



UNIVERSIDAD PERUANA  
**CAYETANO HEREDIA**

FACULTAD DE CIENCIAS E INGENIERÍA

**Evolución de la ecología alimenticia en pinnípedos  
en la costa peruana y sus implicancias en la consolidación del ecosistema de  
Humboldt**

Tesis para optar el Título Profesional de Licenciado en Biología

**Autor:**

Lucero Monica Reyes Baca

**Asesor:**

Dr. Rodolfo Martin Salas Gismondi

**Lima, Perú**

**2025**

**Jurado calificador**

**Presidente:** Dra. Susana Cardenas Alayza

**Vocal:** Dr. Ken Sebastian Toyama Campos

**Secretario:** Dr. Aldo Marcelo Benites Palomino

### DECLARACIÓN DE ORIGINALIDAD

**Los egresados:**

N°	APELLIDOS Y NOMBRES
1.	REYES BACA LUCERO MONICA

Pertencientes al programa de la **CARRERA PROFESIONAL DE BIOLOGÍA**, autores del trabajo titulado: **Evolución de la ecología alimenticia en pinnípedos en la costa peruana y sus implicancias en la consolidación del ecosistema de Humboldt**, el cual ha sido elaborado, sustentado y aprobado, según corresponda, para optar por el **TÍTULO PROFESIONAL DE LICENCIADO EN BIOLOGÍA** bajo la modalidad de **TESIS**.

En calidad de docentes asesores de la Universidad Peruana Cayetano Heredia:

N°	APELLIDOS Y NOMBRES DEL DOCENTE	FACULTAD	NIVEL DE ASESORÍA
1.	SALAS GISMONDI RODOLFO MARTIN	FACI	ASESOR

Declaramos que el contenido del presente documento es original y que las citas y referencias a otros autores cumplen con las normas académicas establecidas. En ese sentido, hacemos constar que:

- El documento presenta un porcentaje de similitud de **16%**, según el reporte emitido por el software **Turnitin®** (identificador de entrega: **3458319079**; fecha de entrega: **15/01/2026**).
- Tras una revisión detallada del reporte y del contenido del trabajo en cuestión, no se han identificado indicios de plagio.
- Se certifica que el documento respeta los principios de integridad académica y cumple con los requisitos institucionales de originalidad.

Lugar y fecha: **Lima, 22 de enero de 2026**



Firma del asesor

N° DNI: 07867419

ORCID: 0000-0001-9990-8841

*Para mis padres Monica y Cesar por apoyarme siempre,  
a mis hermanos por confiar siempre en mis capacidades,  
y a Oscar y Noah por motivarme a ser mejor cada día.*

## Agradecimientos

Este trabajo de investigación fue desarrollado gracias al apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través de PROCENCIA (Contrato Nro. PE501079235-2022). El financiamiento permitió realizar expediciones paleontológicas y visitar colecciones científicas importantes para la comparación anatómica con los especímenes de estudio.

Por otro lado, agradezco a los investigadores que me brindaron las fotografías utilizadas para comparación del clado Pinnipedia, Ph.D. Jorge Velez y Ph.D. Eli Amsom. Asimismo, agradezco a Msc. Jhoann Luis Canto Hernandez y su familia por su gran hospitalidad y por facilitarme el acceso a los especímenes de pinnípedos para realizar fotografías en el Museo de Historia Natural de Chile. En la misma línea, agradezco a Javiera Leiva Galaz por facilitarnos los especímenes de lobos marinos del Museo de Historia Natural de Valparaíso para las respectivas fotografías.

Agradezco también el enorme apoyo de Leonardo Hostos por su asesoramiento en el uso del Programa R y la aplicación de morfometría geométrica, a Claudia Cavero, Giancarlo Olmedo y Patrica Carrasco por el asesoramiento en cuanto al desarrollo de una tesis, a Diego Casas y Diego Bellido por ayudarme a limpiar especímenes actuales para el presente estudio, además agradezco el apoyo del Laboratorio de Paleontología y Evolución de Vertebrados - Universidad Peruana Cayetano Heredia y del Departamento de Paleontología de Vertebrados - Museo de Historia Natural de UNMSM por brindarme acceso a las colecciones científicas.

Desde mi inicio en el área de paleontología, mi asesor Dr. Rodolfo Salas Gismondi me ayudó a desarrollarme como científica orientándome tanto en las expediciones paleontológicas como en la redacción de la tesis, agradezco todo su apoyo incondicional. Agradezco con mucho cariño también a la Sra. Josefina, cuidadora del Museo de sitio Sacaco por su gran hospitalidad y transmisión de su conocimiento sobre los fósiles que convive diariamente.

Finalmente agradezco a mi familia, a mis padres y hermanos por su apoyo constante en todos mis proyectos y a Oscar y Noah por su motivarme a mejorar.

## Índice

Resumen .....	1
Abstract.....	2
I. Introducción y antecedentes .....	3
1.1 Introducción .....	3
1.2 Antecedentes .....	5
II. Hipótesis y Pregunta de Investigación .....	17
2.1 Justificación del estudio .....	17
2.2 Planteamiento del problema.....	18
2.3 Pregunta de Investigación e Hipótesis.....	19
III. Objetivos: .....	20
3.1 Objetivo general:.....	20
3.2 Objetivos específicos:.....	20
IV. Metodología .....	21
4.1 Especímenes .....	21
4.2 Recopilación y toma de fotografías .....	23
4.3 Morfometría geométrica y análisis estadísticos .....	23
V. Resultados .....	29
5.1 Análisis de Componentes Principales .....	29
5.2 Características morfométricas de cada tipo de alimentación y dieta ...	37
5.3 Características morfométricas de las especies de las comunidades de pinnípedos a través del tiempo.....	40
5.4 Influencia de la filogenia y estrategias de alimentación en la variación de la forma.....	47

5.5 Evolución de la ecología de alimentación de las comunidades peruanas de pinnípedos hasta zonas de afloramiento (distancias euclidianas) .....	49
VI. Discusión .....	52
6.1 Cambios en las comunidades de pinnípedos en la costa peruana .....	52
6.2 Implicancias de las estrategias de alimentación con relación a los recursos marinos bióticos de la costa peruana en el tiempo.....	56
6.3 Limitaciones del estudio.....	58
VII. Conclusiones .....	59
VIII. Bibliografía .....	60
Anexos .....	70

## Resumen

Los pinnípedos son depredadores tope en los ambientes marino-costeros del mundo por lo que cambios en la estructura de sus comunidades están relacionados a variaciones en el tipo y cantidad de recursos marinos bióticos. La morfología craneal y mandibular son atributos usualmente asociados a la ecología de alimentación. Durante el Mio-Plioceno (Fm. Pisco, ~10-4.5 millones de años [Ma]) la costa peruana contenía una comunidad de pinnípedos constituida por focas con diferencias morfológicas contrastantes. Posteriormente, en el Plio-Pleistoceno (Fm Caracoles y Fm. Pongo, ~2.7-1 Ma), se registra una comunidad conformada por lobos marinos del mismo género y morsas. Actualmente, en el gran ecosistema marino de la corriente de Humboldt (GEMCH) conviven dos especies de lobos marinos similares morfológicamente. El presente estudio evalúa, a través de morfometría geométrica en cráneo y mandíbula, los posibles cambios en la ecología trófica de las comunidades de pinnípedos en los últimos 10 Ma con el objetivo de inferir variaciones en los recursos asociadas con en la consolidación de las características bióticas del GEMCH. Los análisis permitieron identificar estrategias de alimentación y dietas en las especies fósiles, las cuales se compararon con las de especies actuales de zonas de latitudes medias-altas y de surgencia. Los resultados de indican que, en el Mio-Plioceno, *H. martini* y *A. changorum* se habrían alimentado de peces/invertebrados bentónicos por perforación mientras que *A. longirostris* por filtración y *P. pacifica* de peces/cefalópodos también por perforación. En el Plio-Pleistoceno las especies *Hydrarctos* se alimentaban probablemente de peces/cefalópodos por perforación y la morsa de invertebrados bentónicos por succión. Las comunidades peruanas migran a través del tiempo hacia el morfoespacio de las zonas de surgencia actuales definidas del presente análisis. El morfoespacio de la comunidad del Mio-Plioceno sugiere la existencia de diversidad de recursos marinos bióticos (variación morfológica amplia), mientras que en la del Plio-Pleistoceno, indica la existencia de menor variación morfológica y, por consiguiente, condiciones similares a las actuales. Estos resultados sugieren que el establecimiento del GEMCH se consolida en el Plio-Pleistoceno.

Palabras clave: Pinnipedia, costa peruana, ecología de alimentación, GEMCH, fósiles.

## Abstract

Pinnipeds are apex predators in the world's marine and coastal environments, so changes in their community structure are related to variations in the type and quantity of marine biotic resources. Cranial and mandibular morphology are attributes usually associated with feeding ecology. During the Mio-Pliocene (Pisco Formation, ~10-4.5 million years [Ma]), the Peruvian coast contained a pinniped community consisting of seals with contrasting morphological differences. Later, in the Plio-Pleistocene (Caracoles Formation and Pongo Formation, ~2.7-1 Ma), a community consisting of sea lions of the same genus and walrus was recorded. Currently, two morphologically similar species of sea lions coexist in the Humboldt Current Large Marine Ecosystem (GEMCH).

This study uses geometric morphometrics of the skull and mandible to assess potential changes in the trophic ecology of pinniped communities over the last 10 Ma. The goal is to infer resource variations associated with the consolidation of the biotic characteristics of the GEMCH. The analyses identified feeding strategies and diets in the fossil species, which were compared with those of extant species from mid-high latitude and upwelling zones. The results indicate that, in the Mio-Pliocene, *H. martini* and *A. changorum* would have fed on fish/benthic invertebrates by drilling, while *A. longirostris* fed by filter feeding, and *P. pacifica* fed on fish/cephalopods by drilling. In the Plio-Pleistocene, *Hydrarctos* species likely fed on fish/cephalopods by drilling, and the walrus fed on benthic invertebrates by suction.

Peruvian communities migrated over time to the morphospace of the current upwelling zones defined in this analysis. The morphospace of the Mio-Pliocene community suggests a diversity of marine biotic resources (broad morphological variation), while the Plio-Pleistocene community indicates less morphological variation and, consequently, similar conditions to those of today. These results suggest that the establishment of the GEMCH was consolidated in the Plio-Pleistocene.

Keywords: Pinnipedia, peruvian coast, feeding ecology, GEMCH, fossils.

## I. Introducción y antecedentes

### 1.1 Introducción

Los pinnípedos son mamíferos del clado Carnivora adaptados a la vida acuática. Se clasifican en Otariidae (lobos y leones marinos), Phocidae (focas) y Odobenidae (morsas). Habitan todos los mares del mundo y algunos ambientes de agua dulce formando comunidades de dos o más especies simpátricas. Se alimentan principalmente de peces, crustáceos y moluscos, aunque se han registrado casos en los que algunos consumen otros carnívoros.

Los pinnípedos evolucionan hace ~23 Ma (1). El registro más antiguo conocido (Oldest Known Record – OKR) de pinnípedos es el fósil de *Desmatophoca brachycephala*, perteneciente al clado Desmatophocidae, que data de unos 23.03 a 20.43 Ma (2) en la Formación Astoria del Mioceno temprano (Aquitania) del Estado de Washington, Estados Unidos. Se cree que las formas ancestrales de los pinnípedos evolucionaron de los pinnipedimorfos (*Enaliarctos*, *Pteronarctos*, *Pacificotaria* y *Pinnarctidion*) y están emparentados con los úrsidos (osos) (1). Otros autores mencionan que los pinnípedos son un grupo difilético, donde los Otariidae y los Odobenidae están más emparentados con los Ursidae, mientras que los Phocidae con los Mustellidae (comadreja, zorrillos, nutrias, entre otros) (1). Actualmente, gracias a un estudio del 2024 que reunió datos morfológicos y moleculares de especies actuales y fósiles se confirma que es un grupo monofilético (3).

Las patas cortas en forma de aleta y cuerpo fusiforme son características principales de la anatomía de los pinnípedos. Los Phocidae presentan cuerpos alargados e hidrodinámicos. Las extremidades anteriores funcionan mucho mejor como aletas que para desplazarse en la superficie terrestre mientras que las posteriores se encuentran orientadas hacia atrás en posición horizontal a su cuerpo y no pueden retraerse. El pabellón auricular en este grupo se encuentra ausente(2).

Los Otariidae, a diferencia de los Phocidae, tienen orejas visibles y extremidades posteriores dirigidas adelante, por ello su desplazamiento terrestre es posible. En cuanto al tamaño,

éste suele ser mayor en los Otariidae que en los Phocidae, además de tener mayor dimorfismo sexual (2).

Los Odobenidae son mucho mayores en tamaño. Están representados por una sola especie viviente, la morsa ártica *Odobenus rosmarus*, y muchas formas fósiles. La morsa ártica se caracteriza por poseer dos grandes colmillos y sus extremidades carentes de pelo. Asimismo, poseen una piel gruesa y rugosa que les facilita la movilidad en tierra (2).

La distribución geográfica de los pinnípedos tiene una relación muy estrecha con los recursos disponibles. Específicamente, la mayoría de los Otariidae se encuentran restringidos a zonas de afloramiento costero y temperaturas bajas del mar, mientras que los Phocidae están relacionados a diversos ambientes y recursos debido a que en general tienen dietas más especializadas (1,4,5).

El presente estudio tiene como objetivo establecer la relación entre la ecología de alimentación de las comunidades de pinnípedos de la costa peruana durante los últimos 10 millones de años con el sistema de recursos marinos bióticos correspondiente de cada época (diversidad y/o abundancia de recursos marinos bióticos) y a partir de ello cuantificar la cercanía de cada comunidad de estudio a las comunidades de surgencia actuales en el morfoespacio.

Debido a que la anatomía craneal y mandibular se encuentra directamente ligada con la dieta y estrategias de alimentación, a través de la morfometría geométrica de pinnípedos fósiles y actuales, se logró cumplir con los objetivos propuestos (6).

Finalmente, la migración en el morfoespacio de las comunidades de pinnípedos a través del tiempo reflejó los tipos de recursos marinos bióticos predominantes en cada intervalo temporal del ecosistema. Estos resultados ayudaron a entender más acerca de la consolidación del Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt (GEMCH) en el tiempo. Además, este estudio permitió explorar acerca de los forzantes bióticos y su influencia en el origen o extinción de estos carnívoros. Así este trabajo permite evaluar la

relevancia de los cambios en el clima, hábitat, y los recursos en la prevalencia de estas comunidades y redes tróficas de las cuales los pinnípedos son depredadores topes.

## 1.2 Antecedentes

### A. Comunidad de pinnípedos del Mio-Plioceno y la Formación Pisco

El registro fósil del área de Sacaco ha preservado de forma asombrosa la fauna de vertebrados marinos de la costa peruana de los últimos 10 millones de años(7–9). Los fósiles se encuentran en rocas de origen marino de unidades geológicas diversas (Formaciones Pisco, Caracoles y Pongo) que en conjunto abarcan desde el Mioceno tardío al Pleistoceno (~10-1 Ma) (9,10). Los vertebrados representados incluyen peces, cocodrilos, aves marinas, perezosos acuáticos, cetáceos y pinnípedos(9).

La Formación (Fm.) Pisco es una unidad estratigráfica de sedimentos marino-costeros que abarca desde la ciudad de Pisco (Ica) hasta el pueblo de Yauca (Arequipa), aproximadamente 350 km a lo largo de la costa sur del Perú. Está compuesta de niveles de limolita y arenisca tufácea, de grano medio y grueso, y en menor cantidad, conglomerados y niveles de tobas y coquina (9,10). Los sedimentos más antiguos de esta unidad datan del Mioceno medio (~13 a 14 Ma) en la zona de Ocucaje, pero en Sacaco solo se documenta el intervalo Mioceno superior-Plioceno inferior (~10-4.5 Ma) (9–11).

En esta zona se han documentado gran diversidad de peces pertenecientes a los clados Sphyraenidae (peces de ambientes tropicales) y Clupeidae (similares a las sardinas) en mayor cantidad y con presencia en la mayoría de localidades(7,11). Además, cuenta con la presencia de diferentes especies de moluscos pertenecientes a los grupos *Ficus*, *Dosinia*, *Concholepas*, *Acanthina* y *Crepidula* (8). Estos recursos marinos bióticos existían en gran cantidad y posiblemente eran aprovechados por muchas especies de vertebrados, esto se evidencia en la zona del conchal (9,10).

En cuanto a la fauna de vertebrados, esta Fm. se caracteriza por contener especies y clados con diferentes nichos ecológicos. Se encontraron aquí fósiles de ballenas (*Piscobalaena nana*, *Balaenoptera siberi*), gran variedad de delfínidos (incluido el delfín morsa

*Odobenocetops*), tiburones de diferentes tamaños (*Isurus*, *Carcharodon* y *Carcharocles megalodon*), 2 cocodrilos marinos (*Sacacosuchus* y *Piscogavialis*), diversidad de aves (*Sula*, *Spheniscus urbinai*), perezosos acuáticos (*Thalassocnus*) y pinnípedos (9).

En la zona de Sacaco se han descubierto varias especies de Phocidae de las siguientes localidades: El Jahuay (ELJ; ~9 Ma), Aguada de Lomas (AGL; ~8-7 Ma), Montemar (MTM; ~7.15 Ma), Sacaco Sur (SAS; ~7-6 Ma) y Sacaco (SAO; 5.8 Ma)(10). De Muizon identificó gran cantidad de material fósil de este clado sin determinar, sin embargo, para el estudio solo se han tomado en cuenta las especies que cuentan con cráneo y mandíbula completos en los últimos 10 Ma. de la zona de Sacaco, por ello no se tomó en cuenta el último descubrimiento de *Magophoca brevirostris*(12).

El registro fósil indica la presencia de al menos cuatro especies de Phocidae con morfologías disímiles, principalmente en el cráneo, mandíbulas y dentición, pero también en el esqueleto postcraneano (8,9,13,14).

*Acrophoca longirostris* fue descrita en 1983 por de Muizon (8). Se encontraron fósiles de esta especie en localidades que abarcan el rango temporal entre ELJ y SAS (~9- 5.8 Ma) en la Fm. Pisco(8,9). Su morfología es muy distinta a las observadas actualmente de este clado pues presenta un cuerpo y cráneo alargados, las vértebras cervicales no son tan cortas como en otros taxa de focas, por lo que posee un cuello más largo. Asimismo, los dientes postcaninos se encuentran separados entre ellos y tienen una cúspide mayor central y algunas menores, lo que lleva a asumir que el método de captura de *Acrophoca* era por perforación (8,15,16).

*Piscophoca pacifica* fue descrita también por de Muizon (8). A diferencia de *Acrophoca longirostris*, esta especie se encontró en niveles de edad Mesiniana (~7-5.8 Ma) y en las localidades de SAS y SAO. Presenta una morfología rostral menos alargada y más robusta. En cuanto a la dentición es muy similar a la de *Acrophoca longirostris*, pero los dientes postcaninos no se encuentran tan separados entre ellos (1,8).

*Hadrokirus martini* fue descrita por Amson y de Muizon en 2014 (13). Sus restos fueron hallados en la localidad de SAS. El cráneo tiene mucha similitud con *P. pacifica*; sin embargo, es más plano y delgado, muy robusto y con inserciones para fuertes músculos temporales y maseteros. La dentición es muy diferente a las especies descritas anteriormente pues presenta dientes postcaninos romos y gruesos. Esto indicaría que probablemente se alimentaba de animales con partes duras y usaba sus dientes para romper estas estructuras (1,13,17–19).

*Australophoca changorum* fue descrita por Valenzuela-Toro et. al en 2016 (14). Tiene una distribución amplia, que al igual que *A. longirostris* y *P. pacifica*, abarca Perú y Chile. Fue hallada en Perú en la localidad de ELJ, AGL y MTM, lo que indica que es una de las especies más antiguas, al igual que *A. longirostris*. Su tamaño corporal es mucho más pequeño que las demás especies descritas. Sin embargo, tiene la dentición muy similar a la de *H. martini* (14,19).

Durante el Mioceno tardío, el ecosistema que habitaban estas especies se caracterizaba por las temperaturas cálidas y la presencia de gran cantidad de pastos marinos, en adición a los ya mencionados moluscos abundantes y peces. Adicionalmente, este ecosistema contaba con amplias bahías y zonas de agua somera de poca profundidad, lo cual promovía la diversidad de nichos ecológicos. El planeta, en general, poseía una temperatura promedio más alta y nivel del mar mayor que en la actualidad (10).

El registro geológico de la Fm. Pisco termina hace unos 4.5 Ma y con éste, el registro de focas en la costa peruana(9,10). Se presume que aproximadamente hace 4 Ma, durante el Plioceno, hubo una disminución global de la temperatura del mar, lo que permitió la migración de los Otariidae del norte (California – USA) al sur de América (20). Por esta razón, en rocas suprayacentes de 2.5 Ma de la Fm Caracoles del área de Sacaco se registra la más antigua comunidad de lobos marinos del Pacífico sudeste(9,10).

## B. Comunidad de pinnípedos del Plio-Pleistoceno y las Formaciones Caracoles y Pongo

La Fm. Caracoles, una unidad estratigráfica depositada después de la Fm. Pisco, constituye sedimentos costeros del Plioceno al Pleistoceno (9,10,16). Contiene 21 metros de arenisca de grano fino y medio moteado, gris y amarillo. Los siete metros inferiores incluyen lechos bioclásticos intercalados de los géneros de bivalvos: *Mulinia*, *Pitar*, *Amiantis*, *Cyclinella* y *Eurhomalea*. También están presentes los gasterópodos *Sinum cymba*, *Polinices sp.*, *Nassarius spp.*, *Cancellaria buccinoides*, *Oliva peruviana* y *Olivella sp.*, además de las vértebras del pez *Aluterus*. Los siguientes siete metros incluyen lechos bioclásticos de los gasterópodos *Crepidatella dilatata*, *Choromytilus chorus* y *Nassarius spp.*, pequeños percebes y vértebras *Aluterus*. Finalmente, los siete metros superiores son similares a los siete metros inferiores pero con la adición de fragmentos del gasterópodo *Xanthochorus xuster* (10,16). La Fm. Pongo suprayace en discordancia angular a la Fm. Caracoles y consta de unos 60 metros de arena gris de grano grueso poco consolidado y no consolidado y de rocas cristalinas debajo de la plataforma (CBR por sus siglas en inglés)(10,21).

En esta época prevalecían especies de delfines y ballenas, sin embargo, la fauna característica era más similar al ecosistema de Humboldt actual, aquí se han encontrado fósiles de aves como pingüinos, suliformes y proceraliformes(9). En esta Fm. no se encuentran registros de *Thalassocnus*, mostrando que el nicho ecológico se extinguió. Asimismo, el registro de pinnípedos involucra lobos marinos y morsas, mas no focas(9).

La fauna de pinnípedos de estas formaciones está compuesta por *Hydrarctos lomasiensis*, *Hydrarctos sp.* (holotipo-MUSM 3628), así como una especie de morsa aún no descrita (9,22,23). Los lobos marinos descubiertos presentan una anatomía que se presume corresponde a un nicho trófico más restringido que aquel de los Phocidae debido tanto a la evidencia morfológica como a las características propias de ese grupo observada en especies vivientes; sin embargo, estos datos no han sido analizados con morfometría geométrica (22).

Esta época se caracterizaba por poseer una costa más lineal, con la temperatura y nivel del mar menor que en el Mioceno(10). Además, se observa aquí la presencia de especies

características de zonas rocosas con zonas de rompimiento de olas, tales como los cirrípedos y *Choromytilus chorus* (9,10).

### C. Comunidades actuales de pinnípedos y el GEMCH

Con sus más de 2000 km de longitud, el litoral peruano se caracteriza por albergar dos ecosistemas marino - costeros muy complejos y ricos en recursos. En el norte, las costas de Tumbes y Piura (3°S a 5°S) forman parte de un sistema marino con gran biodiversidad, denominado Mar Pacífico Tropical (MPT), y que se caracteriza por su temperatura relativamente alta (~20-22°C) debido a la fuerte influencia de las corrientes del Pacífico tropical (24). El resto del litoral (desde 18° S hasta 45° S) es bañado por aguas más frías (~ 14°C) (25,26) típicas de uno de los ecosistemas marinos de afloramiento más ricos del planeta, el GEMCH. Geográficamente, esta costa presenta una configuración bastante lineal, con gran cantidad de playas arenosas y extensas, separadas por algunas zonas rocosas y barrancos. Además, es poco accidentada a pesar de que contiene bahías, penínsulas e islas (24).

En esta zona habita una biota muy variada y abundante que conforma un ecosistema único dependiente de las características oceanográficas de las corrientes marinas que lo rodean. La corriente de Humboldt es una de las más influyentes en este lugar caracterizada por poseer aguas con temperaturas frías, alta salinidad y una zona mínima de oxígeno con límite superior somero. Esta corriente es impulsada principalmente por los vientos alisios de dirección sur – norte desde la zona central de Chile hasta el norte de Perú, donde empieza el Mar Pacífico Tropical. La temperatura baja se debe a que aguas profundas surgen a la superficie luego de chocar con la placa continental y debido a la influencia del movimiento rotacional de la Tierra. Este sistema denominado de afloramiento o surgencia se puede observar en corrientes costeras con características similares en los bordes occidentales de los continentes (24–26).

El fenómeno de surgimiento o afloramiento se produce al desplazar las aguas de los fondos marinos a la superficie generando que los nutrientes, provenientes de materia en descomposición, asciendan y recirculen. Esto a su vez repercute en una gran productividad

primaria del océano ya que estos nutrientes son aprovechados por el fitoplancton, ubicado en la zona superficial por su función fotosintética (24–27).

El zooplancton es el punto clave para relacionar el fitoplancton y las redes tróficas mayores. Está conformado en su mayoría por organismos de los taxa Copepoda y Euphausiacea (krill). Son el principal alimento de muchos seres vivos, en especial de una especie de pez en el sistema de la Corriente de Humboldt, la anchoveta, un recurso fundamental y abundante en este ecosistema. La anchoveta depende de todas estas condiciones oceanográficas y biológicas para su supervivencia en la costa peruana (24,25,27)..

El sistema de la corriente de Humboldt es muy dinámico a lo largo de su trayecto, teniendo mayor productividad en las zonas de Perú y el norte de Chile y una productividad menor en la zona central chilena debido a que el afloramiento es menos constante (27). La corriente de Humboldt también cambia dependiendo de las estaciones y por la influencia de otros fenómenos que se presentan cada cierta temporada, tales como el fenómeno cálido de “El Niño” (ENSO; cada 2 a 7 años) y su fase fría, denominada La Niña (poco frecuente) (26,27). Cuando este sistema dinámico es alterado por alguno de los fenómenos mencionados, se da una mezcla de corrientes costeras y subtropicales, la cuales afectan a la anchoveta. Es aquí cuando la sardina ocupa el rol ecosistémico de la anchoveta, se desplaza de una zona más oceánica a una más costera (28). Tanto la anchoveta como la sardina ocupan un lugar importante en la red trófica del sistema de Humboldt pues son el principal alimento de aves marinas (tales como gaviotas, pelícanos, cormoranes, piqueros, entre otras) y otros vertebrados (28).

El sistema de Humboldt también es hábitat de diferentes tipos de mamíferos marinos, entre los que se encuentran cetáceos como la ballena jorobada *Megaptera novaeangliae*, que se alimenta principalmente de krill (29). Los delfines también se desarrollan en este ecosistema y se encuentran a lo largo de todo el litoral peruano. Su alimentación consta principalmente de peces; sin embargo, consumen también moluscos y tortugas marinas (26) Otros depredadores típicos de estas costas son los lobos marinos (Otariidae). Los lobos marinos son considerados en este ecosistema como depredadores tope ya que se

posicionan en un nivel trófico muy alto y se alimentan principalmente de anchoveta (26,28,30,31). Habitan la zona centro y sur de Perú, en mayor concentración en Punta San Juan – parte de la la Reserva Nacional Sistemas de Islas, Islotes y Puntas Guaneras, la Reserva Nacional Paracas y la Reserva Nacional de San Fernando (26,31–35).

Actualmente existen dos especies de lobos marinos en las costas de Perú, *Otaria byronia* (lobo marino chusco) y *Arctocephalus australis* (lobo marino fino, sensu Nyakatura y Bininda-Emonds 2012) (36), las cuales están íntimamente relacionadas a las características oceanográficas del actual sistema de Humboldt, específicamente a las temperaturas frías del mar y el afloramiento. Asimismo, su dieta está basada principalmente en peces (anchoveta y sardina) y en el caso de *Otaria byronia*, también de múnida. Su anatomía de alimentación presenta un fenotipo generalista, el cual se define por la homodoncia en la estrategia de alimentación por perforación (6,18).

El Perú cuenta con ejemplares fósiles de pinnípedos de los últimos 10 millones de años descubiertos en Sacaco en el Museo de Historia Natural de San Marcos (Lima - Perú) y de las formas actuales en el Laboratorio de BioGeoCiencias de la Universidad Peruana Cayetano Heredia.

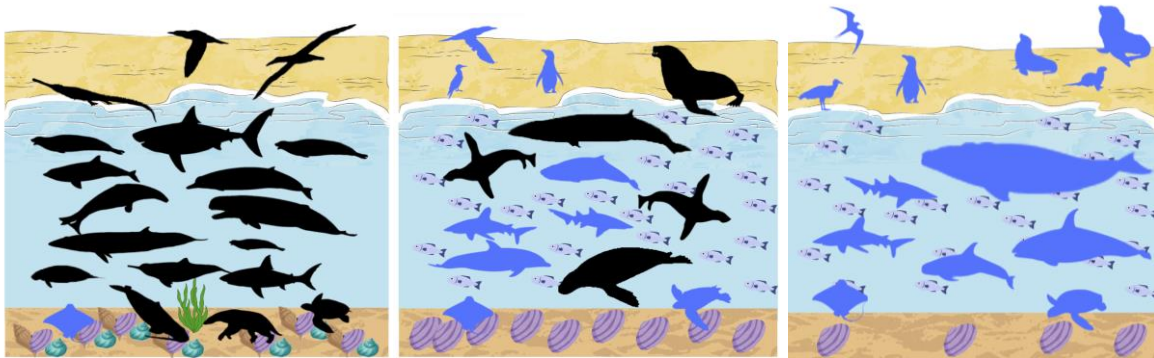


Figura 1. Representación del ecosistema marino del Mio-Plioceno, Plio-Pleistoceno y actualidad de la costa peruana (Sacaco). En la imagen de la izquierda se puede observar gran diversidad de especies de diferentes clados y los diferentes recursos que fomentaron gran cantidad de nichos ecológicos. En la imagen del centro se puede observar gran diversidad de especies de diferentes clados y los abundantes recursos marinos bióticos. En

la imagen de la derecha se representa el GEMCH, se puede observar gran diversidad de especies de diferentes clados y los abundantes recursos marinos bióticos. Las siluetas en negro representan especies extintas y las de azul especies actuales.

#### D. Comunidades fósiles de pinnípedos en zonas de surgencia

En el mundo existen 4 zonas de surgencia constante bastante importantes, la costa oeste de California-USA, de Perú y Chile, del norte de África y de Sudáfrica (30). De estas zonas, la costa oeste de California y la del GEMCH son las que poseen el registro fósil más completo de cráneos y mandíbulas mejor conservadas, lo cual es una fuente importante para la comparación de la evolución y establecimiento de estos ecosistemas de zonas de surgencia. La zona de California cuenta con una historia semejante a la de la costa peruana y está directamente relacionada a la migración de pinnípedos durante el Plioceno(37).

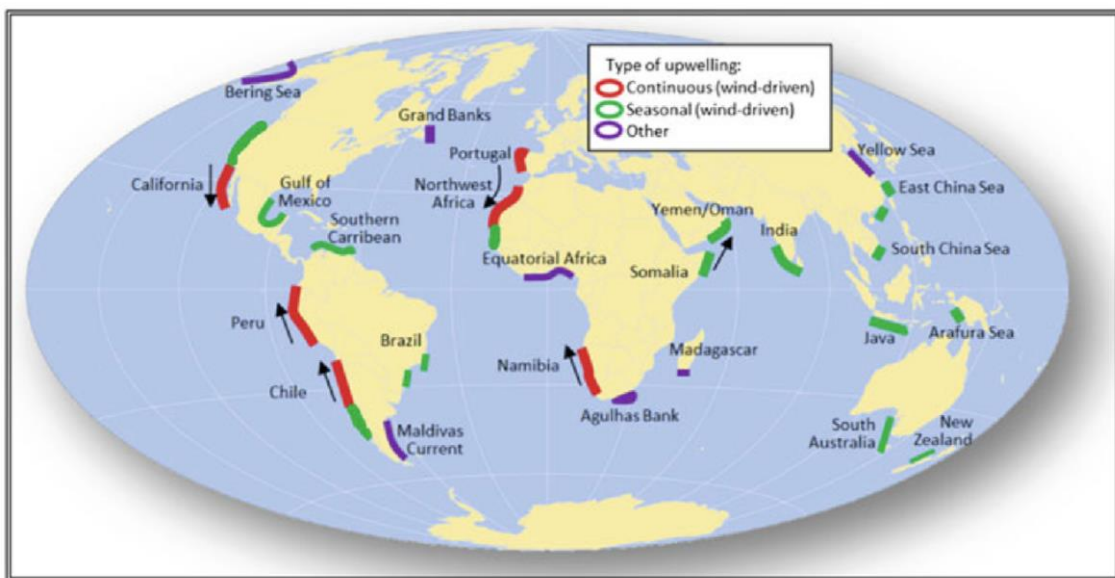


Figura 2. Zonas de surgencia en el mundo. En el mapa se muestran las zonas de surgencia continua, por temporadas y otras. Imagen extraída de Kampf 2016.

La zona de surgencia de la costa oeste de California posee formaciones que datan desde el Mioceno a la actualidad. Durante el Mio-Plioceno existieron comunidades de Ododenidae y Otariidae en las formaciones San Mateo y Purísima. En estas formaciones existen fósiles

de *Lituyapecten purisimaensis*, un molusco que era probablemente el principal alimento de las morsas(37).

En el Plio-Pleistoceno, en las formaciones Purisima y San Diego se registran aún ambos clados, sin embargo, la diversidad de Odobenidae disminuyó drásticamente, en especial de las morsas de tamaño pequeño debido a la ocupación de su nicho por los Otariidae(37,38) Por otro lado, los peces que se encuentran aquí son *Paralichthys sp.* (emparentados con los lenguados) y *Thunnus sp.* (emparentados con los atunes)(39)

Actualmente esta zona es habitada por especies de Otariidae y migrantes de Phocidae(40).

#### E. Estrategias de alimentación y dieta en Pinnipedia

En Pinnipedia la morfología de alimentación está relacionada principalmente a la morfología craneana y mandibular, mientras que la postcraneana está más vinculada a la locomoción, reproducción y comportamiento (6). En los pinnípedos, la dentición se ha visto simplificada en relación con otros grupos de Carnivora debido a que se perdió el procesamiento bucal de los alimentos y por ende la masticación unilateral (6). Los pinnípedos actuales utilizan diferentes estrategias de alimentación, por perforación, por succión, por filtración, por trituración y por agarre y desgarró (6,18).

La captura por perforación es también llamada generalista y se emplea para alimentarse de peces y algunos animales de cuerpo blando como calamares (6). Animales que emplean la perforación se caracterizan por poseer una dentición homodonta y afilada, lo cual permite la captura de la presa y posterior ingestión. Los Otariidae y algunos Phocidae presentan este tipo de técnica, por lo que se dice que tienen una alimentación oportunista ya que la presa de la que se alimentan depende de la estación o el lugar (6,19).

La captura por succión es un tipo de alimentación que requiere una morfología especializada, que generalmente incluye un paladar abovedado y la sínfisis mandibular fusionada. Se utiliza para extraer moluscos de sus conchas por una fuerza de succión poderosa y la retracción de la lengua, la cual genera una fuerza de succión por diferencial

de presión (6,19). Los Odobenidae y algunos Phocidae, como la foca leopardo (*Hydryga leptonix*), tienen este tipo de alimentación (6,18).

La estrategia de alimentación por trituración incluye especies con cráneos robustos y molares romos, además de fuertes mandíbulas. Esta estrategia se caracteriza por consumir alimentos duros como moluscos y molerlos con los dientes para extraer su contenido blando. Las especies de pinnípedos que utilizan esta estrategia de alimentación generalmente se alimentan además por perforación. Aquí se encuentran generalmente las focas fósiles y algunas actuales de tamaño pequeño(19).

El método de captura por filtración implica tragar agua y tamizar el krill con los dientes. La principal modificación de este tipo de alimentación recae en el posicionamiento y forma de los dientes. Los pinnípedos con esta estrategia de captura poseen dientes postcaninos de corona alta y cúspide intrincada, dientes superiores e inferiores interdigitados y crestas post-dentales. Los que utilizan esta técnica son los Phocidae, como la foca cangrejera, *Lobodon carcinophagus* (6,18).

La captura por agarre y desgarrar consta de atrapar presas grandes y girar la cabeza para desgarrar trozos de ellas (19). La modificación en la morfología incluye el alargamiento de la mandíbula y una dentición con cúspides postcaninas rectas y puntiagudas e incisivos agrandados. Un ejemplo claro del empleo de esta técnica es la foca leopardo, que se alimenta principalmente de crías de focas y pingüinos (6,18). Cabe resaltar que la foca leopardo posee 3 estrategias de alimentación, captura por succión, por filtración y por agarre y desgarrar, las que utiliza dependiendo de la presa que captura (41)

Los métodos de captura mencionados fueron descritos por Adam y Berta en 2001 (18) y Berta y Lanzetti en 2020 (19) y explorados a través del análisis de morfologías con morfometría geométrica por Jones y colaboradores en 2013 (6,42). Si bien en el primer estudio se incluyeron especies actuales y fósiles de pinnípedos, en el estudio con morfometría geométrica solo se incluyeron formas actuales, lo cual limita el alcance de los resultados. Por consiguiente, la relación entre la morfología y los hábitos de alimentación

de las comunidades extintas y actuales de pinnípedos ha sido evaluada solo parcialmente, y mayormente a través de estudios cualitativos. Algunos métodos cuantitativos, como la morfometría geométrica, pueden relacionar con mayor detalle las relaciones entre la anatomía y la ecología de los vertebrados, y permiten proponer hipótesis evolutivas de carácter adaptativo (6,18,35,42–44).

En esta sección es importante especificar la diferencia entre una especie de alimentación generalista de una con morfología generalista. Las especies con alimentación generalista son aquellas que pueden alimentarse de diferentes tipos presas y tiene una dieta bastante variada, se les considera oportunistas también. En contraste, las especies con morfología generalista son aquellas que poseen poca variación morfológica y homodoncia y se alimentan de gran variedad de peces (45).

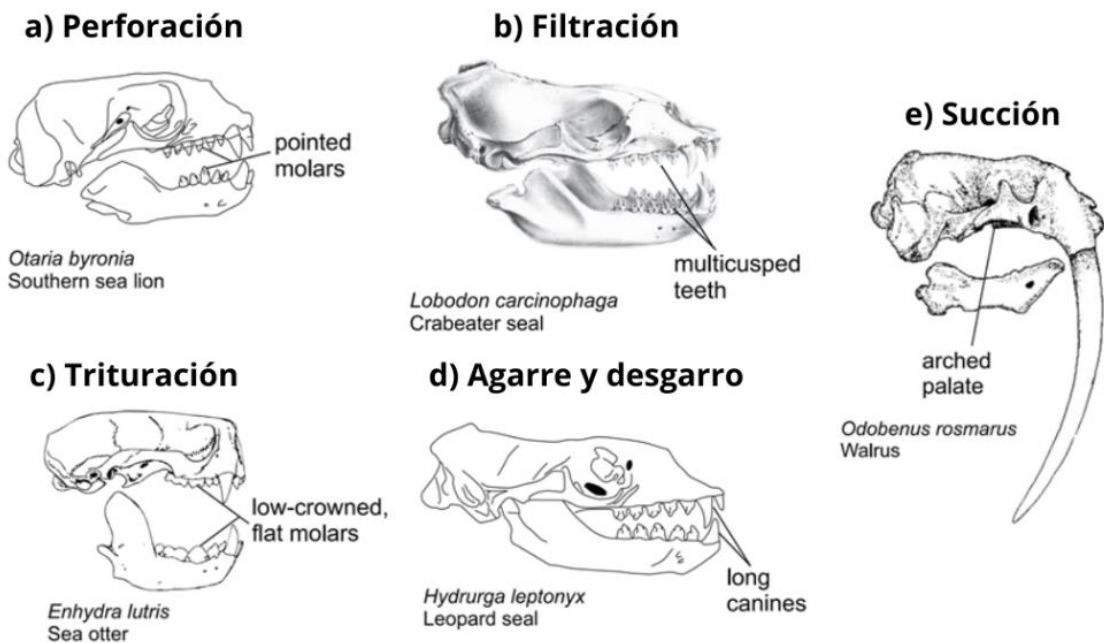


Figura 3. Estrategias de alimentación en Pinnipedia y sus principales características. En la imagen se muestran las 5 estrategias de alimentación descritas para Pinnipedia. Imagen extraída y modificada de Berta y Lanzetti 2020.

## F. Morfometría geométrica en el estudio de la ecología de la alimentación

La morfometría geométrica es una técnica basada en el análisis estadístico que cuantifica la variación de la forma anatómica de estructuras biológicas en dos o tres dimensiones utilizando puntos de referencia (landmarks) y puntos que permiten establecer curvas entre los puntos de referencia (semilandmarks). Se analizan a través del análisis generalizado de Procrustes que superpone estos landmarks y semilandmarks para obtener las variables de la forma (46,47). Para ordenar estos datos se utiliza generalmente el método de ordenación llamado análisis de componentes principales (PCA), el cual genera diagramas que representan la dispersión de las formas encontradas en los cuadrantes explicados por los componentes principales (en general PC1 y PC2) (46).

Esta técnica resulta ser muy útil para el estudio morfológico de la alimentación ya que los resultados proporcionan la base para establecer relaciones entre la morfología y la ecología de alimentación.

El estudio tanto del cráneo como de la mandíbula son esenciales para el análisis de la ecología de alimentación en el grupo de los carnívoros, y por ende los pinnípedos. Por ello, la morfometría geométrica ayudara a predecir la ecología alimenticia de los pinnípedos a través de la comparación de las estructuras involucradas en la alimentación de especies fósiles con las actuales. Debido a que otros métodos indirectos, como los análisis isotópicos y de materia fecal (coprolitos) son muy útiles principalmente para especies vivientes, la morfometría geométrica es una importante alternativa para la predicción de hábitos alimenticios en especies extintas (48). A diferencia de la morfometría geométrica, otros métodos necesitan calibración especial para cada grupo de organismos y el uso es mucho más complejo, además no permiten hacer análisis de estrategias de alimentación.

Meloro et al. (2011) realizó un estudio sobre los hábitos alimenticios de carnívoros tope en el Plio-Pleistoceno utilizando morfometría geométrica y es uno de los pioneros en usar este tipo de métodos para especies extintas (48). Posterior a ello, se fueron sumando estudios de la ecología, ontogenia y evolución mandibular en pinnípedos por Jones et al. (6,18,42,43). Los resultados obtenidos demostraron que esta técnica es una gran

herramienta para la predicción de la ecología alimenticia de especies extintas, especialmente en pinnípedos (46). Adicionalmente, algunos autores han utilizado esta técnica para estudiar la implicancia de la forma de los dientes en la alimentación, lo cual ha mostrado ser bastante efectivo (45)

## II. Hipótesis y Pregunta de Investigación

### 2.1 Justificación del estudio

El estudio de la morfología craneana y mandibular ha demostrado ser de gran importancia para entender la ecología de alimentación de los pinnípedos (6,18).

Los pinnípedos, al ser depredadores tope, reflejan las estructuras tróficas del ecosistema a partir de los recursos marinos bióticos que consumen. Además de ello, en cada grupo dentro de los pinnípedos se observan restricciones ambientales y climáticas propias y diferencias en el grado de plasticidad fenotípica (1,20,31,42). Todo esto puede ayudar a inferir algunas características de ecosistemas pasados en los que habitaban las comunidades de pinnípedos fósiles.

En Sacaco (Arequipa) se cuenta con el registro fósil mejor conservado de pinnípedos del Pacífico sudeste, los cuales datan del Mioceno tardío hasta el Pleistoceno (aprox 10 Ma, - 1 Ma.) (9,11,16). Entre estos fósiles de pinnípedos se han reportado cuatro especies de focas en la Formación Pisco (8,13,14), dos especies de lobos marinos (22,23) y una morsa ubicados en la Fm. Caracoles – Fm. Pongo (9). Algunos de estos especímenes aún no han sido estudiados ni descritos. Por esta razón se necesita analizar dichos restos fósiles para poder tener un registro más completo de las especies de pinnípedos que habitaron la costa peruana.

Los recursos marinos bióticos más destacados del Mio-Plioceno son los moluscos (se evidencia con la presencia de la zona del Conchal en Sacaco), peces de especies diversas y algún tipo de crustáceo pequeño y zooplancton abundantes relacionados a la presencia de

ballenas (9–11). En cuanto al hábitat, se destaca la presencia de aguas someras y bahías amplias, además de pastos marinos abundantes y vegetación terrestre (49)

Durante el Plio-Pleistoceno ya se cuenta con peces en abundancia similares a la anchoveta, por otro lado, también destaca la presencia de moluscos de mayor tamaño que los del Mioceno. El ecosistema aquí mostraba presencia de troncos fósiles y una costa más lineal, con moluscos característicos de zonas rocosas de la costa actual (cirrípedos) (9,10).

Adicionalmente se conocen los factores abióticos correspondientes a estas épocas, tales como el enfriamiento del planeta durante el Plioceno (lo que permitió la migración de lobos marinos desde el norte al sur del planeta), el nivel del mar y el nivel de CO<sub>2</sub> atmosférico más elevados durante el Mioceno(10).

Estos datos, en conjunto, demostrarían cómo los recursos marinos bióticos del ambiente influenciaron en la prevalencia de estas comunidades y redes tróficas de las cuales los pinnípedos son depredadores topes.

Con toda esta información se podrían identificar los cambios en el ecosistema que conducen a la consolidación del GEMCH al inferir las variaciones de abundancia y diversidad de recursos bióticos en los ambientes marinos que habitaban estas comunidades de pinnípedos. La identificación del rol de estos recursos podría ayudar a optimizar los planes de conservación para las comunidades actuales de pinnípedos en la costa peruana.

## 2.2 Planteamiento del problema

Actualmente no se ha evaluado el impacto o la significancia de las características morfométricas de ecología de alimentación en las comunidades de pinnípedos y su relación con los recursos marinos bióticos del ecosistema al que pertenecían.

Se observa que durante el Mio-Plioceno convivieron especies de focas con morfologías muy distintas entre sí, lo cual podría significar que tenían ecologías de alimentación

diferenciadas, a su vez, mostraría un panorama de un ecosistema con gran variedad de recursos marinos bióticos aprovechados por estos pinnípedos. Por ejemplo, la morfología de las focas del Mioceno nos daría a entender que posiblemente estas especies tenían nichos ecológicos muy distintos, una comparación clave para esto son *Acrophoca longirostris* y *Australophoca changorum*, las cuales tienen diferencias claras en el largo y forma del cráneo, en la forma de los dientes y tamaño corporal (1,8,14).

Más adelante, durante el Plio-Pleistoceno, la comunidad de pinnípedos con ecología de alimentación más homogénea reflejaría un ecosistema con recursos marinos bióticos más abundantes, los cuales no habrían generado una competencia entre las especies de pinnípedos permitiendo su coexistencia (50,51). Sin embargo, adicionando la morsa a esta comunidad se podría sugerir un ecosistema también diverso en recursos marinos bióticos. Teniendo el registro fósil en buen estado de preservación tanto de las comunidades de pinnípedos como de los recursos marinos bióticos de los ecosistemas de cada época se puede inferir, a través de morfometría geométrica, a qué estrategia de alimentación corresponde cada especie y de qué se habría alimentado.

En este sentido, se han observado al menos dos eventos de extirpación o extinción de pinnípedos en la costa peruana durante los últimos 5 millones de años (9,10). Estas extinciones podrían reflejar cambios en las condiciones del ecosistema. Sin embargo, estos cambios en las comunidades no han sido contrastados con transformaciones en el clima ni con eventos ambientales ocurridos.

### 2.3 Pregunta de Investigación e Hipótesis

A través de esta investigación se busca entender cómo ha variado la estructura morfoecológica de las comunidades de pinnípedos de la costa peruana durante los últimos 10 millones de años. Asimismo, determinar las dietas y estrategias de alimentación en las especies en estas comunidades y, a partir de ello, relacionarlas a los recursos marinos bióticos de su hábitat correspondiente. Asimismo, evaluar si se relaciona a un sistema de diversidad, abundancia de recursos marinos bióticos o ambos. Con esta información se

puede determinar desde qué momento se estableció el GEMCH al identificar la cercanía o similitud de las comunidades en el morfoespacio con las comunidades de zonas de surgencia actuales.

En relación a esta pregunta se plantea la siguiente hipótesis:

Los cambios en la estructura morfoecológica de alimentación de las comunidades de pinnípedos de la costa peruana reflejan variaciones en la estructura trófica del ecosistema marino a través del tiempo. La presencia de un sistema de diversidad de recursos marinos bióticos en el Mio-Plioceno a uno de abundancia y diversidad durante el Plio-Pleistoceno demuestran el establecimiento del GEMCH de forma transicional durante los últimos 10 Ma.

### III. Objetivos:

#### 3.1 Objetivo general:

Establecer la relación entre la ecología de alimentación de las comunidades de pinnípedos de estudio con el sistema de recursos marinos bióticos correspondiente de cada época (diversidad y/o abundancia de recursos marinos bióticos)

#### 3.2 Objetivos específicos:

- Describir la anatomía de alimentación (cualitativa) de los pinnípedos fósiles de la cuenca Pisco de los últimos 10 Ma.
- Establecer las estrategias de alimentación y dietas correspondientes a las especies de pinnípedos fósiles de la cuenca Pisco de los últimos 10 Ma.
- Cuantificar la cercanía de cada comunidad de estudio a las comunidades de surgencia actuales en el morfoespacio.

## IV. Metodología

### 4.1 Especímenes

Para este estudio se escogieron especies de pinnípedos pertenecientes a comunidades que habitan zonas de afloramiento actuales por la similitud con el GEMCH y las especies fósiles reportadas en estos lugares. Se agruparon en especies de "zonas de afloramiento" que incluye especies de la costa oeste de Norteamérica, de Sudáfrica y de África del Norte y Europa (30); y de "latitudes medias-altas" que contiene a las especies de Alaska, Antártida, Australia, Ártico, Hawái, Centroamérica, Rusia y Japón (37,52) (anexo 1).

Se seleccionaron especímenes adultos hembras y machos. Además, se incluyeron todas las focas actuales y la única morsa actual. Se escogieron cráneos y mandíbulas de cada espécimen, a excepción de la morsa de la cuenca de Pisco, ya que de esta solo se tiene un colmillo y una mandíbula incompletos.

En la Tabla 1 se muestran las especies utilizadas ordenadas por zona y subzona, la cantidad de especímenes analizados por vista y en tamaño corporal estimado (especies fósiles) y promedio (especies actuales) obtenidos de investigaciones en las que se describió la especie fósil o sobre implicaciones ecológicas del tamaño corporal (13,14,23,53–58).

Tabla 1. Lista de especies analizadas de cada comunidad. La tabla muestra las especies analizadas clasificadas por zona, subzona y periodo de tiempo, se muestra el número de especímenes por vista analizadas por cada especie y el tamaño en metros estimado (especies fósiles) y promedio (especies actuales).

Zona	Subzona	Época	Especies	Dorsal	Lateral	Mandíbula	Tamaño (m)
Surgencia	Oeste de Sudamérica	Mio-Plioceno	<i>Acrophoca longirostris</i>	1	2	1	1.91
			<i>Australophoca changorum</i>	1	1	1	0.68
			<i>Hadrokirus Martini</i>	1	2	1	3
			<i>Piscophoca pacifica</i>	1	1	1	1.96
		Plio-Pleistoceno	<i>Hydrarctos lomasiensis</i>	1	1	1	2.5
			<i>Hydrarctos sp.</i>	1	2	2	2.5

		Actualidad	<i>Arctocephalus australis</i>	2	2	1	1.61
			<i>Otaria byronia</i>	9	9	9	2.12
	Oeste de Norteamérica	Mio-Plioceno	<i>Aivukus cedrosensis</i>		1		2.07
			<i>Dusignathus santacruzensis</i>			1	2.53
			<i>Gomphotaria pugnax</i>			1	3.35
			<i>Imagotaria downsi</i>		2		2.57
			<i>Neotherium mirum</i>		1		2.29
			<i>Pithanotaria starri</i>			1	1.26
			<i>Pontolis magnus</i>			1	4.06
			<i>Proneotherium sp.</i>		1		1.65
			<i>Thalassoleon mexicanus</i>	1	1	1	2.27
			<i>Titanotaria oragensis</i>		1		3.3
		Plio-Pleistoceno	<i>Callorhinus gilmorei</i>			1	1.57
			<i>Dusignathus seftoni</i>			1	2.82
			<i>Valenictus sp.</i>	1	1		2.18
			<i>Valenictus chulavistensis</i>			1	2.18
		Actualidad	<i>Arctocephalus phillippi</i>	5	7	6	2
			<i>Callorhinus ursinus</i>	1	1		1.74
			<i>Eumetopias jubatus</i>	1	1	1	2.70
			<i>Phoca vitulina</i>	2	2	1	1.80
<i>Zalophus californianus</i>			3	5	3	1.76	
Oeste de Sudáfrica	Mio-Plioceno	<i>Homiphoca capensis</i>	3	5	4	1.80	
	Actualidad	<i>Arctocephalus pusillus</i>	3	4	1	2.18	
Oeste de África del Norte	Actualidad	<i>Halychoerus grypus</i>	1	1		2.20	
		<i>Monachus monachus</i>	2	1	1	2.80	
Latitudes medias-altas	Alaska	Actualidad	<i>Erignathus barbatus</i>	3	3	1	2.30
			<i>Histriophoca fasciata</i>	2	2	1	1.54
			<i>Odobenus rosmarus</i>	3	3	2	2.6
			<i>Phoca vitulina</i>	2	2	1	1.80
			<i>Pusa hispida</i>	2	3	2	1.50
	Australia	Actualidad	<i>Neophoca cinérea</i>	3	3	2	2.13
	Ártico	Actualidad	<i>Cystophora cristata</i>	1	1	1	2.70
			<i>Pagophilus groenlandicus</i>	2	2	1	1.60
	Convergencia Antártica	Actualidad	<i>Arctocephalus gazella</i>	4	9	5	1.57
			<i>Hydrurga leptonyx</i>	3	3	2	3.80
			<i>Lobodon carcinophaga</i>	3	3	1	2.60
			<i>Leptonychotes weddelli</i>	1	2		2.60
			<i>Mirounga leonina</i>	3	3	2	5
			<i>Ommatophoca rosii</i>	1	1		3
	Japón	Actualidad	<i>Phoca larga</i>	1	1		1.64
	Tropical	Actualidad	<i>Monachus schauinslandi</i>	1	3	2	2.34

	Rusia	Actualidad	<i>Monachus tropicalis</i>	3	3	2	2.40
			<i>Pusa sibirica</i>	1	1		1.28
			<i>Phoca caspica</i>	3	3	3	1.29

## 4.2 Recopilación y toma de fotografías

Se recopilaron fotografías con escala de los especímenes seleccionados para realizar la selección y digitalización de landmarks para su posterior comparación en el análisis de morfometría geométrica.

Las fotografías de las especies seleccionadas se consiguieron de las páginas web de museos, de algunos artículos científicos y muchas de ellas fueron proporcionadas por investigadores del “Natural History Museum of Los Angeles County”, el “National Museum of Natural History” y el “Smithsonian Institution”. Gran parte de las fotografías fueron tomadas directamente de los especímenes proporcionados por el Museo de Historia Natural de Chile, el Museo de Historia Natural de Valparaíso, el Museo de Historia Natural de San Marcos y de la Universidad Peruana Cayetano Heredia.

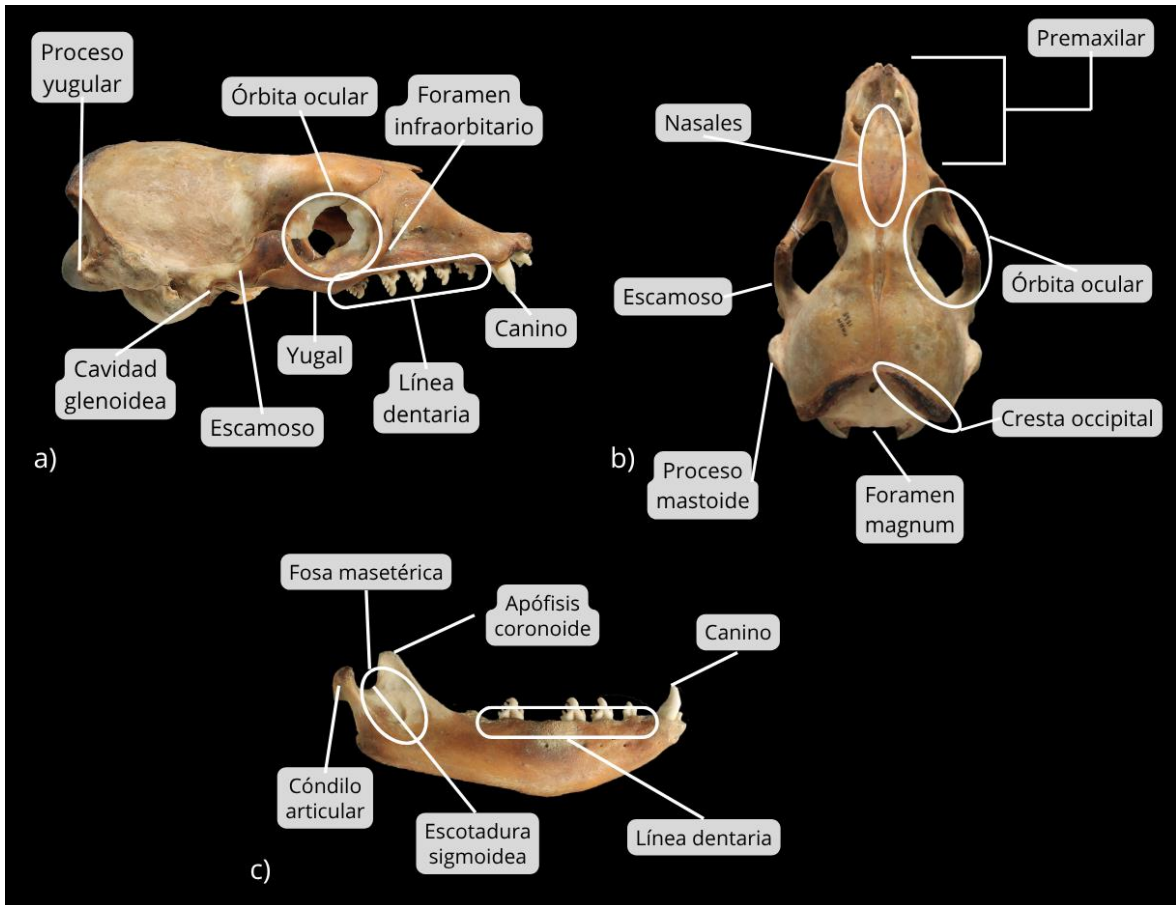
Las fotografías se realizaron en vista dorsal y lateral del cráneo y en vista lateral externa de la mandíbula. Se tomaron en cuenta fotografías en 2D y en el caso de las imágenes 3D se acomodaron en las vistas respectivas y se capturó la imagen correspondiente.

## 4.3 Morfometría geométrica y análisis estadísticos

### A. Selección y digitalización de landmarks

Los puntos de referencia (landmarks) y los puntos que permiten establecer curvas entre los puntos de referencia (semilandmarks) se eligieron tomando en cuenta las características clave asociadas a la ecología de alimentación (ver Figura 4 y 5) relacionados a la fuerza del cráneo y los puntos de inserción de músculos masticatorios. El set de landmarks y semilandmarks se creó específicamente para el objetivo del estudio, sin embargo, algunos de los landmarks se basaron en los trabajos de Jones y Kienle (6,17,42,43). Se creó un set de landmarks y semilandmarks por cada vista (dorsal del cráneo, lateral del cráneo y lateral de la mandíbula), siendo 3 sets en total.

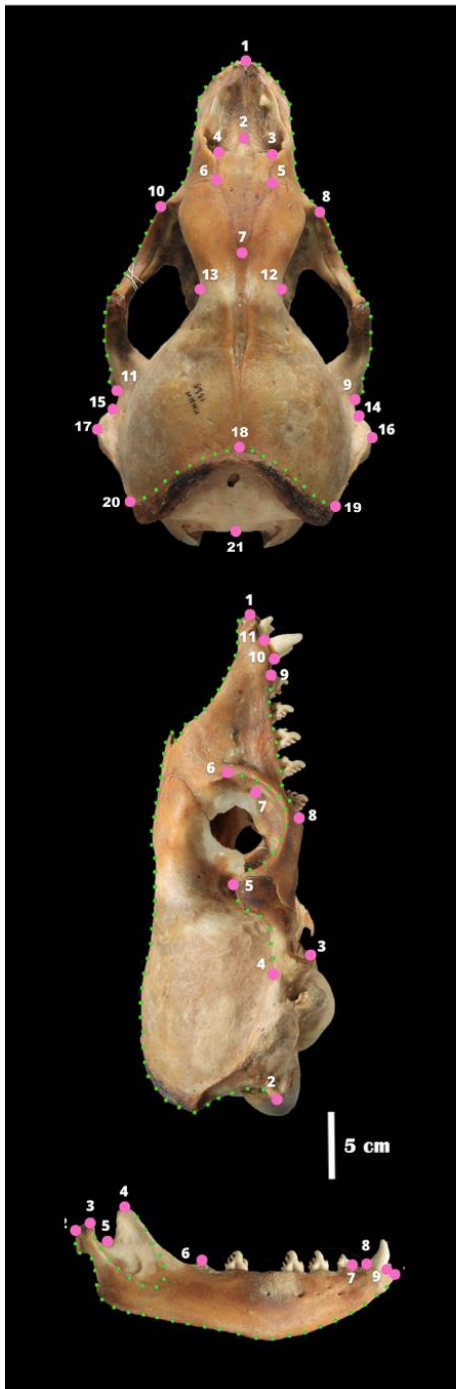
Los semilandmarks captaron principalmente la forma del cráneo, el yugal y la mandíbula, mientras que los landmarks se relacionaron más a la posición de los alveólos dentarios en la mandíbula y puntos extremos de ciertas estructuras anatómicas. Se consideró también la homología entre todos los especímenes, la repetibilidad y el rol potencial en la alimentación en la selección de landmarks y semilandmarks (17,38,42,43,59,60).



**Figura 4. Partes principales de la anatomía de Pinnipedia con implicancias en la ecología de alimentación.** Se muestra el cráneo y mandíbula de la foca cangrejera (*Lobodon carcinophagus*). A) Vista lateral del cráneo. B) Vista dorsal del cráneo. C) Vista lateral labial de la mandíbula.

Para la digitalización de landmarks y semilandmarks en los cráneos y mandíbulas de los especímenes ya mencionados se utilizó el software TpsDig midiendo previamente la escala

(47,61). Posteriormente, los semilandmarks se convirtieron a landmarks usando el software TpsUtil (62).



Cráneo					
Landmark	Vista	Descripción	Relación	Función	
1	Dorsal	Punto más rostral del cráneo	Longitud del cráneo	-	
2		Punto más rostral de la línea media nasal	Forma de los nasales	Alimentación bentónica	
3		Punto más rostro-lateral del nasal derecho			
4		Punto más rostro-lateral del nasal izquierdo			
5		Sutura maxilar-frontal-nasal (derecho)			
6		Sutura maxilar-frontal-nasal (izquierdo)	Extensión y posición de los nasales	Persecución de la presa	
7		Punto medio de sutura nasal-frontal			
8		Sutura anterior dorsal yugal-maxilar (derecho)	Inicio y final de la órbita ocular	Fuerza de mordida	
9		Punto de inserción del arco cigomático en el escamoso (derecha)			
10		Sutura anterior dorsal yugal-maxilar (izquierdo)			
11		Punto de inserción del arco cigomático en el escamoso (izquierda)			
12		Punto más medial del cráneo (derecha)	Estrechez del cráneo	Deglución del alimento	
13		Punto más medial del cráneo (izquierda)			
14		Intersección entre el escamoso y el perfil craneal (derecha)	Dimensión del proceso mastoide y fuerza del músculo estilioloideo	Fuerza de la mordida	
15		Intersección entre el escamoso y el perfil craneal (izquierda)			
16		Punto más lateral del proceso mastoide (derecha)			
17		Punto más lateral del proceso mastoide (izquierda)			
18		Punto más caudal de la línea de inserción de músculos temporales	Forma de la cresta occipital y fuerza del músculo temporalis	-	
19		Punto más lateral de la cresta occipital (derecha)			
20		Punto más lateral de la cresta occipital (izquierda)	Longitud del cráneo	Alimentación bentónica o piscívora	
21		Extremo dorsal del foramen magnum			
L1-L9		Borde rostro-lateral del cráneo desde el premaxilar hasta el escamoso (derecha) (35 sm)	Forma de la parte anterior del cráneo	Fuerza de la mordida	
L1-L11		Borde rostro-lateral del cráneo desde el premaxilar hasta el escamoso (izquierda) (35sm)			
L20-L21		Borde interior de la cresta occipital (derecha) (10 sm)	Forma de la cresta occipital y fuerza del músculo temporal	-	
L20-L22		Borde interior de la cresta occipital (izquierda) (10 sm)			
1	Lateral	Punto más rostral del cráneo	Longitud del cráneo	-	
2		Punta del proceso yugular del occipital	Inserción del músculo recto lateral de la cabeza	Movimiento de la cabeza	
3		Punto más rostroventral de la cavidad glenoidea	Extensión de la cavidad glenoidea	Apertura de mordida	
4		Punto de inserción del proceso cigomático con el escamoso	Longitud y altura del yugal; fuerza del músculo buccinador y masetero superficial	Fuerza de mordida y acción de soplar	
5		Punta del proceso postorbital del yugal	Amplitud de la órbita ocular	Persecución de la presa	
6		Foramen infraorbital	Posición y forma de la línea dentaria	Procesamiento de la presa	
7		Punto más caudal del último molar			
8		Punto más rostral del Premolar 1	Tamaño del alveolo del canino	Perforación de la presa	
9		Punto más caudal del alveolo canino			
10		Punto más rostral del alveolo del canino	Altura y forma del cráneo	Fuerza de mordida y acción de succión	
11		Borde dorsal del cráneo (40 sm)			
L1-L2			Borde alveolar externo (10 sm)	Longitud de la línea dentaria	Procesamiento de la presa
L8-L9			Borde dorsal del arco cigomático (30 sm)		
L4-L6			Forma del arco cigomático; inserción del músculo masetero, temporal y buccinador	Fuerza de mordida y acción de soplar	
Mandíbula					
Landmark		Vista	Descripción	Relación	Función
1	Lateral	Punta más rostral de la mandíbula	Longitud de la mandíbula	Alimentación filtradora	
2		Punto más caudal del condilo articular	Extensión del condilo articular	Apertura de la mordida	
3		Extensión labial del condilo articular			
4		Punto más dorsal de la apófisis coronóide	Forma y extensión de la apófisis coronóide	Inserción del músculo masetero y temporal	
5		Punto más ventral de la escotadura sigmoidea	Punto de referencia para el proceso cornoides		
6		Punto más caudal de molares	Longitud de la línea dentaria	Procesamiento de la presa	
7		Punto más rostral de la fila de dientes postcaninos			
8		Punta más caudal del alveolo canino	Tamaño del alveolo del canino	Perforación de la presa	
9		Punta más rostral del alveolo canino			
L1-L2			Borde ventral de la mandíbula (50 sm)	Forma de la mandíbula	Fuerza de la mordida
L3-L4			Borde de la fosa maseterica (24 sm)		

Figura 5. Landmarks y semilandmarks utilizados en el estudio de morfometría geométrica.

En la izquierda se observa una representación de los landmarks en la foca cangrejera (*Lobodon carcinophagus*), los landmarks están resaltados en color rosado y los semilandmarks en color verde. En la derecha se observa la tabla con la descripción de los landmarks y su relación con la ecología de alimentación.

B. Generación de scripts para R

Se generaron 3 scripts para cada vista (dorsal y lateral del cráneo y lateral de la mandíbula), en cada uno se incluyeron los paquetes de la Tabla 2. correspondientes a los análisis de morfometría geométrica, análisis filogenético y de regresión. Los scripts completos se pueden revisar en el anexo 2.

Tabla 2. Paquetes utilizados en R para el estudio actual. Se muestran los paquetes en R utilizados para los análisis del estudio y su función.

geomorph	Geometric Morphometric Analyses of 2D and 3D Landmark Data
Ape	Analyses of Phylogenetics and Evolution
phytools	Phylogenetic Tools for Comparative Biology (and Other Things)
Morpho	Calculations and Visualisations Related to Geometric Morphometrics
Picante	Integrating Phylogenies and Ecology
Geiger	Analysis of Evolutionary Diversification
tidyverse	Easily Install and Load the 'Tidyverse'
ggplot2	Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics
Ggpubr	ggplot2' Based Publication Ready Plots
Ggrepel	Automatically Position Non-Overlapping Text Labels with 'ggplot2'
Ggforce	Accelerating 'ggplot2'
Rstatix	Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests
factoextra	Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses

moments	Moments, Cumulants, Skewness, Kurtosis and Related Tests
performance	Assessment of Regression Models Performance
kableExtra	Construct Complex Table with 'kable' and Pipe Syntax
MASS	Support Functions and Datasets for Venables and Ripley's MASS

### C. Morfometría geométrica

Para el análisis de morfometría geométrica se utilizó el software R, se realizó el análisis generalizado de Procrustes, el cual superpone los landmarks y semilandmarks para obtener las variables de la forma (46,47,63). Para ordenar estos datos se realizó el análisis de componentes principales (PCA) y se generaron diagramas representativos de la dispersión de las formas encontradas en las cuadrículas explicadas por los componentes principales (PC1 y PC2). Se promediaron los valores de forma de los especímenes para cada una de las especies y se agruparon de acuerdo con su estrategia de alimentación descritas por Jones et. al 2013 y la dieta relacionada a cada especie según Berta y Lanzetti 2020 (19,64).

Considerando las limitaciones de las estrategias de alimentación en estudios morfométricos previos respecto a la correspondencia con la dieta (19), estas se redujeron en número. Se agruparon a las especies considerando tanto la morfología como la dieta en base al análisis de regresión filogenética multivariada inicial, el cual no mostraba resultados significativos en ninguna vista.

Se establecieron nuevos grupos de estrategias de alimentación considerando las dietas, se clasificaron en perforación 1 (dieta basada en peces y/cefalópodos), perforación 2 (peces e invertebrados bentónicos, zooplancton), Succión (moluscos e invertebrados bentónicos), Filtración y/o agarre y desgarro (zooplancton). La clasificación de cada especie se puede observar en el anexo 3.

### D. Análisis de componentes principales

Se utilizó el análisis de componentes principales para evaluar de forma gráfica la variación de la forma en cada vista tomando en cuenta solo el PC1 y el PC2 que abarcaban más del 50% de las variaciones de la forma. Adicionalmente se colocaron las grillas de deformación

correspondientes a cada extremo del PC1 y el PC2. En estos gráficos se visualizaron los polígonos de especies correspondientes a zonas de surgencia, de latitudes medias altas actuales y su respectiva comparación a la comunidad de estudio de cada época. En este gráfico se analizaron las dietas y las estrategias de alimentación de cada especie

#### E. Señal filogenética

La señal filogenética se evaluó a través de la generalización multivariada del estadístico K ( $k_{\text{mult}}$ ) utilizando la función `physignal` () del paquete de `Geomorph` con 10 000 iteraciones.

#### F. Regresión filogenética multivariada

Para evaluar la influencia del factor “estrategias de alimentación” en la variación de la forma se utilizó el análisis de regresión filogenética multivariada. Para ello se utilizó la siguiente ecuación:

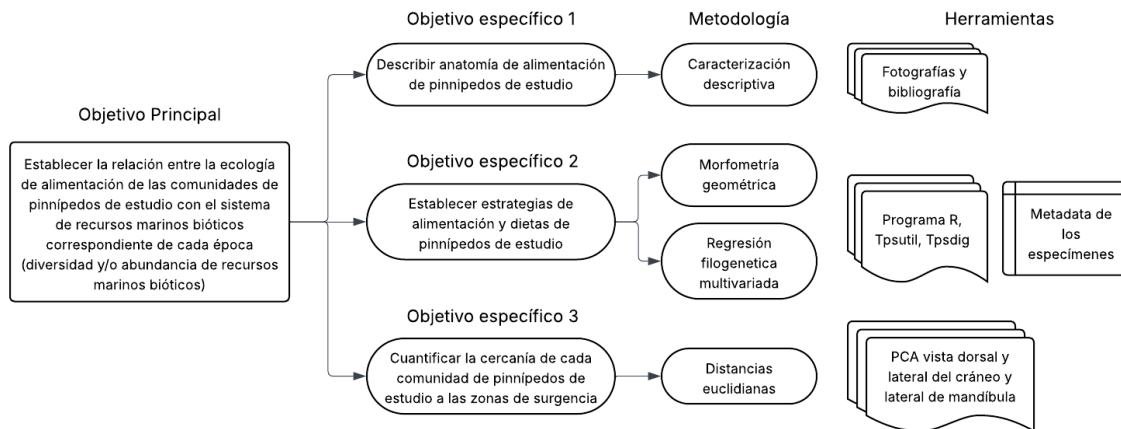
$$\text{coordenadas} \sim \text{estrategia de alimentación} + \log(\text{Ctamaño})$$

#### G. Análisis discriminante lineal

Para maximizar las diferencias entre los grupos de “estrategias de alimentación” se utilizó el análisis discriminante lineal (LDA), el cual es un método de clasificación supervisado de variables cualitativas. Haciendo uso del teorema de Bayes, el LDA mostró gráficamente las diferencias entre estrategias de alimentación.

#### H. Distancias euclidianas

Se calcularon las distancias euclidianas entre los centroides de cada polígono en el espacio morfológico del PCA con el fin de cuantificar el grado de similitud morfológica entre comunidades a lo largo del tiempo. Cada polígono corresponde a una comunidad definida por su contexto temporal (Mio-Plioceno o Plio-Pleistoceno) o ecológico (zonas de surgencia actuales). En particular, se estimó la distancia entre la comunidad de pinnípedos del Mio-Plioceno de la costa peruana y la comunidad actual de zonas de surgencia, y luego entre la comunidad del Plio-Pleistoceno y esa misma comunidad actual.



**Figura 6. Diagrama de flujo de la estrategia de abordaje de esta investigación.** Se muestran los objetivos principal y específicos con la respectiva metodología para abordarlos y las herramientas utilizadas en cada paso.

## V. Resultados

### 5.1 Análisis de Componentes Principales

#### A. Vista dorsal del cráneo

En vista dorsal, los componentes principales 1 y 2 (PC1 y PC2) explicaron el 41.3% y el 24.8% respectivamente de las variaciones de la grilla de deformación del cráneo (ver Figura 7).

El PC1 explica las variaciones relacionadas al largo y ancho del cráneo, además de la forma y largo de los nasales. El extremo positivo del PC1 muestra una grilla de deformación con los procesos mastoides ensanchados (L16 Y L17) y el punto más rostral del cráneo (L1) ligeramente desplazado hacia atrás, al igual que los nasales (L5, L6 y L7), generando un hocico corto.

El extremo negativo del PC1 muestra el punto más rostral del cráneo (L1) desplazado hacia adelante, al igual que los nasales (L2, L3, L4, L5, L6 y L7), generando un hocico alargado. Los procesos mastoides (L16 y L17) y las intersecciones entre el perfil craneal y el escamoso (L14 y L15) se estrechan. En este extremo, los puntos más mediales del cráneo (L12 y L3) se

desplazan hacia atrás. Asimismo, el extremo dorsal del foramen magnum (L21) se desplaza ligeramente hacia adelante al igual que las crestas occipitales.

El PC2 explica las diferencias en el ancho y largo del hocico y del occipital. El extremo positivo del PC2 muestra un hocico corto y ensanchado, la zona occipital se proyecta hacia atrás y las órbitas oculares se separan y se ensanchan. Por otro lado, el parietal se estrecha y los temporales se acercan. Adicionalmente, el punto medio de la sutura nasal-frontal (L7) se ubica en una posición más anterior que las suturas maxilar-frontal-nasal (derecha e izquierda) (L5 y L6).

El extremo PC2 negativo presenta un cráneo estrecho en el área del hocico. Aquí resalta el punto más rostral del cráneo (L1) proyectado hacia atrás, al igual que los bordes rostro-laterales del cráneo, los cuales van desde el premaxilar hasta el escamoso (derecha e izquierda) (L1-L9). Adicionalmente, los puntos más mediales del cráneo (L12 y L13) se proyectan hacia adelante y se acercan mucho al punto medio de sutura nasal-frontal (L7). Asimismo, el punto medio de sutura nasal-frontal (L7) se aleja de las suturas maxilar-frontal-nasal (derecha e izquierda) (L5 y L6).

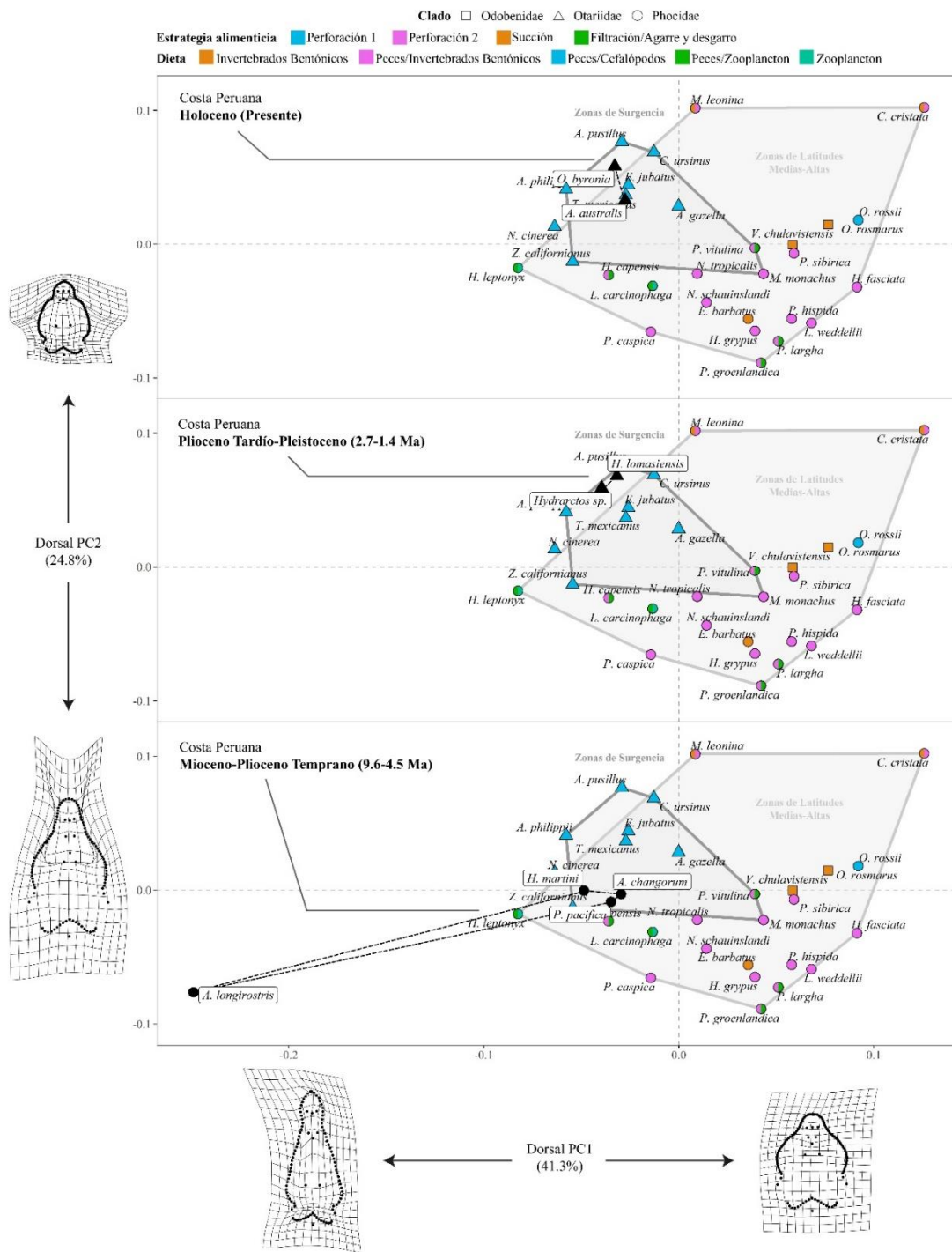


Figura 7. PCA de la vista dorsal del cráneo. Los ejes X e Y representan las variaciones más importantes de la grilla de deformación del cráneo en vista dorsal en el análisis. En el gráfico se observan 3 PCA correspondientes a la vista dorsal del cráneo incluyendo a todas las especies analizadas, los polígonos separan a las especies actuales en zonas de surgencia y

en latitudes medias-altas. Cada PCA compara todas las especies de pinnípedos con las de la costa peruana en un periodo de tiempo: el PCA de la parte inferior las compara con la comunidad peruana del Mio-Plioceno, el PCA de en medio con la del Plio-Pleistoceno y el PCA de la zona superior con la de la actualidad. El clado de cada especie fue representado por diferentes símbolos y la estrategia de alimentación y la dieta por colores. Cada especie contiene el color de la estrategia de alimentación en la primera mitad del símbolo, mientras que la segunda mitad representa la dieta.

#### B. Vista lateral del cráneo

El análisis de componentes principales con los componentes principales 1 y 2 (PC1 y PC2) explicaron el 29.5% y 24.5% respectivamente de las variaciones en la grilla de deformación de la vista lateral del cráneo (ver Figura 8).

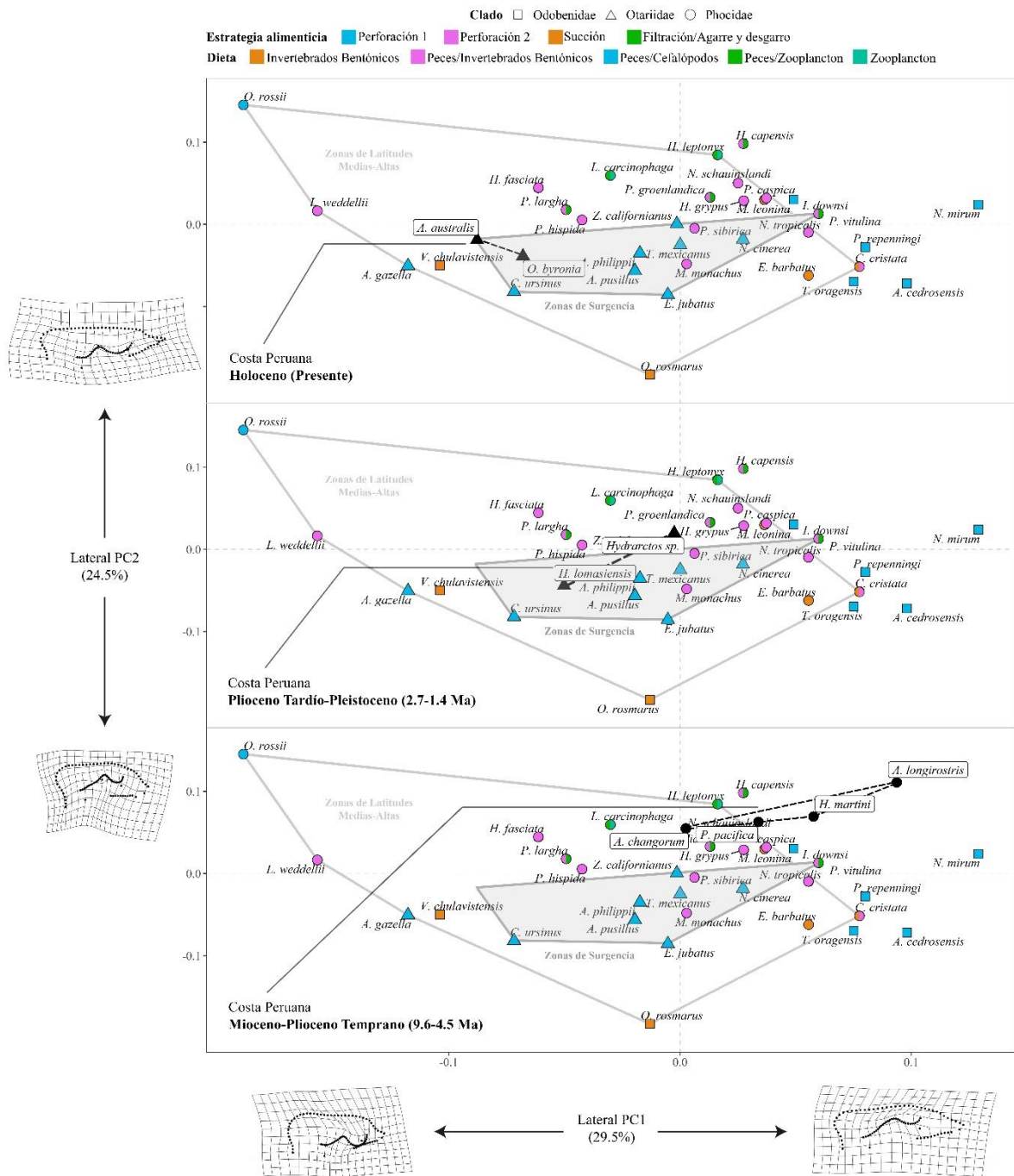
El PC1 explica las variaciones en la forma del yugal y de la órbita ocular, además del largo del rostro. El extremo PC1 positivo expone una grilla de deformación con la unión más dorsal del yugal con el escamoso (L5) y la punta del proceso postorbital del yugal (L6) proyectadas hacia atrás. Asimismo, el borde dorsal del arco cigomático (L4-L6) se proyecta hacia arriba y el punto más caudal del foramen infraorbital (L7) se ubica debajo de la órbita ocular. Por último, la parte posterior del cráneo (occipital) se proyecta hacia atrás.

El extremo negativo del PC1 muestra un rostro más corto, con el borde dorsal del arco cigomático (L4-L6) proyectado hacia adelante y hacia abajo y la órbita ocular más pronunciada. En adición, el punto más rostroventral de la cavidad glenoidea (L3) se proyecta ligeramente hacia abajo.

El PC2 explica las variaciones asociadas al alto del cráneo y la forma del occipital, además de la posición y forma de la línea dentaria. El extremo positivo del PC2 muestra un cráneo más comprimido dorso-ventralmente con el occipital proyectado hacia atrás. En esta grilla, la línea dentaria (L8-L9) y el punto más rostral del cráneo (L1) están más inclinados y proyectados hacia arriba. Por otro lado, el borde dorsal del arco cigomático (L4-L6) es más

alargado y el punto más caudal del foramen infraorbital (L7) se encuentra debajo de la órbita ocular y está ligeramente proyectado hacia atrás.

El extremo negativo del PC2 muestra un cráneo más compacto. Aquí destaca el punto más rostral del cráneo (L1) proyectado hacia atrás y el alveolo del canino notablemente más grande. A su vez, el punto de inserción del proceso cigomático con el escamoso (L4), la unión más dorsal del yugal con el escamoso (L5) y la punta del proceso postorbital del yugal (L6) están proyectados hacia arriba. Por otro lado, el borde dorsal del arco cigomático (L4-L5) se vuelve más corto y el punto más caudal del foramen infraorbital (L7) se encuentra debajo de la órbita ocular. Además, el punto más rostroventral de la cavidad glenoidea (L3) y la punta del proceso yugular del occipital (L2) están proyectados hacia arriba y adelante. Asimismo, la base del occipital se proyecta hacia adelante.



**Figura 8. PCA de la vista lateral del cráneo.** Los ejes X e Y representan las variaciones más importantes de la grilla de deformación del cráneo en vista lateral en el análisis. En el gráfico se observan 3 PCA correspondientes a la vista lateral del cráneo incluyendo a todas las especies analizadas, los polígonos separan a las especies actuales en zonas de surgencia y en latitudes medias-altas. Cada PCA compara todas las especies de pinnípedos con las de la

costa peruana en un periodo de tiempo, el PCA de la parte inferior las compara con la comunidad peruana del Mio-Plioceno, el PCA de en medio con la del Plio-Pleistoceno y el PCA de la zona superior con la de la actualidad. El clado de cada especie fue representado por diferentes símbolos y la estrategia de alimentación y la dieta por colores. Cada especie contiene el color de la estrategia de alimentación en la primera mitad del símbolo, mientras que la segunda mitad representa la dieta.

### C. Vista lateral de la mandíbula

El análisis de componentes principales con los componentes principales 1 y 2 (PC1 y PC2) explicaron el 35.7% y 18.5% respectivamente de las variaciones de la grilla de deformación en la vista lateral externa de la mandíbula (ver Figura 9).

El PC1 explica las variaciones relacionadas al tamaño de la fosa masetérica, la forma de la rama horizontal y el tamaño del alveolo del canino. El extremo positivo del PC1 muestra al borde de la fosa masetérica (L3-L4) proyectado hacia adelante y al alveolo del canino grande. Se observa también al punto más dorsal de la apófisis coronoide (L4) proyectado hacia arriba y al cóndilo articular, ligeramente hacia adelante.

El extremo negativo del PC1 muestra a una mandíbula con la fosa masetérica notablemente reducida. Aquí destacan el cóndilo articular y el punto más dorsal de la apófisis coronoide (L4) ubicados bastante cerca en la grilla de deformación. Adicionalmente, el ángulo mandibular se proyecta hacia atrás y el punto más dorsal de la apófisis coronoide (L4), hacia abajo.

El PC2 explica las variaciones relacionadas a la altura de la rama horizontal y el ángulo mandibular. El extremo positivo del PC2 exhibe el borde de la fosa masetérica (L3-L4) proyectada hacia abajo. En contraste, el borde ventral de la mandíbula (L1-L2), específicamente el ángulo mandibular, se proyecta hacia arriba y ligeramente hacia adelante. Por otro lado, el punto más caudal de molares (L6) se proyecta ligeramente hacia atrás, al igual que la extensión labial del cóndilo articular (L3); esta última, a su vez, se separa notablemente del punto más dorsal de la apófisis coronoide (L4).

El extremo negativo del PC2 resalta al ángulo mandibular proyectado hacia abajo y ligeramente hacia atrás. De la misma manera, el punto más dorsal de la apófisis coronoide (L4) se proyecta hacia atrás. Por el contrario, la extensión labial del cóndilo articular (L3) y el punto más ventral de la escotadura sigmoidea (L5) se proyectan hacia adelante.

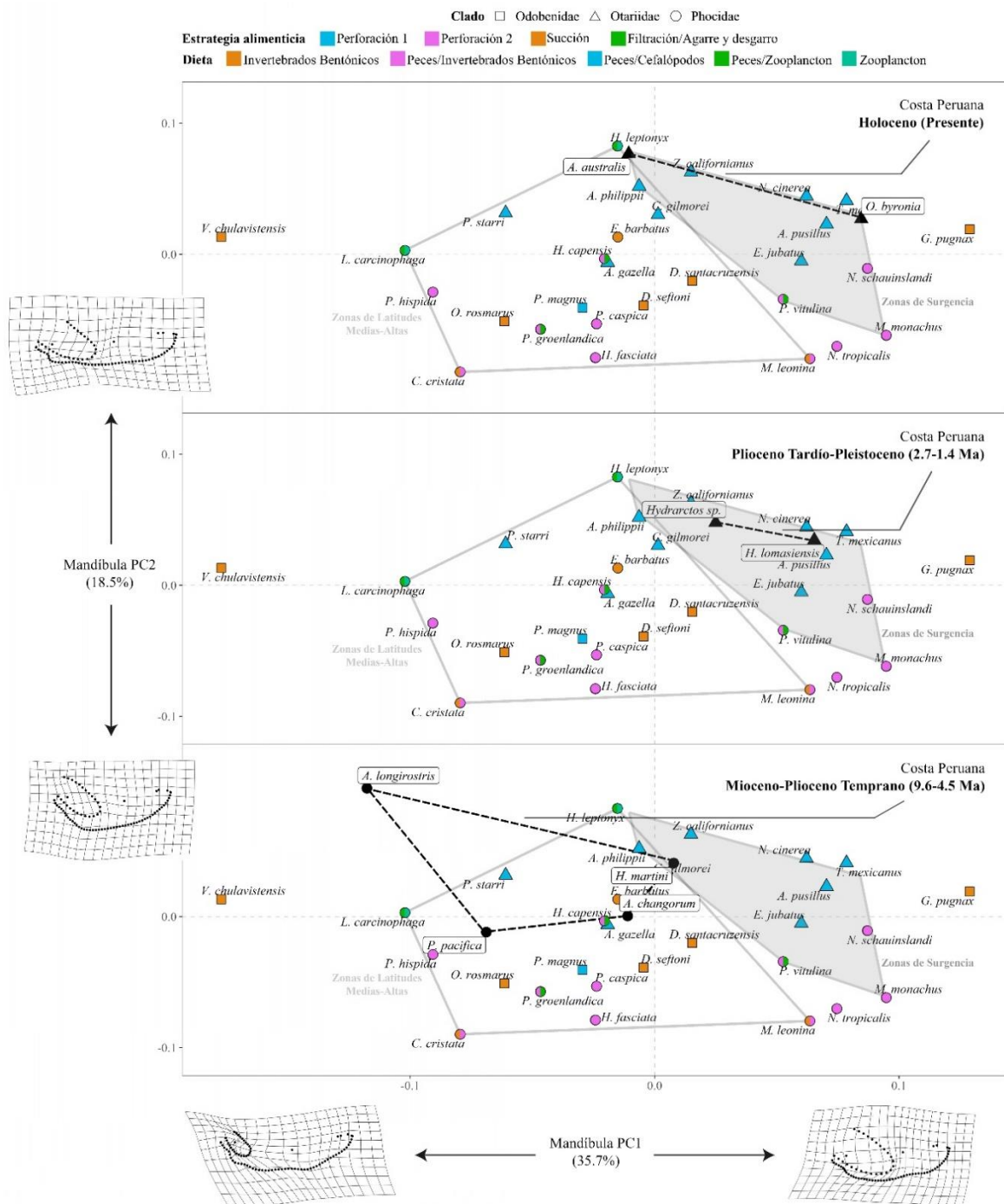


Figura 9. PCA de la vista lateral labial de la mandíbula. Los ejes X e Y representan las variaciones más importantes de la grilla de deformación de la mandíbula en vista lateral labial en el análisis. En el gráfico se observan 3 PCA correspondientes a la vista lateral labial de la mandíbula incluyendo a todas las especies analizadas, los polígonos separan a las especies actuales en zonas de surgencia y en latitudes medias-altas. Cada PCA compara todas las especies de pinnípedos con las de la costa peruana en un periodo de tiempo, el PCA de la parte inferior las compara con la comunidad peruana del Mio-Plioceno, el PCA de en medio con la del Plio-Pleistoceno y el PCA de la zona superior con la de la actualidad. El clado de cada especie fue representado por diferentes símbolos y la estrategia de alimentación y la dieta por colores. Cada especie contiene el color de la estrategia de alimentación en la primera mitad del símbolo, mientras que la segunda mitad representa la dieta.

## 5.2 Características morfométricas de cada tipo de alimentación y dieta

### A. Perforación 1

Esta estrategia de alimentación incluye a especies con dietas de peces y/o cefalópodos, se caracteriza por la morfología generalista del cráneo y mandíbula, la cual consiste principalmente en la homodoncia (45). Las especies con esta estrategia de alimentación se encuentran distribuidas en el cuadrante superior izquierdo de la vista dorsal del cráneo, correspondiente al PC1 negativo/PC2 positivo a excepción de *Ommatophoca rossii*, probablemente por su dieta molusquívora adicional (65–67). Las características más resaltantes en esta vista son los premaxilares en V, los procesos mastoideos prominentes y las órbitas oculares grandes, relacionado a la persecución y captura activa de sus presas (59,60).

En vista lateral del cráneo, las especies están distribuidas de manera uniforme en el PC2 negativo y zona intermedia del morfoespacio, nuevamente con la excepción de *Ommatophoca rossii*, que en este caso se encuentra en el extremo del cuadrante superior izquierdo correspondiente al PC1 negativo/PC2 positivo. En esta vista se puede observar

que las características de las especies presentan poca variación en cuanto a la posición del yugal y alto del cráneo, por ello su presencia en zonas intermedias del PC2.

En cuanto a la vista lateral de la mandíbula, las especies con esta estrategia de alimentación no presentan un patrón claro, sin embargo, la mayoría se encuentra ubicada dentro o muy cerca del polígono de zonas de surgencia. Esta parte del morfoespacio se caracteriza por contener especies con fosa maseterica amplia y un alveolo grande del canino lo que implica la presencia de caninos prominentes para perforar y sostener a la presa. Estas últimas características están asociadas a la contribución directa que el músculo masetero ejerce en la mordida, específicamente el masetero profundo (59,60).

#### B. Perforación 2

En esta estrategia de alimentación se incluyeron especies con dietas basadas en peces e invertebrados bentónicos y/o zooplancton. Se incluyeron especies que se catalogaron como perforadoras y moledoras, por ello se caracteriza por incluir especies con cráneos robustos. Las especies incluidas en esta estrategia se distribuyeron en el cuadrante inferior derecho de la vista dorsal del cráneo, perteneciente al PC1 positivo/PC2 negativo, a excepción de *Homiphoca capensis* y *Phoca caspica*. Se puede observar que las características morfométricas principales incluyen una posición más anterior de los nasales y hocico corto, características relacionadas a la estrategia de alimentación por trituración (42).

Revisando la vista lateral del cráneo se observa una distribución uniforme en la zona central de las variaciones del PC2, con una leve orientación al PC2 positivo. Aquí las características más relevantes incluyen el yugal levemente más alargado y en una posición de intermedia a baja.

Finalmente, en la vista lateral de la mandíbula, las especies están distribuidas en el PC2 negativo con un ángulo mandibular prominente y apófisis coronoide orientada hacia atrás. Estas estructuras están relacionadas a los músculos masetérico superficial y el temporal profundo respectivamente, este último asociado al acto de masticación (59,60).

### C. Succión

La estrategia de alimentación por succión incluye especies que se alimentan de invertebrados bentónicos de forma exclusiva y en algunos casos especies que incluyen además peces en su dieta. Las especies con esta estrategia de alimentación se distribuyen en el PC1 positivo de la vista dorsal del cráneo, con *Mirounga leonina* y *Cystophora cristata* en los extremos superiores, es decir en el PC2 positivo, ambas especies se alimentan de peces e invertebrados bentónicos. Las principales características observadas en las especies son el cráneo corto y nasales orientados hacia atrás, orbitas oculares grandes y procesos mastoides pronunciados. Estas características están relacionadas directamente a la formación de un cráneo cuadrado y robusto para generar un diferencial de presión al interior, específicamente la presencia de órbitas oculares grandes implica la posibilidad de una visión hacia arriba mientras se alimenta de moluscos del fondo marino (38).

En relación a la vista lateral, las especies se encuentran distribuidas en el PC2 negativo, a excepción de *Mirounga leonina*, la cual se encuentra casi sobrepuesta con *Phoca caspica* (alimentación por perforación 2). Aquí las principales características son el cráneo alto y línea dentaria corta, alveolo bastante grande del canino, esto se relaciona a la dentición posterior reducida o, en muchos casos, atrofiada para la especialización del cráneo, generando así un paladar liso durante la succión (58). El yugal corto y proyectado hacia arriba favorece a la fuerza ejercida para succionar su alimento del interior de los moluscos (59,60).

En cuanto a la vista lateral de mandíbula, las especies se encuentran distribuidas en la zona central de la variación del PC2, además se encuentran a lo largo de toda la variación del PC1. Esto indica una variación morfológica amplia en cuanto a la extensión de la fosa masetérica y una morfología intermedia del ángulo mandibular.

El músculo buccinador es fundamental en esta estrategia de alimentación, se utiliza para soplar y con la presión del agua arrastrar los sedimentos del fondo marino para extraer sus presas, por otro lado, los músculos de su lengua también son muy fuertes y se utilizan para

crear presión negativa en la boca, ambas características justificarían la presencia de una mandíbula robusta y además la forma del yugal (38).

#### D. Filtración y Agarre y desgarro

En esta categoría se incluyeron 2 estrategias de alimentación con morfología muy similar, la de filtración y la de agarre y desgarro. Esta categoría incluye solo 2 especies, *Hydrurga leptonyx* y *Lobodon carcinophaga*. Ambas especies se alimentan de zooplancton, sin embargo, *Hydrurga leptonyx* también se alimenta de peces, pingüinos y pequeños mamíferos (19,41). En la vista dorsal, estas especies están distribuidas en el cuadrante inferior izquierdo, perteneciente al PC1 negativo/PC2 negativo. Aquí la principal característica se centra en el largo del cráneo y los nasales.

En la vista lateral del cráneo se observan ambas especies en el PC2 positivo con un cráneo alargado y aplanado, además de un yugal alargado.

En vista lateral de la mandíbula están distribuidas en el PC2 positivo, aunque no están muy cercanas entre sí, ambas presentan una mandíbula alargada y más plana, mientras que *Hydrurga leptonyx* tiene una fosa masetérica un poco más amplia debido a la fuerza de agarre de sus presas (59,60).

### 5.3 Características morfométricas de las especies de las comunidades de pinnípedos a través del tiempo

#### A. Comunidad peruana del Mio-Plioceno

Contiene a la comunidad de focas constituida por las especies *A. longirostris*, *P. pacifica*, *H. martini* y *A. changorum*.

*Acrophoca longirostris*, generalmente se encuentra ubicada lejos del resto de especies, pero más cercana al grupo de filtradores. *A. longirostris* posee el cráneo alargado y comprimido dorso-ventralmente, además de la mandíbula y la serie dentaria larga, características muy similares a *Hydrurga leptonyx* y *Lobodon carcinophaga* en la forma y largo del cráneo.

Con relación al cráneo, *A. longirostris* está ubicada en los extremos negativos del PC1 y PC2 de la vista dorsal. Se destaca el cráneo y los nasales bastante alargados. En vista lateral se ubica en la zona positiva del PC1 y el PC2 con rostro y cráneo alargados y el yugal aplanado. En cuanto a la mandíbula, se encuentra en el extremo negativo del PC1 con la fosa masetérica pequeña, y, en el positivo del PC2 con la rama horizontal alargada. En todos los casos, *A. longirostris* se posicionaría dentro del grupo de filtradores.

Generalmente muy cercana a *Piscophoca pacifica* se encuentra a *Hadrokirus martini* (excepto en el PCA de la mandíbula), ambas poseen el cráneo característico de alimentación por perforación, además. siempre se ubican en el gráfico dentro del grupo de perforación 1 y 2; sin embargo, son muy similares y cercanas en el morfoespacio a *Homiphoca capensis*, descrita como especie filtradora pero caracterizada en perforación 2 (68). Ambas especies presentan un cráneo robusto, la fosa masetérica y los procesos mastoideos pronunciados. Adicionalmente, tenemos a *Australophoca changorum*, que, al igual que *Hadrokirus martini* y *Piscophoca pacifica*, se posiciona generalmente en el morfoespacio de perforación 1 y casi siempre muy cercana al punto medio de variaciones morfológicas en los PC.

En vista dorsal, en base al cráneo, *Hadrokirus martini* se ubica en el PC1 negativo y en el punto medio del PC2. En esta posición resaltan las crestas occipitales más pronunciadas, pero menos ensanchadas y premaxilares en forma de "V". El morfoespacio la ubica cerca a *A. changorum* y *P. pacifica*. Analizando la vista lateral, esta especie se encuentra en el PC1 positivo con crestas occipitales más resaltantes, yugal robusto y prominente, y en el PC2 positivo con un cráneo ligeramente alargado, específicamente en la zona del yugal y el premaxilar; cercana a *P. pacifica* y *Homiphoca capensis*. Finalmente, en la vista lateral de la mandíbula se ubica en el PC1 positivo, con una fosa masetérica amplia; y en el PC2 positivo con la rama horizontal alargada y recta y el proceso angular más discreto; cercana a especies de lobos marinos como *Zalophus californianus*, *A. phillippi* y *C. gilmorei*.

*Piscophoca pacifica*, analizada en la vista dorsal, se ubica en el PC1 negativo con nasales alargados y procesos mastoideos menos pronunciados; en cuanto al PC2, es ligeramente negativo y cercano a la línea media de las variaciones morfológicas con cresta occipital

menos ensanchada y premaxilares redondeados, muy cercana a *H. capensis* y *A. changorum*. Revisando la vista lateral, se ubica en el PC1 positivo con el yugal en posición central y el occipital sobresaliente; y en el PC2 positivo con el yugal y premaxilar alargados; posición cercana a *N. schauinslandi* y *H. grypus*. Finalmente, en la vista lateral de la mandíbula, se ubica en el PC1 negativo con la rama horizontal alargada y recta; y el PC2 negativo con un proceso angular notorio; cercana a *P. hispida*.

*Australophoca changorum*, desde la vista dorsal, se ubica en el PC1 negativo con el rostro largo y procesos mastoides menos pronunciados que las órbitas oculares, además de nasales alargados; y en el PC2 negativo con premaxilares redondeados, pero crestas occipitales pronunciadas y poco ensanchadas; cercana a *H. martini*, lobos marinos y *P. pacifica*. En la vista lateral, se encuentra en el PC1 ligeramente positivo con el yugal proyectado dorsalmente y la serie dentaria más recta; y PC2 positivo con el premaxilar alargado; cercana a *P. groenlandica*. Finalmente, en la vista lateral de la mandíbula, se sitúa en el PC1 negativo con proceso angular notorio al igual que la fosa masetérica; y PC2 justo en el punto medio con mandíbula un poco alargada y la rama horizontal recta; cercana *H. capensis*.

Estas especies, como comunidad, abarcan un espacio amplio en los gráficos de PCA y tiene gran similitud de distribución con las de zonas de latitudes medias-altas en el morfoespacio. En todos los casos, la comunidad del Mio-Plioceno de la costa peruana se encuentra dentro o muy cerca al polígono que contiene a las especies de zonas de latitudes medias-altas, a excepción de *A. longirostris*. Esta particularidad se atribuye a los diferentes nichos ecológicos que ocupan estas especies, *A. longirostris* como filtradora y las demás focas alimentándose por perforación 1 Y 2.

Cercana al morfoespacio de esta comunidad, en la vista lateral del cráneo, se observan a algunas de las morsas fósiles del Mioceno de Norteamérica, lo que podría sugerir ciertas similitudes en la ecología de estas especies con *A. longirostris*. Se encuentra en el mismo cuadrante que *I. downsi* y *N. mirum*, ambas morsas piscívoras. Además, esta comunidad tiene gran similitud a la de las costas sudafricanas, la Antártida y zonas tropicales. Entre las

especies que se encuentran aquí podemos ver a *H. capensis*, *H. leptonyx*, *Halichoerus grypus*, *P. groenlandicus*, *N. schauinslandi* y *P. caspica*. En la vista dorsal nuevamente se ubica cerca de *H. leptonyx* y *H. capensis* y se incorpora *Z. californianus*. Con relación a la mandíbula, se observa a *H. leptonyx*, *L. carcinophaga*, *P. starri*, *H. capensis*, *A. gazella* y *E. barbatus* cercanas a esta comunidad, en su mayoría son especies de la zona antártica. Esto podría relacionarse a la ecología de filtración de *A. longirostris* y la de *H. leptonyx* y *L. carcinophaga* en la Antártida.

Particularmente, en todos los PCA, se observó a *H. capensis*, especie de la comunidad de Sudáfrica durante el Plio-Pleistoceno, dentro del polígono de la comunidad de pinnípedos de la costa peruana durante el Mioceno. Esto se podría relacionar a la ecología de alimentación por perforación y filtración de esta especie.

En resumen, la comunidad de pinnípedos del Mio-Plioceno temprano estaría compuesta por 3 focas (*P. pacifica*, *H. martini* y *A. changorum*) que se alimentaban de peces variados (probablemente Clupeidae y Sphyraenidae) y moluscos existentes por perforación, y 1 foca (*A. longirostris*) que se alimentaba por filtración principalmente de crustáceos pequeños, posiblemente de algún tipo de zooplancton y de peces (9–11).

#### B. Comunidad peruana del Plio-Pleistoceno

Contiene a una comunidad de pinnípedos constituida por los lobos marinos *Hydrarctos lomasiensis* e *Hydrarctos sp.* y a una o dos morsas de las especies *D. santacruzensis* y/o *G. pugnax*.

*Hydrarctos lomasiensis* (holotipo) e *Hydrarctos sp.* (holotipo-MUSM 3628) se distribuyen generalmente en el morfoespacio de perforación 1. Sus características morfológicas más resaltantes relacionadas a esta estrategia de alimentación son los premaxilares en V, los procesos mastoideos prominentes, la zona occipital pronunciada y alveolo grande del canino; revisando la mandíbula, se observa claramente la amplia fosa masetérica.

*Hydrarctos sp.*, analizado desde la vista dorsal del cráneo, se ubica en el PC1 negativo con un cráneo de largo intermedio y nasales no tan alargados; y en el PC2 positivo con nasales

en forma de w y no de V, premaxilares redondeados y cresta occipital bien pronunciada; cercano a *O. byronia*, *T. mexicanus* y *E. jubatus*. En la vista lateral del cráneo se encuentra en el PC1 negativo con el yugal proyectado hacia arriba y en una posición más ventral, además de una serie dentaria recta; y PC2 negativo con yugal alargado; cercano a *Z. californianus*. Analizando la vista lateral de la mandíbula, esta especie se encuentra en el PC1 positivo con una fosa masetérica amplia y un proceso condilar bajo; y en el PC2 positivo con una mandíbula un poco recta y alargada; cercano a *A. phillippi* y *Z. californianus*.

*Hydrarctos lomasiensis*, desde la vista dorsal, se encuentra casi en la misma posición que *Hydrarctos sp.*, en el PC1 negativo con cráneo de largo intermedio y nasales no tan alargados; y en el PC2 positivo con nasales en forma de w y no de V, premaxilares en V y cresta occipital bien pronunciada; casi sobrepuesto a *A. pusillus*. En cuanto a la vista lateral, se encuentra en el PC1 negativo con una serie dentaria recta y yugal en posición más ventral; y en el PC2 negativo con el alveolo grande del colmillo y zona occipital bien destacada; cercano a *A. pusillus*, *C. ursinus* y *O. byronia*. Finalmente, en la vista lateral de la mandíbula, se ubica en el PC1 positivo con fosa masetérica amplia y proceso condilar alto; y en el PC2 positivo con mandíbula recta; se ubica cerca a *N. cinerea* y *A. pusillus*.

En todos los PCA se observa a los lobos marinos muy cercanos en el morfoespacio, es decir, entre ellos existe poca variación morfológica; sin embargo, al incluir 2 posibles morsas se amplía el polígono de esta comunidad. En todos los PCA, esta comunidad se posiciona muy cercana e incluso dentro del polígono de las especies de zonas de surgencia actuales.

Existe cierta similitud entre esta comunidad y la comunidad de la zona del oeste de Norteamérica durante el Plio-Pleistoceno. Específicamente en los PCA de la vista dorsal y lateral del cráneo se ubica cercana a *P. starri*, *E. jubatus* y *C. ursinus*, en adición, se posiciona cerca a *A. phillippii* de la zona sur actual de Chile. En el PCA de la vista lateral de la mandíbula se sitúa cerca a *T. mexicanus*, *N. cinerea*, y *Z. californianus*, lobos marinos actuales y fósiles de Australia y Norteamérica. Por otro lado, la zona oeste de Sudáfrica actual también presenta similitudes ya que contiene a *A. pusillus.*, especie que se ubica, en todos los casos, muy cercana a la comunidad. Estas asociaciones indican la semejanza entre las estrategias

de alimentación de los lobos marinos, ya que todos poseen la alimentación por perforación 1 como principal estrategia (19).

También se observa similitud con la comunidad de la zona de la Antártida hasta el sur de Chile, ya que esta zona contiene dos especies de lobos marinos, *A. australis* y *O. byronia*, y una foca, *Mirounga leonina*. En los análisis, esta última se asemeja a *D. santacruzensis* debido que ambas poseen una mandíbula robusta con una fosa masetérica amplia.

Otra comunidad a la que podría asemejarse es a la actual de la costa mexicana de la zona oeste de Norteamérica, ya que incluye a 2 lobos marinos, *Arctocephalus philippii* y *Zalophus californianus*, y 2 focas, *Phoca vitulina* y *Mirounga angustirostris*. Se asemeja más a esta zona en el PCA de la vista dorsal del cráneo y en la vista lateral de la mandíbula.

Resumiendo, en esta época existieron 2 lobos marinos del género *Hydrarctos* alimentándose por perforación de peces, entre los que podría encontrarse la anchoveta y sardina, aunque su presencia en rocas de las formaciones Pongo y Caracoles no ha sido registrada. En adición, una o dos morsas que estarían alimentándose de los mismos peces y de moluscos grandes. Moluscos con estas características registrados pertenecen al género *Mulinia* (9,11,16).

### C. Comunidades de las zonas de surgencia en la actualidad

Está compuesta por comunidades actuales que viven en zonas de afloramiento, tales como el oeste de Norteamérica, norte y sur de África.

La distribución de las especies de las zonas de surgencia en los PCA es reducida y se ubica, en la mayoría de los casos (excepto en el PCA de la vista lateral de la mandíbula), en la zona central del morfoespacio. Esto se podría explicar por la morfología generalista de las especies de lobos marinos con la cual mantienen una dieta basada en peces de gran variedad y, en mayoría, utilizan la estrategia de alimentación por perforación 1.

Los lobos marinos que habitan la costa peruana, *Arctocephalus australis* y *Otaria byronia*, se alimentan por perforación 1 principalmente de peces como la anchoveta y la sardina, por

lo tanto, poseen las características de tener el alveolo grande del canino, los procesos mastoides grandes y las crestas occipitales pronunciadas. La principal diferencia entre ambas especies radica la mandíbula, aquí se distingue *O. byronia* con la fosa masetérica mucho más amplia, lo cual estaría relacionado a la succión(50,51). Específicamente, la estrategia de alimentación por succión de *O. byronia* se puede observar en la modificación de la mandíbula que demuestra su cercanía a *G. pugnax* (una especie fósil succionadora), además de desarrollar una fosa masetérica amplia que mostraría la fuerza de succión al alimentarse de múnida (19,50,51,69).

En un estudio de Adam y Berta se menciona a *Otaria* como posible succionador, ahí resaltan el paladar más largo y hámulos pterigoideos fuertes que lo colocan junto con odobénidos (vista ventral del cráneo), esto se complementa con la información de la dieta obtenida de contenido estomacal basada principalmente en peces, calamares y múnida (*Pleuroncodes monodon*) (18,69).

Cabe resaltar que en este estudio se considera a *Eumetopias jubatus* en el grupo de alimentación por perforación 1, sin embargo tiene un estrategia de alimentación particular, succiona sus presas (peces) y luego las perfora con sus dientes por lo que muchos autores la consideran como perforadora y succionadora a la vez (70,71). Esta especie se encuentra cercana a *O. byronia* en el PCA de la vista lateral de la mandíbula.

Las especies de esta comunidad están muy cercanas entre sí en el morfoespacio, excepto en la vista lateral de la mandíbula. Esta cercanía se explicaría por sus nichos ecológicos similares. Ambas especies conviven en la misma zona debido a que se han adecuado a diferentes horarios y zonas de forrajeo, incluso entre hembras y machos de la misma especie (50,51).

Esta comunidad se distribuye de manera bastante similar a los lobos marinos del Plio-Pleistoceno de la costa peruana en el PCA de la vista dorsal del cráneo y lateral de la mandíbula, incluso un poco en el de la vista lateral del cráneo a diferencia de que, en este caso, se encuentra cercana a *C. ursinus*.

En cuanto a las diferencias entre sexos, *Otaria byronia* es la especie que más dimorfismo sexual presenta de ambas; sin embargo, al realizar el análisis de morfometría geométrica no se observó mucha variación entre machos y hembras, colocándolos siempre muy cerca en el morfoespacio, por ello se consideró como un solo promedio en las especies.

#### D. Comunidades en latitudes medio-altas

Está compuesta por comunidades actuales que viven en zonas tropicales y frías, tales como Australia, Antártida, Alaska, Europa, Rusia, Japón y Hawái. Tiene una distribución amplia en el morfoespacio, variada en grupos de especies y en estrategias de alimentación y dieta, se inclina generalmente hacia algún extremo del PC1 en todas las vistas. Las especies de estas comunidades son generalmente especialistas, es decir, evolucionaron para un tipo específico de presa y poseen poca variedad en su dieta, por ello, existe en este polígono especies con diferentes y muy variadas estrategias de alimentación. Estas comunidades se componen, en mayoría, solo de focas y en algunos casos incluye una morsa.

### 5.4 Influencia de la filogenia y estrategias de alimentación en la variación de la forma

El análisis de señal filogenética indicó una influencia moderada de la filogenia (ver Tabla 3) en la variación de la forma. En los PCA no se mapeó la filogenia debido a que se buscaba observar claramente la influencia de la estrategia de alimentación. Para obtener información sobre el efecto de la filogenia se realizó un análisis de regresión filogenética multivariada, la cual demostró que en la vista lateral del cráneo y en cierto grado en la vista dorsal del cráneo existe influencia sobre las estrategias de alimentación establecidas en este estudio (ver Tabla 4). En la vista lateral del cráneo, la estrategia alimenticia explicó un 18.6% de la variación morfológica observada ( $R^2 = 0.186$ ) y presentó un valor estadísticamente significativo ( $P = 0.016$ ). Por otro lado, en la vista dorsal del cráneo y lateral de la mandíbula no presentó significancia estadística ( $P = 0.055$  y  $P = 0.175$ , respectivamente).

Por otro lado, la influencia del tamaño del centroide (logTC) sobre la morfología no fue significativo en ninguna de las vistas analizadas ( $P > 0.39$  en todos los casos), lo que indica que la variación morfológica no está principalmente determinada por el tamaño del centroide pero sí por factores funcionales y ecológicos relacionados a la estrategia de alimentación.

Asimismo, para maximizar las diferencias de las estrategias de alimentación en cada vista de forma visual se realizó el análisis discriminante lineal, es cual demostró claramente una diferencia en todas las vistas de la mayoría de las estrategias de alimentación planteadas en este estudio (ver anexo 4).

Tabla 3. Análisis de señal filogenética. Se observa la variable  $K_{mult}$ , el valor de P y el  $\Theta$  en la vista dorsal y lateral del cráneo y en la vista lateral de la mandíbula.

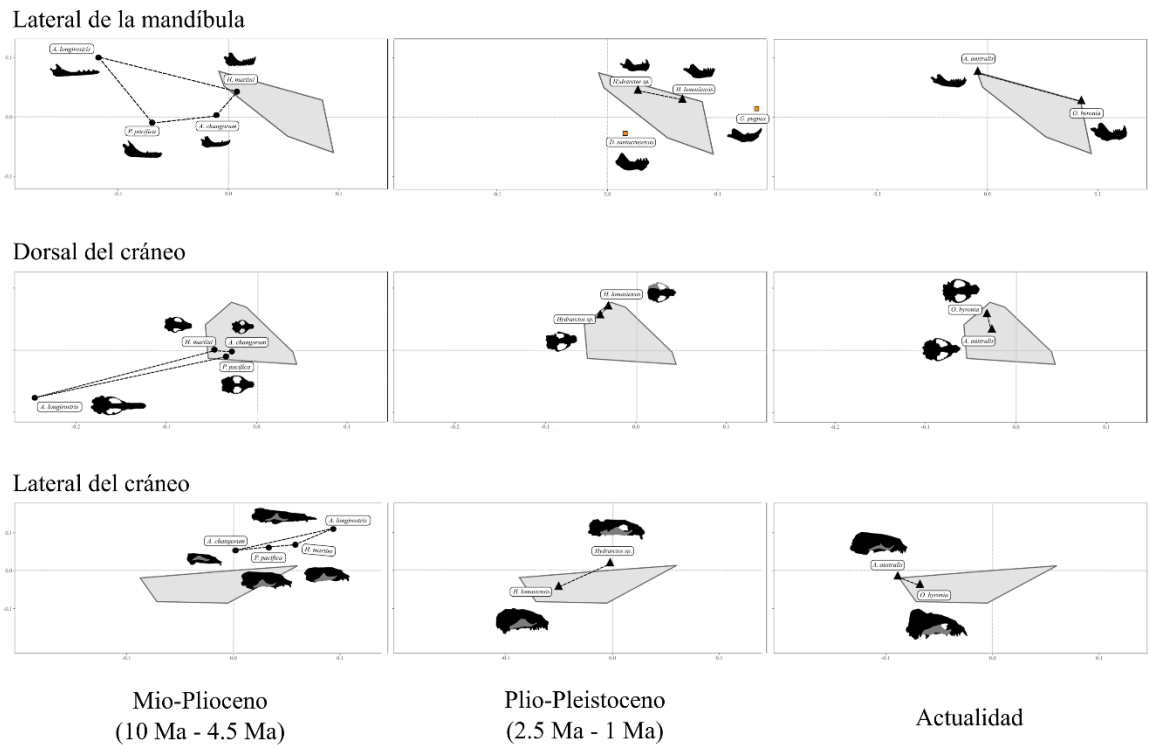
Vista	Señal Filogenética		
	$K_{mult}$	Valor P	$\Theta$ (°)
Cráneo Dorsal	0.455	< 0.001	13.6
Cráneo Lateral	0.411	< 0.001	16.6
Mandíbula Lateral	0.496	< 0.001	53.0

Tabla 4. Regresión filogenética multivariada. Se observa el R2 y el valor de P de las variables estrategias de alimentación y tamaño del centroide en la vista dorsal y lateral del cráneo y en la vista lateral de la mandíbula.

	gl	SC	CM	R2	F	Z	Valor P
<b>(a) Cráneo Dorsal</b>							
estrategia alimenticia	4	0.045	0.011	0.194	1.921	1.595	0.055
logTC	1	0.005	0.005	0.023	0.902	0.250	0.407
residuos	31	0.183	0.006	0.783			
total	36	0.233					
<b>(b) Cráneo Lateral</b>							
estrategia alimenticia	4	0.061	0.015	0.186	2.104	2.110	<b>0.016*</b>
logTC	1	0.006	0.006	0.020	0.889	0.278	0.390
residuos	36	0.259	0.007	0.795			
total	41	0.326					
<b>(c) Mandíbula Lateral</b>							
estrategia alimenticia	4	0.104	0.026	0.170	1.597	0.951	0.175
logTC	1	0.004	0.004	0.007	0.264	-1.222	0.888
residuos	31	0.507	0.016	0.823			
total	36	0.615					

## 5.5 Evolución de la ecología de alimentación de las comunidades peruanas de pinnípedos hasta zonas de afloramiento (distancias euclidianas)

El gráfico resumen (ver Figura 10) muestra claramente en el morfoespacio cómo se van acercando las comunidades de pinnípedos en el tiempo al polígono de las zonas de surgencia, se observa que la comunidad del Plio-Pleistoceno se encuentra muy cercana o incluso dentro del polígono de zonas de surgencia, esta cercanía se calculó además con las distancias euclidianas, las cuales mostraron cuantitativamente lo observado (ver Tabla 5). Aquí se observó que la comunidad peruana del Plio-Pleistoceno disminuyó la distancia al polígono de las especies de las zonas de surgencia en 3.8 veces en promedio de todas las vistas en comparación de la comunidad del Mio-Plioceno.



**Figura 10. Transición de las comunidades de pinnípedos de la costa peruana en el tiempo, en el PCA.** El polígono gris representa las especies actuales de las zonas de afloramiento en el mundo. Las siluetas representan las mandíbulas y cráneos en cada vista de cada especie de la costa peruana. Las 3 gráficas de cada vista muestran como las comunidades de pinnípedos se van acercando a las zonas de surgencia actuales. Los PCA de la izquierda representan a la comunidad del Mio-Plioceno, los del medio a la comunidad del Plio-Pleistoceno y los de la izquierda a la comunidad actual del GEMCH.

**Tabla 5. Distancias euclidianas calculadas a partir de los PCA.** Se observa las distancias euclidianas entre las comunidades peruanas de cada periodo de tiempo y el polígono de zonas de surgencia actuales.

Periodos de Costa Peruana		Dorsal	Lateral	Mandíbula	
1	Mioceno tardío-Plioceno temprano	0.090	0.133	0.094	
2	Plioceno tardío-Pleistoceno	0.037	0.027	0.024	
3	Holoceno (presente)	0.019	0.056	0.035	
Disminución en X veces la distancia del periodo 1 al 2		2.5	4.9	3.9	3.8
					<b>Promedio</b>

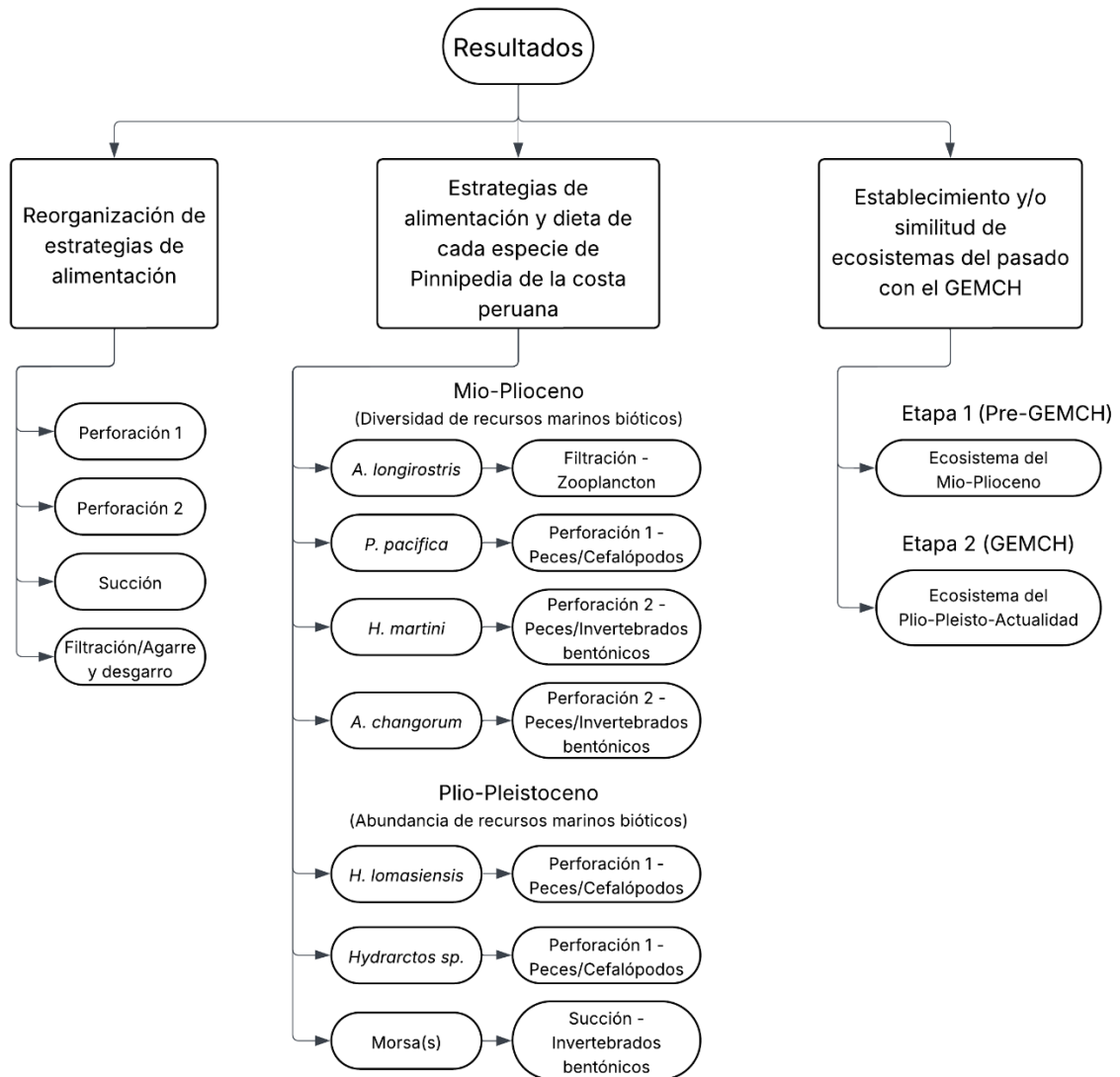


Figura 11. Diagrama de flujo de los principales resultados de esta investigación. Se muestran resumidos los principales resultados obtenidos de los objetivos planteados.

## VI. Discusión

### 6.1 Cambios en las comunidades de pinnípedos en la costa peruana

Los resultados muestran diferencias significativas en las estrategias de alimentación, principalmente en la vista lateral del cráneo (el valor p marginal es menor a 0.05). Por otro lado, en la vista dorsal del cráneo se obtuvo un p marginal de 0.055, lo cual indica que algunas estrategias de alimentación no se diferencian morfológicamente de forma evidente (ver Anexo 4.1). Estos resultados se deben a que muchas especies analizadas poseen más de una estrategia de alimentación, por ello poseen estructuras óseas asociadas a dos o más estrategias de alimentación.

El resultado más relevante fue la presencia de transiciones significativas en el morfoespacio entre comunidades del Mio-Plioceno y el Plio-Pleistoceno-Actualidad.

#### A. Etapa Mio–Plioceno

La comunidad del Mio–Plioceno, dominada por las focas *Acrophoca longirostris*, *Piscophoca pacifica*, *Hadrokirus martini* y *Australophoca changorum*, ocupa un morfoespacio más amplio en comparación con la comunidad actual. Esto sugiere una mayor diversidad de nichos ecológicos en comparación a la actualidad, posiblemente impulsada por una disponibilidad de recursos marinos bióticos también diversa en la costa peruana.

El presente estudio considera a *Hadrokirus martini* como una especie con estrategia de alimentación por perforación 2, lo cual implica una dieta basada en peces e invertebrados bentónicos. En un análisis morfológico cualitativo previo, en esta especie se reconocieron adaptaciones dentales que indican una dieta basada en moluscos duros lo cual es consistente con los resultados del presente estudio, lo cual la posiciona como un potencial depredador bentónico en la cadena trófica fósil (13,19). Además, en ese estudio se menciona la similitud de la morfología craneal, en especial de los dientes, con *H. capensis*,

lo cual se puede observar en este estudio con características como la posición más anterior de los nasales y hocico corto observados en vista dorsal del cráneo.

Por su parte, *Australophoca changorum*, con su morfología craneal robusta y tamaño pequeño, al ubicarse muy cercana en el morfoespacio a *H. martini*, podría haber explotado recursos similares (peces y moluscos) que esta especie, pero de menor tamaño en el mismo ecosistema. Esta aseveración sería apoyada por la hipótesis de partición de nicho entre estas especies, la cual habría permitido la coexistencia de ambas especies en un ecosistema diverso y competitivo (72–75).

La coexistencia de pinnípedos con hábitos alimenticios similares genera presión selectiva, favoreciendo la diversificación de nichos o la especialización (74). En el caso de las focas peruanas, esta competencia pudo haber promovido adaptaciones específicas, especialmente de *Acrophoca*, para el uso de recursos existentes y en la distribución espacial para reducir conflictos tróficos, que podría ser el caso de *A. changorum* y *H. martini*.

Los recursos marinos bióticos del Mio-Plioceno en el registro fósil registran diferentes recursos predominantes en cada localidad. Se observa en la zona del conchal un espacio basto donde abundan los moluscos y en otras localidades se hallaron en mayor cantidad fósiles de peces, demostrando así que el ambiente marino-costero peruano durante el Mio-Plioceno, caracterizado por aguas someras y costas con bahías, poseía una potencial variedad de nichos ecológicos (9). Todo lo mencionado se refleja en las diferentes y muy variadas características morfológicas de las especies de focas peruanas en esa época.

En comparación con otras comunidades, las focas peruanas del Mio-Plioceno, en vista lateral del cráneo, mostraron una distribución similar a las comunidades fósiles de la misma época del oeste de Norteamérica, mientras que en la vista dorsal del cráneo y lateral de la mandíbula se observó similitud con las comunidades de latitudes medias-altas.

En esta época, la costa oeste de Norteamérica, era muy similar en ambiente y temperatura (zonas neríticas, diversas en recursos y temperatura de aproximadamente 20 °C) a las condiciones del Pacífico sudeste (9,38,76). Existían ahí gran diversidad de morsas que habitaban el ambiente de aguas costeras (zonas neríticas), las cuales emplearon la partición de recursos con diferentes estrategias de forrajeo junto con los lobos marinos (38). Al extinguirse este hábitat ideal para las morsas, se redujo su diversidad. Este podría ser el mismo caso que con las focas en la costa peruana durante el Mioceno (37,58,77,78).

## B. Comunidades extintas y actuales del Sistema de Humboldt

### b.1 Plio – Pleistoceno

Durante el Plio-Pleistoceno, la costa peruana fue habitada por un ensamble diferente de pinnípedos, incluyendo especies como *Hydrarctos lomasiensis* e *Hydrarctos sp.*. *Hydrarctos lomasiensis* resalta por su morfología, la cual sugiere una dieta piscívora, con similitudes en la morfología craneal a los actuales lobos marinos del género *Otaria*(22). Estas especies destacan cómo las comunidades de pinnípedos evolucionaron en respuesta a cambios ambientales y competencia trófica, ya que hubo un cambio radical en el ambiente marino costero, generándose una costa más lineal; y en la temperatura siendo más fría que durante el Mioceno (12–20 °C) lo cual generó, a su vez, un cambio relevante en la presencia de los recursos marinos bióticos (1,9,20).

La comunidad peruana de pinnípedos del Plio-Pleistoceno se ubica muy cercana en el morfoespacio a zonas de surgencia actuales y junto a lobos marinos de otras especies. En cuanto a la vista mandibular, surge un interesante cambio (ampliación) en el polígono de esta comunidad debido a la inclusión de los fósiles de las morsas *Gomphotaria pugnax* y *Dusignathus santacruzensis*, que posiblemente correspondan a la especie del colmillo y fragmento de mandíbula encontrados en la Fm. Pongo. Cabe resaltar que ambas especies son consideradas succionadoras debido a la ausencia del paladar en los restos fósiles parciales del cráneo de *Dusignathus santacruzensis*, por ello no se le puede considerar que

se alimentaba por perforación a pesar de suponer una dieta principalmente piscívora (19,37,38).

Las especies del Plio-Pleistoceno de la costa peruana, al consumir recursos marinos bióticos similares, ocuparon el nicho que dejaron las focas del Mio-Plioceno al extinguirse el ambiente nerítico al que se habían adaptado (38,79). La comunidad de California tuvo un comportamiento similar, durante el Mioceno el desplazamiento de las morsas se dió por los Desmatophocidae, se deduce que esto sucedió debido a cambios ambientales y por ende de recursos marinos bióticos que promovieron la diversidad de este último grupo (1,38).

Para esta época se propone un ambiente lo suficientemente rico en recursos marinos bióticos debido a la presencia de especies piscívoras y una o dos posibles molusquívoras. Esto sugiere que esta comunidad ya contaba con un ecosistema de surgencia en ese momento.

## b.2 Actualidad

Actualmente la comunidad de pinnípedos de la costa peruana se compone de dos especies de lobos marinos, *Arctocephalus australis* y *Otaria byronia*, muy similares entre sí. Ambas se alimentan de peces de la costa peruana, principalmente de la anchoveta. Estas especies, al tener la misma estrategia de alimentación y dieta, han empleado mecanismos de segregación para coexistir. *A. australis* posee zonas de forrajeo más alejados de la costa que *O. byronia*, además utilizan diferentes momentos del día para alimentarse (51).

En un estudio reciente se demostró que los lobos marinos más grandes poseen mayor fuerza de mordida y por ende consumen presas más grandes y cerca de la costa, a diferencia de los más pequeños que gastan más energía buscando alimento más lejos (80). Esto se puede contrastar en la Tabla 1 donde se observa un tamaño mucho mayor en *Otaria* que en *A. australis*.

## 6.2 Implicancias de las estrategias de alimentación con relación a los recursos marinos bióticos de la costa peruana en el tiempo

Los resultados sugieren que las comunidades de pinnípedos en la costa peruana han sido sensibles a cambios en la disponibilidad de recursos marinos bióticos y productividad marina entre el Mio-Plioceno y el Plio-Pleistoceno. Las transiciones desde comunidades dominadas por focas filtradoras, perforadoras y moledoras en el Mio-Plioceno a los lobos marinos perforadores y la o las morsas succionadoras hasta llegar a lobos marinos especializados en perforación y succión en la actualidad muestran el gran cambio ecológico en 2 etapas principales hasta la consolidación de la Corriente de Humboldt actual como un ecosistema altamente productivo (25,26,81).

Según los resultados, se observa diferencias entre el ecosistema peruano del Mio-Plioceno y el del Plio-Pleistoceno, siendo este último muy similar o incluso equivalente al GEMCH actual. Esto implica un cambio notable en los recursos marino-costeros.

Durante el Mio-Plioceno predominaron los peces de los clados Clupeidae y Sphyraenidae de los cuales se habrían alimentado *P. pacifica*, *H. martini* y *A. changorum*, especies que se alimentan por perforación 1 (dieta de peces/cefalópodos) (9,11). Por su parte, los invertebrados bentónicos eran un recurso abundante y diverso en esta época, se evidencian zonas extensas en Sacaco cubiertas por estos fósiles, *H. martini* y *A. changorum* dispondrían de una dieta rica en este recurso debido a su estrategia de alimentación por perforación 2 (peces/invertebrados bentónicos) (9,11). Finalmente, la presencia de grandes y diversos cetáceos establecería como un recurso bastante abundante y disponible al zooplancton del cual *A. longistris* aprovecharía como su fuente de alimento, esto debido a su alimentación por filtración (dieta de zooplancton) (9,11).

Por lo tanto, durante el Mio-Plioceno se evidencia que existió mayor diversidad de recursos marinos bióticos (peces, moluscos y zooplancton) de los que las focas pudieron alimentarse y especializarse de acuerdo a su estructura y tamaño (11,16).

Cabe resaltar que la ecología de alimentación por succión existía durante el Mio-Plioceno, pero no era cubierto por pinnípedos, sino por el delfín-morsa *Odobenocetops* que al extinguirse fue ocupado por la morsa del Plio-Pleistoceno. En los sedimentos de esta época se identificaron los moluscos bivalvos posiblemente del género *Mulinia* o *Cryptomya* de gran tamaño y en gran cantidad, los que serían pilares importantes en la dieta de la morsa (11,16).

Durante el Plio-Pleistoceno los peces del género de la sardina (*Sardinops* - Clupeidae) posiblemente se volvieron más abundantes (9); sumando a esto, los moluscos bivalvos también cambiaron en tamaño y diversidad (16), posiblemente siendo explotados por las morsas. Finalmente, en la actualidad existe en el GEMCH una ecología muy similar a la época anterior pero solo cubierta por 2 lobos marinos especializados en alimentación por peces como la anchoveta y de múnida por *Otaria*, ocupando el nicho de ecología de succión (18,50,69).

La coexistencia de diferentes estrategias de alimentación en comunidades fósiles muestra la capacidad de los pinnípedos para adaptarse a diversos nichos ecológicos, asegurando su éxito en entornos marinos variables (82). Esta plasticidad ecológica puede proporcionar claves para entender cómo los pinnípedos modernos podrían responder a las presiones actuales, como la sobrepesca, reducción de territorio y el cambio climático.

Además, la comparación entre comunidades fósiles del Plio-Pleistoceno y actuales revela que los ecosistemas de surgencia han mantenido una estructura funcional similar (alimentación por perforación con dieta piscívora y molusquívora) a lo largo de millones de años, lo que resalta su resiliencia e importancia para la biodiversidad y la estructura trófica marina. Estos hallazgos tienen implicaciones significativas para la conservación de los ecosistemas marinos modernos, ya que destacan la necesidad de proteger no solo las especies individuales, sino también las dinámicas y estructuras comunitarias que sustentan su diversidad (50).

### 6.3 Limitaciones del estudio.

Cabe resaltar que en el estudio actual solo se toman en cuenta la posición de los alveolos y forma de la línea dentaria pero no la morfología dentaria. Además, la vista ventral podría brindar información importante en la ecología de alimentación, principalmente en las zonas del paladar y espacios entre dientes(18,42,45). Originalmente el estudio incluía la vista ventral del cráneo, sin embargo, los resultados eran incoherentes por lo que se sugiere un cambio sustancial en el set de landmarks en esa vista.

No se lograron comparar las comunidades fósiles de surgencia completas debido a los fósiles parcialmente conservados o inexistente del cráneo y mandíbula, en el presente estudio se tomaron en cuenta fósiles completos de estas estructuras y con casi nula compresión tafonómica.

Es necesario agregar información de fósiles de pinnípedos de Chile pertenecientes a zonas actuales del GEMCH, además de especies del norte del Perú y sur-centro de Chile ya que, según un estudio reciente, existen especies fósiles de Phocidae que corresponden a estas zonas que convivieron con lobos marinos durante el Plioceno tardío y Pleistoceno, lo que indicaría que el clado Phocidae no se extinguió durante el Mio-Plioceno y solo se restringió a zonas más cálidas(83). Adicionalmente, sería necesario agregar especies de Otariidae pertenecientes a zonas cálidas para comparar si la restricción de este clado a zonas intermedias de variación en el morfoespacio se debe principalmente a que pertenecen a zonas de surgencia o si está influenciada por la filogenia.

Por otro lado, es necesario contar con mayor cantidad de especímenes machos y hembras de la mayoría de especies para las comparaciones intraespecie, en este caso no fueron suficientes, en consecuencia, los resultados de esta comparación no se mostraron al no ser relevantes.

## VII. Conclusiones

*H. martini* y *A. changorum* poseen la estrategia de alimentación por perforación 2, lo cual implica dietas basadas principalmente en peces y moluscos. Peces del grupo de los Clupidae y moluscos de diferente tamaño se encontraban en la costa peruana de forma abundante. Además, debido al tamaño corporal notablemente diferente entre estas especies, con *A. changorum* como foca más pequeña (ver Tabla 1), la diferencia entre ambas se centraría en las técnicas utilizadas para el forrajeo (84,85).

Por su lado, *A. longirostris* estaría cumpliendo un rol ecosistémico diferente, esta especie usaría la estrategia de alimentación por filtración, actualmente solo existen cetáceos de los géneros *Balaenoptera*, *Megaptera* y *Eubalaena* alimentándose de este recurso en el norte de la costa peruana. Probablemente se alimentaba tanto de los peces más abundantes de ese momento como de copépodos o alguna especie de zooplancton pequeño (9,11,86).

En el Plio-Pleistoceno los lobos marinos del género *Hydrarctos* podrían alimentarse principalmente de peces (*Sardinops* y *Engraulis*, que incluyen a las actuales anchoveta y sardina), mientras que la posible o posibles morsas estarían alimentándose de moluscos (*Mulinia*) y de peces. En esta época se incluye la estrategia de succión por parte de la morsa a la vez que se pierde la de filtración en la comunidad.

Actualmente solo existen 2 pinnípedos, los cuales son muy similares en morfología, excepto en la vista de mandíbula. Se sabe que *O. byronia* se alimenta de anchoveta y otros peces, sin embargo, en la actualidad hay estudios tróficos en Punta San Juan que demuestran que se alimenta principalmente de múnida, lo que significa que ha evolucionado a una estrategia de alimentación por succión (19,50,51,69).

Según el estudio realizado se llega a la conclusión de que las especies de focas durante el Mioceno se alimentaron de peces por perforación, mientras que *Acrophoca longirostris*, además, consumió algún tipo de zooplancton abundante de la costa peruana por filtración. Por otro lado, la comunidad del Plio-Pleistoceno se alimentó de peces por perforación y la

morsa se alimentó de moluscos y peces por perforación y succión. Actualmente los dos lobos marinos se alimentan de peces como la anchoveta, mientras que *Otaria byronia* adicionalmente se alimenta de múnida.

Con estos resultados se demuestra que desde la aparición de la comunidad de pinnípedos durante el Plio-Pleistoceno ya se había establecido el GEMCH en la costa peruana, mostrando así 2 etapas principales de la consolidación de este sistema, la del Mio-Plioceno, con la comunidad de focas y la del Plio-Pleisto-Actualidad.

## VIII. Bibliografía

1. Berta A, Churchill M, Boessenecker RW. The Origin and Evolutionary Biology of Pinnipeds: Seals, Sea Lions, and Walruses. *Annu Rev Earth Planet Sci.* 2018;46(1):203–28.
2. Berta A. Pinnipedia, Overview. In 2007. p. 2376–84.
3. Park T, Burin G, Lazo-Cancino D, Rees JPG, Rule JP, Slater GJ, et al. Charting the course of pinniped evolution: Insights from molecular phylogeny and fossil record integration. *Evolution (N Y)*. 2024 Jul 1;78(7):1212–26.
4. Randau M, Sanfelice D, Goswami A. Shifts in cranial integration associated with ecological specialization in pinnipeds (Mammalia, Carnivora). *R Soc Open Sci.* 2019;6(3).
5. Rule JP, Adams JW, Fitzgerald EMG. Colonization of the ancient southern oceans by small-sized Phocidae: new evidence from Australia. *Zool J Linn Soc.* 2020;XX:1–21.
6. Jones KE, Ruff CB, Goswami A. Morphology and biomechanics of the pinniped jaw: Mandibular evolution without mastication. *Anatomical Record.* 2013;296(7):1049–63.
7. Muizon C de. Les Vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou).

8. Muizon C de. Les vertébrés fossiles de la Formation Pisco (Pérou) Première partie : Deux nouveaux Monachinae (Phocidae, Mammalia) du Pliocène de Sud-Sacaco. 22nd ed. Travaux de l'Institut Français d'Etudes Andines; 1981.
9. Ochoa D, Salas Gismondi R, De Vries 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 [Internet]. International Journal of Earth Sciences. Springer Berlin Heidelberg; 2021. Available from: <https://doi.org/10.1007/s00531-021-02003-1>
10. Ochoa D, DeVries TJ, Quispe K, Barbosa-Espitia A, Salas-Gismondi R, Foster DA, et al. Age and provenance of the Mio-Pleistocene sediments from the Sacaco area, Peruvian continental margin. *J South Am Earth Sci.* 2022;116(March).
11. Muizon C, DeVries T. Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). *Geologische Rundschau.* 1985;74:547–63.
12. Dewaele L, de Muizon C. A new monachine seal (Monachinae, Phocidae, Mammalia) from the Miocene of Cerro La Bruja (Ica department, Peru). *Geodiversitas.* 2024;46(3):31–100.
13. Amson E, De Muizon C. A new durophagous phocid (Mammalia: Carnivora) from the late Neogene of Peru and considerations on monachine seals phylogeny. *J Syst Palaeontol.* 2014;12(5):523–48.
14. Valenzuela-Toro AM, Pyenson ND, Gutstein CS, Suárez ME. 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.
15. DEMÉRÉ T, BERTA A, ADAM P. Chapter 3: Pinnipedimorph Evolutionary Biogeography. *Bull Am Mus Nat Hist.* 2003;279:32–76.
16. DeVries T. Lithostratigraphy and Biostratigraphy of Pliocene and Pleistocene Marine Deposits and Age of the highest Marine Terrace from the Sacaco Basin and its

- Environ (southern Peru). *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*. 2020;114:20–48.
17. Kienle SS, Berta A. THE EVOLUTION OF FEEDING STRATEGIES IN PHOCID SEALS (PINNIPEDIA, PHOCIDAE) SARAH. *J Vertebr Paleontol* [Internet]. 2019;38(6):1–13. Available from: <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1559172>
  18. Adam PJ, Berta A. Evolution of prey capture strategies and diet in the Pinnipedimorpha (Mammalia, Carnivora). *Oryctos*. 2002;4(January 2002):83–107.
  19. Berta A, Lanzetti A. Feeding in marine mammals: An integration of evolution and ecology through time. *Palaeontologia Electronica*. 2020;23(2):1–42.
  20. Churchill M, Boessenecker RW, Clementz MT. Colonization of the Southern Hemisphere by fur seals and sea lions (Carnivora: Otariidae) revealed by combined evidence phylogenetic and Bayesian biogeographical analysis. *Zool J Linn Soc*. 2014;172(1):200–25.
  21. DeVries TJ. 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.
  22. Rafael Martin Varas Malca. "Caracterización sistemática y biogeografía de la comunidad de lobos marinos (Carnivora, Otariidae) del Neógeno tardío - Cuaternario de la cuenca Pisco este (Arequipa) y su relación con el sistema biótico de Humboldt. Universidad Peruana Cayetano Heredia; 2021.
  23. Muizon C De. *Arctocephalus* (*Hydrarctos*) *lomasensis*, subgen, nov. et nov. sp., un nouvel Otariidae du Mio-Pliocene de Sacaco (Perou). *Bull Inst Fr Et And*. 1978;VII:169–88.
  24. Chaigneau A, Dominguez N, Eldin G, Vasquez L, Flores R, Grados C, et al. Near-coastal circulation in the Northern Humboldt Current System from shipboard ADCP data. *J Geophys Res Oceans*. 2013;118(10):5251–66.

25. 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.
26. Espinoza P. Trophic dynamics in the northern Humboldt Current system: insights from stable isotopes and stomach contents. 2014;159.
27. Thiel M, Macaya E, Acuña E, Arntz W, Bastias H, Brokordt K, et al. The Humboldt Current System of Northern and Central Chile. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review.* 2007;45(June):195–344.
28. Gutiérrez M, Gerlotto F. ALTERNANCIA DE LA DISTRIBUCIÓN DE SARDINA Y ANCHOVETA EN PERÚ: ¿EFECTO DEL AMBIENTE, CAMBIOS COMPORTAMENTALES, O UNA ERRÓNEA INTERPRETACIÓN DE LOS DATOS? *Inf Inst Mar Perú.* 2016;43.
29. Species FAO, Guide I, Jefferson, T A ; Leatherwood, S. ; Webber M a. *Fao Species Identification Guide Marine Mammals of the World* [Internet]. Vol. 13, Group. 1993. 326–339 p. Available from: <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/009/t0725e/t0725e12.pdf>
30. Kämpf J, Chapman P. *Upwelling Systems of the World.* Upwelling Systems of the World. 2016.
31. Hazen EL, Abrahms B, Brodie S, Carroll G, Jacox MG, Savoca MS, et al. Marine top predators as climate and ecosystem sentinels. *Front Ecol Environ.* 2019;17(10):565–74.
32. Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Worm B. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends Ecol Evol.* 2008;23(4):202–10.
33. Alava JJ. *Tropical Pinnipeds: Bio-Ecology, Threats and Conservation.* Canada: CRC Press; 2017.
34. Tucker MA, Rogers TL. Examining predator – prey body size, trophic level and body mass across marine and terrestrial mammals. *Proceedings of Royal Society.* 2014;281(20142103).

35. Kelley NP, Motani R, Kelley NP. Trophic convergence drives morphological convergence in marine tetrapods. 2015;2–6.
36. Nyakatura K, Bininda-Emonds ORP. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): A new species-level supertree complete with divergence time estimates. BMC Biol [Internet]. 2012 Feb 27 [cited 2025 Jul 24];10. Available from: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22369503/>
37. Boessenecker RW. A new marine vertebrate assemblage from the Late Neogene Purisima formation in central California, part II: Pinnipeds and Cetaceans. Geodiversitas. 2013;35(4):815–940.
38. Rachman T. The Atlantic Walrus Multidisciplinary Insights into Human-Animal Interactions. Angewandte Chemie International Edition, 6(11), 951–952. 2021. 10–27 p.
39. Boessenecker RW. A NEW MARINE VERTEBRATE ASSEMBLAGE FROM THE LATE NEOGENE PURISIMA FORMATION IN CENTRAL CALIFORNIA, PART I: FOSSIL SHARKS, BONY FISH, BIRDS, AND IMPLICATIONS FOR THE AGE OF THE PURISIMA FORMATION WEST OF THE SAN GREGORIO FAULT. Vol. 8, Journal of Vertebrate Paleontology. 2011.
40. Miyazaki S, Horikawa H, Kohno N, Hirota K. Summary of the fossil record of pinnipeds of Japan, and comparisons with that from the eastern North Pacific. The Island Arc. 1994;3:361–72.
41. Hocking DP, Evans AR, Fitzgerald EMG. Leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) use suction and filter feeding when hunting small prey underwater. Polar Biol. 2013;36(2):211–22.
42. Jones KE, Goswami A. Morphometric analysis of cranial morphology in pinnipeds (Mammalia, Carnivora): Convergence, ecology, ontogeny, and dimorphism.

- Carnivoran Evolution: New Views on Phylogeny, Form, and Function. 2013. 342–373 p.
43. Jones KE, Goswami A. Quantitative analysis of the influences of phylogeny and ecology on phocid and otariid pinniped (Mammalia; Carnivora) cranial morphology. *J Zool*. 2010;280(3):297–308.
  44. Hernández-Romero PC, Guerrero JA, Valdespino C. Morphological variability of the cranium of *Lontra longicaudis* (Carnivora: Mustelidae): A morphometric and geographic analysis. *Zool Stud* [Internet]. 2015;54(1). Available from: <http://dx.doi.org/10.1186/s40555-015-0127-6>
  45. Churchill M, Clementz MT. Functional Implications of Variation in Tooth Spacing and Crown Size in Pinnipedimorpha (Mammalia: Carnivora). *Anat Rec* [Internet]. 2015 May 1 [cited 2025 Jan 19];298(5):878–902. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ar.23082>
  46. Dean CA, James FR, Dennis ES. A field comes of age : geometric morphometrics in the 21 st century Geometric morphometrics and the “ Procrustes paradigm .” 2013;24(July):7–14.
  47. Hallgrímsson B, Percival CJ, Green R, Young NM. Morphometrics, 3D Imaging, and Craniofacial Development. *Curr Top Dev Biol*. 2017;115.
  48. Meloro C. Feeding habits of Plio-Pleistocene large carnivores as revealed by the mandibular geometry. *J Vertebr Paleontol*. 2011;31(2):428–46.
  49. Ochoa D, Carré M, Montenegro JF, DeVries TJ, Caballero-Rodríguez D, Rodríguez-Reyes O, et al. Late Miocene greening of the Peruvian Desert. *Commun Earth Environ*. 2025 Dec 1;6(1).
  50. Cárdenas-Alayza S, Adkesson MJ, Gutiérrez D, Demarcq H, Tremblay Y. Strategies for segregation during foraging in sympatric otariids of the Peruvian upwelling Humboldt

- Current System. *Mar Ecol Prog Ser* [Internet]. 2022;702:153–70. Available from: <http://dx.doi.org/10.3354/meps14203>
51. Cárdenas-Alayza S, Torres DA, Gutiérrez D, Tremblay Y. Resource partitioning as a mechanism for trophic segregation in sympatric otariids from the productive upwelling Peruvian Humboldt Current System. *Austral Ecol.* 2022 Jun 1;47(4):775–90.
  52. Rule JP, Hocking DP, Fitzgerald EMG. Pliocene monachine seal (Pinnipedia: Phocidae) from Australia constrains timing of pinniped turnover in the Southern Hemisphere. *J Vertebr Paleontol.* 2019 Nov 2;39(6).
  53. Churchill M, Clementz MT, Kohno N. Predictive equations for the estimation of body size in seals and sea lions (Carnivora: Pinnipedia). *J Anat* [Internet]. 2014 Aug 1 [cited 2025 Apr 24];225(2):232–45. Available from: [/doi/pdf/10.1111/joa.12199](https://doi/pdf/10.1111/joa.12199)
  54. Churchill M, Clementz MT, Kohno N. Cope’s rule and the evolution of body size in Pinnipedimorpha (Mammalia: Carnivora). *Evolution (N Y).* 2015;69(1):201–15.
  55. King JE. *Seals of the World*. London: British Museum (Natural History) [Internet]. 1983 [cited 2025 Apr 24];18(3):176–176. Available from: [https://www.researchgate.net/publication/274044294\\_Seals\\_of\\_the\\_World\\_2nd\\_edition\\_Judith\\_E\\_King\\_Oxford\\_University\\_Press\\_and\\_British\\_Museum\\_Natural\\_History\\_1983\\_1250](https://www.researchgate.net/publication/274044294_Seals_of_the_World_2nd_edition_Judith_E_King_Oxford_University_Press_and_British_Museum_Natural_History_1983_1250)
  56. McIntyre T. Walrus. *Odobenus rosmarus*. *Natl Geogr Mag* [Internet]. 2010 Nov 11 [cited 2025 Apr 21]; Available from: <http://animals.nationalgeographic.com/animals/mammals/walrus/>
  57. R TADEM, Diego S. A Reevaluation of *Proneotherium Repenningi* from the Miocene Astoria Formation of Oregon and Its Position as a Basal Odobenid ( Pinnipedia : Mammalia ) Author ( s ): Thomas A . Deméré and Annalisa Berta Published by : The Society of Vertebrate Paleontology. 2009;21(2):279–310.

58. Magallanes I, Parham JF, Santos GP, Velez-Juarbe J. A new tuskless walrus from the Miocene of Orange County, California, with comments on the diversity and taxonomy of odobenids. *PeerJ*. 2018;2018(10):1–52.
59. Kienle SS, Cuthbertson RD, Reidenberg JS. Comparative examination of pinniped craniofacial musculature and its role in aquatic feeding. *J Anat* [Internet]. 2022 Feb 1 [cited 2025 Jan 19];240(2):226–52. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/joa.13557>
60. Ito K, Kubo MO, Kodera R, Takeda S ichiro, Endo H. Quantitative assessment of masticatory muscles based on skull muscle attachment areas in Carnivora. *Anat Rec* [Internet]. 2024 [cited 2025 Jan 19]; Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ar.25599>
61. Rohlf FJ. *TpsDig Ver. 2.32*. Stony Brook Morphometrics. 2019.
62. Rohlf FJ. *TpsUtil Ver. 32*. Stony Brook Morphometrics. 2019.
63. Bookstein FL. The Relation Between Geometric Morphometrics and Functional Morphology , as Explored by Procrustes Interpretation of Individual Shape Measures Pertinent to Function. 2015;327(October 2014):314–27.
64. Jones KE, Ruff CB, Goswami A. Morphology and Biomechanics of the Pinniped Jaw: Mandibular Evolution Without Mastication. *Anat Rec* [Internet]. 2013 Jul 1 [cited 2025 Jan 19];296(7):1049–63. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ar.22710>
65. Martino CCD, Daneri GA, Varela EA. Morphometrics of two specimens of Ross Seal, *Ommatophoca rossi*, housed at the Mammals collection of the Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia.” *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*. 2012;14(1):135–41.
66. Blix AS, Nordøy ES. Ross seal (*Ommatophoca rossii*) annual distribution, diving behaviour, breeding and moulting, off Queen Maud Land, Antarctica. *Polar Biol*

- [Internet]. 2007 Oct 14 [cited 2025 Apr 20];30(11):1449–58. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00300-007-0306-y>
67. Wege M, Bornemann H, Blix AS, Nordøy ES, Biddle L, Bester MN. Distribution and Habitat Suitability of Ross Seals in a Warming Ocean. *Front Mar Sci* [Internet]. 2021 May 13 [cited 2025 Apr 6];8:659430. Available from: [www.frontiersin.org](http://www.frontiersin.org)
  68. Govender R. Preliminary phylogenetics and biogeographic history of the Pliocene seal, *Homiphoca capensis* from Langebaanweg, South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa*. 2015;70(1):25–39.
  69. Carlos B. Zavalaga, Rosana Paredes, Milena Arias-Schreiber. Dieta del lobo fino (*Arctocephalus australis*) y del lobo chusco (*Otaria byronia*) en la costa sur del Perú en febrero de 1998. 1998.
  70. Yuge R. Cranial ontogeny in Steller sea lions: Relationships between cranial morphology and suction feeding. 2024;1–15.
  71. Marshall CD, Rosen DAS, Trites AW. Feeding kinematics and performance of basal otariid pinnipeds, Steller sea lions and northern fur seals: Implications for the evolution of mammalian feeding. *Journal of Experimental Biology* [Internet]. 2015 Oct 1 [cited 2025 Jan 19];218(20):3229–40. Available from: <https://dx.doi.org/10.1242/jeb.126573>
  72. Franco-Trecu V, Botta S, de Lima RC, Negrete J, Naya DE. Testing the niche variation hypothesis in pinnipeds. *Mamm Rev* [Internet]. 2022 Oct 1 [cited 2025 Jan 26];52(4):497–506. Available from: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/mam.12297>
  73. Afkhami ME, Gravel D, Livingstone SW, Wiens JJ. Niche breadth: Causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *Quarterly Review of Biology* [Internet]. 2020 Sep 1 [cited 2025 Jan 26];95(3):179–214. Available from: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/710388>

74. Salton M, Raoult V, Jonsen I, Harcourt R. Niche partitioning and individual specialisation in resources and space use of sympatric fur seals at their range margin. *Oecologia* 2024 204:4 [Internet]. 2024 Apr 3 [cited 2025 Jan 26];204(4):815–32. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00442-024-05537-8>
75. Valenzuela-Toro AM, Pyenson ND, Costa DP, Clementz M, Koch PL. Stable isotope evidence for resource partitioning in extinct marine carnivores. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 2024 Sep 1;649:112302.
76. Lariviere JP, Ravelo AC, Crimmins A, Dekens PS, Ford HL, Lyle M, et al. Late Miocene decoupling of oceanic warmth and atmospheric carbon dioxide forcing. *Nature*. 2012 Jun 7;486(7401):97–100.
77. Boessenecker RW. A new Early Pliocene record of the toothless walrus *Valenictus* (Carnivora, Odobenidae) from the Purisima Formation of Northern California. *PaleoBios*. 2017;34(April).
78. Pimiento C, Griffin JN, Clements CF, Silvestro D, Varela S, Uhen MD, et al. The Pliocene marine megafauna extinction and its impact on functional diversity. *Nat Ecol Evol*. 2017;1(8):1100–6.
79. Boessenecker RW, Churchill M. The last of the desmatophocid seals: A new species of *Allodesmus* from the upper Miocene of Washington, USA, and a revision of the taxonomy of Desmatophocidae. *Zool J Linn Soc*. 2018;184(1):211–35.
80. Valenzuela-Toro AM, Mehta R, Pyenson ND, Costa DP, Koch PL. Feeding morphology and body size shape resource partitioning in an eared seal community. *Biol Lett* [Internet]. 2023 Mar 8 [cited 2025 Jan 20];19(3). Available from: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsbl.2022.0534>
81. Collareta A, Lambert O, Marx FG, de Muizon C, Varas-Malca R, Landini W, et al. Vertebrate palaeoecology of the pisco formation (Miocene, peru): Glimpses into the ancient humboldt current ecosystem. *J Mar Sci Eng*. 2021;9(11).

82. Kienle SS, Berta A. The better to eat you with: The comparative feeding morphology of phocid seals (Pinnipedia, Phocidae). *J Anat.* 2016;228(3):396–413.
83. Benites-Palomino A, Valenzuela-Toro AM, Figueroa-Bravo C, Varas-Malca RM, Nielsen SN, Gutstein CS, et al. A new marine mammal assemblage from central Chile reveals the Pliocene survival of true seals in South America. *Hist Biol.* 2022;34(11):2205–17.
84. Valenzuela-Toro AM, Mehta R, Pyenson ND, Costa DP, Koch PL. Feeding morphology and body size shape resource partitioning in an eared seal community. *Biol Lett* [Internet]. 2023 Mar 8 [cited 2025 Mar 31];19(3). Available from: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsbl.2022.0534>
85. Valenzuela-Toro AM. THE FORAGING ECOLOGY AND ECOMORPHOLOGY OF EXTANT AND EXTINCT PINNIPEDS. *Behavioral Biases and Group Decision* [Internet]. 2022;1920–2020. Available from: <https://escholarship.org/uc/item/0jx2107r>
86. Marx FG, Collareta A, Gioncada A, Post K, Lambert O, Bonaccorsi E, et al. How whales used to filter: exceptionally preserved baleen in a Miocene cetotheriid. *J Anat.* 2017 Aug 1;231(2):212–20.

## Anexos

### Anexo 1. Especímenes utilizados en el estudio

#### 1.1 Vista dorsal del cráneo

	Especie	Clado	Código especimen	Fósil o actual	Sexo	# Esp
Alaska presente	<i>Erignathus barbatus</i>	Phocidae	CNHM 81503	Actual	Unidentified	1
	<i>Erignathus barbatus</i>	Phocidae	MNHN 2169	Actual	Unidentified	2
	<i>Erignathus barbatus</i>	Phocidae	NMNS	Actual	Unidentified	3
	<i>Histiophoca fasciata</i>	Phocidae	USNM 16484	Actual	Female	1
	<i>Histiophoca fasciata</i>	Phocidae	USNM 399449	Actual	Unidentified	2
	<i>Odobenus rosmarus</i>	Odobenidae	MNHN	Actual	Male	1
	<i>Odobenus rosmarus</i>	Odobenidae	CNHM 5505	Actual	Male	2

	<i>Odobenus rosmarus</i>	Odobenidae	CNHM 26889	Actual	Male	3
	<i>Phoca vitulina</i>	Phocidae	MNHN 2110	Actual	Unidentified	1
	<i>Pusa hispida</i>	Phocidae	USNM 230859	Actual	Female	1
	<i>Pusa hispida</i>	Phocidae	MNHN 2168	Actual	Unidentified	2
Costa oeste de Norteamérica	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 1519	Actual	Unidentified	1
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 1518	Actual	Unidentified	2
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN CM012	Actual	Unidentified	3
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 2109	Actual	Unidentified	4
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 2990	Actual	Male	5
	<i>Callorhinus ursinus</i>	Otaridae	CNHM 1546	Fósil	Male	1
	<i>Eumetopias jubatus</i>	Otaridae	LACM 616	Actual	Male	1
	<i>Phoca vitulina</i>	Phocidae	CNHM 81507	Actual	Unidentified	2
	<i>Thalassoleon mexicanus</i>	Otaridae	IGM 5317	Fósil	Male	1
	<i>Valenictus</i>	Odobenidae	UCMP 137426	Fósil	Unidentified	1
	<i>Zalophus californianus</i>	Otaridae	USNM 21735	Actual	Female	1
	<i>Zalophus californianus</i>	Otaridae	FMNH 60357	Actual	Male	2
<i>Zalophus californianus</i>	Otaridae	FMNH 98227	Actual	Female	3	
Costa oeste de Sudamérica	<i>Acrophoca longirostris</i>	Phocidae	MUSM 2247	Fósil	Unidentified	1
	<i>Arctocephalus australis</i>	Otaridae	MNHN 604	Actual	Unidentified	1
	<i>Arctocephalus australis</i>	Otaridae	MNHN 1525	Actual	Male	2
	<i>Hydrarctos sp.</i>	Otaridae	MUSM 3628	Fósil	Unidentified	1
	<i>Australophoca changorum</i>	Phocidae	MUSM 569	Fósil	Unidentified	1
	<i>Hadrokirus martini</i>	Phocidae	MUSM 1662	Fósil	Unidentified	1
	<i>Hydrarctos lomasiensis</i>	Otaridae	MP UNI 04	Fósil	Unidentified	1
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 1135	Actual	Female	1
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3303	Actual	Female	2
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3322	Actual	Male	3
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3323	Actual	Male	4
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3326	Actual	Male	5
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3307	Actual	Female	6
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MNHN 589	Actual	Male	7
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MNHN 590	Actual	Male	8
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MNHN 1581	Actual	Male	9
	<i>Piscophoca pacifica</i>	Phocidae	SAS 564	Fósil	Unidentified	1
Convergencia Antártica	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNV 3296	Actual	Male	1
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNV 3319	Actual	Male	2
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNV X3	Actual	Female	3
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNVX4	Actual	Female	4
	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Phocidae	MNHN 1566	Actual	Unidentified	1
	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Phocidae	MNHN 1567	Actual	Unidentified	2
	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Phocidae	MNHN CM042	Actual	Unidentified	3
	<i>Leptonychotes weddellii</i>	Phocidae	FMNH 43886	Actual	Unidentified	1
	<i>Leptonychotes weddellii</i>	Phocidae	MNHN 1551	Actual	Unidentified	2
	<i>Lobodon carcinophagus</i>	Phocidae	MNHN CM041	Actual	Unidentified	1
	<i>Lobodon carcinophagus</i>	Phocidae	MNHN 1565	Actual	Unidentified	2
	<i>Lobodon carcinophagus</i>	Phocidae	CNHM 43885	Actual	Unidentified	3
	<i>Mirounga leonina</i>	Phocidae	CNHM 10886	Actual	Male	1
	<i>Mirounga leonina</i>	Phocidae	MNHN 1033	Actual	Male	2

	<i>Mirounga leonina</i>	Phocidae	MNHN 1552	Actual	Male	3
	<i>Ommatophoca rossii</i>	Phocidae	MACN 48 259	Actual	Female	1
Australia	<i>Neophoca cinerea</i>	Phocidae	MV P c-27557-190243	Actual	Female	1
	<i>Neophoca cinerea</i>	Phocidae	SAM(1) 116955	Actual	Female	2
	<i>Neophoca cinerea</i>	Phocidae	SAM(1) M5077	Actual	Male	3
Costa oeste de Sudáfrica	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL 30080	Fósil	Unidentified	1
	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL 31976	Fósil	Unidentified	2
	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL 32101	Fósil	Unidentified	3
	<i>Arctocephalus pusilus</i>	Otaridae	ILF 0011S	Actual	Unidentified	1
	<i>Arctocephalus pusilus</i>	Otaridae	ILF 0012S	Actual	Male	2
Costa oeste de África del norte y Europa	<i>Arctocephalus pusilus</i>	Otaridae	LACM 52235	Actual	Male	3
	<i>Monachus monachus</i>	Phocidae	USNM 23250	Actual	Male	1
	<i>Monachus monachus</i>	Phocidae	USNM 219059	Actual	Unidentified	2
Resto de focas actuales	<i>Halichoerus grypus</i>	Phocidae	CNHM 81506	Actual	Unidentified	1
	<i>Cystophora cristata</i>	Phocidae	MNHN 2071	Actual	Male	1
	<i>Monachus schauinslandi</i>	Phocidae	USNM 504926	Actual	Unidentified	1
	<i>Monachus tropicalis</i>	Phocidae	USNM 100371	Actual	Female	1
	<i>Monachus tropicalis</i>	Phocidae	USNM 102532	Actual	Male	2
	<i>Monachus tropicalis</i>	Phocidae	USNM 102529	Actual	Male	3
	<i>Pagophilus groenlandicus</i>	Phocidae	MNHN 2170	Actual	Unidentified	1
	<i>Pagophilus groenlandicus</i>	Phocidae	MUVHN VER0000268	Actual	Unidentified	2
	<i>Phoca caspica</i>	Phocidae	USNM 341615	Actual	Male	1
	<i>Phoca caspica</i>	Phocidae	USNM 341616	Actual	Male	2
	<i>Phoca caspica</i>	Phocidae	USNM 341617	Actual	Unidentified	3
	<i>Phoca largha</i>	Phocidae	NMNS 29633-5U	Actual	Unidentified	1
	<i>Pusa sibirica</i>	Phocidae	NMNS	Actual	Unidentified	1

## 1.2 Vista lateral del cráneo

	Especie	Clado	Código espécimen	Fósil o actual	Sexo	# Esp
Alaska presente	<i>Erignathus barbatus</i>	Phocidae	CNHM 81503	Actual	Unidentified	1
	<i>Erignathus barbatus</i>	Phocidae	MNHN 2169	Actual	Unidentified	2
	<i>Erignathus barbatus</i>	Phocidae	NMNS	Actual	Unidentified	3
	<i>Histiophoca fasciata</i>	Phocidae	USNM 399449	Actual	Unidentified	2
	<i>Histiophoca fasciata</i>	Phocidae	USNM 16484	Actual	Female	1
	<i>Odobenus rosmarus</i>	Odobenidae	CNHM 5505	Actual	Male	1
	<i>Odobenus rosmarus</i>	Odobenidae	MNHN	Actual	Male	2
	<i>Odobenus rosmarus</i>	Odobenidae	CNHM 26889	Actual	Male	3
	<i>Phoca vitulina</i>	Phocidae	MNHN 2110	Actual	Unidentified	1
	<i>Pusa hispida</i>	Phocidae	USNM 230859	Actual	Female	1
	<i>Pusa hispida</i>	Phocidae	MNHN 2168	Actual	Unidentified	2
	<i>Pusa hispida</i>	Phocidae	USNM 225784	Actual	Unidentified	3
Costa oeste de Norteamérica	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 1519	Actual	Unidentified	1
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 1518	Actual	Unidentified	2

	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN CM012	Actual	Unidentified	3
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 2109	Actual	Unidentified	4
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 2990	Actual	Male	5
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 0291	Actual	Unidentified	6
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 1516	Actual	Male	7
	<i>Aivukus cedrosensis</i>	Odobenidae	IGM 5316	Fósil	Unidentified	1
	<i>Callorhinus ursinus</i>	Otaridae	CNHM 1546	Fósil	Male	1
	<i>Eumetopias jubatus</i>	Otaridae	LACM 616	Actual	Male	1
	<i>Imagotaria downsi</i>	Odobenidae	USNM 23858	Fósil	Unidentified	1
	<i>Imagotaria downsi</i>	Odobenidae	USNM 184060	Fósil	Unidentified	2
	<i>Neotherium mirum</i>	Odobenidae	LACM 131950	Fósil	Unidentified	1
	<i>Phoca vitulina</i>	Phocidae	CNHM 81507	Actual	Unidentified	2
	<i>Proneotherium sp</i>	Odobenidae	LACM 124686	Fósil	Unidentified	1
	<i>Thalassoleon mexicanus</i>	Otaridae	IGM 5317	Fósil	Male	1
	<i>Titanotaria orangensis</i>	Odobenidae	OCPC 11141	Fósil	Unidentified	1
	<i>Valenictus</i>	Odobenidae	UCMP 137426	Fósil	Unidentified	1
	<i>Zalophus californianus</i>	Otaridae	USNM 21735	Actual	Female	1
	<i>Zalophus californianus</i>	Otaridae	LACM 51164	Actual	Male	2
	<i>Zalophus californianus</i>	Otaridae	UAM 11489	Actual	Female	3
	<i>Zalophus californianus</i>	Otaridae	FMNH 60357	Actual	Male	5
<i>Zalophus californianus</i>	Otaridae	FMNH 98227	Actual	Female	4	
Costa oeste de Sudamérica	<i>Acrophoca longirostris</i>	Phocidae	MUSM 2247	Fósil	Unidentified	1
	<i>Acrophoca longirostris</i>	Phocidae	MUSM 1792	Fósil	Unidentified	2
	<i>Arctocephalus australis</i>	Otaridae	MNHN 604	Actual	Unidentified	1
	<i>Arctocephalus australis</i>	Otaridae	MNHN 1525	Actual	Male	2
	<i>Hydrarctos sp.</i>	Otaridae	MUSM 3628	Fósil	Unidentified	1
	<i>Hydrarctos sp.</i>	Otaridae	MUSM 3608	Fósil	Unidentified	2
	<i>Australophoca changorum</i>	Phocidae	MUSM 569	Fósil	Unidentified	1
	<i>Hadrokirus martini</i>	Phocidae	MNHN SAS 1627	Fósil	Unidentified	2
	<i>Hadrokirus martini</i>	Phocidae	MUSM 1662	Fósil	Unidentified	1
	<i>Hydrarctos lomasiensis</i>	Otaridae	MP UNI 04	Fósil	Unidentified	1
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 1135	Actual	Female	1
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3303	Actual	Female	2
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3322	Actual	Male	3
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3323	Actual	Male	4
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3326	Actual	Male	5
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3307	Actual	Female	6
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MNHN 589	Actual	Male	7
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MNHN 590	Actual	Male	8
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MNHN 1581	Actual	Male	9
	<i>Piscophoca pacifica</i>	Phocidae	SAS 564	Fósil	Unidentified	1
Convergencia Antártica	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNV 3296	Actual	Male	1
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNV 3319	Actual	Male	2
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MNHN 1524	Actual	Unidentified	3
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNVX4	Actual	Female	4
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNV 3293	Actual	Male	5
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MNHN 1030	Actual	Male	6
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MNHN 1031	Actual	Unidentified	7
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNV 3299	Actual	Female	8

	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNV X3	Actual	Female	9
	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Phocidae	MNHN 1566	Actual	Unidentified	1
	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Phocidae	MNHN 1567	Actual	Unidentified	2
	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Phocidae	MNHN CM042	Actual	Unidentified	3
	<i>Leptonychotes weddellii</i>	Phocidae	FMNH 43886	Actual	Unidentified	1
	<i>Leptonychotes weddellii</i>	Phocidae	MNHN 1551	Actual	Unidentified	2
	<i>Lobodon carcinophagus</i>	Phocidae	MNHN CM041	Actual	Unidentified	1
	<i>Lobodon carcinophagus</i>	Phocidae	MNHN 1565	Actual	Unidentified	2
	<i>Lobodon carcinophagus</i>	Phocidae	CNHM 43885	Actual	Unidentified	3
	<i>Mirounga leonina</i>	Phocidae	CNHM 10886	Actual	Male	1
	<i>Mirounga leonina</i>	Phocidae	MNHN 1033	Actual	Male	2
	<i>Mirounga leonina</i>	Phocidae	MNHN 1552	Actual	Male	3
	<i>Ommatophoca rossii</i>	Phocidae	MACN 48 259	Actual	Female	1
Australia	<i>Neophoca cinerea</i>	Phocidae	SAM(1) 116955	Actual	Female	1
	<i>Neophoca cinerea</i>	Phocidae	SAM(1) M5077	Actual	Male	2
	<i>Neophoca cinerea</i>	Phocidae	MV P c-27557-190243	Actual	Female	3
Sudáfrica	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL 30080	Fósil	Unidentified	1
	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL 31976	Fósil	Unidentified	2
	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL 32101	Fósil	Unidentified	3
	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL 30568	Fósil	Unidentified	4
	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL 32415	Fósil	Unidentified	5
	<i>Arctocephalus pusilus</i>	Otaridae	ILF 00115	Actual	Unidentified	1
	<i>Arctocephalus pusilus</i>	Otaridae	ILF 00125	Actual	Male	2
	<i>Arctocephalus pusilus</i>	Otaridae	LACM 52235	Actual	Male	3
	<i>Arctocephalus pusilus</i>	Otaridae	NMV C5717	Actual	Unidentified	4
Costa oeste de África del norte y Europa	<i>Monachus monachus</i>	Phocidae	USNM 219059	Actual	Unidentified	1
	<i>Halichoerus grypus</i>	Phocidae	CNHM 81506	Actual	Unidentified	1
	<i>Cystophora cristata</i>	Phocidae	MNHN 2071	Actual	Male	1
	<i>Monachus schauinslandi</i>	Phocidae	USNM 243838	Actual	Unidentified	1
	<i>Monachus schauinslandi</i>	Phocidae	USNM 243839	Actual	Unidentified	2
	<i>Monachus schauinslandi</i>	Phocidae	USNM 504926	Actual	Unidentified	3
	<i>Monachus tropicalis</i>	Phocidae	USNM 102532	Actual	Male	1
	<i>Monachus tropicalis</i>	Phocidae	USNM 102529	Actual	Male	2
	<i>Monachus tropicalis</i>	Phocidae	USNM 100371	Actual	Female	3
	<i>Pagophilus groenlandicus</i>	Phocidae	MNHN 2170	Actual	Unidentified	1
	<i>Pagophilus groenlandicus</i>	Phocidae	MUVHN VER0000268	Actual	Unidentified	2
	<i>Phoca caspica</i>	Phocidae	USNM 341615	Actual	Male	1
	<i>Phoca caspica</i>	Phocidae	USNM 341616	Actual	Male	2
	<i>Phoca caspica</i>	Phocidae	USNM 341617	Actual	Unidentified	3
	<i>Phoca largha</i>	Phocidae	NMNS 29633-5U	Actual	Unidentified	1
	<i>Pusa sibirica</i>	Phocidae	NMNS	Actual	Unidentified	1
Resto de focas actuales						

### 1.3 Vista lateral de la mandíbula

	Especie	Clado	Código espécimen	Fósil o actual	Sexo	# Esp
Alaska presente	<i>Erignathus barbatus</i>	Phocidae	MNHN 2169	Actual	Unidentified	2
	<i>Histiophoca fasciata</i>	Phocidae	USNM 399449	Actual	Unidentified	2
	<i>Odobenus rosmarus</i>	Odobenidae	MNHN	Actual	Male	1
	<i>Odobenus rosmarus</i>	Odobenidae	LACM 54750	Actual	Male	2
	<i>Phoca vitulina</i>	Phocidae	MNHN 2110	Actual	Unidentified	1
	<i>Pusa hispida</i>	Phocidae	USNM 225784	Actual	Unidentified	1
	<i>Pusa hispida</i>	Phocidae	MNHN 2168	Actual	Unidentified	2
Costa oeste de Norteamérica	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 1519	Actual	Unidentified	1
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 1518	Actual	Unidentified	2
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN CM012	Actual	Unidentified	3
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 2109	Actual	Unidentified	4
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 2990	Actual	Male	5
	<i>Arctocephalus phillippii</i>	Otaridae	MNHN 0291	Actual	Unidentified	6
	<i>Callorhinus gilmorei</i>	Otaridae	UCMP 219999	Fósil	Unidentified	1
	<i>Dusignathus santacruzensis</i>	Odobenidae	UCMP 27121	Fósil	Unidentified	1
	<i>Dusignathus seftoni</i>	Odobenidae	SDNHM 20801	Fósil	Unidentified	1
	<i>Eumetopias jubatus</i>	Otaridae	LACM 616	Actual	Male	1
	<i>Gomphotaria pugnax</i>	Odobenidae	LACM 121508	Fósil	Unidentified	1
	<i>Pithanotaria starri</i>	Otaridae	LACM 115153	Fósil	Unidentified	1
	<i>Pontolis magnus</i>	Odobenidae	USNM 335563	Fósil	Unidentified	1
	<i>Thalasseleon mexicanus</i>	Otaridae	IGM 5317	Fósil	Male	1
	<i>Valenictus chulavistensis</i>	Odobenidae	SDSNH 36786	Fósil	Unidentified	1
	<i>Zalophus californianus</i>	Otaridae	USNM 21735	Actual	Female	1
	<i>Zalophus californianus</i>	Otaridae	SDNHM 21248	Actual	Male	2
<i>Zalophus californianus</i>	Otaridae	NMNH 396063	Actual	Female	3	
Costa oeste de Sudamérica	<i>Acrophoca longirostris</i>	Phocidae	MUSM 2247	Fósil	Unidentified	1
	<i>Arctocephalus australis</i>	Otaridae	MNHN 604	Actual	Unidentified	1
	<i>Hydrarctos sp.</i>	Otaridae	MUSM 2014	Fósil	Unidentified	1
	<i>Hydrarctos sp.</i>	Otaridae	MUSM 3628	Fósil	Unidentified	1
	<i>Australophoca changorum</i>	Phocidae	MUSM 569	Fósil	Unidentified	1
	<i>Hadrokirus martini</i>	Phocidae	MNHN SAS 1627	Fósil	Unidentified	2
	<i>Hadrokirus martini</i>	Phocidae	MUSM 1662	Fósil	Unidentified	1
	<i>Hydrarctos lomasiensis</i>	Otaridae	MP UNI 04	Fósil	Unidentified	1
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 1135	Actual	Female	1
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3303	Actual	Female	2
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3322	Actual	Male	3
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3323	Actual	Male	4
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3326	Actual	Male	5
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MHNV 3307	Actual	Female	6
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MNHN 589	Actual	Male	7
	<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MNHN 590	Actual	Male	8
<i>Otaria byronia</i>	Otaridae	MNHN 1581	Actual	Male	9	
<i>Piscophoca pacifica</i>	Phocidae	SAS 564	Fósil	Unidentified	1	
Convergencia Antártica	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNV 3296	Actual	Male	1
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNV 3319	Actual	Male	2
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MNHN 1524	Actual	Unidentified	3
	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNVX4	Actual	Female	4

	<i>Arctocephalus gazella</i>	Otaridae	MHNV 3293	Actual	Male	5
	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Phocidae	MNHN 1566	Actual	Unidentified	1
	<i>Hydrurga leptonyx</i>	Phocidae	MNHN 1567	Actual	Unidentified	2
	<i>Lobodon carcinophagus</i>	Phocidae	MNHN 1565	Actual	Unidentified	1
	<i>Mirounga leonina</i>	Phocidae	MNHN 1033	Actual	Male	1
	<i>Mirounga leonina</i>	Phocidae	MNHN 1552	Actual	Male	2
Australia	<i>Neophoca cinerea</i>	Phocidae	SAM(1) 116955	Actual	Female	1
	<i>Neophoca cinerea</i>	Phocidae	SAM(1) M5077	Actual	Male	2
Costa oeste de Sudáfrica	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL 31278	Fósil	Unidentified	1
	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL 31976	Fósil	Unidentified	2
	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL 32415	Fósil	Unidentified	3
	<i>Homiphoca capensis</i>	Phocidae	SAM PQL HB 1038	Fósil	Unidentified	4
	<i>Arctocephalus pusilus</i>	Otaridae	LACM 52235	Actual	Male	3
Costa oeste de África del norte y Europa	<i>Monachus monachus</i>	Phocidae	USNM 219059	Actual	Unidentified	1
Resto de focas actuales	<i>Cystophora cristata</i>	Phocidae	MNHN 2071	Actual	Male	1
	<i>Monachus schauinslandi</i>	Phocidae	USNM 243838	Actual	Unidentified	1
	<i>Monachus schauinslandi</i>	Phocidae	USNM 243839	Actual	Unidentified	2
	<i>Monachus tropicalis</i>	Phocidae	USNM 102532	Actual	Male	1
	<i>Monachus tropicalis</i>	Phocidae	USNM 102529	Actual	Male	2
	<i>Pagophilus groenlandicus</i>	Phocidae	MNHN 2170	Actual	Unidentified	1
	<i>Phoca caspica</i>	Phocidae	USNM 341615	Actual	Male	1
	<i>Phoca caspica</i>	Phocidae	USNM 341616	Actual	Male	2
	<i>Phoca caspica</i>	Phocidae	USNM 341617	Actual	Unidentified	3

## Anexo 2. Scripts utilizados en el programa R

Se consideró un script para cada vista, en cada una varían las especies, especímenes, cantidad de landmarks y semilandmarks; sin embargo, el mismo modelo de script fue considerado para las 3 vistas.

```

1 |---
2 |title: "Analysis Mandible"
3 |subtitle: "Evolución de la ecología alimenticia en pinnípedos en la costa peruana y
4 |sus implicancias en la consolidación del ecosistema de Humboldt"
5 |author: "Lucero Monica Reyes Baca"
6 |output:
7 |  html_document: default
8 |  editor_options:
9 |    chunk_output_type: console
10 |---
11 |```{r include=FALSE}
12 |library(geomorph)
13 |library(ape)
14 |library(phytools)
15 |library(Morpho)
16 |library(picante)
17 |library(geiger)
18 |library(tidyverse)
19 |library(ggplot2)
20 |library(ggpubr)
21 |library(ggrepel)
22 |library(ggforce)
23 |library(rstatix)
24 |library(factoextra)
25 |library(moments)
26 |library(performance)
27 |library(kableExtra)
28 |```
29 |
30 |-----
31 |
32 |### Phylogenetic Principal Component Analysis
33 |
34 |```{r include=FALSE}
35 |# Phylogenetic tree file in Newick format
36 |phylo_M <- read.tree("Phylos/Filogenia_M.nwk")
37 |```
38 |

```

```

38
39 ``{r results='hide', include=FALSE}
40 # Read TPS file
41 dataM <- readland.tps("LM_M.TPS", specID="imageID")
42
43 # Data frame with information (classifiers) by Individual
44 ind_M <- dimnames(dataM)[[3]]
45 df_M <-
46   data.frame(ID=ind_M,
47             SpCode=factor(substring(ind_M,1,3)),
48             Sex=factor(substring(ind_M,7,7),
49                       labels=c("Unidentified",
50                                "Male",
51                                "Female")),
52             Region=factor(substring(ind_M,8,8),
53                           labels=c("Alaska",
54                                    "Western North America",
55                                    "Western South America",
56                                    "Antartic convergence",
57                                    "Australia","Western South Africa",
58                                    "Europe and North Africa",
59                                    "Others")),
60             Diet=factor(substring(ind_M,10,10),
61                         labels=c("This study",
62                                  "Filter",
63                                  "Pierce",
64                                  "Suction",
65                                  "Filter/Grip and Tear",
66                                  "Pierce and Suction")),
67             Period=factor(substring(ind_M,12,12),
68                           labels=c("Miocene - Early Pliocene",
69                                    "Pliocene",
70                                    "Late Pliocene - Pleistocene",
71                                    "Holocene")))
72
73 df_M <- df_M %>% mutate(Region2=ifelse(Region=="Western South America",
74                                     "South America","Others"))
75
76 df_M[df_M$Diet %in% c("Filter","Filter/Grip and Tear"),]
77 df_M$Diet <- as.character(df_M$Diet)
78 df_M[c(24:27,29,30,34),5] <- "Filter and/or Grip and Tear"
79 df_M$Diet <- factor(df_M$Diet)
80
81 # Perform Procrustes fit
82 gpaM <- gpagen(dataM, PrinAxes=TRUE, verbose=TRUE,
83               print.progress=FALSE)
84

```

```

83     print.progress=FALSE)
84
85 # Organize fit data into a geomorph data frame (gdf)
86 gdf_M <- geomorph.data.frame(gpaM,
87                             species=df_M$SpCode)
88 gdf_M$species <- factor(gdf_M$species,
89                       levels=unique(gdf_M$species))
90
91 ## MORPHOMETRIC DATA BY SPECIES
92
93 # Data frame with classifiers by Species
94 df_M2 <- df_M %>% select(2,5,6,7) %>% distinct() %>%
95   mutate(SpName=factor(SpCode,
96                       labels=c("Aau"="A. australis",
97                                "Ach"="A. changorum",
98                                "Aga"="A. gazella",
99                                "Alo"="A. longirostris",
100                               "Aph"="A. philippii",
101                               "Apu"="A. pusillus",
102                               "Ccr"="C. cristata",
103                               "Cgi"="C. gilmorei",
104                               "Dsa"="D. santacruzensis",
105                               "Dse"="D. seftoni",
106                               "Eba"="E. barbatus",
107                               "Eju"="E. jubatus",
108                               "Gpu"="G. pugnax",
109                               "Hca"="H. capensis",
110                               "Hfa"="H. fasciata",
111                               "Hle"="H. leptonyx",
112                               "Hlo"="H. lomasiensis",
113                               "Hma"="H. martini",
114                               "Hyd"="Hydrarctos sp.",
115                               "Lca"="L. carcinophaga",
116                               "Mle"="M. leonina",
117                               "Mmo"="M. monachus",
118                               "Msc"="M. schauinslandi",
119                               "Mtr"="M. tropicalis",
120                               "Nci"="N. cinerea",
121                               "Of1"="O. byronia",
122                               "Oro"="O. rosmarus",
123                               "Pca"="P. caspica",
124                               "Pgr"="P. groenlandica",
125                               "Phi"="P. hispida",
126                               "Pma"="P. magnus",
127                               "Ppa"="P. pacifica",

```

```

125         "Phi"="P. hispida",
126         "Pma"="P. magnus",
127         "Ppa"="P. pacifica",
128         "Pst"="P. starri",
129         "Pvi"="P. vitulina",
130         "Tme"="T. mexicanus",
131         "Vch"="V. chulavistensis",
132         "Zca"="Z. californianus")),
133     .after=1)
134
135 writexl::write_xlsx(df_M2, "BD_mandibula.xlsx")
136
137 df_M2 <- readxl::read_xlsx("BD_mandibula.xlsx")
138
139 # Mean shape by Species
140 mshape.sps_M <- lapply(coords.subset(gdf_M$coords,
141                                     gdf_M$species), mshape)
142
143 arr.mshape.sps_M <- array(data=unlist(mshape.sps_M),
144                           dim=c(84,2,37),
145                           dimnames=list(1:84,
146                                           c("X","Y"),
147                                           df_M2$SpCode))
148
149 # Mean size by Species
150 dfCsize.sps_M <- data.frame(Csize=gdf_M$Csize,
151                             Species=gdf_M$species) %>%
152   group_by(Species) %>%
153   summarise(mCsize=mean(Csize))
154 mCsize_M <- setNames(dfCsize.sps_M$mCsize,
155                     dfCsize.sps_M$Species)
156
157 # Geomorph Data Frame with means by Species
158 gdf_M_sps <- geomorph.data.frame(coords=arr.mshape.sps_M,
159                                 Csize=mCsize_M,
160                                 species=df_M2$SpCode,
161                                 sp.names=df_M2$SpName,
162                                 clade=df_M2$Clade,
163                                 diet=df_M2$Diet,
164                                 feeding=df_M2$Feeding,
165                                 period=df_M2$Period,
166                                 region=df_M2$Region)
167

```

```

167
168 {r results='hide', include=FALSE}
169 # Perform pPCA
170 ppca_M <- gm.prcomp(gdf_M_sps$coords, phy=phylo_M)
171 summary(ppca_M)
172
173
174 {r include=FALSE}
175 # Organize PCA data into a data frame for plots
176 df.ppca_M <- data.frame(ppca_M$x[,1:2],
177   species=gdf_M_sps$sp.names,
178   clade=gdf_M_sps$clade,
179   diet=gdf_M_sps$diet,
180   feeding=gdf_M_sps$feeding,
181   period=gdf_M_sps$period,
182   region=gdf_M_sps$region)
183
184 colnames(df.ppca_M) <- c("PC1", "PC2", "species", "clade",
185   "diet", "feeding", "period", "region")
186
187
188 {r eval=FALSE, include=FALSE}
189 # DIET PLOTS
190
191 hulls_pPCA_M <- df.ppca_M %>%
192   filter(region %in% c("Mid-High Latitude Zones", "Upwelling Zones")) %>%
193   group_by(region) %>% do(get_hull_pca())
194
195 ## Late Miocene-Early Pliocene
196 plot.PCA_M_diet.P1 <- ggplot() +
197   geom_vline(xintercept=0, color="grey75", lty=2) +
198   geom_hline(yintercept=0, color="grey75", lty=2) +
199   geom_polygon(data=hulls_pPCA_M,
200     aes(x=PC1, y=PC2, color=region),
201     alpha=0.3, fill="grey90", lwd=1.25) +
202   scale_color_manual(values=c("grey80", "grey60")) +
203   geom_point(data=df.ppca_M %>% filter(diet != "This study"),
204     aes(x=PC1, y=PC2, fill=diet, shape=clade), size=4) +
205   geom_point(data=df.ppca_M %>% filter(diet == "This study") %>%
206     filter(period == "Late Miocene-Early Pliocene"),
207     aes(x=PC1, y=PC2, shape=clade), size=4, fill="black") +
208   scale_shape_manual(values=c(22,24,21)) +
209   scale_fill_manual(values=c("#E68613", "#00B8E7", "#F8766D",

```

```

209 scale_fill_manual(values=c("#E68613", "#00B8E7", "#F8766D",
210                          "#ED68ED", "#0CB702", "#00C19A")) +
211 geom_text_repel(data=df.pcca_M %>% filter(region != "Peruvian coast"),
212               aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
213               size=4, family="serif", fontface=3) +
214 geom_label_repel(data=df.pcca_M %>%
215                 filter(region == "Peruvian coast") %>%
216                 filter(period == "Late Miocene-Early Pliocene"),
217                 aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
218                 size=4, family="serif", fontface=3) +
219 labs(x="Dorsal PC1 (35.7%)", y="Dorsal PC2 (18.5%)") +
220 scale_x_continuous(limits=c(-0.178,0.129), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
221 scale_y_continuous(limits=c(-0.11,0.12), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
222 theme_test() +
223 theme(legend.position="none",
224       legend.title=element_text(family="serif", face="bold", size=12),
225       legend.text=element_text(family="serif", size=12),
226       axis.title=element_text(family="serif", size=13),
227       axis.text=element_text(family="serif", size=11))
228
229 ## Late Pliocene-Early Pleistocene
230 plot.PCA_M_diet.P2 <- ggplot() +
231   geom_vline(xintercept=0, color="grey75", lty=2) +
232   geom_hline(yintercept=0, color="grey75", lty=2) +
233   geom_polygon(data=hulls_pPCA_M,
234              aes(x=PC1, y=PC2, color=region),
235              alpha=0.3, fill="grey90", lwd=1.25) +
236   scale_color_manual(values=c("grey80", "grey60")) +
237   geom_point(data=df.pcca_M %>% filter(diet != "This study"),
238            aes(x=PC1, y=PC2, fill=diet, shape=clade), size=4) +
239   geom_point(data=df.pcca_M %>% filter(diet == "This study") %>%
240             filter(period == "Late Pliocene-Early Pleistocene"),
241            aes(x=PC1, y=PC2, shape=clade), size=4, fill="black") +
242   scale_shape_manual(values=c(22,24,21)) +
243   scale_fill_manual(values=c("#E68613", "#00B8E7", "#F8766D",
244                             "#ED68ED", "#0CB702", "#00C19A")) +
245   geom_text_repel(data=df.pcca_M %>% filter(region != "Peruvian coast"),
246                 aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
247                 size=4, family="serif", fontface=3) +
248   geom_label_repel(data=df.pcca_M %>%
249                   filter(region == "Peruvian coast") %>%
250                   filter(period == "Late Pliocene-Early Pleistocene"),
251                   aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
252                   size=4, family="serif", fontface=3) +
253   labs(x="Dorsal PC1 (35.7%)", y="Dorsal PC2 (18.5%)") +
254   scale_x_continuous(limits=c(-0.178,0.129), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
255   scale_y_continuous(limits=c(-0.11,0.12), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +

```

```

254 scale_x_continuous(limits=c(-0.178,0.129), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
255 scale_y_continuous(limits=c(-0.11,0.12), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
256 theme_test() +
257 theme(legend.position="none",
258       legend.title=element_text(family="serif", face="bold", size=12),
259       legend.text=element_text(family="serif", size=12),
260       axis.title=element_text(family="serif", size=13),
261       axis.text=element_text(family="serif", size=11))
262
263 ## Holocene
264 plot.PCA_M_diet.P3 <- ggplot() +
265   geom_vline(xintercept=0, color="grey75", lty=2) +
266   geom_hline(yintercept=0, color="grey75", lty=2) +
267   geom_polygon(data=hulls_pPCA_M,
268              aes(x=PC1, y=PC2, color=region),
269              alpha=0.3, fill="grey90", lwd=1.25) +
270   scale_color_manual(values=c("grey80", "grey60")) +
271   geom_point(data=df.pcca_M %>% filter(diet != "This study"),
272            aes(x=PC1, y=PC2, fill=diet, shape=clade), size=4) +
273   geom_point(data=df.pcca_M %>% filter(diet == "This study") %>%
274             filter(period == "Holocene"),
275            aes(x=PC1, y=PC2, shape=clade), size=4, fill="black") +
276   scale_shape_manual(values=c(22,24,21)) +
277   scale_fill_manual(values=c("#E68613", "#00B8E7", "#F8766D",
278                             "#ED68ED", "#0CB702", "#00C19A")) +
279   geom_text_repel(data=df.pcca_M %>% filter(region != "Peruvian coast"),
280                 aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
281                 size=4, family="serif", fontface=3) +
282   geom_label_repel(data=df.pcca_M %>%
283                   filter(region == "Peruvian coast") %>%
284                   filter(period == "Holocene"),
285                   aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
286                   size=4, family="serif", fontface=3) +
287   labs(x="Dorsal PC1 (35.7%)", y="Dorsal PC2 (18.5%)") +
288   scale_x_continuous(limits=c(-0.178,0.129), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
289   scale_y_continuous(limits=c(-0.11,0.12), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
290   theme_test() +
291   theme(legend.position="none",
292         legend.title=element_text(family="serif", face="bold", size=12),
293         legend.text=element_text(family="serif", size=12),
294         axis.title=element_text(family="serif", size=13),
295         axis.text=element_text(family="serif", size=11))
296
297

```

```

298 # {r eval=FALSE, include=FALSE}
299 # FEEDING PLOTS
300
301 hulls_pPCA_M <- df.pPCA_M %>%
302   filter(region %in% c("Mid-High Latitude Zones", "Upwelling Zones")) %>%
303   group_by(region) %>% do(get_hull_pca())
304
305 ## Late Miocene-Early Pliocene
306 plot.PCA_M_feeding.P1 <- ggplot() +
307   geom_vline(xintercept=0, color="grey75", lty=2) +
308   geom_hline(yintercept=0, color="grey75", lty=2) +
309   geom_polygon(data=hulls_pPCA_M,
310               aes(x=PC1, y=PC2, color=region),
311               alpha=0.3, fill="grey90", lwd=1.25) +
312   scale_color_manual(values=c("grey80", "grey60")) +
313   geom_point(data=df.pPCA_M %>% filter(feeding != "This study"),
314             aes(x=PC1, y=PC2, fill=feeding, shape=clade), size=4) +
315   geom_point(data=df.pPCA_M %>% filter(feeding == "This study") %>%
316             filter(period == "Late Miocene-Early Pliocene"),
317             aes(x=PC1, y=PC2, shape=clade), size=4, fill="black") +
318   scale_shape_manual(values=c(22,24,21)) +
319   scale_fill_manual(values=c("#0CB702", "#00C19A", "#00B8E7",
320                             "#F8766D", "#ED68ED", "#E68613")) +
321   geom_text_repel(data=df.pPCA_M %>% filter(region != "Peruvian coast"),
322                 aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
323                 size=4, family="serif", fontface=3) +
324   geom_label_repel(data=df.pPCA_M %>%
325                   filter(region == "Peruvian coast") %>%
326                   filter(period == "Late Miocene-Early Pliocene"),
327                   aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
328                   size=4, family="serif", fontface=3) +
329   labs(x="Dorsal PC1 (35.7%)", y="Dorsal PC2 (18.5%)") +
330   scale_x_continuous(limits=c(-0.178,0.129), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
331   scale_y_continuous(limits=c(-0.11,0.12), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
332   theme_test() +
333   theme(legend.position="none",
334         legend.title=element_text(family="serif", face="bold", size=12),
335         legend.text=element_text(family="serif", size=12),
336         axis.title=element_text(family="serif", size=13),
337         axis.text=element_text(family="serif", size=11))
338
339 ## Late Pliocene-Early Pleistocene
340 plot.PCA_M_feeding.P2 <- ggplot() +
341   geom_vline(xintercept=0, color="grey75", lty=2) +
342   geom_hline(yintercept=0, color="grey75", lty=2) +
343   geom_polygon(data=hulls_pPCA_M,
344               aes(x=PC1, y=PC2, color=region),

```

```

344     aes(x=PC1, y=PC2, color=region),
345     alpha=0.3, fill="grey90", lwd=1.25) +
346   scale_color_manual(values=c("grey80", "grey60")) +
347   geom_point(data=df.pcca_M %>% filter(feeding != "This study"),
348     aes(x=PC1, y=PC2, fill=feeding, shape=clade), size=4) +
349   geom_point(data=df.pcca_M %>% filter(feeding == "This study") %>%
350     filter(period == "Late Pliocene-Early Pleistocene"),
351     aes(x=PC1, y=PC2, shape=clade), size=4, fill="black") +
352   scale_shape_manual(values=c(22,24,21)) +
353   scale_fill_manual(values=c("#0CB702", "#00C19A", "#00B8E7",
354     "#F8766D", "#ED68ED", "#E68613")) +
355   geom_text_repel(data=df.pcca_M %>% filter(region != "Peruvian coast"),
356     aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
357     size=4, family="serif", fontface=3) +
358   geom_label_repel(data=df.pcca_M %>%
359     filter(region == "Peruvian coast") %>%
360     filter(period == "Late Pliocene-Early Pleistocene"),
361     aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
362     size=4, family="serif", fontface=3) +
363   labs(x="Dorsal PC1 (35.7%)", y="Dorsal PC2 (18.5%)") +
364   scale_x_continuous(limits=c(-0.178,0.129), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
365   scale_y_continuous(limits=c(-0.11,0.12), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
366   theme_test() +
367   theme(legend.position="none",
368     legend.title=element_text(family="serif", face="bold", size=12),
369     legend.text=element_text(family="serif", size=12),
370     axis.title=element_text(family="serif", size=13),
371     axis.text=element_text(family="serif", size=11))
372
373 ## Holocene
374 plot.PCA_M_feeding.P3 <- ggplot() +
375   geom_vline(xintercept=0, color="grey75", lty=2) +
376   geom_hline(yintercept=0, color="grey75", lty=2) +
377   geom_polygon(data=hulls_pPCA_M,
378     aes(x=PC1, y=PC2, color=region),
379     alpha=0.3, fill="grey90", lwd=1.25) +
380   scale_color_manual(values=c("grey80", "grey60")) +
381   geom_point(data=df.pcca_M %>% filter(feeding != "This study"),
382     aes(x=PC1, y=PC2, fill=feeding, shape=clade), size=4) +
383   geom_point(data=df.pcca_M %>% filter(feeding == "This study") %>%
384     filter(period == "Holocene"),
385     aes(x=PC1, y=PC2, shape=clade), size=4, fill="black") +
386   scale_shape_manual(values=c(22,24,21)) +
387   scale_fill_manual(values=c("#0CB702", "#00C19A", "#00B8E7",
388     "#F8766D", "#ED68ED", "#E68613")) +
389   geom_text_repel(data=df.pcca_M %>% filter(region != "Peruvian coast"),
390     aes(x=PC1, y=PC2, label=species),

```

```

390     aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
391     size=4, family="serif", fontface=3) +
392   geom_label_repel(data=df.pcca_M %>%
393     filter(region == "Peruvian coast") %>%
394     filter(period == "Holocene"),
395     aes(x=PC1, y=PC2, label=species),
396     size=4, family="serif", fontface=3) +
397   labs(x="Dorsal PC1 (35.7%)", y="Dorsal PC2 (18.5%)") +
398   scale_x_continuous(limits=c(-0.178,0.129), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
399   scale_y_continuous(limits=c(-0.11,0.12), breaks=c(-0.1,0,0.1)) +
400   theme_test() +
401   theme(legend.position="none",
402     legend.title=element_text(family="serif", face="bold", size=12),
403     legend.text=element_text(family="serif", size=12),
404     axis.title=element_text(family="serif", size=13),
405     axis.text=element_text(family="serif", size=11))
406   ...
407
408   ```{r eval=FALSE, include=FALSE}
409   # Export DIET plots
410   png("Figures/Mandible/PCA_M_diet_period1.png",
411     res=600, units="cm", height=12, width=28)
412   plot.PCA_M_diet.P1
413   dev.off()
414
415   png("Figures/Mandible/PCA_M_diet_period2.png",
416     res=600, units="cm", height=12, width=28)
417   plot.PCA_M_diet.P2
418   dev.off()
419
420   png("Figures/Mandible/PCA_M_diet_period3.png",
421     res=600, units="cm", height=12, width=28)
422   plot.PCA_M_diet.P3
423   dev.off()
424
425   # Export FEEDING plots
426   png("Figures/Mandible/PCA_M_feeding_period1.png",
427     res=600, units="cm", height=12, width=28)
428   plot.PCA_M_feeding.P1
429   dev.off()
430
431   png("Figures/Mandible/PCA_M_feeding_period2.png",
432     res=600, units="cm", height=12, width=28)
433   plot.PCA_M_feeding.P2
434   dev.off()
435
436   png("Figures/Mandible/PCA_M_feeding_period3.png",

```

```

436 png("Figures/Mandible/PCA_M_feeding_period3.png",
437       res=600, units="cm", height=12, width=28)
438 plot.PCA_M_feeding.P3
439 dev.off()
440 ^
441
442 ```{r eval=FALSE, include=FALSE}
443 ## SHAPE CHANGE GRAPHS
444 pPC_M <- ppca_M$x[,1:2]
445 preds1_M <- shape.predictor(gdf_M_sps$coords, x=pPC_M[,1],
446                             Intercept=FALSE, root=0,
447                             min=min(pPC_M[,1]), max=max(pPC_M[,1]))
448 preds2_M <- shape.predictor(gdf_M_sps$coords, x=pPC_M[,2],
449                             Intercept=FALSE, root=0,
450                             min=min(pPC_M[,2]), max=max(pPC_M[,2]))
451
452 png("Grids/M_pPC1_min.png", res=600, units="cm", height=15, width=25)
453 plotRefToTarget(preds1_M$root, preds1_M$min, method="TPS", mag=1)
454 dev.off()
455
456 png("Grids/M_pPC1_max.png", res=600, units="cm", height=15, width=25)
457 plotRefToTarget(preds1_M$root, preds1_M$max, method="TPS", mag=1)
458 dev.off()
459
460 png("Grids/M_pPC2_min.png", res=600, units="cm", height=15, width=25)
461 plotRefToTarget(preds2_M$root, preds2_M$min, method="TPS", mag=1)
462 dev.off()
463
464 png("Grids/M_pPC2_max.png", res=600, units="cm", height=15, width=25)
465 plotRefToTarget(preds2_M$root, preds2_M$max, method="TPS", mag=1)
466 dev.off()
467 ^
468
469 ### **Phylogenetic Signal**
470
471 ```{r include=FALSE}
472 # Estimating Kmult
473 physign_M <- physignal(gdf_M_sps$coords, phy=phylo_M, iter=9999)
474 summary(physign_M) # K=0.496, p=0.0002
475
476 # Estimating angle between PC1 and PAC1
477 angle_M <- EigenAngle(gdf_M_sps$coords, phylo_M, NEigenV=2)
478 angle_M[1,1] # theta=53.0°
479 ^
480
481 ### **Effect of Allometry and Diet**

```

```

482
483 ```{r eval=FALSE, include=FALSE}
484 phyreg_M <- procD.pgls(coords ~ feeding + log(Csize),
485                       phy=phylo_M, data=gdf_M_sps, iter=9999,
486                       print.progress=FALSE)
487 summary(phyreg_M)
488 ```
489
490 ### *\*\*Sexual Dimorphism*\*\*
491
492 ```{r eval=FALSE, include=FALSE}
493 # Edit Data frame
494 df_M %>% group_by(SpCode,Sex) %>% tally() %>%
495   spread(Sex, n) %>% View()
496
497 df_M <- df_M %>% mutate(SpSex=as.character(SpCode),.after=3)
498
499 df_M[df_M$SpCode=="Aga",1:4]
500 df_M[c(3,4,7),4] <- "Aga_M"
501 df_M[c(5,6),4] <- "Aga_F"
502
503 df_M[df_M$SpCode=="Nci",1:4]
504 df_M[42,4] <- "Nci_F"
505 df_M[43,4] <- "Nci_M"
506
507 df_M[df_M$SpCode=="Of1",1:4]
508 df_M[c(44,45,49),4] <- "Of1_F"
509 df_M[c(46:48,50:52),4] <- "Of1_M"
510
511 df_M[df_M$SpCode=="Zca",1:4]
512 df_M[c(68,70),4] <- "Zca_F"
513 df_M[69,4] <- "Zca_M"
514
515 # Organize fit data into a gdf
516 gdf_M.sex <- geomorph.data.frame(gpaM,
517                                species=df_M$SpSex)
518 gdf_M.sex$species <- factor(gdf_M.sex$species,
519                             levels=unique(gdf_M.sex$species))
520
521 # Data frame with classifiers by Species and Sexes
522 df_M.sex <- df_M %>% select(4,6,7,8) %>% distinct() %>%
523   mutate(SpName=factor(SpSex,
524                        labels=c("Aau"="A. australis",
525                                "Ach"="A. changorum",
526                                "Aga_M"="A. gazella Male",
527                                "Aga_F"="A. gazella Female",
528                                "Alo"="A. longirostris",

```

```

528 "Alo"="A. longirostris",
529 "Aph"="A. philippii",
530 "Apu"="A. pusillus",
531 "Ccr"="C. cristata",
532 "Cgi"="C. gilmorei",
533 "Dsa"="D. santacruzensis",
534 "Dse"="D. seftoni",
535 "Eba"="E. barbatus",
536 "Eju"="E. jubatus",
537 "Gpu"="G. pugnax",
538 "Hca"="H. capensis",
539 "Hfa"="H. fasciata",
540 "Hle"="H. leptonyx",
541 "Hlo"="H. lomasiensis",
542 "Hma"="H. martini",
543 "Hyd"="Hydrarctos sp.",
544 "Lca"="L. carcinophaga",
545 "Mle"="M. leonina",
546 "Mmo"="M. monachus",
547 "Msc"="M. schauinslandi",
548 "Mtr"="M. tropicalis",
549 "Nci_M"="N. cinerea Male",
550 "Nci_F"="N. cinerea Female",
551 "OfI_M"="O. byronia Male",
552 "OfI_F"="O. byronia Female",
553 "Oro"="O. rosmarus",
554 "Pca"="P. caspica",
555 "Pgr"="P. groenlandicus",
556 "Phi"="P. hispida",
557 "Pma"="P. magnus",
558 "Ppa"="P. pacifica",
559 "Pst"="P. starri",
560 "Pvi"="P. vitulina",
561 "Tme"="T. mexicanus",
562 "Vch"="V. chulavistensis",
563 "Zca_M"="Z. californianus Male",
564 "Zca_F"="Z. californianus Female")),
565 .after=1)
566
567 # Mean shape by Species
568 mshape.sps_M.sex <- lapply(coords.subset(gdf_M.sex$coords,
569                                         gdf_M.sex$species),
570                             mshape)
571 arr.mshape.sps_M.sex <- array(data=unlist(mshape.sps_M.sex),
572                               dim=c(84,2,41),
573                               dimnames=list(1:84,
574                                             c("X","Y"),

```

```

572         dim=c(84,2,41),
573         dimnames=list(1:84,
574                       c("X","Y"),
575                       df_M.sex$SpSex))
576
577 # Mean size by Species
578 dfCsize.sps_M.sex <- data.frame(Csize=gdf_M.sex$Csize,
579                                Species=gdf_M.sex$Species) %>%
580   group_by(Species) %>%
581   summarise(mCsize=mean(Csize))
582 mCsize_M.sex <- setNames(dfCsize.sps_M.sex$mCsize,
583                          dfCsize.sps_M.sex$Species)
584
585 # Geomorph Data Frame with means by Species
586 gdf_M_sps.sex <- geomorph.data.frame(
587   coords=arr.mshape.sps_M.sex,
588   Csize=mCsize_M.sex,
589   species=df_M.sex$SpSex,
590   sp.names=df_M.sex$SpName,
591   diet=df_M.sex$Diet,
592   period=df_M.sex$Period,
593   region=df_M.sex$Region2)
594
595 gdf_M_sps.sex$diet <- factor(gdf_M_sps.sex$diet,
596                             levels=c("This study",
597                                       "Pierce",
598                                       "Suction",
599                                       "Pierce and Suction",
600                                       "Filter and/or Grip and Tear"))
601 ...
602
603 ```{r results='hide', include=FALSE}
604 # Phylogenetic tree with sexes
605 phylo_M.sex <- read.tree("Phylos/Filogenia_M.sex.nwk")
606
607 # Perform pPCA
608 ppca_M.sex <- gm.prcomp(gdf_M_sps.sex$coords,
609                        phy=phylo_M.sex, GLS=TRUE)
610 ...
611
612 ```{r include=FALSE}
613 plot.ppca_M.sex <- plot(ppca_M.sex, phylo=TRUE, cex=0.1)
614 plot.ppca_M.sex$phylo$phylo.par$tip.labels <- FALSE
615 plot.ppca_M.sex$phylo$phylo.par$node.labels <- FALSE
616 plot.ppca_M.sex$phylo$phylo.par$node.pch <- "."
617 plot.ppca_M.sex$phylo$phylo.par$edge.color <- "grey50"
618

```

```

618
619 df.pPCA_M.sex <- data.frame(PC1=plot.pPCA_M.sex$plot.args$x,
620                             PC2=plot.pPCA_M.sex$plot.args$y,
621                             sp.names=gdf_M_sps.sex$sp.names,
622                             diet=gdf_M_sps.sex$diet,
623                             period=gdf_M_sps.sex$period,
624                             region=gdf_M_sps.sex$region)
625 ▲ ...
626
627 ▼ {r eval=FALSE, include=FALSE}
628 # Edit pPCA plot
629 make_ggplot(plot.pPCA_M.sex) +
630   geom_hline(yintercept=0, size=0.6, alpha=0.4, lty=2) +
631   geom_vline(xintercept=0, size=0.6, alpha=0.4, lty=2) +
632   stat_chull(data=df.pPCA_M.sex %>% filter(diet!="This study"),
633             aes(x=PC1, y=PC2, fill=diet),
634             geom="polygon", alpha=0.2) +
635   scale_fill_manual(values=c("#F8766D", "#00BFC4", "#C77CFF", "#0CB702")) +
636   geom_point(data=df.pPCA_M.sex %>% filter(diet!="This study"), size=3.5,
637            aes(x=PC1, y=PC2, color=diet), shape=18) +
638   scale_color_manual(values=c("#F8766D", "#00BFC4", "#C77CFF", "#0CB702")) +
639   geom_point(data=df.pPCA_M.sex %>% filter(diet=="This study"), size=3.5,
640            aes(x=PC1, y=PC2, shape=period)) +
641   scale_x_continuous(limits=c(-0.23,0.18)) +
642   scale_y_continuous(limits=c(-0.13,0.14)) +
643   geom_text_repel(data=df.pPCA_M.sex, size=4,
644                 aes(x=PC1, y=PC2, family="serif",
645                   label=sp.names, fontface="italic")) +
646   labs(x="pPC1 (33.99%)", y="pPC2 (20.36%)",
647        shape="South America | Geological epoch",
648        fill="Others | Feeding strategy",
649        color="Others | Feeding strategy") +
650   theme_test() +
651   theme(legend.title=element_text(family="serif", size=13.5),
652         legend.text=element_text(family="serif", size=13),
653         axis.title=element_text(family="serif", size=14),
654         axis.text=element_text(family="serif", size=11)) -> plot.pPCA_M.sex
655 ▲ ...
656
657 ▼ {r eval=FALSE, include=FALSE}
658 # Export pPCA plot
659 png("Figures/pPCA_M_sex.png", res=600, units="cm", height=15, width=29)
660 plot.pPCA_M.sex
661 dev.off()
662 ▲ ...
663
664 ▼ ### Distancias Euclidianas

```

```

663
664 ▾ ### Distancias Euclidianas
665
666 ▾ ```{r}
667 writexl::write_xlsx(df.pcca_M,"Distancias/Dist_mand.xlsx")
668
669 dist_mand_T1 <- readxl::read_xlsx("Distancias/Dist_mand.xlsx",
670 sheet="Mio-Plio")
671 dist_mand_T2 <- readxl::read_xlsx("Distancias/Dist_mand.xlsx",
672 sheet="Plio-Plie")
673 dist_mand_T3 <- readxl::read_xlsx("Distancias/Dist_mand.xlsx",
674 sheet="Holo")
675
676 # Centroides por región
677 centroid_M_T1 <- dist_mand_T1 %>% group_by(region) %>%
678 summarise(across(c(PC1, PC2), mean))
679 centroid_M_T2 <- dist_mand_T2 %>% group_by(region) %>%
680 summarise(across(c(PC1, PC2), mean))
681 centroid_M_T3 <- dist_mand_T3 %>% group_by(region) %>%
682 summarise(across(c(PC1, PC2), mean))
683
684 # Distancias euclidianas entre centroides
685 as.matrix(dist(centroid_M_T1[,c("PC1","PC2")]))
686 as.matrix(dist(centroid_M_T2[,c("PC1","PC2")]))
687 as.matrix(dist(centroid_M_T3[,c("PC1","PC2")]))
688 ▲ ```
689
690 ▾ ### Análisis Discriminante Lineal
691
692 ▾ ```{r}
693 df.lda_M <- data.frame(ppca_M$x[,1:10],
694 species=gdf_M_sps$sp.names,
695 diet=gdf_M_sps$diet,
696 feeding=gdf_M_sps$feeding,
697 clade=gdf_M_sps$clade)
698 df.lda_M <- df.lda_M %>% filter(diet!="This study")
699
700 # LDA para dieta
701 lda_diet <- lda(diet~., data=df.lda_M[,c(1:10,12)])
702
703 proj_diet <- as.data.frame(predict(lda_diet)$x)
704 proj_diet$diet <- df.lda_M$diet
705 proj_diet$clade <- df.lda_M$clade
706
707 svg("LDA/LDA_M_diet.svg", width=9, height=6)
708 ggplot(proj_diet, aes(x=LD1, y=LD2)) +
709 geom_point(aes(color=diet, shape=clade), size=3, alpha=0.8) +

```

```

695         diet=gdf_M_sps$diet,
696         feeding=gdf_M_sps$feeding,
697         clade=gdf_M_sps$clade)
698 df.lda_M <- df.lda_M %>% filter(diet!="This study")
699
700 # LDA para dieta
701 lda_diet <- lda(diet~., data=df.lda_M[,c(1:10,12)])
702
703 proj_diet <- as.data.frame(predict(lda_diet)$x)
704 proj_diet$diet <- df.lda_M$diet
705 proj_diet$clade <- df.lda_M$clade
706
707 svg("LDA/LDA_M_diet.svg", width=9, height=6)
708 ggplot(proj_diet, aes(x=LD1, y=LD2)) +
709   geom_point(aes(color=diet, shape=clade), size=3, alpha=0.8) +
710   scale_color_manual(values=c("#E68613", "#0088E7", "#F8766D",
711     "#ED68ED", "#0CB702", "#00C19A")) +
712   scale_shape_manual(values=c(15,17,16)) +
713   stat_ellipse(aes(color=diet), level=0.75, type="norm") +
714   theme_bw() +
715   labs(x="LD1", y="LD2",
716     color="Dieta", shape="Clado") +
717   theme(text=element_text(size=14))
718 dev.off()
719
720 # LDA para feeding
721 lda_feed <- lda(feeding~., data=df.lda_M[,c(1:10,13)])
722
723 proj_feed <- as.data.frame(predict(lda_feed)$x)
724 proj_feed$feeding <- df.lda_M$feeding
725 proj_feed$clade <- df.lda_M$clade
726 proj_feed$species <- df.lda_M$species
727
728 svg("LDA/LDA_M_feeding_2.svg", width=9, height=6)
729 ggplot(proj_feed, aes(x=LD1, y=LD2)) +
730   geom_point(aes(color=feeding, shape=clade), size=3, alpha=0.8) +
731   scale_color_manual(values=c("#0CB702", "#0088E7", "#ED68ED", "#E68613")) +
732   scale_shape_manual(values=c(15,17,16)) +
733   stat_ellipse(aes(color=feeding), level=0.75, type="norm") +
734   geom_text_repel(aes(label=species), size=4, family="serif", fontface=3) +
735   theme_bw() +
736   labs(x="LD1", y="LD2",
737     color="Estrategia alimenticia", shape="Clado") +
738   theme(text=element_text(size=14))
739 dev.off()
740
741

```

### Anexo 3. Clasificación de la estrategia de alimentación y dieta de cada especie

Se muestra la clasificación de estrategia de alimentación desarrollada en este estudio y la dieta correspondiente a cada especie.

#### 3.1 Vista dorsal del cráneo

SpName	Clade	Diet	Feeding	Period	Region
--------	-------	------	---------	--------	--------

<i>A. australis</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Holoceno	Costa peruana
<i>A. changorum</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Costa peruana
<i>A. gazella</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>A. longirostris</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Costa peruana
<i>A. philippii</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia
<i>A. pusillus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia
<i>Hydrarctos sp.</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Plioceno tardío-Pleistoceno temprano	Costa peruana
<i>C. cristata</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>C. ursinus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia
<i>E. barbatus</i>	Phocidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>E. jubatus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia
<i>H. capensis</i>	Phocidae	Peces/Zooplancton	Perforación 2	Plioceno temprano	Others
<i>H. fasciata</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>H. grypus</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>H. leptonyx</i>	Phocidae	Zooplancton	Filtración/Agarre y desgarro	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>H. lomasiensis</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Plioceno tardío-Pleistoceno temprano	Costa peruana
<i>H. martini</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Costa peruana

<i>L. carcinophaga</i>	Phocidae	Zooplancton	Filtración/Agarre y desgarro	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>L. weddelli</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>M. leonina</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>M. monachus</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Surgencia
<i>N. schauinslandi</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Otras
<i>N. tropicalis</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Otras
<i>N. cinerea</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Otras
<i>O. byronia</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Holoceno	Costa peruana
<i>O. rossii</i>	Phocidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>O. rosmarus</i>	Odobenidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. caspica</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. groenlandica</i>	Phocidae	Peces/Zooplancton	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. hispida</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. largha</i>	Phocidae	Peces/Zooplancton	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. pacifica</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Costa peruana
<i>P. sibirica</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. vitulina</i>	Phocidae	Peces/Zooplancton	Perforación 2	Actualidad	Surgencia
<i>T. mexicanus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Mioceno tardío-	Otras

				Plioceno temprano	
<i>V. chulavistensis</i>	Odobenidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Plioceno	Otras
<i>Z. californianus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia

### 3.2 Vista lateral del cráneo

SpName	Clade	Diet	Feeding	Period	Region
<i>A. australis</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Holoceno	Costa peruana
<i>A. cedrosensis</i>	Odobenidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Mioceno	Otras
<i>A. changorum</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Costa peruana
<i>A. gazella</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>A. longirostris</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Costa peruana
<i>A. philippii</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia
<i>A. pusillus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia
<i>C. cristata</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>C. ursinus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia
<i>E. barbatus</i>	Phocidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>E. jubatus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia
<i>H. capensis</i>	Phocidae	Peces/Zooplancton	Perforación 2	Plioceno temprano	Otras
<i>H. fasciata</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>H. grypus</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas

<i>H. leptonyx</i>	Phocidae	Zooplancton	Filtración/Agarre y desgarro	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>H. lomasiensis</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Plioceno tardío-Pleistoceno temprano	Costa peruana
<i>H. martini</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Costa peruana
<i>I. downsi</i>	Odobenidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Mioceno	Otras
<i>L. carcinophaga</i>	Phocidae	Zooplancton	Filtración/Agarre y desgarro	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>L. weddellii</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>M. leonina</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>M. monachus</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Surgencia
<i>N. schauinslandi</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Otras
<i>N. tropicalis</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Otras
<i>N. cinerea</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Otras
<i>N. mirum</i>	Odobenidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Mioceno	Otras
<i>O. byronia</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Holoceno	Costa peruana
<i>O. rossii</i>	Phocidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>O. rosmarus</i>	Odobenidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>Hydrarctos sp.</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Plioceno tardío-Pleistoceno temprano	Costa peruana
<i>P. caspica</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas

<i>P. groenlandica</i>	Phocidae	Peces/Zooplancton	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. hispida</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. largha</i>	Phocidae	Peces/Zooplancton	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. pacifica</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Costa peruana
<i>P. repenningi</i>	Odobenidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Mioceno	Otras
<i>P. sibirica</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. vitulina</i>	Phocidae	Peces/Zooplancton	Perforación 2	Actualidad	Surgencia
<i>T. mexicanus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Otras
<i>T. oragensis</i>	Odobenidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Mioceno	Otras
<i>V. chulavistensis</i>	Odobenidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Plioceno	Otras
<i>Z. californianus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia

### 3.3 Vista lateral de la mandíbula

SpName	Clade	Diet	Feeding	Period	Region
<i>A. australis</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Holoceno	Costa peruana
<i>A. changorum</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Costa peruana
<i>A. gazella</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>A. longirostris</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Costa peruana

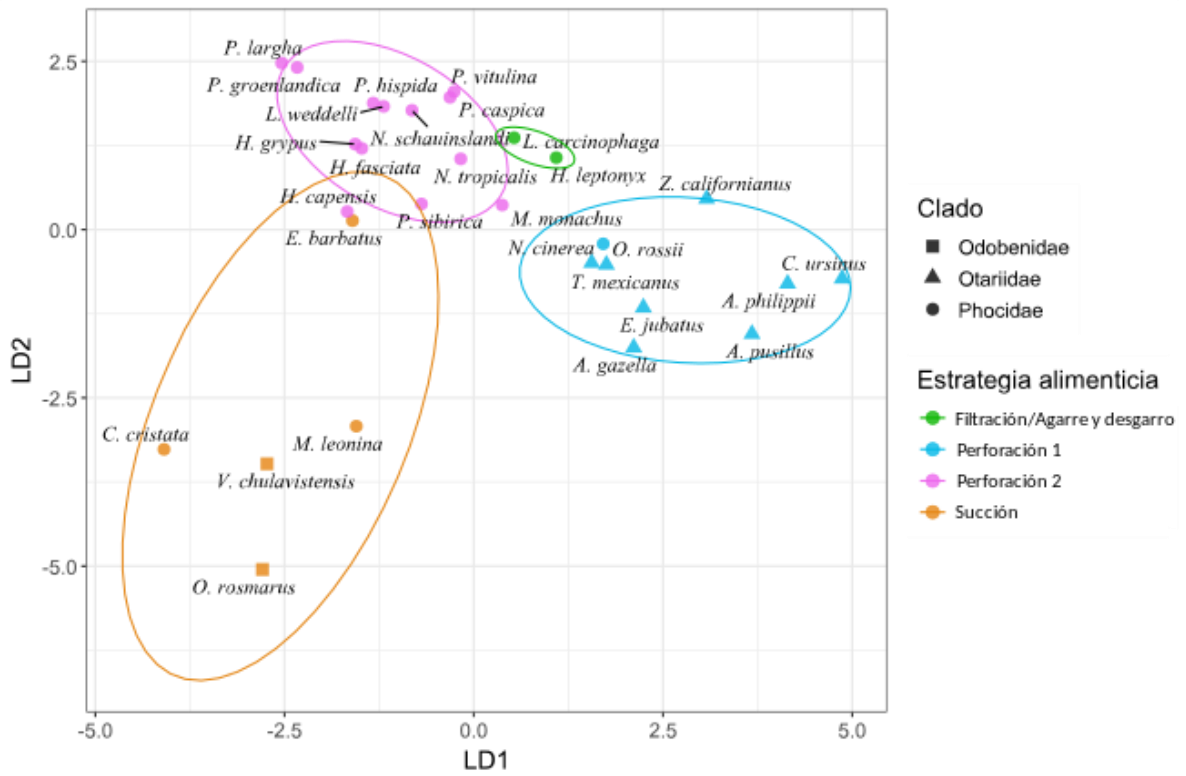
<i>A. philippii</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia
<i>A. pusillus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia
<i>Hydrarctos sp.</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Plioceno tardío- Pleistoceno temprano	Costa peruana
<i>C. cristata</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>C. gilmorei</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Pliocene-Early Pleistocene	Otras
<i>D. santacruzensis</i>	Odobenidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Mioceno	Otras
<i>D. seftoni</i>	Odobenidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Late Pliocene	Otras
<i>E. barbatus</i>	Phocidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>E. jubatus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia
<i>G. pugnax</i>	Odobenidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Mioceno tardío- Plioceno temprano	Otras
<i>H. capensis</i>	Phocidae	Peces/Zooplankton	Perforación 2	Plioceno temprano	Otras
<i>H. fasciata</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>H. leptonyx</i>	Phocidae	Zooplankton	Filtración/Agarre y desgarro	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>H. lomasiensis</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Plioceno tardío- Pleistoceno temprano	Costa peruana
<i>H. martini</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío- Plioceno temprano	Costa peruana
<i>L. carcinophaga</i>	Phocidae	Zooplankton	Filtración/Agarre y desgarro	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>M. leonina</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas

<i>M. monachus</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Surgencia
<i>N. schauinslandi</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Otras
<i>N. tropicalis</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Otras
<i>N. cinerea</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Otras
<i>O. byronia</i>	Otariidae	Este estudio	Este estudio	Holoceno	Costa peruana
<i>O. rosmarus</i>	Odobenidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. caspica</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. groenlandica</i>	Phocidae	Peces/Zooplankton	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. hispida</i>	Phocidae	Peces/Invertebrados bentónicos	Perforación 2	Actualidad	Latitudes medias-altas
<i>P. magnus</i>	Odobenidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Mioceno	Otras
<i>P. pacifica</i>	Phocidae	Este estudio	Este estudio	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Costa peruana
<i>P. starri</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Mioceno	Otras
<i>P. vitulina</i>	Phocidae	Peces/Zooplankton	Perforación 2	Actualidad	Surgencia
<i>T. mexicanus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Mioceno tardío-Plioceno temprano	Otras
<i>V. chulavistensis</i>	Odobenidae	Invertebrados bentónicos	Succión	Plioceno	Otras
<i>Z. californianus</i>	Otariidae	Peces/Cefalópodos	Perforación 1	Actualidad	Surgencia

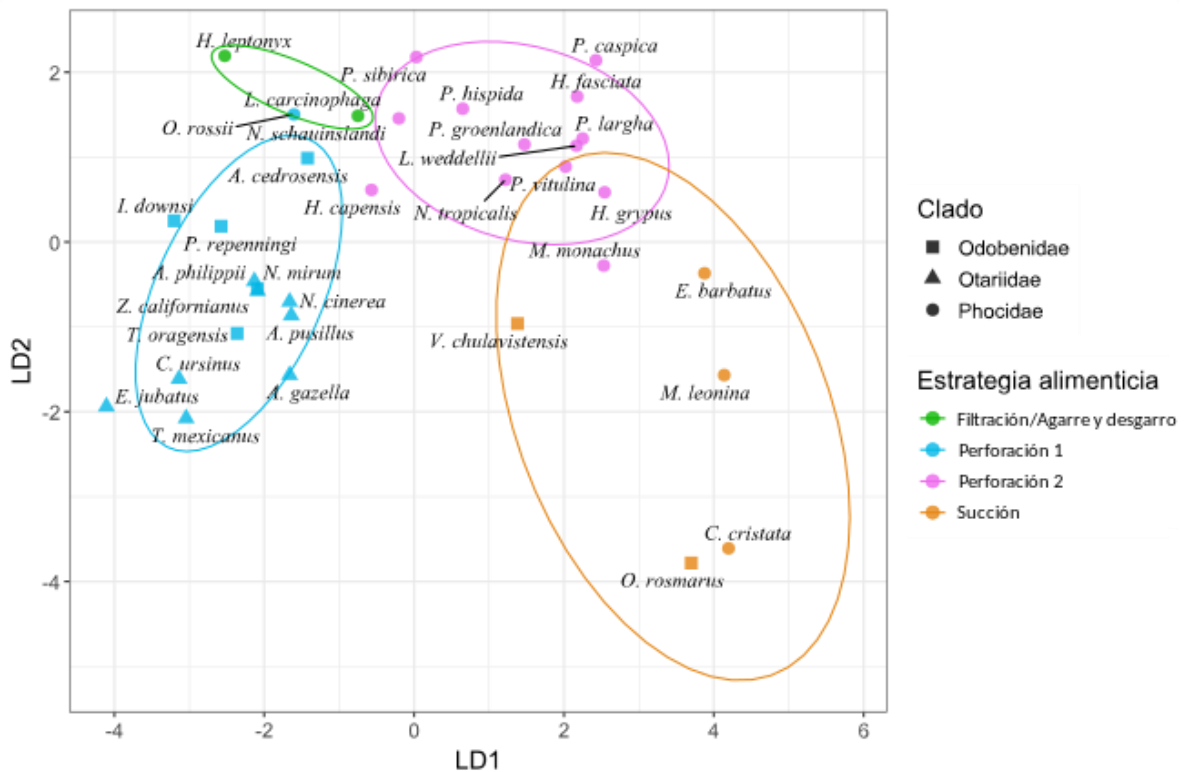
#### Anexo 4. Análisis discriminante lineal para las estrategias de alimentación.

Se muestran los LDA de cada vista agrupados en las estrategias de alimentación establecidas en este estudio.

##### 4.1 Vista dorsal del cráneo



#### 4.2 Vista lateral del cráneo



### 4.3 Vista lateral de la mandíbula

