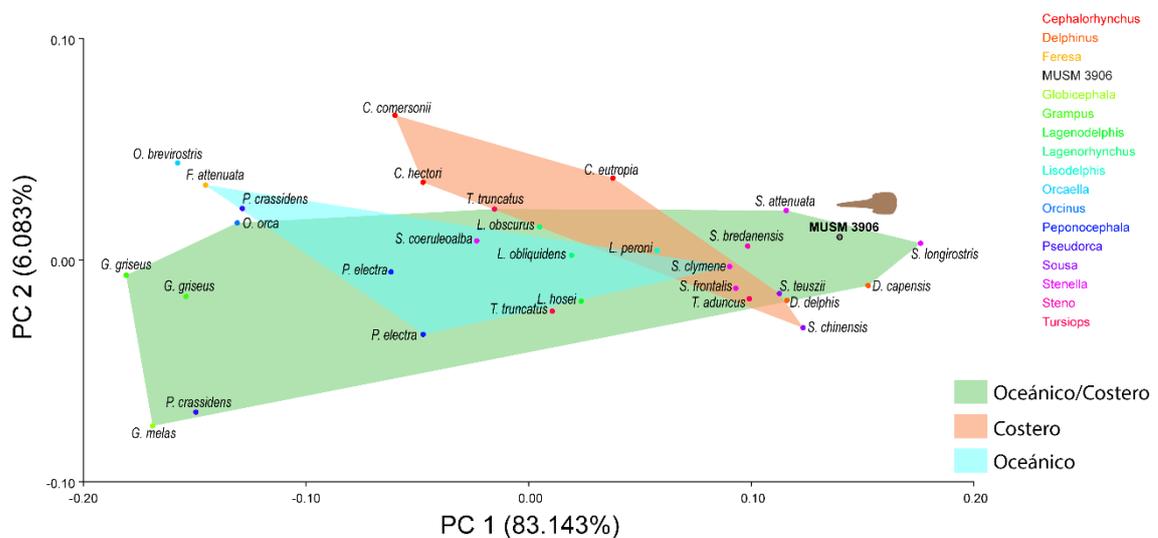


Figura 13. PC1 y PC2 de análisis ventral con morfoespacios determinados por el hábitat

5. Estrategia de Alimentación

En los morfoespacios generados según la estrategia de alimentación no se superponen los de estrategia raptorial y de succión, tanto en vista dorsal como ventral. Además, según el análisis discriminante todos los grupos son significativamente diferentes (Anexo). Sin embargo, el morfoespacio de la estrategia de agarre y succión sí se superpone con el de estrategia raptorial en el análisis dorsal (Fig. 14). Ambos análisis indican que MUSM 3906 se encuentra dentro del morfoespacio de estrategia raptorial (Figuras 14 y 15). En el análisis dorsal la estrategia de agarre y desgarrar se superpone parcialmente con la raptorial. En ambos análisis la estrategia raptorial presenta una mayor variación en el PC1 que las otras estrategias, y la alimentación por succión presenta los menores valores de PC1, debido a que presentan un rostro más corto y ancho.

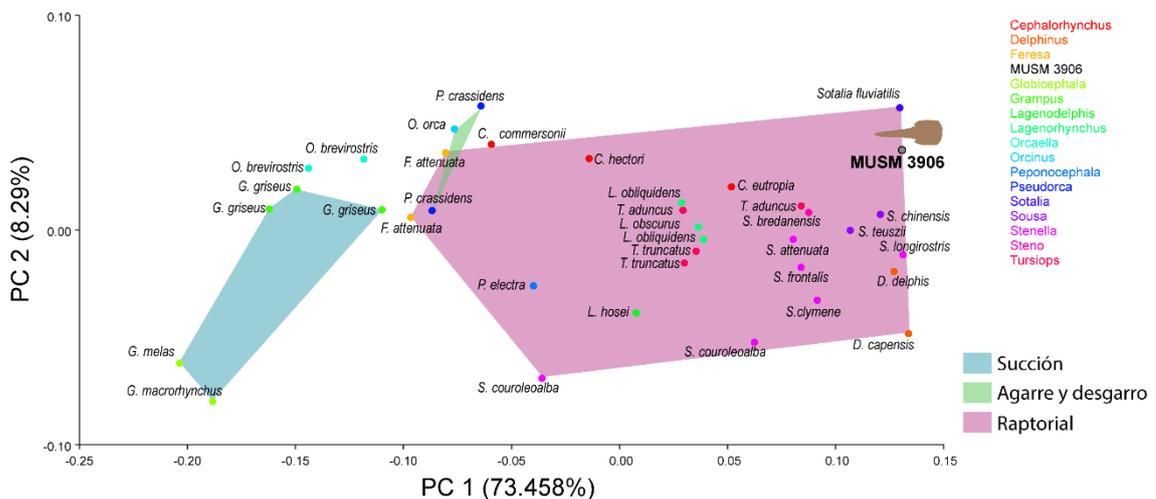


Figura 14. PC1 y PC2 de análisis dorsal con morfoespacios determinados por el tipo de estrategia de alimentación

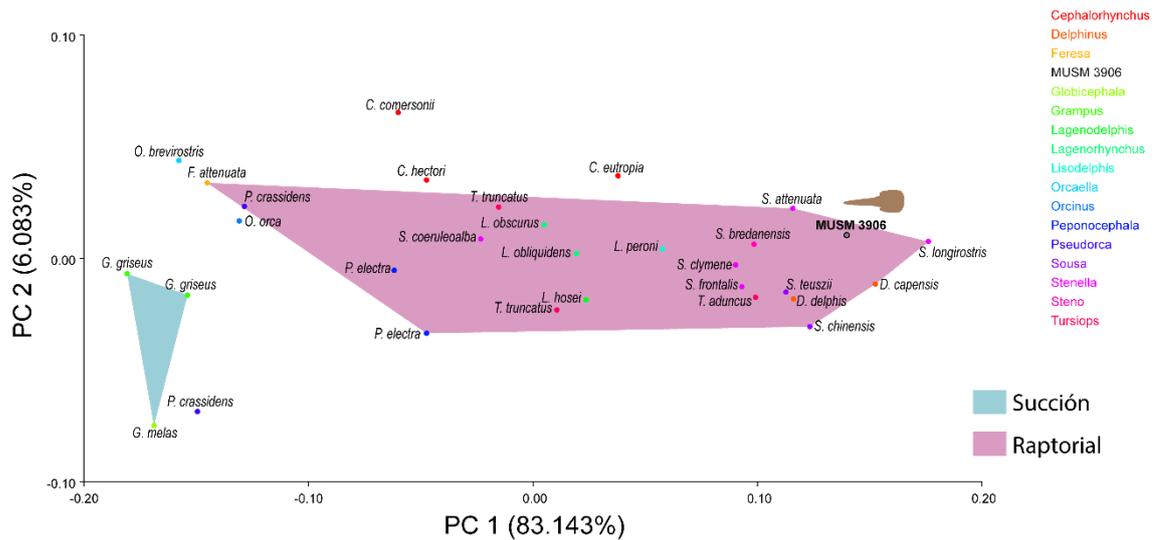


Figura 15. PC1 y PC2 de análisis ventral con morfoespacios determinados por el tipo de estrategia de alimentación

V. DISCUSIÓN

1. Identidad Taxonómica

El análisis morfométrico de MUSM 3906 revela similitudes morfológicas con *Sotalia fluviatilis* y con especies que habitan actualmente el SH. *Sotalia fluviatilis* es una especie que en la actualidad no se encuentra asociada al Sistema de Humboldt (SH), sino que posee un hábitat rivereño en la zona de la cuenca del Amazonas. Las similitudes con *Sotalia* se encuentran en la forma del rostro, largo y delgado, la presencia de numerosos dientes pequeños (presentes como alveolos en MUSM 3906), y una longitud de la región occipital relativamente corta en vista dorsal. Las especies presentes actualmente en el SH en las que se encuentran similitudes en la forma del rostro, la forma de la cresta nugal, la longitud y ancho de la zona postrostral son *Stenella longirostris*, *Delphinus delphis*, *Delphinus capensis*. Además, las especies con las que presentó menor similitud que no se encuentran en el SH son *Sousa chinensis* y *Sousa teuszii*. Las similitudes más relevantes en relación a su identidad podrían ser la presencia de numerosos alveolos pequeños, ya que especies como *Tursiops truncatus* presentan dientes grandes.

Además, no se diferencia de *Delphinus* ya que MUSM 3906 no presenta un sulco palatino pronunciado.

En base a la morfología, podemos proponer que MUSM 3906 presenta mayor similitud con las especies del subclado Delphininae (*Sousa*, *Sotalia*, *Stenella*, *Tursiops*, *Delphinus*, *Lagenodelphis*). Además, existen otras características que no se ven reflejadas en los landmarks que pueden ayudar a identificar qué grupo sería más cercano morfológicamente. Como por ejemplo en el caso de *Delphinus* y *Lagenodelphis*, presentan un sulco palatino con una profundidad mayor a 3 mm en la mitad de la porción rostral del maxilar que no está presente en el cráneo MUSM 3906. *Tursiops* tiene un rostro más robusto y dientes grandes en comparación con los alveolos de MUSM 3906. La filogenia basada en datos moleculares (genes nucleares y mitocondriales) (10) indica que hubo una diversificación inicial de *Sotalia* del resto de Delphininae hace unos 6.98 Ma. Luego se dio una divergencia de *Sousa chinensis* del resto de especies de Delphininae hace unos 3.84 Ma y habría presentado una radiación explosiva hace unos 2.18 Ma. Además, ambas especies de *Sotalia* (*Sotalia fluviatilis* y *Sotalia guianensis*) habrían divergido hace aproximadamente 1.99 Ma (10). En resumen, la evidencia morfométrica sugiere que MUSM 3906 es más cercano a *Sotalia*. Además, en caso de estar emparentados y considerando la edad del fósil, éste sería anterior a la divergencia de las dos especies vivientes de *Sotalia*. Sin embargo, esta identificación es preliminar y requiere ser probada a través de un análisis filogenético.

El registro fósil de Delphinidae tiene a *Eodelphinus kabatensis* como la especie más antigua del clado, con una edad aproximada de 9-7.6 Ma (15, 16). De acuerdo a la filogenia realizada con datos morfológicos *Eodelphinus kabatensis* sería más cercano a *Orcinus* y *Hemisyntrachelus*, por lo que no es similar a MUSM 3906, ya que según el análisis morfométrico se asemeja a especies de Delphininae y éstas son diferentes de especies de Orcinae (Figuras 7 y 9). Sin embargo, si se pueden hallar algunas similitudes entre *Eodelphinus kabatensis* y MUSM 3906, que están a su vez presentes en los Delphinidae, tales como tener una región postrostral relativamente delgada y la asimetría de los premaxilares en la zona cercana al septo nasal, aunque esta última es

más evidente en MUSM 3906. Al ser *Eodelphinus kabatensis* más cercano a *Orcinus* y *Hemisyntachelus* se esperaría que presente mayores diferencias con MUSM 3906. Sin embargo, del primer fósil solo se preservó la región postrostral hasta la altura de los huesos nasales (que se perdieron por erosión) y el periótico izquierdo.

Otros fósiles de Delphinidae del Plio-Pleistoceno son *Protoglobicephala mexicana* y *Hemisyntachelus oligodon*. El primero con una antigüedad estimada de 3-2 Ma. Las principales diferencias entre *Protoglobicephala mexicana* y MUSM 3906 son que *P. mexicana* tiene un rostro ancho y 10 alveolos de gran tamaño por fila y tiene una menor longitud de la zona occipital en vista dorsal, y MUSM 3906 tiene un rostro largo y delgado con más de 20 alveolos pequeños por fila (18). En el caso de *Hemisyntachelus oligodon*, éste también presenta diferencias con MUSM 3906 relacionadas a la forma del rostro y el número y forma de alveolos, ya que el primero presenta 6 grandes dientes por cuadrante (25). Por lo tanto, en el registro fósil no hay una especie similar a MUSM 3906.

2. Hábitat y Ecología Alimenticia

El análisis morfométrico también da luces sobre el posible hábitat y ecología alimenticia de MUSM 3906. Las similitudes con *Sotalia fluviatilis*, *Stenella longirostris* y *Delphinus delphis* en la forma del rostro podrían estar relacionadas con su hábitat, dieta y estrategia de alimentación.

De acuerdo al análisis morfométrico en vista dorsal, MUSM 3906 se ubica fuera de los morfoespacios propuestos según hábitat, pero cerca de formas costero-fluviales y costeras, y costero-oceánicas, tal como *Sotalia fluviatilis*. Y en vista ventral se encuentra dentro del morfoespacio de hábitat oceánico/costero, cercano a las especies *Stenella longirostris*, *Delphinus delphis*, *Delphinus capensis*, *Sousa chinensis*. A excepción de *Sousa chinensis* todas las otras especies se encuentran actualmente en el Sistema de Humboldt y se caracterizan por habitar zonas tropicales (1, 6). Además, todas estas especies se alimentan principalmente de peces: *Delphinus delphis* y *Stenella longirostris* de peces mesopelágicos y en ocasiones de calamares; *Delphinus capensis* se alimenta de

peces como la anchoveta (*Engraulis ringens*); y *Sousa chinensis* se alimenta de peces y ocasionalmente de cefalópodos y crustáceos (6, 37). Por lo tanto, MUSM 3906 habría presentado un hábitat oceánico/costero basado en las especies más cercanas en el análisis morfométrico.

La especie más cercana en el análisis morfométrico en vista dorsal fue *Sotalia fluviatilis*. No se pudo incluir a *Sotalia guianensis* en el análisis por falta de fotos, sin embargo, la principal diferencia morfológica entre los cráneos de ambas especies es la posición del foramen magnum, por lo que no se hubiera visto reflejado en el análisis realizado porque los landmarks seleccionados no incluyen esta región. *Sotalia fluviatilis* se encuentra actualmente en la cuenca del Amazonas y *Sotalia guianensis* está presente en la costa desde el sur de Brasil hasta Nicaragua (6, 38). Además de *Sotalia fluviatilis*, en los análisis solo se consideró una especie más presente en ríos, *Orcaella brevirostris* (1). En los PCAs se observa que ambas especies se encuentran lejanas en el morfoespacio, aunque los valores de PC2 en ellas son similares, que indicarían una similitud en la forma de la cresta nugal y el ancho de la región postrostral. A pesar de que *Sotalia fluviatilis* está presente en un hábitat fluvial, la gran similitud con *Sotalia guianensis* indicarían que esta morfología podría representar formas tanto fluviales como costeras (Figuras 4, 6). Por lo tanto, el morfoespacio de hábitat costero sería más amplio en vista dorsal si incluimos a *Sotalia* y probablemente incluiría a MUSM 3906. La dieta de *Sotalia fluviatilis* está compuesta por peces, principalmente bagres y especies que se transportan en cardúmenes. Tienden a cazar en zonas de unión de ríos ya que en estas hay una mayor abundancia de peces (6).

El análisis morfométrico también da luces sobre la posible estrategia de alimentación de MUSM 3906. Este se encontró dentro del morfoespacio de estrategia de alimentación raptorial, la principal estrategia de alimentación de las especies de Delphinidae. Esta depende de movimientos de la mandíbula para tragar la presa (39), e incluye estructuras que no suelen conservarse en el registro fósil, como por ejemplo músculos asociados a los hioides (39). La forma del cráneo también varía dependiendo de la estrategia de alimentación: aquellos que presentan estrategia de succión presentan un cráneo más

Por otro lado, en los análisis morfométricos MUSM 3906 se encuentra fuera del morfoespacio de especies de Delphininae de hábitat oceánico/costero que habitan actualmente el SH (Fig. 16). Sin embargo, MUSM 3906 es diferente de las otras especies de Delphininae presentes en el SH en el análisis morfométrico en el PC2, que está asociado principalmente a la forma de la región postrostral. MUSM 3906 presenta mayor valor de PC2, que está relacionado a una cresta nugal ubicada más dorsalmente y con una forma similar a una V. La ausencia de una especie similar a MUSM 3906 en el SH implica que ciertas diferencias en el hábitat podrían haber existido. Además, la especie más cercana a MUSM 3906 en el análisis morfométrico es *Sotalia fluviatilis* y ésta se encuentra en la cuenca del Amazonas.

La existencia de un Delphinidae con una identidad y morfotipo cercano a *Sotalia fluviatilis* y *Stenella longirostris* implicaría que hace 2.7 Ma el Sistema de Humboldt ya presentaba similitudes con la actualidad, aunque esta señal es compleja de analizar pues *Sotalia* no habita el SH. La similitud morfológica con *Sotalia* podría ser una señal ecológica asociada con su hábitat costero o una de carácter filogenético. Los análisis morfométricos realizados parecen indicar que parte de la señal de MUSM 3906 es ecológica y podría estar asociada con sus hábitos costeros. Esto se sustenta en su posición relativamente cercana a taxa de hábitos costeros, como *Stenella*.

La semejanza entre MUSM 3906 y *Sotalia* podrían reflejar cercanía ecológica pero también filogenética. Aunque *Sotalia* está restringida actualmente a la costa Atlántica de Sudamérica, la presencia de un taxón muy cercano en la costa Pacífica hace 2.7 millones de años es perfectamente explicable durante el Plioceno. Esto debido a que hasta hace unos 2.8 millones de años (Plioceno medio) (42) existió una conexión entre ambos océanos, pues recién en ese momento termina de establecerse el Istmo de Panamá. Esta evidencia sugiere que, en caso de que MUSM 3906 esté relacionado a *Sotalia*, taxa cercanos emparentados habrían tenido una distribución más amplia en el Plioceno que incluía el Pacífico y la costa Atlántica del norte de Sudamérica. Luego de la emergencia del istmo las poblaciones se habrían separado en cada océano para finalmente sobrevivir y permanecer únicamente en la costa Atlántica de Sudamérica.

Las especies más cercanas a MUSM 3906 en el análisis morfométrico *Stenella longirostris*, *Sousa chinensis* y *Sousa teuszii* se caracterizan por encontrarse en aguas tropicales (1, 6). Sólo *Stenella longirostris* se encuentra en la costa peruana. Las especies presentes actualmente en el Sistema de Humboldt habitan por lo general aguas cálidas y zonas tropicales. Sin embargo, algunas especies se encuentran en aguas frías como por ejemplo *Delphinus delphis*, que suele habitar aguas templado-frías. *Lagenorhynchus obscurus* habita aguas circumpolares, en el Perú se encuentra desde Tacna hasta La Libertad pero puede llegar más al norte en eventos frío. Por otro lado, *Lisodelphis peronii* se encuentra en aguas templado-frías y circumpolares (6) mientras que *Orcinus orca* y *Tursiops truncatus* son especies cosmopolitas (1).

De acuerdo a los resultados obtenidos MUSM 3906 habría tenido una dieta piscívora con una estrategia de alimentación raptorial, similar a la de varios Delphinidae que habitan en el Sistema de Humboldt, como por ejemplo *Delphinus delphis* y *Stenella longirostris*. Lo cual podría ser indicativo de condiciones similares a las actuales durante el Plio-Pleistoceno. En el Sistema de Humboldt existe una gran diversidad de peces, pero el que constituye la dieta principal de los Delphinidae es *Engraulis ringens* (anchoveta), ya que es la especie más abundante en el SH (6). Sin embargo, algunos Delphinidae incluyen otras especies en su dieta. Por ejemplo, *Delphinus delphis*, *Lisodelphis peronii*, *Peponocephala electra*, *Stenella attenuata*, *Stenella couroleoalba* y *Stenella longirostris* que tienen hábitat costero presentan una dieta basada en peces mesopelágicos y calamares (6). *Delphinus capensis* y *Lagenorhynchus obscurus* se alimentan principalmente de anchoveta, peces linterna y jurel (6). Por otro lado, la dieta de *Sotalia* consiste principalmente en peces characiformes, clupeidos de agua dulce y esciénidos (38). Por lo tanto, la dieta de las especies de Delphinidae presentes en el SH tienen una dieta diferente a la de *Sotalia fluviatilis* en cuanto a las especies consumidas, pero sí es una dieta principalmente piscívora.

Las especies generalistas además de peces también incluyen calamares y crustáceos, y en el caso de *Orcinus orca* también puede incluir mamíferos marinos (lobos marinos, delfines, cachalotes y ballenas) y aves (1). Incluso en poblaciones de la misma especie existen diferencias como las observadas en *Tursiops truncatus* pues las poblaciones

costeras se alimentan principalmente de anchoveta y peces linterna, y las poblaciones oceánicas de peces mesopelágicos y calamares (6).

VI. CONCLUSIONES

De acuerdo al análisis morfométrico MUSM 3906 presenta similitudes al subclado Delphininae y sería más cercano a *Sotalia*. A pesar de la coincidencia tanto en [1] la morfología como en [2] la edad MUSM 3906 y el tiempo de divergencia del clado *Sotalia*, no se puede afirmar con certeza su afinidad con *Sotalia*, puesto que es necesario realizar un análisis filogenético para poder comprobar esta relación. El análisis morfométrico también indica que MUSM 3906 habría presentado una estrategia de alimentación raptorial y una dieta piscívora al encontrarse en el morfoespacio próximo a especies con estas características, aunque probablemente la composición de su dieta sería diferente a la que *Sotalia* en el Amazonas o la costa Atlántica. En el Sistema de Humboldt del Plio-Pleistoceno, MUSM 3906 habría presentado un hábitat oceánico/costero debido a las características tafonómicas de la Formación Caracoles, las cuales son consistentes con los resultados de estos análisis. Finalmente, MUSM 3906 representa una morfología de Delphinidae que actualmente no se encuentra en el Sistema de corrientes de Humboldt.

VII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. LeDuc R. Delphinids, Overview. In: Encyclopedia of Marine Mammals. 2009.
2. Mead JG, Fordyce RE. The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithson Contrib to Zool.* 2011;
3. Kelley NP, Motani R. Trophic convergence drives morphological convergence in marine tetrapods. *Biol Lett.* 2015 Jan 1;11(1).
4. Galatius A, Racicot R, McGowen M, Olsen MT. Evolution and Diversification of Delphinid Skull Shapes. *iScience.* 2020 Oct 23;23(10):101543.
5. Werth AJ. Mandibular and Dental Variation and the Evolution of Suction Feeding in Odontoceti. *J Mammal.* 2006;87(3):579–88.
6. Reyes JC. Ballenas, Delfines y Otros Cetáceos del Peru. Una Fuente de Información. Lima; 2009.
7. McGowen MR, Geisler JH, Fox C, Gatesy J, Montgomery SH, Marino L. The evolutionary history of cetacean brain and body size. *Evolution (N Y).* 2013;
8. Bianucci G. The Odontoceti (Mammalia, Cetacea) from Italian Pliocene. Systematics and phylogenesis of Delphinidae. *Palaeontogr Ital.* 1996;73–167.
9. Geisler JH, McGowen MR, Yang G, Gatesy J. A supermatrix analysis of genomic, morphological, and paleontological data from crown Cetacea. 2011;
10. McGowen MR, Spaulding M, Gatesy J. Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Mol Phylogenet Evol.* 2009;
11. Leduc RG, Perrin WF, Dizon AE. Phylogenetic relationships among the delphinid cetaceans based on full cytochrome b sequences. *Mar Mammal Sci.* 1999 Jul 1;15(3):619–48.
12. Amaral AR, Jackson JA, Möller LM, Beheregaray LB, Manuela Coelho M. Species tree of a recent radiation: The subfamily Delphininae (Cetacea, Mammalia). *Mol Phylogenet Evol.* 2012;64(1):243–53.
13. McGowen MR. Toward the resolution of an explosive radiation-A multilocus phylogeny of oceanic dolphins (Delphinidae). *Mol Phylogenet Evol.* 2011;
14. do Amaral KB, Amaral AR, Ewan Fordyce R, Moreno IB. Historical Biogeography of Delphininae Dolphins and Related Taxa (Artiodactyla: Delphinidae). *J Mamm Evol.* 2018;

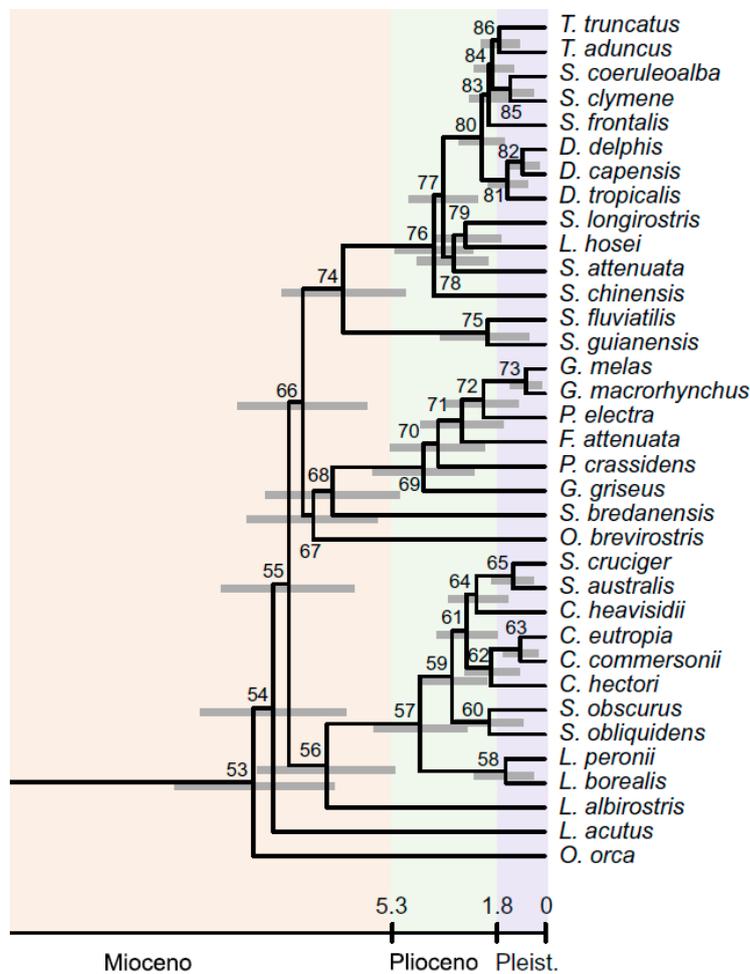
15. Murakami M, Shimada C, Hikida Y, Soeda Y, Hirano H. *Eodelphis kabatensis*, a new name for the oldest true dolphin *Stenella kabatensis* Horikawa, 1977 (Cetacea, Odontoceti, Delphinidae), from the upper Miocene of Japan, and the phylogeny and paleobiogeography of Delphinoidea. *J Vertebr Paleontol.* 2014 Apr 16;34(3):491–511.
16. Murakami M, Shimada C, Hikida Y, Soeda Y. *Eodelphinus kabatensis*, a replacement name for *Eodelphis kabatensis* (Cetacea: Delphinoidea: Delphinidae). *J Vertebr Paleontol.* 2014;
17. Post K, Kompanje E. A new dolphin (Cetacea, Delphinidae) from the Plio-Pleistocene of the North Sea. *Deinsea.* 2010;.
18. Aguirre-Fernández G, Barnes LG, Aranda-Manteca FJ, Fernández-Rivera JR. *Protoblobicephala mexicana*, un nuevo género y especie de delfín fósil del Plioceno (Cetacea; Odontoceti; Delphinidae) del Golfo de California, México. *Bol la Soc Geol Mex.* 2009;61(2):245–65.
19. Chavez FP, Bertrand A, Guevara-Carrasco R, Soler P, Csirke J. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Prog Oceanogr.* 2008;79(2–4):95–105.
20. de Muizon C. *Arctocephalus* (Hydrarctos) *lomasiensis*, subgen, nov. et nov. sp., un nouvel Otariidae du Mio-Pliocene de Sacaco (Perou). *Bull Inst Fr Et And.* 1978;169–88.
21. de Muizon C, Devries TJ. Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geol Rundschau.* 1985;74(3):547–63.
22. Valenzuela-Toro AM, Gutstein CS, Varas-Malca RM, Suarez ME, Pyenson ND. Pinniped turnover in the South Pacific Ocean: new evidence from the Plio-Pleistocene of the Atacama Desert, Chile. *J Vertebr Paleontol.* 2013 Jan;33(1):216–23.
23. Chávez Hoffmeister M, Carrillo Briceño JD, Nielsen SN. The evolution of seabirds in the Humboldt current: New clues from the Pliocene of central Chile. *PLoS One.* 2014;9(3).

24. Pilleri G, Siber HJ. Neuer delphinid (Cetacea, Odontoceti) aus der Pisco-Formation Perus. Beitrage zur Palaontologie der cetaceen Perus. 1989. 167–175 p.
25. Post K, Bosselaers M. Late Pliocene occurrence of *Hemisyntrocheus* (Odontoceti, Delphinidae) in the southern North Sea. 2005;
26. Ochoa D, Salas-Gismondi R, DeVries TJ, Baby P, de Muizon C, Altamirano A, et al. Late Neogene evolution of the Peruvian margin and its ecosystems: A synthesis of the East Pisco Basin record. *Earth-Science Rev.* 2021;
27. Pyenson ND, Vermeij GJ. The rise of ocean giants: Maximum body size in Cenozoic marine mammals as an indicator for productivity in the Pacific and Atlantic oceans. *Biol Lett.* 2016;12(7).
28. Ngqulana SG, Pistorius P, Galatius A, Plön S, Hofmeyr GJG. Variation in cranial morphology of bottlenose dolphins (genus *Tursiops*) off South Africa. *Mar Mammal Sci.* 2018 Oct 25;
29. Webster M, Sheets HD. A Practical Introduction to Landmark-Based Geometric Morphometrics. *Paleontol Soc Pap.* 2010;16:163–88.
30. Dupuis C. Willi Hennig’s impact on taxonomic thought. *Annu Rev Ecol Syst.* 1984;15(1):1–25.
31. De Queiroz K, Gauthier J. Phylogenetic taxonomy. *Annu Rev Ecol Syst.* 1992;23(1):449–80.
32. Klingenberg CP. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour.* 2011;11(2):353–7.
33. Adams DC, Otárola-Castillo E. Geomorph: An r package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods Ecol Evol.* 2013;4(4):393–9.
34. Salas-Gismondi R, Moreno-Bernal JW, Scheyer TM, Sánchez-Villagra MR, Jaramillo C. New Miocene Caribbean gavialoids and patterns of longirostry in crocodylians. *J Syst Palaeontol.* 2019;17(12):1049–75.
35. McCurry M, Evans A, Fitzgerald E, Adams J, Clausen P, McHenry C. The remarkable convergence of skull shape in crocodylians and toothed whales.

- Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2017;284(1850):20162348.
36. Identification Keys. In: Marine Mammals of the World. Elsevier; 2015. p. 557–600.
 37. Parra GJ, Jefferson TA. Humpback Dolphins. In: Encyclopedia of Marine Mammals. Elsevier; 2018. p. 483–9.
 38. Flores PAC, da Silva VMF, Fettuccia D de C. Tucuxi and Guiana Dolphins. In: Encyclopedia of Marine Mammals. Elsevier; 2018. p. 1024–7.
 39. Boessenecker R, Fraser D, Churchill M, Geisler J. A toothless dwarf dolphin (Odontoceti: Xenorophidae) points to explosive feeding diversification of modern whales (Neoceti). Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2017;284(1861):20170531.
 40. DPV-MUSM, material no publicado
 41. Thomas J. D. Lithostratigraphy and Biostratigraphy of Pliocene and Pleistocene Marine Deposits and Age of the highest Marine Terrace from the Sacaco Basin and its Environs (southern Peru). Boletín de la Sociedad Geológica del Perú. 2020;114:21-56.
 42. O’Dea A, Lessios HA, Coates AG, Eytan RI, Restrepo-Moreno SA, Cione AL, et al. Formation of the Isthmus of Panama. Sci Adv. 2016 Aug 1;2(8):e1600883.

VIII. ANEXO

- I. Árbol filogenético de Delphinidae, fragmento de árbol de Cetáceos basado en datos moleculares y morfológicos calibrado temporalmente (10)



- II. Lista de museos de los que se obtuvieron imágenes para el análisis morfométrico

1. Auckland War Memorial Museum
2. Field Museum
3. Idaho Museum of Natural History
4. Museum of New Zealand
5. Museum Victoria
6. National Museum of Nature and Science (Tokyo)
7. Smithsonian National Museum of Natural History

III. Lista de especies incluidas en el análisis morfométrico

Vista Dorsal	
Familia	Especie
Delphinidae	<i>Cephalorhynchus commersonii</i>
Delphinidae	<i>Cephalorhynchus eutropia</i>
Delphinidae	<i>Cephalorhynchus hectori</i>
Monodontidae	<i>Delphinapterus leucas</i>
Delphinidae	<i>Delphinus capensis</i>
Delphinidae	<i>Delphinus delphis</i>
Delphinidae	<i>Feresa attenuata</i>
Delphinidae	<i>Globicephala macrorhynchus</i>
Delphinidae	<i>Globicephala melas</i>
Delphinidae	<i>Grampus griseus</i>
Iniidae	<i>Inia geoffrensis</i>
Kogiidae	<i>Kogia breviceps</i>
Delphinidae	<i>Lagenodelphis hosei</i>
Delphinidae	<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>
Delphinidae	<i>Lagenorhynchus obscurus</i>
Delphinidae	<i>Lisodelphis peronii</i>
Ziphiidae	<i>Mesoplodon densirostris</i>
Ziphiidae	<i>Mesoplodon europaeus</i>
Ziphiidae	<i>Mesoplodon peruvianus</i>
Delphinidae	<i>Orcaella bevirorstris</i>
Delphinidae	<i>Orcinus orca</i>
Delphinidae	<i>Peponocephala electra</i>
Phocoenidae	<i>Phocoena phocoena</i>
Pontoporiidae	<i>Pontoporia blainvillei</i>
Delphinidae	<i>Pseudorca crassidens</i>
Delphinidae	<i>Sotalia fluviatilis</i>
Delphinidae	<i>Sousa chinensis</i>
Delphinidae	<i>Sousa teuszii</i>
Delphinidae	<i>Stenella attenuata</i>
Delphinidae	<i>Stenella clymene</i>
Delphinidae	<i>Stenella coeruleoalba</i>
Delphinidae	<i>Stenella frontalis</i>
Delphinidae	<i>Stenella longirostris</i>
Delphinidae	<i>Steno bredanensis</i>
Delphinidae	<i>Tursiops aduncus</i>
Delphinidae	<i>Tursiops truncatus</i>

Vista Ventral	
Familia	Especie
Delphinidae	<i>Cephalorhynchus commersonii</i>
Delphinidae	<i>Cephalorhynchus eutropia</i>
Delphinidae	<i>Cephalorhynchus hectori</i>
Monodontidae	<i>Delphinapterus leucas</i>
Delphinidae	<i>Delphinus capensis</i>
Delphinidae	<i>Delphinus delphis</i>
Delphinidae	<i>Feresa attenuata</i>
Delphinidae	<i>Globicephala macrorhynchus</i>
Delphinidae	<i>Globicephala melas</i>
Delphinidae	<i>Grampus griseus</i>
Iniidae	<i>Inia geoffrensis</i>
Kogiidae	<i>Kogia breviceps</i>
Kogiidae	<i>Kogia sima</i>
Delphinidae	<i>Lagenodelphis hosei</i>
Delphinidae	<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>
Delphinidae	<i>Lagenorhynchus obscurus</i>
Delphinidae	<i>Lisodelphis peroni</i>
Ziphiidae	<i>Mesoplodon europaeus</i>
Ziphiidae	<i>Mesoplodon peruvianus</i>
Delphinidae	<i>Orcaella bevirorstris</i>
Delphinidae	<i>Orcinus orca</i>
Delphinidae	<i>Peponocephala electra</i>
Pontoporiidae	<i>Pontoporia blainvillei</i>
Delphinidae	<i>Pseudorca crassidens</i>
Delphinidae	<i>Sousa chinensis</i>
Delphinidae	<i>Sousa teuszii</i>
Delphinidae	<i>Stenella attenuata</i>
Delphinidae	<i>Stenella clymene</i>
Delphinidae	<i>Stenella coeruleoalba</i>
Delphinidae	<i>Stenella frontalis</i>
Delphinidae	<i>Stenella longirostris</i>
Delphinidae	<i>Steno bredanensis</i>
Delphinidae	<i>Tursiops truncatus</i>

IV. Lista de landmarks dorsales

Landmark	Descripción
1	Extremo anterior el premaxilar derecho
2	Extremo anterior el premaxilar izquierdo
3	Antorbital notch izquierdo
4	Extremo anterior del lacrimo yugal izquierdo
5	Intersección entre el frontal y el proceso zigomático izquierdo
6	Intersección entre el parietal y la sutura interparietal frontal izquierda
7	Extremo posterior de la cresta temporal derecha
8	Extremo posterior del supraoccipital
9	Extremo posterior de la cresta temporal izquierda
10	Intersección entre el parietal y la sutura interparietal frontal derecha
11	Intersección entre el frontal y el proceso zigomático derecho
12	Extremo anterior lacrimo yugal derecho
13	Antorbital notch derecho
14	Extremo posterior de premaxilar
15	Extremo anterior de la sutura nasal

V. Lista de semilandmarks dorsales

Semilandmark	Entre landmarks	Número de puntos
1	1, 13	30
2	2, 3	30
3	5, 6	15
4	11, 10	15
5	6, 10	20

VI. Lista de landmarks ventrales

Landmark	Descripción
1	Extremo anterior del premaxilar izquierdo
2	Extremo anterior del premaxilar derecho
3	Antorbital notch derecho
4	Extremo anterior del lacrimoyugal derecho
5	Extremo derecho del arco zigomatico
6	Punto más posterior del proceso paraoccipital(derecho)
7	Punto medio del cóndilo occipital
8	Punto más posterior del proceso paraoccipital (izquierdo)
9	Extremo izquierdo del arco zigomático
10	Extremo anterior del lacrimoyugal izquierdo

11	Antorbital notch izquierdo
12	Punto más posterior del septo nasal

VII. Lista de semilandmarks ventrales

Semilandmark	Entre landmarks	Número de puntos
1	1, 11	30
2	2, 3	30

VIII. Tabla de porcentaje de varianza explicada por cada PC de los primeros 10 PC

Dorsal			Ventral		
PC	% Varianza	% Acumulado	PC	% Varianza	% Acumulado
1	72.544	72.544	1	83.23	83.23
2	10.803	83.347	2	7.499	90.729
3	5.66	89.008	3	2.85	93.578
4	3.802	92.81	4	1.697	95.276
5	1.882	94.692	5	1.462	96.737
6	1.034	95.726	6	1.231	97.968
7	0.858	96.585	7	0.436	98.405
8	0.591	97.175	8	0.331	98.736
9	0.401	97.576	9	0.246	98.983
10	0.39	97.967	10	0.222	99.205

IX. Tabla de porcentaje de varianza explicada por cada PC de los primeros 10 PC del análisis solo de Delphinidae

Dorsal Delphinidae			Ventral Delphinidae		
PC	% Varianza	% Acumulado	PC	% Varianza	% Acumulado
1	73.548	73.548	1	83.616	83.616
2	8.29	81.838	2	6.745	90.361
3	6.372	88.21	3	3.302	93.663
4	4.464	92.674	4	1.935	95.598
5	1.885	94.559	5	1.307	96.905
6	1.039	95.598	6	0.66	97.565
7	0.908	96.505	7	0.505	98.07
8	0.705	97.21	8	0.396	98.467
9	0.532	97.742	9	0.347	98.813
10	0.344	98.086	10	0.246	99.059

X. Tablas con p-value de análisis discriminante vista dorsal

Subclados				
p-value	Delphininae	Globicephalinae	Lissodelphininae	Orcinae
Delphininae	-	<.0001	0.001	<.0001
Globicephalinae	-	-	<.0001	0.818
Lissodelphininae	-	-	-	0.003

Dieta		
p-value	Cefalópodo	Generalista
Piscívoro	0.002	0.037
Cefalópodo	-	0.063

Hábitat				
p-value	Costero	Oceánico	Costero/Oceánico	Ribereño/Costero
Costero	-	0.048	0.104	0.039
Oceánico	-	-	0.481	0.164
Costero/Oceánico	-	-	-	0.033

Estrategia de alimentación			
p-value	Raptorial	Succión	Agarre-Desgarro
Raptorial	-	<.0001	0.001
Succión	-	-	0.026

XI. Tablas con p-value de análisis discriminante vista ventral

Subclados				
p-value	Delphininae	Globicephalinae	Lissodelphininae	Orcinae
Delphininae	-	<.0001	0.003	0.039
Globicephalinae	-	-	0.001	0.378
Lissodelphininae	-	-	-	0.03

Dieta		
p-value	Cefalópodo	Generalista
Piscívoro	0.006	0.501
Cefalópodo	-	0.406

Hábitat			
p-value	Costero	Oceánico	Costero/Oceánico
Costero	-	0.004	0.355
Oceánico	-	-	0.027

Estrategia de alimentación		
p-value	Raptorial	Succión
Raptorial	-	0.001
Succión	-	-