



UNIVERSIDAD PERUANA  
**CAYETANO HEREDIA**

PATRONES MACROEVOLUTIVOS DE  
LOS ODONTOCETI DURANTE LOS  
ÚLTIMOS 10 MILLONES DE AÑOS  
(MIOCENO TARDÍO-ACTUALIDAD) Y  
LA EVOLUCIÓN DE LOS DELFINES  
OCEÁNICOS (DELPHINIDAE)

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS DEL MAR

CLAUDIA CAVERO ROZAS

**LIMA- PERÚ**

**2025**



**ASESOR**

Dr. Rodolfo Martín Salas Gismondi

**CO ASESORA**

Dra. Diana Ochoa

**JURADO DE TESIS**

DRA. SUSANA CÁRDENAS ALAYZA

PRESIDENTE

DR. JORGE VÉLEZ-JUARBE

VOCAL

DR. MATTHIEU CARRÉ

SECRETARIO

**DEDICATORIA.**

A mis papás y hermanas, por todo su apoyo

A mis abuelitos, Papá Pepe, Mamá Alicia y Mamá Graciela

## **AGRADECIMIENTOS.**

A mis asesores, por brindarme la oportunidad de seguir aprendiendo y aportar al estudio de la paleontología peruana.

A Cami y Leo, los mejores amigos que el laboratorio y la paleontología me pudo dar. Gracias por su constante apoyo, especialmente en el análisis filogenético, estar siempre presentes.

A Eli y Paty, por el apoyo en la preparación de los fósiles y la toma de fotografías.

Al equipo del Departamento de Paleontología de Vertebrados del Museo de Historia Natural de San Marcos, y a Josefina, por su apoyo durante las salidas de campo.

A Juan Felipe, por el apoyo durante la redacción con pomodoros y el tiempo compartido en el laboratorio.

A Olivier Lamber, Giovanni Bianucci y Francesco Nobile, por aclarar todas mis dudas sobre la anatomía y evolución de los odontocetos.

A mis amigos de los laboratorios de Biogeociencias y Ciencias del mar, por el apoyo moral durante este proceso

### **FUENTES DE FINANCIAMIENTO.**

Este trabajo fue financiado por PROCENCIA-CONCYTEC en el marco de la convocatoria para Proyectos de Investigación Básica 2022 [Contrato N° PE501078563-2022-PROCENCIA].

<b>DECLARACIÓN DE AUTOR</b>			
<b>FECHA</b>	<b>02</b>	<b>ABRIL</b>	<b>2025</b>
<b>APELLIDOS Y NOMBRES DEL EGRESADO</b>	<b>CAVERO ROZAS CLAUDIA</b>		
<b>PROGRAMA DE POSGRADO</b>	<b>MAESTRÍA EN CIENCIAS DEL MAR</b>		
<b>AÑO DE INICIO DE LOS ESTUDIOS</b>	<b>2022</b>		
<b>TITULO DEL TRABAJO DE INVESTIGACIÓN DE GRADO</b>	<b>“PATRONES MACROEVOLUTIVOS DE LOS ODONTOCETI DURANTE LOS ÚLTIMOS 10 MILLONES DE AÑOS (MIOCENO TARDÍO-ACTUALIDAD) Y LA EVOLUCIÓN DE LOS DELFINES OCEÁNICOS (DELPHINIDAE)”</b>		
<b>MODALIDAD DE TRABAJO DE GRADO</b>	<b>Tesis</b>		
<b>Declaración del Autor</b>			
El presente Trabajo de Grado es original y no es el resultado de un trabajo en colaboración con otros, excepto cuando así está citado explícitamente en el texto. No ha sido ni enviado ni sometido a evaluación para la obtención de otro grado o diploma que no sea el presente.			
<b>Teléfono de contacto (fijo / móvil)</b>	<b>991331255</b>		
<b>E-mail</b>	<b>claudia.cavero.r@upch.pe</b>		



Firma del Egresado

DNI 77339314

## TABLA DE CONTENIDOS

### RESUMEN

### ABSTRACT

<b>I.</b>	<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
<b>II.</b>	<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>3</b>
<b>III.</b>	<b>MARCO TEÓRICO</b> .....	<b>4</b>
	III.1 Origen de los cetáceos.....	4
	III.2 Origen y generalidades de Odontoceti .....	5
	III.3 Clados extintos de Odontoceti .....	6
	III. 4 Clados actuales de Odontoceti .....	10
	III.5 Análisis de patrones macroevolutivos.....	15
	III.6 Condiciones ambientales a partir del Mioceno.....	17
<b>IV.</b>	<b>METODOLOGÍA</b> .....	<b>17</b>
<b>V.</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	<b>22</b>
	V.1 Descripción de MUSM 3740.....	22
	V.2 Descripción de MUSM 4746.....	32
	V.3 Análisis filogenético .....	37
	V.4 Análisis de tasas evolutivas.....	38
	V.5 Comparación de tasas evolutivas con temperatura y nivel del mar.....	44
<b>VI.</b>	<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>48</b>
	VI.1 Patrones macroevolutivos de los Odontoceti en los últimos 10 Ma.....	48
	VI.2 Patrones macroevolutivos de Delphinidae.....	51
	VI.3 Evolución de los Delphinidae en Sudamérica.....	53
	VI.4 Relación entre los patrones macroevolutivos con cambios ambientales.....	58
<b>VII.</b>	<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>60</b>
<b>VIII.</b>	<b>REFERENCIAS BIBIOGRÁFICAS</b> .....	<b>61</b>

## **RESUMEN**

Los Odontoceti son el grupo de mamíferos marinos más diversos en la actualidad, aun así, su diversidad en el pasado superaba la actual. Además, hacia el Plio-Pleistoceno hay un recambio taxonómico y hoy en día su diversidad está representada principalmente por los Delphinidae, cuyo origen se estima hace unos 11 millones de años (Ma). Para entender la historia evolutiva de las especies se analizan sus patrones macroevolutivos, es decir, sus tasas de especiación y de extinción, además de su relación con factores bióticos o ambientales. En este trabajo se presentan dos nuevos fósiles de Delphinidae del Plio-Pleistoceno peruano que representan la primera inclusión de fósiles de Delphinidae del hemisferio sur en un análisis filogenético. Indicando que pertenecen a Globicephalinae y Delphininae, grupos con ecologías diferentes. También se analizaron los patrones macroevolutivos de los Odontoceti y se encontró que su diversidad fue determinada por cambios en las tasas de extinción, que se relacionaron con cambios en el nivel del mar, que causa la pérdida de hábitats costeros. Por lo tanto, las grandes extinciones de odontocetos durante el Plio-Pleistoceno habrían afectado a especies costeras, dejando nichos disponibles que permitió una radiación explosiva de los Delphinidae, el grupo más diverso en la actualidad.

## **PALABRAS CLAVE**

ODONTOCETI, PATRONES MACROEVOLUTIVOS, DELPHINIDAE, FILOGENIA, PALEONTOLOGÍA

## **ABSTRACT**

The Odontoceti are currently the most diverse marine mammal group, even though, their past diversity greatly outnumbered the current one. Around the Plio-Pleistocene there was a taxonomic rechange and nowadays their diversity is mainly represented by the Delphinidae, a group whose origin is estimated around 11 million years ago (Ma). To understand the evolutionary history of species their macroevolutionary patterns are analysed, that is, their speciation and extinction rates, as well as their relationship with biotic or environmental factors. In this study two new Delphinidae fossils are described and represent the first inclusion of Delphinidae fossils from the southern hemisphere in a phylogenetic analysis. Indicating that they belong to the Globicephalinae and Delphininae, groups with different ecologies. The macroevolutionary patterns of the Odontoceti were also analysed and it was found that their diversity has been determined by changes in extinction rates, related to changes in sea level, which causes the loss of coastal habitats. Therefore, the great odontocetes extinctions during the Plio-Pleistocene would have affected coastal species, leaving niches available that allowed the explosive radiation of the Delphinidae, the most diverse group today.

## **KEYWORDS**

ODONTOCETI, MACROEVOLUTIONARY PATTERNS, DELPHINIDAE, PHYLOGENY, PALEONTOLOGY



## I. INTRODUCCIÓN

Los odontocetos (Odontoceti) o cetáceos con dientes son en la actualidad un grupo de mamíferos marinos con una gran diversidad de formas y tamaños. Representados por delfines, marsopas, cachalotes, ballenas piloto, beluga y narval. En la actualidad hay 79 especies clasificadas en diez grupos que forman parte de Odontoceti, de los cuáles el más diverso es el grupo de los delfines oceánicos o Delphinidae con 38 especies (Hooker, 2018; McGowen et al., 2009; *Society for Marine Mammalogy*, 2016). Si bien los Odontoceti presentan una gran diversidad, en el pasado esta fue aún mayor e incluía diversas formas y grupos extintos (Marx & Uhen, 2010). Presentaron un pico de diversidad durante el Mioceno Tardío que fue seguido de un declive que continuó hasta la actualidad (Marx & Uhen, 2010).

El Mioceno fue una época muy productiva debido a un Óptimo Climático, un periodo cálido con niveles relativamente altos de CO<sub>2</sub>, que tuvo lugar hace unos 17 a 15 Ma, que dio lugar a un pico de abundancia y diversidad de especies (Foster et al., 2012; Zachos et al., 2001). Sin embargo fue seguido de un enfriamiento progresivo hasta la actualidad (Zachos et al., 2001). Posterior del pico en diversidad se registró una gran extinción de megafauna marina hacia inicios del Plioceno que disminuyó considerablemente el número de roles funcionales entre los cetáceos (Marx & Uhen, 2010; Pimiento et al., 2017). Esta extinción se atribuyó a una disminución de hábitats costeros a nivel global, por lo que es probable que varias ecologías costeras y formas especializadas de odontocetos se hayan perdido en este evento de extinción (Pimiento et al., 2017).

Los odontocetos actuales son muy similares entre sí, en especial los pertenecientes a Delphinidae. Este grupo se originó hacia el Mioceno tardío y su gran diversidad surgió a partir de una radiación explosiva hacia finales del Plioceno.

Se conoce que el gran evento de extinción de inicios del Plioceno afectó a varios grupos de vertebrados semiacuáticos como pinnípedos, aves, tortugas y cocodrilianos marinos (Pimiento et al., 2017; Salas-Gismondi et al., 2022). En el caso de los Odontoceti estos también fueron afectados, a pesar de ser totalmente acuáticos, poseer hábitos mayormente pelágicos y tener adaptaciones para migración como la optimización de energía para nadar grandes distancias (Costa & Mares, 2018). Estas adaptaciones no los volverían susceptibles a la extinción por pérdida de hábitats costeros, a menos que en el Mioceno existieran especies de odontocetos estrictamente costeras. En contraste, otros factores a nivel global como la variación de la temperatura del océano podrían haber generado un estrés a gran escala, que explicaría las extinciones. Por lo tanto, se sugiere que la temperatura es un factor crucial para su diversificación y extinción (Chen et al., 2022; Menge & Sutherland, 1987). Durante y después de la extinción del Plioceno, los Delphinidae protagonizaron una radiación explosiva, que dio origen a 30 de las 37 de las especies actuales (Hooke, 2018; McGowen et al., 2009). Esta diversificación se caracterizó por tener baja disparidad y tasas evolutivas, y aun es poco comprendida (Coombs et al., 2022; McGee et al., 2009).

Para este trabajo se colectaron nuevos fósiles de Delphinidae en el área de Sacaco provenientes de las Formaciones Caracoles y Pongo, con edades estimadas de 2.7 Ma y 1 Ma respectivamente. Los fósiles (MUSM 3740 y MUSM 4746)

corresponden a dos morfologías diferentes. MUSM 3740 presenta un cráneo con rostro largo y delgado con numerosos dientes delgados, y MUSM 4746 un cráneo robusto con un rostro ancho y relativamente largo, con 13 alveolos por maxilar, similar a los Globicephalinae (ballenas piloto, orca pigmea, falsa orca, delfín de Risso).

La evolución de los Delphinidae aun no es muy comprendida debido a que el registro fósil es fragmentario y no presentan un buen estado de preservación, además hasta el momento solo hay una especie fósil descrita para el hemisferio sur, *Australodelphis mirus* hallado en la Antártida (Fordyce, 2002). En este estudio se incluirán fósiles de Delphinidae del hemisferio sur por primera vez en un análisis filogenético exhaustivo. Además, los fósiles peruanos pertenecen a la época de la radiación explosiva de Delphinidae, por lo que brindan información sobre las morfologías presentes durante este evento de diversificación. Además, el análisis de los patrones macroevolutivos de Odontoceti permitirá conocer cómo se dio el recambio de especies tras el evento de extinción de la megafauna marina.

Por lo tanto, se plantea la siguiente pregunta de investigación, ¿Cómo variaron las tasas evolutivas de los Delphinidae y otros odontocetos en el contexto de cambios climáticos y ambientales durante el origen y radiación de los Delphinidae?

## **II. OBJETIVOS**

Objetivo general

Identificar patrones macroevolutivos de los odontocetos en los últimos 10 Ma y su relación con cambios climáticos y ambientales.

## Objetivos específicos

- Generar una filogenia calibrada temporalmente de odontocetos del Mioceno tardío a la actualidad, incluyendo nuevos fósiles de Delphinidae descubiertos en el Perú.
- Determinar las variaciones en las tasas evolutivas de los Delphinidae y otros odontocetos.
- Relacionar los patrones de evolución morfológica, especiación y extinción de los Delphinidae y otros odontocetos con los cambios de temperatura y nivel del mar.

### **III. MARCO TEÓRICO**

#### III.1 Origen de los cetáceos

Los cetáceos son mamíferos marinos con un gran nivel de adaptación a la vida acuática, uno de sus principales caracteres diagnósticos es la presencia de paquiososteosclerosis de la pared medio de la bula timpánica, es decir, un aumento de su densidad y grosor (Marx et al., 2016a). En la actualidad los cetáceos se clasifican en dos grandes grupos, los misticetos (Misticeti) o ballenas barbadas y los odontocetos (Odontoceti) o cetáceos con dientes.

Posteriormente los cetáceos se adaptaron aún más a la vida acuática, en especial al hábitat marino. Para ello desarrollaron adaptaciones que les permitieron llevar a cabo todo su ciclo de vida en el agua. Estas incluyen la pérdida de las extremidades posteriores, separación de pelvis de la columna vertebral, limitación de la movilidad del cuello y restricción en la movilidad de las extremidades anteriores que adaptaron la función de aleta (Marx et al., 2016d, 2016c).

### III.2 Origen y generalidades de Odontoceti

Los grupos de cetáceos que demuestran esta transición a la vida marina incluyen a Pakicetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae, Protocetidae, Basilosauridae y Kekenodontidae. De los cuales se registraron fósiles desde el Eoceno hasta el Oligoceno. A partir del Oligoceno se encuentran los primeros fósiles de Mysticeti y Odontoceti (Marx et al., 2016d).

En la actualidad los Mysticeti se caracterizan por la presencia de barbas y dos espiráculos, mientras que los Odontoceti presentan dientes, un solo espiráculo y tienen la capacidad de ecolocalizar (Marx et al., 2016). Sin embargo, en su origen ambos grupos presentaban dentadura heterodonta, sin o con limitada polidontía y fosas nasales ubicadas anteriormente. La principal diferencia entre ellos en su anatomía craneana es la expansión de los maxilares sobre el proceso supraorbital en los Odontoceti, que refleja su capacidad de ecolocalización (Marx et al., 2016d). Además, en la actualidad también se observa una cuenca en la superficie dorsal del cráneo, que alberga al órgano asociado con la ecolocalización, el melón; una clara asimetría bilateral, generalmente con un desplazamiento hacia la izquierda de los premaxilares y nasales; la expansión de los maxilares sobre la superficie dorsal de los frontales y la presencia de forámenes premaxilares y fosas para sacos de aire (Geisler et al., 2014; Marx et al., 2016d)

Otras características de los odontocetos son la presencia de numerosos dientes en su mayoría cónicos, ya que algunas especies de marsopa presentan dientes espatulados, fusión entre el timpánico y el periótico, y telescopización de tipo retrógrada (Buono & Vlachos, 2022; Hooker, 2018; Marx et al., 2016a). Este tipo

de telescopización se caracteriza por una expansión posterior de los maxilares y frontales (Churchill et al., 2018). Además, en la actualidad el nivel de adaptación a la vida acuática llevó a que las extremidades anteriores se modificaron en aletas, con modificaciones como la hiperfalangia e incluso en algunas especies las falanges se redujeron y presentan cartílagos de mayor longitud entre ellas. Por otro lado, perdieron sus extremidades posteriores y solo presentan una pelvis vestigial (Marx et al., 2016a).

Otra evidencia de la gran adaptación a la vida acuática es el desarrollo de la estrategia de alimentación por succión. Se caracteriza por utilizar la fuerza del agua para poder tragar las presas por la gran presión que se ejerce. Incluso se evidenció que esta fuerza llega a modificar la superficie de los dientes y deja marcas en ellos (Marx et al., 2023, p. 202). Esto se observó solo en animales cuya principal estrategia de alimentación es la de succión, en el caso de los delfines son usualmente aquellos con hocicos anchos y cortos como los Globicephalinae. Por otro lado, si bien otras especies también pueden alimentarse por succión esto es facultativo y no necesariamente presentan el patrón de desgaste dental asociado a este (Marx et al., 2023).

### III.3 Clados extintos de Odontoceti

Si bien el fósil más antiguo de Odontoceti conocido hasta el momento fue hallado en estratos del Oligoceno Temprano del estado de Washington en los Estados, este aún no se ha descrito (Marx et al., 2016d). Por lo tanto, Xenorophidae es el grupo más antiguo descrito de Odontoceti, cuyos fósiles datan del Oligoceno Temprano a Tardío y fueron hallados principalmente en la costa este de Estados Unidos. Este grupo incluye 9 especies y se caracterizan por un lacrimal extendido, que cubre

parcialmente el proceso supraorbital, un rostro muy delgado, cuencas rostrales en el maxilar, la fosa temporal parcial o totalmente cubierta dentición heterodonta ligeramente polidentada, además de dientes pequeños denticulados triangulares, y nasales alargados que tienden a retraerse posteriormente empujando posteriormente el parietal y supraoccipital (Marx et al., 2016d).

Otro grupo de Odontoceti basal es Simocetidae, de este se conocen 3 especies cuyos fósiles fueron hallados en la costa oeste de Estados Unidos en niveles del Oligoceno de la Formación Pysht (Velez-Juarbe, 2023). Estos se identifican por tener: 7 u 9 dientes delimitados por el maxilar, ausencia de la cuenca rostral, el extremo posterior de los nasales se encuentra a la altura de la mitad anterior del proceso supraorbital y el supraoccipital se encuentra al mismo nivel de los nasales (Velez-Juarbe, 2023).

Los Agorophiidae son otro grupo de Odontoceti basal del Oligoceno. Se conocen 2 especies, *Agorophius pygmaeus* y *Ankilorhyza tiedemani* (Velez-Juarbe, 2023). Se caracterizan por tener un rostro ancho en la base, sulco premaxilar profundo, cráneo aplanado y dientes relativamente grandes con denticulos accesorios desarrollados (Marx et al., 2016d).

El clado Patriocetidae se conoce por fósiles del Oligoceno Tardío (Marx et al., 2016d). Estos se caracterizan por presentar un proceso zigomático estrecho transversal y verticalmente, además de un margen externo de la fosa glenoidea angular, que presenta una forma de pistola (Dubrovo & Sanders, 2000).

Los Waipatiidae fueron un clado de Odontoceti presente durante el Oligoceno hasta el Mioceno Medio hallados en Nueva Zelanda y Estados Unidos (Boessenecker,

2022; Fordyce, 1994). Hasta el momento se conocen 5 especies que se identifican por tener incisivos prominentes, con rostro ancho en la base y un nivel intermedio de telescopía (Boessenecker, 2022)

Por otro lado, el clado de los Squaloziphiidae se conoce a partir de fósiles del Oligoceno Tardío hasta Mioceno Temprano (24-19.2 Ma) de Oregon, Estados Unidos. Presenta crestas premaxilares transversales en el vértice, al igual que Ziphiidae pero se diferencia en que la fosa del seno pterigoideo es más corta anterior y ventralmente, el tubérculo del martillo está menos reducido y no presenta alveolos grandes en las mandíbulas (Lambert et al., 2018).

Los Squalodontidae, o delfines con dientes de tiburón fueron un clado de Odontoceti presente durante el Oligoceno Tardío y el Mioceno Medio. Son odontocetos de tamaño mediano, heterodontos con un rostro largo con incisivos prominentes con postcaninos muy ornamentados con dentículos accesorios (Collareta et al., 2020). Otro grupo que estaría relacionado a los Squalodontidae es Dalpiazianidae, del que solo se conoce una especie (de Muizon, 1994; Marx et al., 2016d).

Otro grupo extinto caracterizado por ser heterodontos y presentar incisivos prominentes es el de los Squalodelphinidae. Estudios recientes identificaron que este no sería monofilético, y que los fósiles asignados a este no presentan ninguna autopomorfía, además sería cercano con los Platanistoidea (Viglino, 2019). Por otro lado, el clado Allodelphinidae también sería cercano a los Platanistoidea y está representado por fósiles del Mioceno, caracterizados por tener gran tamaño, de

hasta 5 m y un rostro alargado con una longitud hasta 4 veces mayor que la región postrostral del cráneo (Kimura & Barnes, 2016).

Un clado particular de Odontoceti por su morfología son los Eurhinodelphinidae. Estuvieron presente en el Mioceno y se caracterizan por tener longirostría, es decir un rostro extremadamente largo con una porción del premaxilar sin dientes que puede llegar a representar la mitad del rostro, y mandíbulas que no alcanzan el extremo anterior del premaxilar (Boessenecker, 2022; Marx et al., 2016d). Un grupo similar a este es Eoplatanistidae, del Mioceno Temprano de Italia, del cual se conoce un solo género *Eoplatanista*. Se identifica por tener un rostro largo, robusto con múltiples dientes con una sola raíz, vértice aplanado con frontales muy expuestos (Marx et al., 2016d).

Por otro lado, un grupo que se encuentra en debate hoy en día es Kentriodontidae. Los fósiles de Kentriodontidae pertenecen al Mioceno y llegaron a presentar una gran diversidad (Guo & Kohno, 2021). Sin embargo, estudios recientes indican que las especies asignadas a este en realidad no forman un clado monofilético (Guo & Kohno, 2021; Marx et al., 2016d). Estas especies se caracterizan por presentar simetría en los nasales y los maxilares, a diferencia de los delfínidos modernos (Guo & Kohno, 2021).

Finalmente, uno de los clados extintos más enigmáticos que se hallaron es Odobenocetopsidae. Este está representado por dos especies que existieron hacia el Mioceno Tardío y el Plioceno Temprano en Perú y Chile (Marx et al., 2016d). Son comúnmente llamados delfín-morsa, debido a su semejanza con las morsas actuales. Presenta un hocico corto y ancho, con un paladar abovedado, fosas nasales

cerca al extremo anterior del cráneo, colmillos que en el caso de las hembras se estima tenían un largo de 25 cm y en los machos eran asimétricos, con uno de tamaño similar al de las hembras y el otro con una longitud cercana a 1m (de Muizon, 2018).

### III. 4 Clados actuales de Odontoceti

Uno de los clados de Odontoceti que aún está presente en la actualidad es Physeteroidea, que incluye Physeteridae y Kogiidae. Estos se caracterizan por tener una cuenca supracranial que alberga órganos especializados en la ecolocalización, el melón y espermaceti (Benites-Palomino et al., 2022). En la actualidad Physeteridae solo tiene un representante *Physeter macrocephalus* y Kogiidae dos, *Kogia sima* y *Kogia breviceps*, (Benites-Palomino et al., 2022; Committee on Taxonomy, 2023). Sin embargo, en el pasado Physeteroidea presentaba una gran diversidad de especies con una gran disparidad. De acuerdo a análisis con datos moleculares Physeteroidea habría divergido del resto de Odontoceti hace unos 30 Ma (McGowen et al., 2020). En el Mioceno se tenían especies de gran tamaño como el cachalote macrodepredador *Livyatan melvillei*, y especies pequeñas piscívoras como *Koristocetus pescei* (Benites-Palomino et al., 2022). *Physeter macrocephalus* es el odontoceto de mayor tamaño presente en todos los océanos en zonas libres de hielo, especializado en ambientes profundos (Liu et al., 2023). Su dieta consiste principalmente en cefalópodos y ocasionalmente de peces en los hábitats mesopelágico y béntico (Watwood et al., 2006). Por otro lado, en el caso de *Kogia sima* y *Kogia breviceps* tienen una distribución cosmopolita, presentes en aguas templadas y cálidas (Plön & Baird, 2022). Su dieta consiste principalmente en cefalópodos, peces y ocasionalmente crustáceos y salpas (Beatson, 2007).

Otro clado representado en la actualidad por dos especies es Platanistidae, con las especies *Platanista gangética* y *Platanista minor* que habitan en el río Ganges e Indo (Braulik et al., 2021; Committee on Taxonomy, 2023). Son los últimos representantes de Platanistoidea, un clado de Odontoceti que divergió hacia el Oligoceno (Braulik et al., 2021). De acuerdo a análisis filogenéticos recientes la especie fósil más basal de este clado sería *Araeodelphis* presente en estratos del Mioceno Temprano de la Formación Calvert en Maryland, Estados Unidos (Benites-Palomino et al., 2024; Godfrey et al., 2017). Los Platanistidae se identifican por tener el vértice del cráneo desviado hacia la izquierda, asimetría de los premaxilares en el rostro y en las áreas faciales del cráneo; encéfalo anteroposteriormente más corto que ancho; y falta de contacto de los palatinos, con ambos proyectándose dorsolateralmente (Benites-Palomino et al., 2024). En los *Platanista* actuales la ecolocalización está tan desarrollada que son animales ciegos que se alimentan principalmente de peces y camarones, utilizándola junto con electrorrecepción y escucha pasiva (Kelkar et al., 2018).

Uno de los clados más diversos de Odontoceti en la actualidad es Ziphiidae, también llamados zifios, con 24 especies (Committee on Taxonomy, 2023). Este es un grupo distribuido en todo el mundo, sin embargo, se conoce poco sobre ellos debido a que habitan aguas con una profundidad mayor a 500 m e incluso fueron reportados a profundidades cercanas a 3000 m (Feyrer et al., 2024; Schorr et al., 2014). Se identifican por tener un vértice elevado con proyecciones de los premaxilares, superficie del paladar extendido anteriormente en el rostro y un par de alveolos mandibulares grandes, que posiblemente correspondan a colmillos (Lambert et al.,

2013). Se alimentan principalmente de cefalópodos y su estrategia de alimentación es por succión (Hocking et al., 2017; Santos et al., 2001).

Una de los clados actuales que estaba representado por una especie hasta que se declaró en extinción es Lipotidae, con la especie *Lipotes vexillifer* que habitaba en el Río Yangtze (Pyenson, 2009) Esta extinción se atribuye a la pesca incidental y la modificación de su hábitat para la construcción de represas (Turvey et al., 2007). La mayoría de los fósiles de Lipotidae fueron hallados en depósitos marinos, pero existen registros que indican que *Parapontoporia* sí habría habitado en ambientes fluviales (Boessenecker & Poust, 2015). Por lo que Lipotidae habría tenido más de una incursión en hábitats fluviales.

Otro clado que en la actualidad habita en ríos es Iniidae con 1 especie, *Inia geoffrensis*. Se distribuye en Sudamérica en el Sistema de Ríos Amazónicos (Gutstein et al., 2014). En el pasado tuvieron una distribución más amplia e incluso incluía especies marinas (Pyenson et al., 2015). Estos se identifican por tener una sínfisis mandibular larga y fusionada, el lacrimal se envuelve alrededor del borde anterior del proceso supraorbital del frontal y se superpone ligeramente sobre este, y el maxilar forma el borde dorsolateral del foramen infraorbital ventral (Pyenson et al., 2015).

Otro clado de Odontoceti que en la actualidad está representado por una sola especie es Pontoporiidae con *Pontoporia blainvillei* (Committee on Taxonomy, 2023). Es una especie endémica de la costa este de Sudamérica distribuida desde Itaúnas (Brazil) hasta el Golfo San Matías (Argentina) (do Amaral et al., 2018). Una filogenia realizada con datos moleculares que fue calibrada temporalmente indica

que, habría divergido de Iniidae hace unos 20 Ma (McGowen et al., 2020). Los Pontoporiidae se identifican por la presencia de eminencias premaxilares anteriores a las fosas nasales, un vértice craneal bajo con nasales anteroposteriormente alargados y un lacrimal que se envuelve alrededor del borde anterior del frontal (Marx et al., 2016d). Los fósiles de Pontoporiidae hallados hasta el momento datan desde el Mioceno Medio, y muestran que en el pasado tenían una mayor distribución y diversidad (Godfrey & Barnes, 2008). Los fósiles hallados vienen de diversas zonas, incluyendo Perú, Argentina, ambas costas de Estados Unidos, Japón, Bélgica y los Países Bajos (Godfrey & Barnes, 2008).

Otro grupo de Odontoceti representado en la actualidad por dos especies es Monodontidae que incluye al narval (*Monodon monoceros*) y a la beluga (*Delphinapterus leucas*) que habitan en aguas árticas y subárticas (Bianucci et al., 2019; Committee on Taxonomy, 2023). Se identifican por la exposición medial de los maxilares anterior y lateral a las fosas nasales y la lámina lateral de los palatinos se extiende anterior al borde posterolateral del sulco frontal (Merella et al., 2022). Se reportó que en época de aguas libres su dieta consiste principalmente de bacalao ártico (Kelkar et al., 2018).

Por otro lado, los Phocoenidae, también llamadas marsopas, es otro clado de odontocetos que en la actualidad presenta una baja diversidad, con 7 especies (Committee on Taxonomy, 2023). Son odontocetos pequeños que presentan un rostro pequeño, encéfalo relativamente de gran tamaño, dientes espatulados, eminencia premaxilar elevada anterior a las fosas nasales, una protuberancia del frontal en el vértice del cráneo (Marx et al., 2016d). En el caso de las especies fósiles, no necesariamente presentan todas estas características, ya que algunos

pueden presentar un rostro más alargado o no tener dientes espatulados (Marx et al., 2016d). Los fósiles de Phocoenidae datan desde el Mioceno Tardío y la mayor parte de ellos fueron hallados en costas hacia el Pacífico (Marx et al., 2016d). La dieta de Phocoenidae actuales está compuesta principalmente por peces (Mahfouz et al., 2017).

Finalmente, Delphinidae es el grupo de odontocetos más diverso en la actualidad con 38 especies y fue el último en divergir (Committee on Taxonomy, 2023). Según datos moleculares se estima que su divergencia se dio hace unos 12 Ma (McGowen et al., 2020). Los Delphinidae se identifican morfológicamente por tener los extremos posteriores de los premaxilares asimétricos, con el derecho más ancho que el izquierdo; nasales aplanados anteroposteriormente; y la presencia de una quilla en la superficie ventral del proceso hamular del pterigoides (Marx et al., 2016d).

El fósil más antiguo descrito hasta el momento es el de *Norisdelphis annakaensis* con una edad estimada de 11 Ma, hallado en Japón (Kimura & Hasegawa, 2020; McGowen et al., 2020). Asimismo, también se halló en Japón el segundo fósil más antiguo descrito hasta el momento, *Eodelphinus kabatensis*, de una edad estimada de 9 Ma (Murakami, Shimada, Hikida, & Soeda, 2014; Murakami, Shimada, Hikida, Soeda, et al., 2014). Existe otro fósil de esa misma edad, hallado en California, Estados Unidos que aún no ha sido descrito, pero presenta una forma general similar a *Norisdelphis annakaensis*. Los otros fósiles de Delphinidae descritos hasta el momento fueron hallados principalmente en el hemisferio norte, estos incluyen a *Septidelphis morii*, *Etruridelphis giulii*, *Hemisyntachelus cortesii*, *Hemisyntachelus pisanus*, *Arimidelphis sorbinii*, *Orcinus citonensis*, *Platalearostrum hoekmani*, *Pliodelphis doelensis*, *Rododelphis stamatiadisii*,

*Stenella rayi*, *Lagenorhynchus harmatuki* y *Protoglobicephala mexicana* (Aguirre-Fernández et al., 2009; Bianucci et al., 2009b; Bianucci, 2013; Bianucci et al., 2022). Por otro lado, hasta el momento solo se describió una especie fósil de Delphinidae del hemisferio sur, *Australodelphis mirus* hallado en la Antártida con una edad estimada de 4.5-4.1 Ma (Fordyce et al., 2002).

A los Delphinidae actuales se los organiza en 3 subclados, Globicephalinae, Delphininae y Lissodelphininae. Los Globicephala incluyen a *Feresa*, *Peponocephala*, *Globicephala*, *Pseudorca*, *Grampus*, *Orcaella* y *Orcinus*, sin embargo no todos los análisis incluyen a *Orcaella* y *Orcinus* dentro de Globicephalinae (Vilstrup et al., 2011). Estos se caracterizan por tener un mayor tamaño en comparación a los otros Delphinidae y cráneos robustos, con pocos dientes de gran diámetro. Además, en el caso de *Globicephala* su dieta está compuesta principalmente por cefalópodos (Beasley et al., 2019; Mansilla et al., 2012). Por otro lado, los Delphininae incluyen a *Tursiops*, *Delphinus*, *Stenella*, *Sotalia*, *Sousa* y *Lagenodelphis*. Estos tienen una amplia distribución, incluso en ambientes fluviales como en el caso de *Sotalia fluviatilis*, y su dieta es principalmente piscívora.

### III.5 Análisis de patrones macroevolutivos

Una manera de poder estudiar la evolución es a partir de los patrones macroevolutivos. Estos incluyen las extinciones, diversificación y origen de nuevas especies, estasis y cambios en los caracteres. La estasis hace referencia a aquellas especies que mantienen su forma sin cambios notables a lo largo del tiempo. Por otro lado, el cambio en los caracteres se puede observar en especies que experimentan cambios anatómicos que pueden ocurrir en diferentes escalas de

tiempo. En caso de un grupo con cambios anatómicos dramáticos en lapsos cortos de tiempo mostraría un patrón macroevolutivo muy dinámico. Para poder estudiar los cambios que a través del tiempo pueden conducir a la especiación, diversificación o producir cambios en la disparidad se utilizan análisis filogenéticos calibrados temporalmente con fósiles, o las ocurrencias de las especies fósiles con su rango temporal. A partir de estos se pueden calcular las tasas evolutivas y con ellas identificar los patrones macroevolutivos (Silvestro et al., 2014; Simões et al., 2020) (Simões et al., 2020). Esto permite analizar los procesos que dieron origen a la diversidad actual.

En el caso de los Odontoceti, si bien las formas actuales son muy similares entre ellas en especial los que pertenecen a *Dephinidae*, en el pasado presentaban una gran variedad de morfologías, es decir una mayor disparidad. Había especies con formas extremas como *Samaydelphis chacaltanae*, *Lyviatan melvillei*, *Pliopontos littoralis* y *Piscolithax longirostris*. Estas especies poseen entre ellas una gran variación con relación al tamaño, forma del rostro, y número y tamaño de dientes. Por ejemplo, *Pliopontos littoralis* presentaba un rostro muy delgado y alargado con numerosos dientes pequeños, mientras que *Lyviatan melvillei* poseía un rostro muy robusto con pocos dientes de gran diámetro. Esa gran diversidad de morfologías podría sugerir que en el pasado los Odontoceti ocuparon más nichos ecológicos, por lo que el crucial entender los patrones macroevolutivos que llevaron a la aparición de estas poblaciones con alta disparidad, su extinción y el origen de las especies que conocemos en la actualidad.

### III.6 Condiciones ambientales a partir del Mioceno

El Mioceno fue una época en la que se reportó un Óptimo Climático que generó un aumento en la riqueza de los océanos y en consecuencia un pico de diversidad y riqueza de vertebrados, incluyendo a los Odontoceti (Marx et al., 2016b; Zachos et al., 2001). Además de que es una buena referencia ante el escenario de cambio climático actual, ya que en el Mioceno la configuración de los continentes ya era similar a la actual (Steinthorsdottir et al., 2021).

Posteriormente, hacia el Mioceno Tardío la Tierra inició una etapa de enfriamiento progresivo, que llevó a la pérdida de hábitats costeros por la disminución del nivel del mar (Herbert et al., 2016; Pimiento et al., 2017).

## **IV. METODOLOGÍA**

Para el análisis de los patrones macroevolutivos se utilizó la información de los odontocetos presentes en los últimos 10 millones de años (Ma) a nivel global. Por otro lado, en este trabajo se describen dos nuevos fósiles de Delphinidae del Plioceno-Pleistoceno peruano hallados en el área de Sacaco (Norte de Arequipa, Perú). Primero se realizó una descripción general de los dos nuevos fósiles de Delphinidae. El primer fósil (MUSM 3740) hallado en la formación Caracoles con una edad estimada de 2.7 Ma (Ochoa et al., 2021) incluye cráneo con perióticos, mandíbulas, dientes y parte del esqueleto articulado. El segundo fósil (MUSM 4746) fue hallado en la formación Pongo, con una edad estimada de 1 Ma e incluye cráneo erosionado en la zona de los nasales y proceso nasal de los premaxilares. Una vez realizada la descripción de ambos fósiles se los incluyó en la matriz morfológica utilizada por Bianucci (2022), basada en la matriz de Geisler & Sanders (2003) a la que se agregaron caracteres para Delphinidae (Bianucci et al., 2022; Geisler & Sanders,

2003). Esta matriz incluye 148 especies de cetáceos (arqueocetos, mysticetos y odontocetos) y 374 caracteres (Bianucci et al., 2022; Geisler & Sanders, 2003). Además también se codificaron en la matriz a *Stenella attenuata* y *Stenella longirostris* a partir de observaciones en los individuos UCMP 140389 y UCMP 86287 respectivamente y de la literatura (Cooper et al., 2007; Cozzi et al., 2017) . Primero la matriz fue analizada por máxima parsimonia en el programa TNT v.1.6 (Goloboff et al., 2008). Posteriormente se obtuvo la filogenia con enfoque bayesiano a partir de la matriz morfológica en el programa BEAST 2\_(Suchard et al., 2018). Para el análisis primero se obtuvieron los valores de la forma gamma a partir del análisis por *maximum likelihood* con el servidor web IQ TREE (Trifinopoulos et al., 2016). El valor de la forma de gamma obtenido se utilizó para armar el archivo .xml generado en BEAUTI, también se utilizó una longitud de cadena de 40 millones con registro (*log*) cada 2000. Se incluyeron en los *priors*, o información previa que se da al programa para el análisis, las especies que forman al grupo monofilético Delphinidae en base a la filogenia molecular de McGowen (2020). Además, también se utilizó *tip dating* para estimar los tiempos de divergencia y calibrar temporalmente la filogenia, es decir, se asignó una edad a cada una de las especies incluidas en el análisis. Para esto se obtuvieron las edades a partir de la Paleobiology Database calculando una edad promedio entre la primera y última ocurrencia o la edad indicada en el paper en el que se describió la especie. Se utilizó el enfoque bayesiano debido a que permite obtener las probabilidades de que el árbol obtenido sea correcto dado los datos (Nascimento et al., 2017). Posteriormente se utilizó el programa Tracer v1.7 para verificar que los valores de ESS (*Effective Sample Size*) sean válidos, es decir mayores a 200, y FigTree v1.4.4

para tener una visualización inicial del árbol obtenido (Rambaut et al., 2018; Rambaut & Drummond, 2012).

Después de esta primera visualización del árbol, se graficó una segunda versión en R utilizando los paquetes ape y strap para colocar la escala de tiempo geológico y “podar” el árbol para obtener la filogenia solo de Delphinidae.

Por otro lado, para el análisis de tasas evolutivas se utilizó el programa PyRate para obtener las tasas de especiación y extinción, además de curvas de riqueza en base a los anteriores (Silvestro et al., 2014). Al igual que BEAST2, PyRate también utiliza un enfoque bayesiano. Para esto se recopiló una base de datos a partir de la Paleobiology Database de todos los odontocetos y se analizaron individualmente los 12 clados presentes en los últimos 10 Ma. Estos incluyen a Delphinidae, Iniidae, Kentriodontidae, Kogiidae, Lipotidae, Monodontidae, Odobenocetopsidae, Phocoenidae, Physeteridae, Platanistidae, Pontoporiidae y Ziphiidae. Los datos utilizados consideran a los fósiles ingresados a la plataforma hasta principios de abril del 2024, a esa fecha el último fósil descrito fue *Pebanista yacuruna*. Adicionalmente, para el análisis de Odontoceti se incluyeron todos los clados de Odontoceti.

Las bases de datos incluyen las ocurrencias de cada especie con su rango temporal. Se revisaron las bases de datos obtenidas para verificar que todas las especies sean correctas y se eliminaron aquellas cuyo rango temporal no coincidía con la historia evolutiva del clado, con descripciones no documentadas, considerados “nomen dubium” y que no hayan sido mencionadas en estudios recientes del clado correspondiente. En el caso de Delphinidae se eliminaron a *Delphinus baltringii*

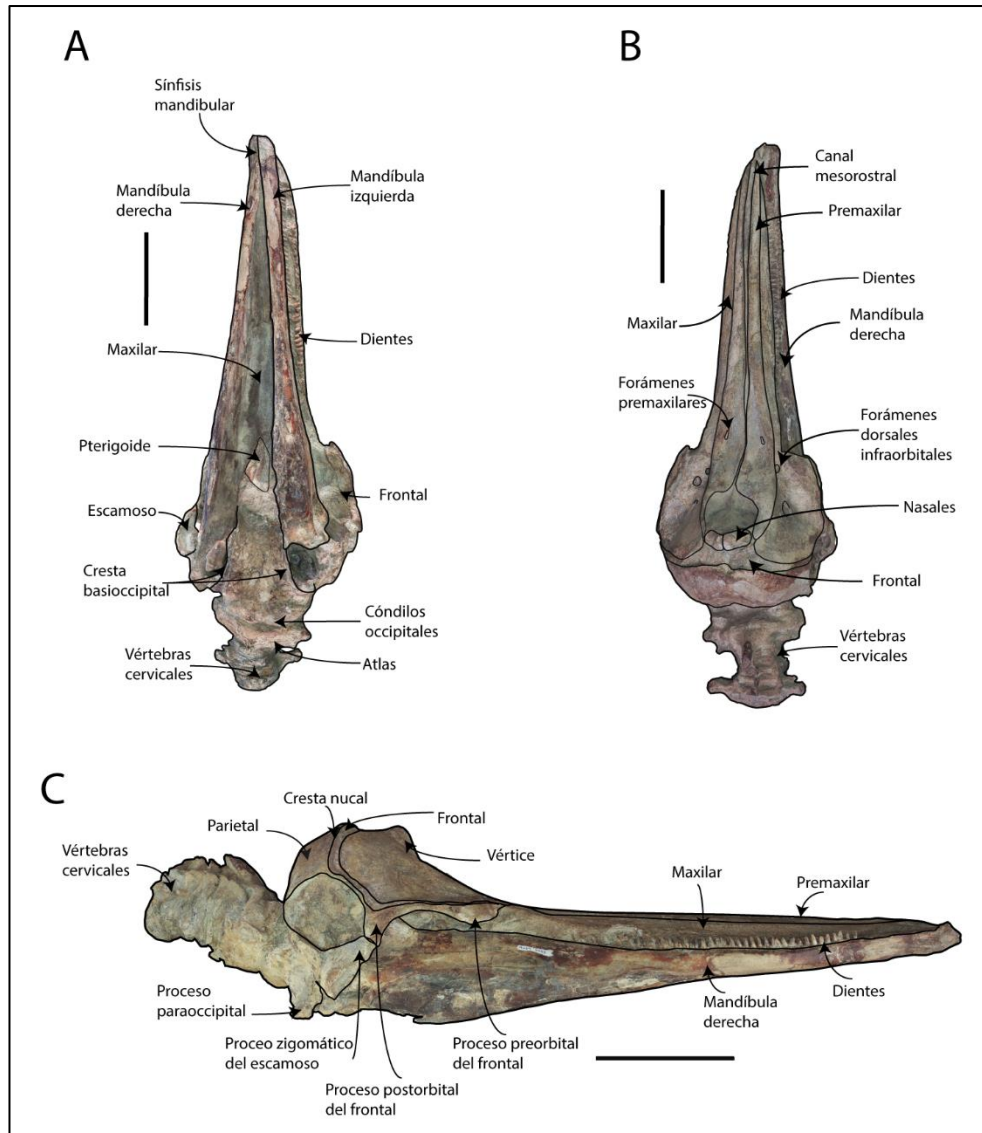
(20.44-15.97 Ma), *Delphinus taramelli* (15.97-11.608 Ma), *Delphinus delannoy* (13.82-11.62 Ma) y *Lissodelphis nordmanni* (11.607-5.3 Ma). Después se generó un archivo .csv con todas las especies de Odontoceti y sus rangos temporales. La base de datos con todos los Odontoceti presentó 1042 ocurrencias de 319 especies, de las cuales 77 son actuales y 179 están representados por un solo fósil. En el caso de Delphinidae la base de datos obtenida incluyó 299 ocurrencias de 60 especies, de las cuales 24 especies están representadas por un solo fósil. A partir de este se generó el archivo .py en R incluyendo 10 repeticiones para ser analizado por el programa. Las repeticiones consisten en una edad obtenida al azar para cada especie, considerando el rango temporal en el que presenta fósiles. Una vez generado el archivo se identificó el modelo adecuado para su análisis y este fue TPP (*Time-variable Poisson Process*) en el caso de Odontoceti, en el que las tasas de preservación son homogéneas a lo largo de un intervalo de tiempo establecido, correspondiente a las eras geológicas. En el caso de Delphinidae el modelo adecuado fue el HPP (*Homogenous Poisson Process*) incorporando el modelo de Gamma, que permite considerar la heterogeneidad de la tasa de preservación entre linajes. Para verificar la convergencia de los análisis se utilizó el programa Tracer v1.7 y se determinó si el número de generaciones del análisis era suficiente o si era necesario aumentarlas o reducirlas (Rambaut et al., 2018). Para el caso de Odontoceti se realizaron corridas de 5 millones, pero incorporando el comando -se\_gibbs que permite que, en el caso de bases de datos grandes, no sea necesario correr un elevado número de generaciones para alcanzar la convergencia. Por otro lado, se analizaron independientemente las familias de Odontoceti presentes en los últimos 10 Ma. Para ello se realizaron corridas de 5 y 6 millones dependiendo de si

alcanzaban la convergencia, debido a que las bases de datos eran más pequeñas por lo que el tiempo de cada corrida fue menor en comparación a las de **todo** Odontoceti. Finalmente, con el archivo .log obtenido se generó un gráfico con las tasas de especiación, extinción y trayectoria de la riqueza en el tiempo. En el caso de Odontoceti y Delphinidae se realizaron 10 repeticiones, cada una fue analizada, y se generaron los gráficos incluyendo todas ellas. Para los otros clados Odontoceti presentes en los últimos 10 Ma los análisis se realizaron con 5 repeticiones. Las repeticiones se configuraron a partir del script en R con el cual se muestrean fechas al azar para cada fósil en el rango de edad obtenido desde la Paleobiology Database, por lo que los resultados pueden presentar una ligera variación entre repeticiones. Después se generaron los gráficos en R a partir de los resultados obtenidos en PyRate como scripts en R que se modificaron utilizando los paquetes ggplot y deeptime para generar los gráficos de cambios de la riqueza y de las tasas de especiación y extinción con la escala de tiempo geológico.

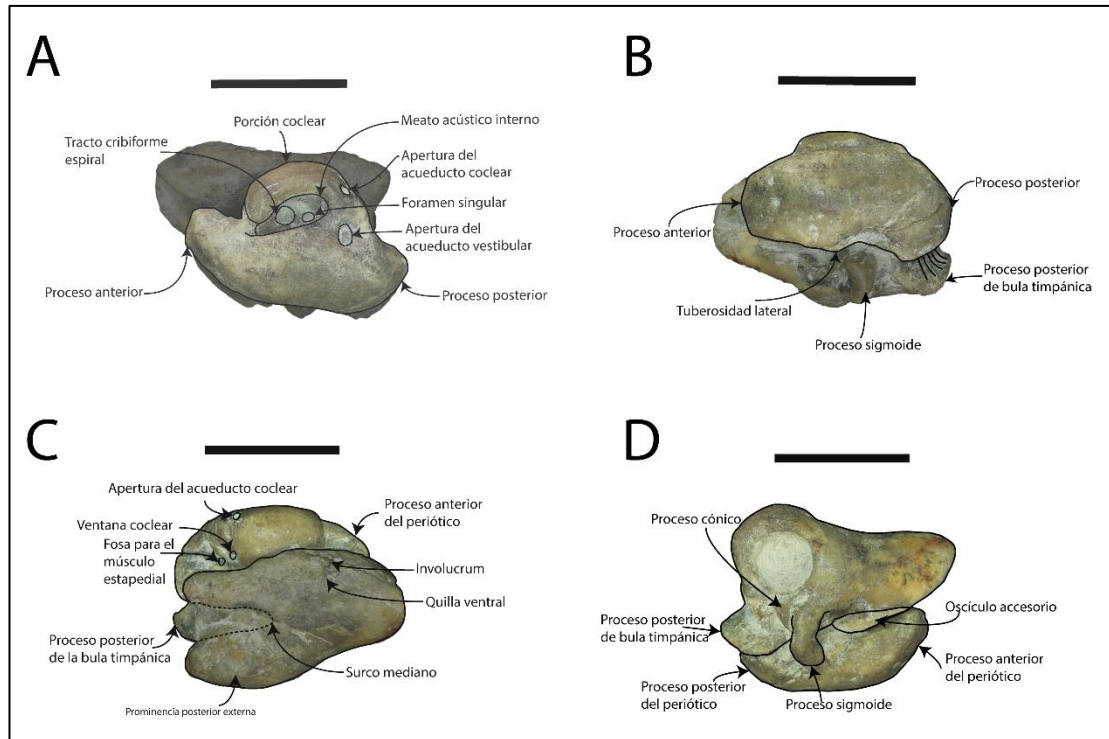
Posteriormente, a partir de la bibliografía se recopilaron datos sobre los cambios de la temperatura global y nivel del mar a partir del Mioceno Tardío hasta la actualidad (Rohling et al., 2022; Westerhold et al., 2020; Zachos et al., 2001). Se utilizaron los datos de temperatura de Zachos (2001) y de nivel del mar de Rohling (2022) Después se realizaron regresiones lineales sin interacción en R para evaluar si existía alguna relación entre ellos con las tasas evolutivas halladas previamente para Odontoceti que fueron tabuladas con el paquete sjPlot (Beyer et al., 2019).

## V. RESULTADOS

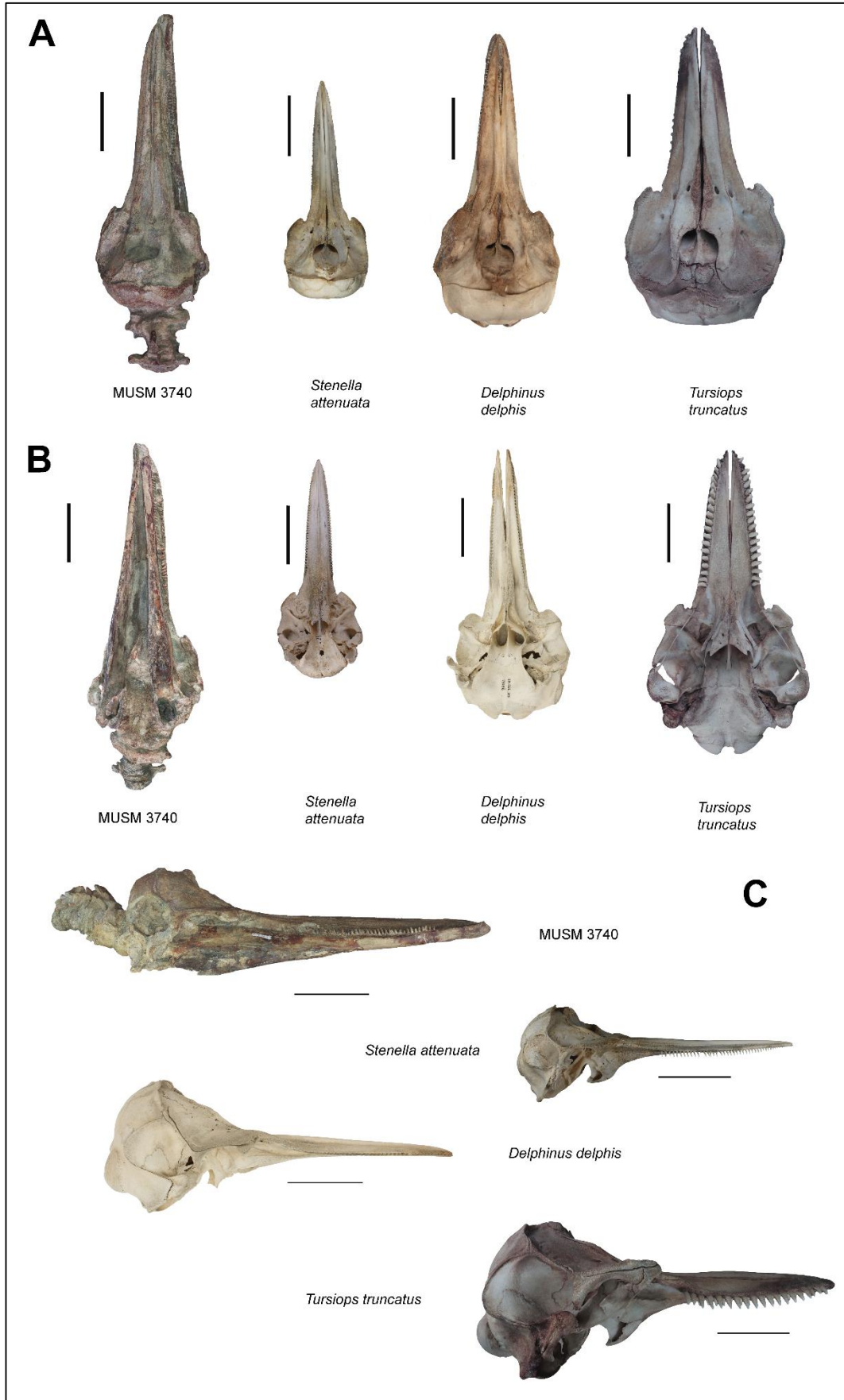
### V.1 Descripción de MUSM 3740



**Figura 1.** MUSM 3740 en vista ventral (A), dorsal (B) y lateral (C), escala de 10 cm



**Figura 2.** Periótico y bula timpánica izquierdos de MUSM 3740 en vistas dorsal (A), lateral (B), medial (C) y ventral (D), escala 20 mm.



**Figura 3.** Comparación de MUSM 3740 con *Stenella attenuata*, *Delphinus delphis* y *Tursiops truncatus* en vistas dorsal (A), ventral (B) y lateral (C), escala de 10 cm

MUSM 3740, incluye cráneo completo con mandíbulas articuladas con dientes incompletos y postcráneo que incluye vértebras, costillas y una escápula. Fue hallado en la Formación Caracoles en el área de Sacaco, Arequipa con una edad estimada de hasta 2.7 Ma (Ochoa et al., 2021). Se identifica como Delphinidae debido a que los nasales no son protuberantes y son aplanados anteroposteriormente, la región anterior no es basiforme, presenta dientes cónicos y hay una asimetría evidente en los procesos ascendentes de los premaxilares en el que el derecho es más ancho que el izquierdo (Figura 1).

El cráneo presenta una longitud condilobasal (LCB) de 473 mm, con un rostro delgado y largo con una longitud de 314 mm, cuyo ancho en la base representa el 19.64% de la LCB, y un ancho bizigomático de 178mm, que representa el 35.94% de la LCB. Además de un ancho del rostro a la altura de las escotaduras anteorbitales de 100mm, ancho de cóndilos de 90 mm y ancho de exoccipital de 140mm. Con estas medidas se puede estimar que el individuo tenía una longitud total de entre 179-201 cm (Pyenson & Sponberg, 2011).

Premaxilar: Los premaxilares están completos, con un largo de 400mm, anteriormente los primeros 11mm del rostro están compuestos solo por los premaxilares. La sutura con los maxilares se encuentra fusionada en los 15mm anteriores, posteriormente la sutura presenta bordes cercanos hasta la mitad del rostro, y entre la mitad del rostro y el flanco maxilar la sutura presenta un pequeño surco. Cada premaxilar presenta un foramen, estos tienen forma alargada, son de

tamaño similar y se encuentran anterior a la escotadura anteorbital. Posterior a los forámenes se evidencia una clara asimetría en la forma de la fosa del saco premaxilar y las crestas nasales laterales, ya que el derecho es más ancho que el izquierdo. Esta gran asimetría se observa en el ancho de los premaxilares a la altura de las fosas nasales, con un ratio mayor a 1.5 del ancho del premaxilar derecho con el izquierdo. La apertura del canal mesorostral tiene forma de V y los premaxilares divergen anteriormente desde aproximadamente 11 cm desde el extremo anterior. La superficie de la fosa del saco premaxilar presenta una superficie lisa y ambos premaxilares contactan entre ellos, presentando una ligera elevación en el punto de contacto. Posteriormente divergen de forma abrupta hacia las fosas nasales, dándole forma de U a su borde anterior (Figura 1, B). Además, en la región nasal sobresalen lateralmente sobre los maxilares hasta la altura de la mitad de las fosas nasales. Los sulcos anteriomediales, posteromediales y posterolaterales son poco profundos. El triángulo prenarial muestra una superficie rugosa y se extiende anteriormente hasta la tercera parte del rostro desde las escotaduras anteorbitales.

A diferencia de otros Delphinidae, ambos premaxilares contactan con los nasales. Además el ratio entre el ancho de los premaxilares y el ancho del rostro a la mitad de longitud de este es de 0.57, diferente al de otras especies actuales y fósiles de Delphininae (Bianucci et al., 2009a).

Maxilar: Los maxilares son largos, presentes en más de 89% de la longitud del rostro. El maxilar derecho presenta 29 dientes en posición y el izquierdo 34, los faltantes corresponden a la zona anterior del rostro. Los flancos maxilares no son pronunciados y los márgenes laterales de los maxilares anterior a estos son rectos. El maxilar derecho está incompleto, con una pequeña muesca que va desde el flanco

maxilar hasta la escotadura anteorbital. Sin embargo, el maxilar izquierdo está completo y se observa que la escotadura anteorbital está bien desarrollada. Se observan tres forámenes en el maxilar derecho y dos en el izquierdo que se encuentran aproximadamente a la altura de la zona anterior y media de la región anteorbital. El foramen que se encuentra a la altura de la región supraorbital es el de mayor tamaño. En cambio, en el maxilar izquierdo el foramen de mayor tamaño es el que se encuentra lateral al premaxilar posterior a la escotadura anteorbital. A diferencia de *Delphinus*, los procesos ascendentes de los maxilares no se extienden posteriormente hasta la cresta nugal, sino que dejan expuesto parte de los frontales, pero lateralmente sí cubren en su totalidad los frontales. El proceso anteorbital está erosionado y el borde anterior del proceso supraorbital está orientado anteromedialmente.

Debido a que las mandíbulas están articuladas no se puede observar con claridad los maxilares en vista ventral. Sin embargo, sí se observa que, a diferencia de *Delphinus*, no presenta un surco palatino pronunciado, y es más semejante al de *Stenella*.

Frontal: Los frontales presentan el proceso postorbital delgado y triangular, la región supraorbital en vista lateral es delgada y en vista dorsal no se observa debido a que está cubierto por el maxilar. El proceso preorbital es alargado anteroposteriormente, delimita una órbita marcada y corta en comparación a la de *Tursiops*. El proceso postorbital es triangular, más ancho que el de *Delphinus* y *Stenella*, y se extiende ventralmente hasta la altura del proceso zigomático del escamoso. A diferencia de *Sotalia* en vista ventral no se observa un estrechamiento marcado de la zona medial, sino que presenta bordes casi rectos.

Etmoides: Al igual que en otros Delphinidae la lámina cribosa del etmoides es ancha, aplanada y se eleva dorsalmente hasta la altura de los nasales. Presenta una inclinación similar a la que se observa en la lámina cribosa de *Delphinus delphis*. Además, su eje tiene un desplazamiento dorsal hacia la izquierda.

Nasales: Los nasales se encuentran aplanados anteroposteriormente. Hay una clara asimetría en su posición ya se encuentran hacia la izquierda, con una distancia de 3 cm desde la mitad y la sutura medial de los nasales. El borde anterior de los nasales es posterior al del proceso supraorbital de los frontales. Los nasales se encuentran elevados medialmente, a la misma altura de la cresta nugal.

Lacrimonal: Los lacrimales son aplanados y se encuentran dorsolateralmente restringidos bajo el proceso supraorbital del maxilar. No se preservaron los yugales así que no se puede determinar si estos estaban fusionados a los lacrimales. Además, el foramen del lacrimonal está ausente.

Escamoso: El escamoso muestra un proceso zigomático largo y delgado, que se extiende hasta la altura del proceso postorbital del frontal en dirección dorsoanterior. Debido a que las mandíbulas están articuladas no se llega a observar el proceso falciforme ni la forma de la fosa mandibular.

Dientes: MUSM 3740 presenta dentadura homodonta, con pequeños dientes cónicos de tamaño similar entre ellos, esmalte liso, y sin cúspides accesorias. Se observan 2 dientes por centímetro. El diámetro de los dientes en la base es 3 mm, en la zona apical es 1.5 mm, y con una longitud de 8 mm, el tamaño de los dientes conservados no varía significativamente. Además, se observa desgaste en región apical de algunos dientes en dirección diagonal. Los dientes están separados por

septos interalveolares delgados. En la sección con dientes faltantes no se observan alveolos definidos.

Mandíbula: Cada mandíbula presenta la mayor parte de sus dientes en posición, pero faltan los anteriores. En el caso de la mandíbula izquierda esta tiene 39 dientes y la derecha 31, considerando el espacio con dientes faltantes se estima que en total habría tenido más de 40 dientes en cada una. Los dientes son de tamaño similar y están separados por septos interalveolares delgados. La sínfisis mandibular es corta y no se encuentra fusionada. Además, en vista lateral el borde dorsal es recto, con una baja elevación de la cresta coronoide. Hay tres forámenes en cada mandíbula, que se encuentran en los 10 cm anteriores.

Periótico: El periótico derecho aún se encuentra unido al cráneo. La siguiente descripción se basa en el periótico izquierdo que se logró separar. Este periótico aún se encuentra unido a la bula timpánica por lo que no se pueden observar los detalles de la vista ventral. Presenta una longitud de 28 mm y un ancho máximo de 14 mm. El proceso anterior es relativamente corto al igual que el proceso posterior que se extiende dorsolateralmente.

La porción coclear presenta una forma alargada y aplanada (Figura 2). El meato acústico interno tiene una forma alargada, dentro presenta a tracto cribiforme espiral, que es de mayor tamaño que el foramen singular. Además, la apertura del acueducto vestibular se encuentra a la misma altura que la apertura del acueducto coclear, pero el primero presenta más del doble de tamaño que el segundo. La ventana coclear se encuentra a la altura del borde dorsal de la apertura del acueducto coclear y es circular, a diferencia de *Delphinus* en el que presenta forma de gota.

Bula timpánica: La siguiente descripción está basada en la bula timpánica izquierda, ya que la derecha sigue articulada al cráneo. Tiene una longitud máxima de 32 mm y un ancho máximo de 19 mm. Presenta una superficie lisa a excepción de el “involucrum”, que tiene una superficie rugosa. El proceso posterior es relativamente delgado y corto, y se observa que presenta 5 crestas de las cuales las 4 posteriores se encuentran bien definidas. La prominencia posterior interna es más delgada que la prominencia posterior externa, separadas por un surco medial profundo y corto, que llega posterior a la tercera parte de la longitud del labio externo. Otro detalle importante es que el proceso sigmoide no contacta con el periótico a diferencia de otras especies como *Tursiops* o *Delphinus*. El proceso cónico es delgado, puntiagudo y relativamente corto, se extiende hasta la tercera parte del proceso sigmoide. El osículo accesorio no contacta en toda su superficie con el periótico. Además, el surco lateral es corto, poco profundo y no se distingue claramente.

Palatinos: Debido a que las mandíbulas se encuentran articuladas al cráneo solo está visible parte del palatino derecho. Se observa que la sutura con el maxilar es en forma de W, característico de los Delphinidae. Anteriormente se extiende hasta la altura del extremo anterior del flanco maxilar, posteriormente no se llega a distinguir con claridad hasta donde se extiende la lámina lateral, sin embargo, se observa que alcanza al menos la altura del extremo posterior del proceso anteorbital del frontal.

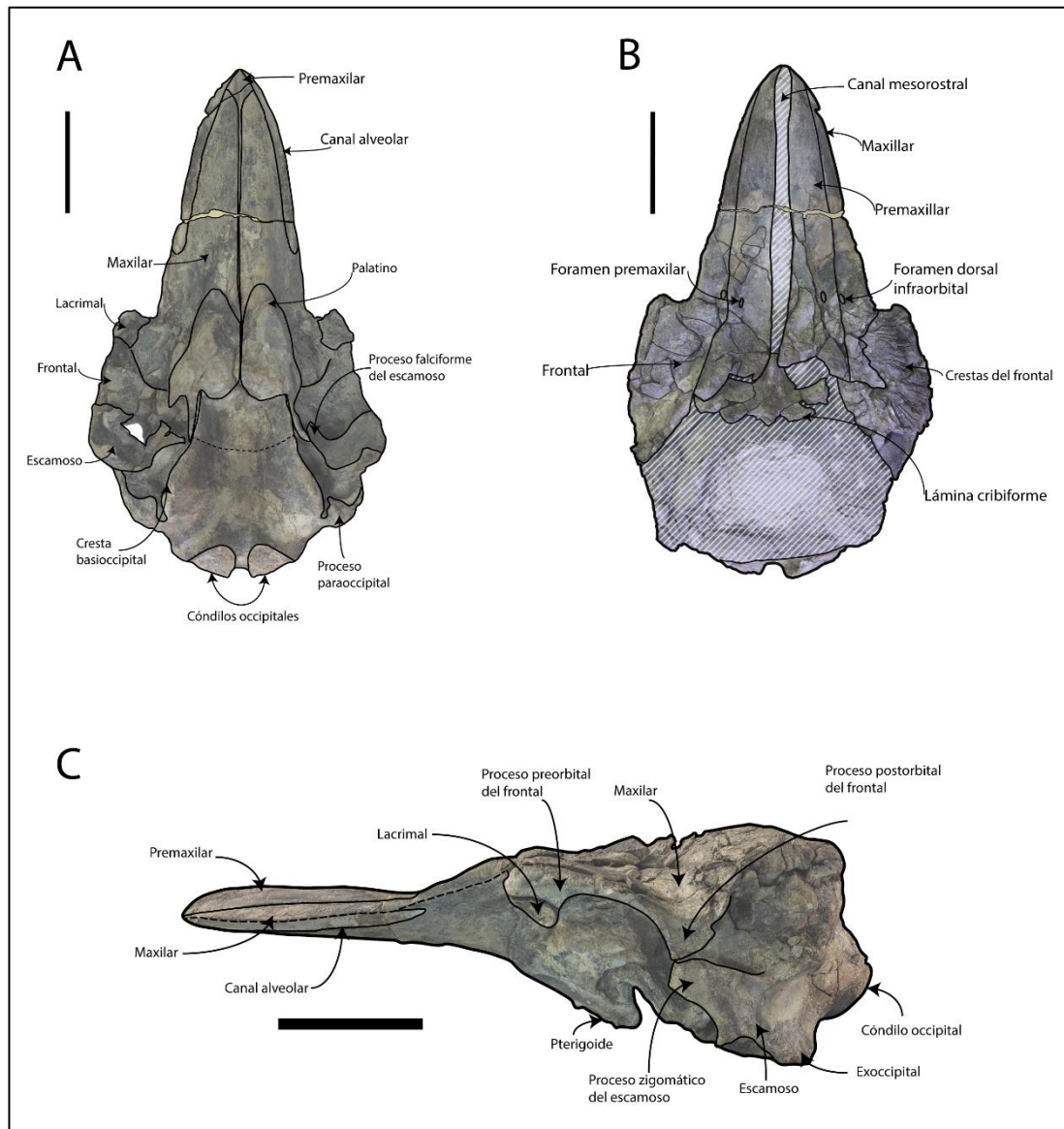
Pterigoides: En vista ventral solo se puede observar en su totalidad al pterigoide derecho ya que parte del izquierdo se encuentra bajo la mandíbula. El derecho se encuentra erosionado ventralmente, por lo que ya no se puede observar el extremo

anterior del proceso hamular. Sin embargo, sí se llega a observar que presenta una cresta hamular definida que se extiende posterolateralmente.

Exoccipital: El proceso paraoccipital está compuesto por hueso delgado y delimita la fosa del seno posterior. Está separado de la cresta basioccipital por la escotadura yugular y lateralmente contacta con el escamoso.

Basioccipital: Presenta crestas basioccipitales delgadas, divergen ligeramente formando un ángulo de 40°. Se encuentra fusionado con el basiesfenoides y el vómer.

## V.2 Descripción de MUSM 4746



**Figura 3.** MUSM 4746 en vistas ventral (A), dorsal (B) y lateral (C), escala de 10 cm

MUSM 4746 incluye cráneo erosionado dorsalmente, por lo que se perdieron los nasales, cresta nugal, proceso nasal de los premaxilares, extremo posterior de frontales y maxilares. Además, tiene una fractura transversal hacia la mitad del rostro. El cráneo presenta una longitud condilobasal (LCB) de 520 mm, con un rostro mediano y robusto cuyo ancho en la base representa un 32 % de la LCB, y

de largo representa un 52.8% de la LCB. Además, posee un ancho bizigomático de 280 mm, que representa el 35.94% de la LCB. Con estas medidas se puede estimar que el individuo tenía una longitud total de 272 cm (Pyenson & Sponberg, 2011).

Premaxilar: Los premaxilares son anchos y planos en el rostro y presentan un foramen premaxilar en cada lado. Estos tienen forma alargada y son de tamaño similar, se encuentran a la altura de la escotadura anteorbital. Los premaxilares se encuentran separados de forma paralela a lo largo del rostro y convergen hacia las narinas, pero no llegan a contactar. La sutura entre los maxilares y los premaxilares se encuentra fusionada en la región anterior del rostro. Los sulcos anteromediales, posteriomediales y posterolaterales son poco profundos. El triángulo premaxilar muestra una superficie lisa. Por otro lado, la superficie del saco de la fosa premaxilar es lisa y ambos premaxilares contactan en esta zona y presentan una ligera elevación en la zona de contacto. A diferencia de *Globicephala* los premaxilares no presentan crestas en la zona anterior ni se extienden lateralmente hasta cubrir los maxilares en vista dorsal como en *Globicephala macrorhynchus*. La presencia de estas crestas también se identificó en la especie fósil *Protoglobicephala mexicana*, hallado en rocas del Plioceno en la región de Baja California Sur en México (Aguirre-Fernández et al., 2009).

Maxilar: Los maxilares están conservados solo en la porción rostral, posteriormente se encuentran fragmentados y erosionados. En el lado derecho solo hay fragmentos y se observan las crestas de los frontales. Los flancos maxilares están marcados y se elevan lateralmente. El rostro tiene forma ligeramente cónica, y los maxilares expuestos son más delgados que los premaxilares. Debido a la fragmentación y

erosión no se distinguen los forámenes dorsales infraorbitales. Ventralmente se observan 13 alveolos no definidos que se encuentran en los 2/3 anteriores del rostro.

Etmoides: La lámina cribosa del etmoides está formada por una placa ancha y robusta que se eleva dorsalmente. A pesar de estar fragmentada y erosionada dorsalmente se observa un septo robusto que se dirige dorsalmente hacia la izquierda.

Frontal: En vista dorsal los frontales están erosionados por lo que se perdió la región del vértice y la adyacente a la cresta nuchal. A la altura del rostro se observan las crestas que deberían estar cubiertas por el maxilar. Presenta un frontal robusto, cuyo proceso preorbital se extiende dorsalmente sobre los lacrimales y el proceso postorbital presenta una forma triangular que alcanza la altura del proceso zigomático del escamoso. Presenta bordes laterales rectos y en vista lateral se observa que la órbita tiene forma alargada.

Lacrimoyugal: Los lacrimales son robustos, planos y no tienen forma triangular. Se encuentran ventral a los frontales y delimitan a la órbita anteriormente. En vista dorsal no se observan ya que están cubiertos por los maxilares. Debido a que ventralmente se encuentran fragmentados no se observa si presentan el foramen lacrimal.

Escamoso: El escamoso muestra un proceso zigomático corto y robusto, que se extiende hasta la altura del proceso postorbital del frontal en dirección anterior. La fosa mandibular es poco profunda y el proceso falciforme es ancho, delgado y se extiende hasta la altura de la cresta faríngea.

Palatinos: Los palatinos están en contacto medialmente. Son robustos y se extienden anteriormente en el rostro hasta 4 cm anterior a la escotadura anteorbital. La sutura palatino-maxilar tiene forma de W, como es típico en los Delphinidae (Kimura & Hasegawa, 2020).

Pterigoides: Los pterigoides se encuentran erosionados y fragmentados, sin embargo, se puede observar que contactan medialmente y son robustos. Posteriormente alcanzan la altura del extremo anterior del proceso postorbital del frontal.

Basioccipital: Presenta crestas basioccipitales delgadas pero que se ensanchan posteriormente, divergen ligeramente formando un ángulo de 50°. Se encuentra fusionado con el basiesfenoides y el vómer.

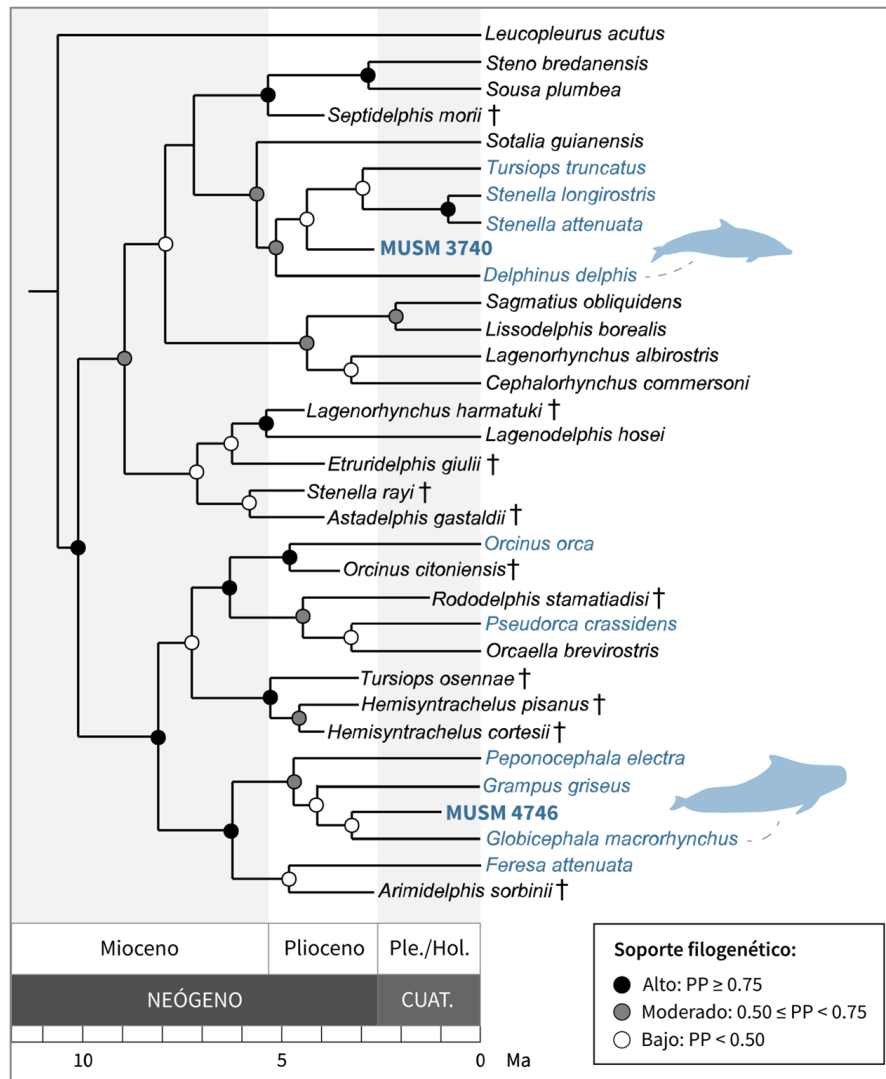
	<b>MUSM 3740 (mm)</b>	<b>MUSM 4746 (mm)</b>
Longitud cóndilo basal	473	520
Longitud del rostro	314	520
Ancho del rostro en la base	100	168
Ancho de premaxilares en la base	63	117
Ancho del rostro a 60 mm	63	151
Ancho del rostro a 1/2 de longitud	52	120
Ancho de premaxilares a 1/2 de longitud	30	86
Ancho del rostro a 3/4 de longitud	44	94
Longitud desde extremo anterior del rostro hasta narinas	350	320
Máximo ancho preorbital	156	241
Ancho de premaxilares a mitad de longitud del rostro	30	86
Máximo ancho de maxilares a la altura de procesos postorbitales	176	288
Ancho del rostro en la escotadura anteorbital	87	171
Ancho de premaxilares en la escotadura anteorbital	65	120
Ancho de premaxilar derecho a mitad de narinas	13	?
Ancho de premaxilar izquierdo a mitad de narinas	3	?
Máximo ancho de premaxilares al nivel de procesos postorbitales	72	?
Ancho bizigomático	178	280

**Tabla 1.** Medidas de MUSM 3740 y MUSM 4746

	<b>MUSM 3740 (mm)</b>
<b>Periótico</b>	
Longitud total	28
Longitud del proceso anterior	11.1
Ancho en porción coclear	*8
Longitud de posterior bullar facet	*8.5
Longitud de porción coclear	19.3
<b>Bula timpánica</b>	
Longitud total del proceso posterior	9.2
Ancho total	20.5
Ancho de la prominencia posterior interna	9.1

**Tabla 2.** Medidas de periótico y bula timpánica de MUSM 3740. \*Medidas aproximadas ya que el periótico y la bula timpánica se encuentran articulados

### V.3 Análisis filogenético



**Figura 4.** Filogenia bayesiana de Delphinidae calibrada temporalmente y con escala geológica, los valores de probabilidad posterior se muestran en los nodos del árbol. Las especies destacadas en celeste se encuentran presentes actualmente en la costa peruana.

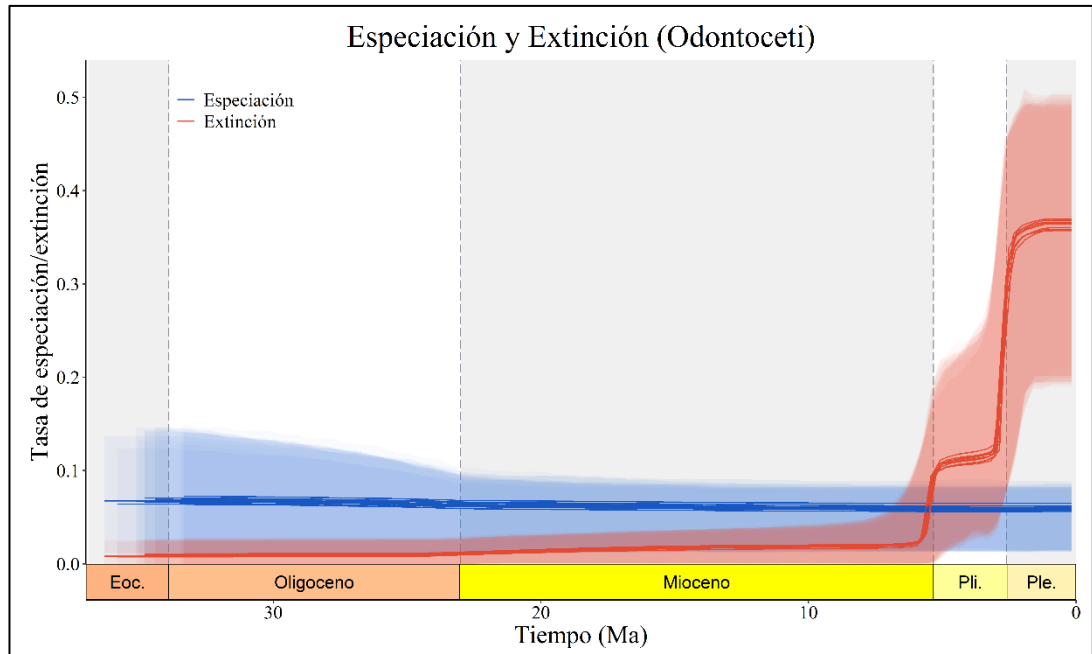
De acuerdo con la filogenia obtenida *Stenella* sí sería monofilético a diferencia de los resultados en filogenias basadas en data molecular (McGowen et al., 2020). Además, esos estarían emparentados con *Tursiops*, que en el caso de la filogenia molecular se cumple, pero solo para *Stenella attenuata*. Las relaciones de *Stenella*

no pueden compararse con resultados de otras filogenias basadas en morfología debido a que fueron codificadas para este estudio, y previamente no se incluyeron.

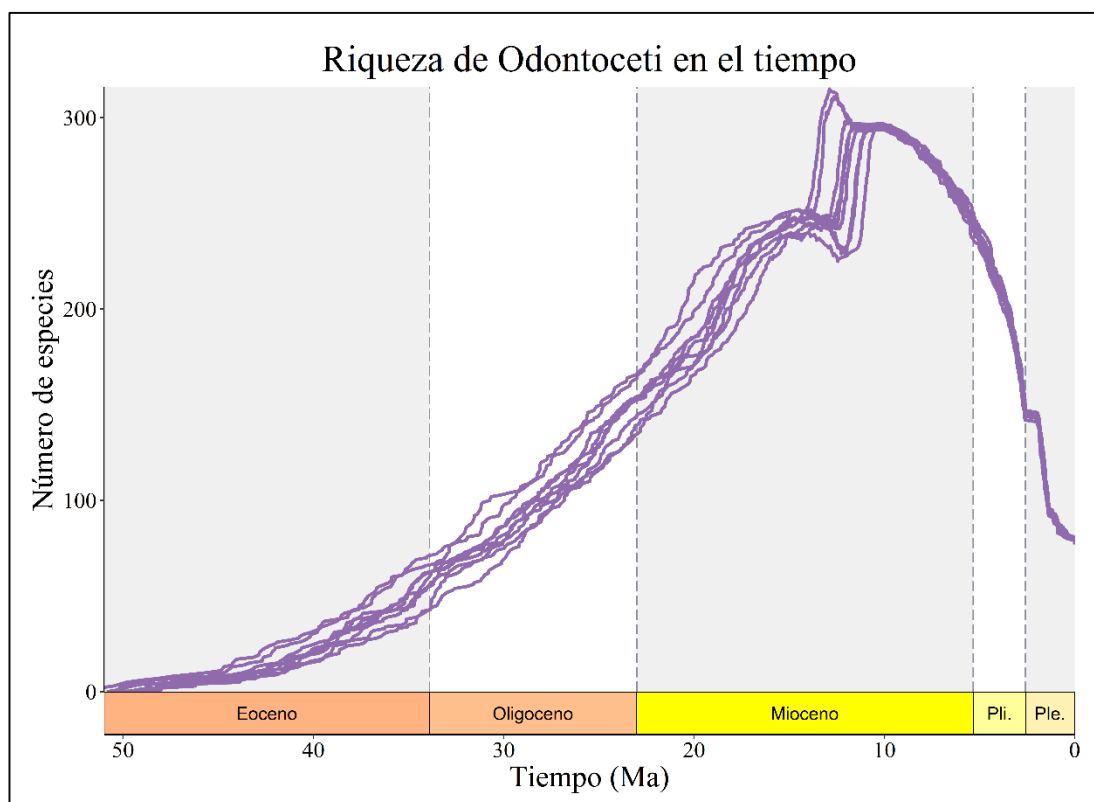
Por otro lado

De acuerdo con el análisis filogenético los dos fósiles pertenecen a Delphinidae, pero presentan relaciones de parentesco diferentes. En el caso de MUSM 4746 se encuentra relacionado con especies pertenecientes a Globicephalinae, como son *Globicephala macrorhynchus*, *Grampus griseus* y *Peponocephala electra* caracterizados por presentar un mayor tamaño, rostro ancho y relativamente corto, un mayor ancho de los premaxilares a la mitad del rostro, los lacrimoyugales no son visibles en vista dorsal y solo presentan alveolos en los 2/3 anteriores del rostro. Por lo tanto, MUSM 4746, al compartir estas características y en base a los resultados obtenidos en el análisis filogenético, se puede afirmar que pertenece a Globicephalinae. Además, el clado sería monofilético, con un soporte del nodo de 0.87. Por otro lado, MUSM 3740 se encuentra dentro de los Delphininae, con un soporte del grupo de 0.64, según el análisis sería cercano a *Delphinus*, *Tursiops* y *Stenella*.

#### V.4 Análisis de tasas evolutivas

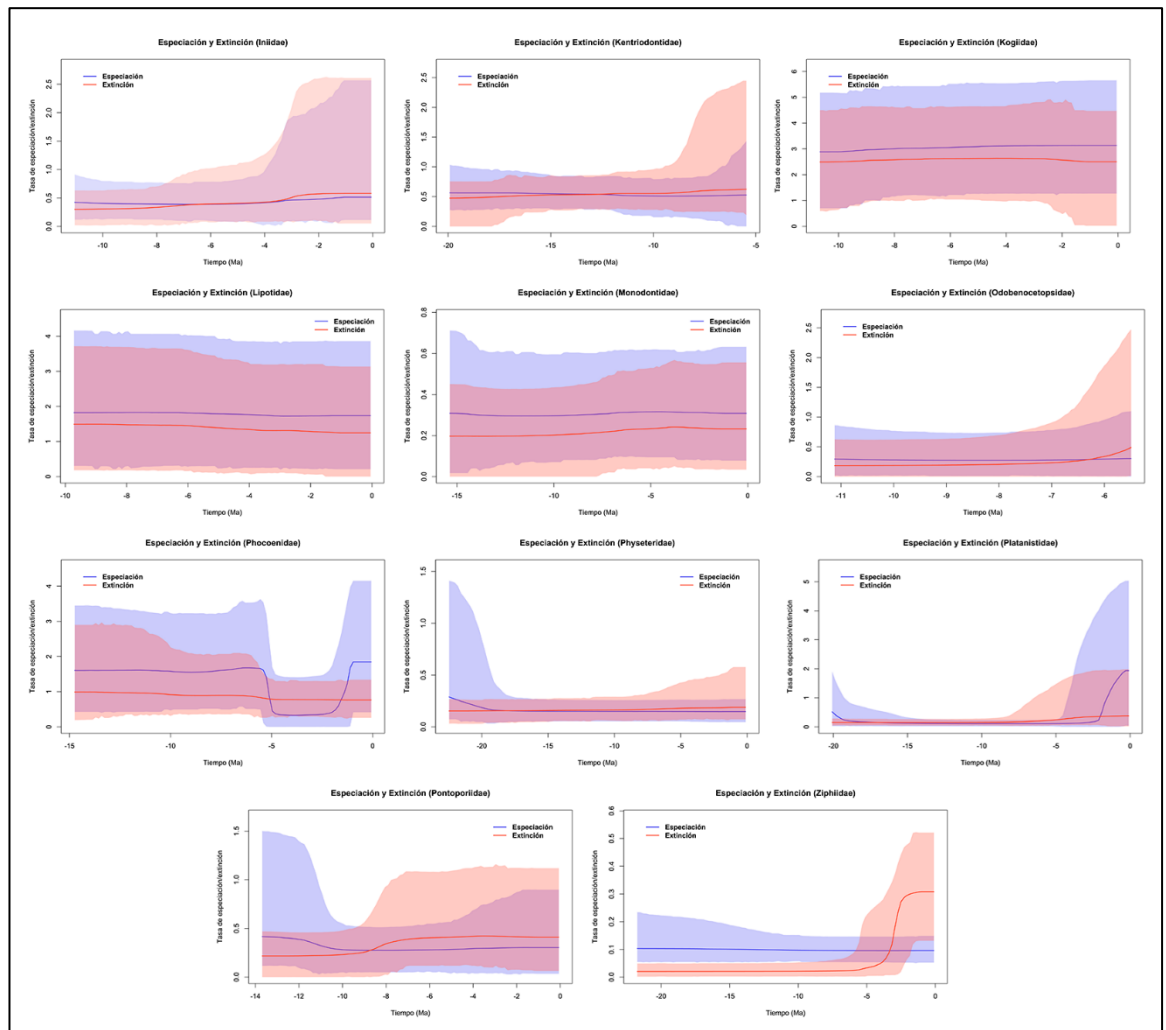


**Figura 5.** Tasas de especiación y extinción de Odontoceti. Las tasas están en las unidades de eventos/Millón de años/Linaje. Las regiones sombreadas indican el intervalo creíble del 95%, análogo bayesiano al intervalo de confianza (Lu et al., 2012)



**Figura 6.** Trayectoria de la riqueza de Odontoceti en el tiempo, se incluyen las 10 réplicas

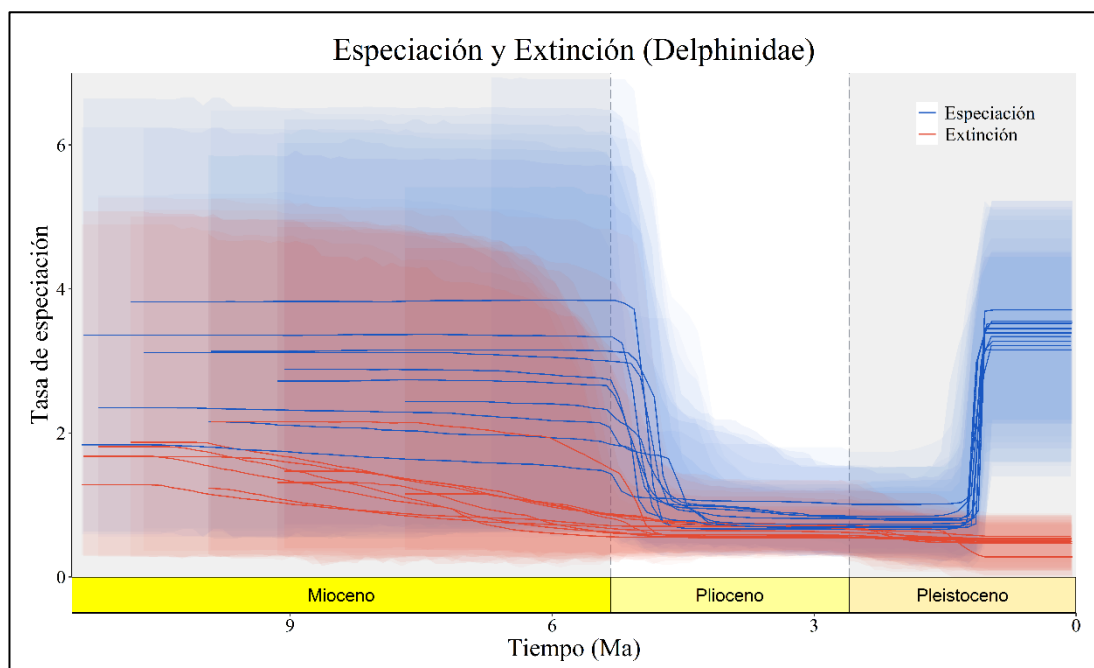
De acuerdo con el análisis de tasas evolutivas para Odontoceti se observa que las tasas de especiación se mantuvieron relativamente constantes en los últimos 35 Ma. Por otro lado, las tasas de extinción sí presentan un patrón diferente. Entre 35 a 6 Ma se mantuvieron casi constantes y menores a las tasas de especiación, sin embargo, hubo un aumento hacia hace 5 Ma que se mantuvo constante hasta hace unos 3.5 Ma, pero aún menor que las tasas de especiación. Después, hacia 2.6 Ma hay un gran pico de las tasas de extinción en la que llegan hasta valores de 0.36 y superan a las tasas de especiación, de alrededor de 0.08. Esto coincide con la extinción del Plioceno y muestra que la riqueza de odontocetos está determinada por las extinciones más que por la especiación.



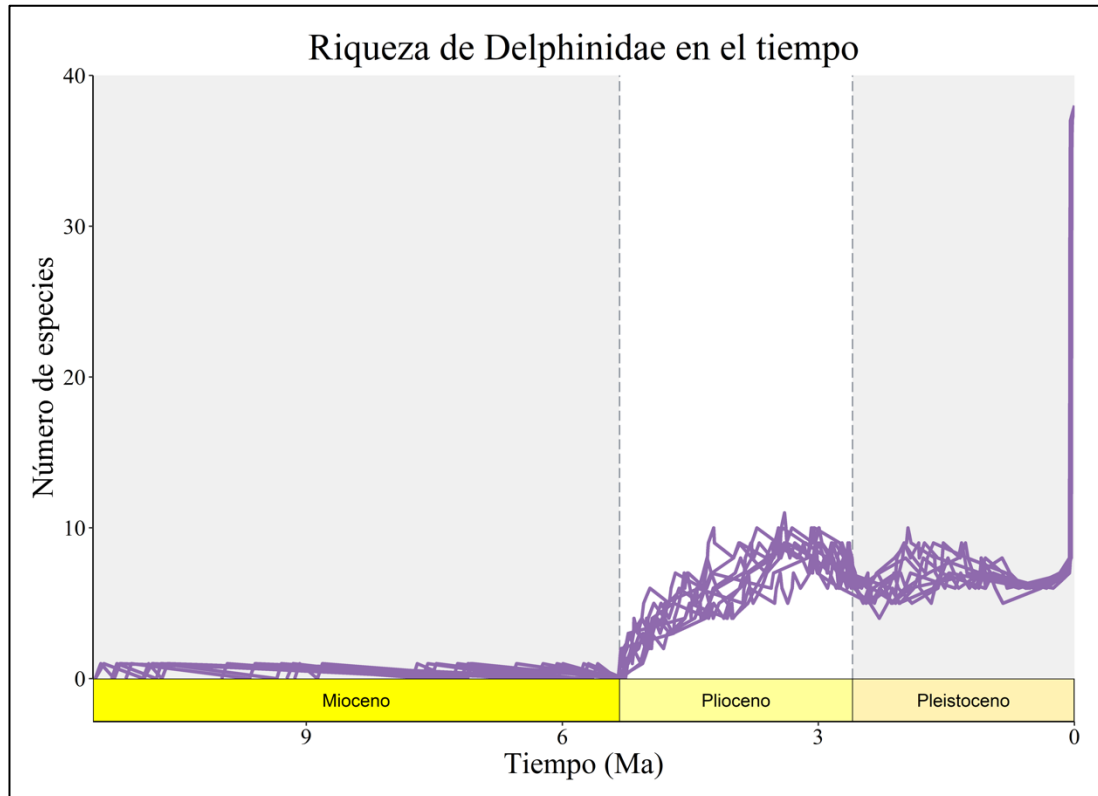
**Figura 7.** Tasas de especiación y extinción para clados de odontocetos presentes en los últimos 10 Ma. Las regiones sombreadas indican el intervalo creíble del 95%.

Al analizar las tasas evolutivas de los clados de odontocetos presentes en los últimos 10 Ma de observa que presentan patrones diferentes entre ellos. En el caso de Kogiidae, Lipotiidae y Monodontidae muestran tasas de especiación y extinción casi paralelas a lo largo del tiempo y con tasas de extinción menores a las de especiación. Por otro lado, Iniidae, Kentriodontidae, Odobenocetopsidae, Pontoporiidae y Physeteridae inicialmente presentan tasas de especiación

superiores a las de extinción, pero llegan a un punto en el que estas se invierten y las de extinción superan a las de especiación. Los clados que presentan este patrón están extintos en la actualidad (Odobenocetopsidae y Kentriodontidae) o presentan un bajo número de especies. En el caso de Phocoenidae se observa que las tasas de extinción se mantienen casi constantes a lo largo del tiempo, pero la de especiación sí presenta cambios significativos. Entre 15 a 5 Ma ambas tasas son paralelas, con las de especiación mayor a la de extinción, pero en 5 Ma las de especiación disminuye drásticamente hasta incluso ser superadas por las de extinción, posteriormente se mantiene constante hasta hace unos 2 Ma donde vuelve a aumentar las tasas de especiación y superan a las de extinción con valores de hasta 4 eventos por millón de años por linaje (Figura 7). En el caso de Ziphiidae las tasas de especiación son constantes en el tiempo, pero la de extinción se mantiene paralela menor a la de especiación hasta hace unos 4 Ma, donde tiene un aumento importante que logra superar a la tasa de especiación hasta la actualidad.



**Figura 8.** Tasas de especiación y extinción de Delphinidae a lo largo del tiempo. Las tasas están en las unidades de Eventos/Millón de años/Linaje, se incluyen las 10 réplicas. Las regiones sombreadas indican el intervalo creíble del 95%.



**Figura 9.** Trayectoria de la riqueza de Delphinidae en el tiempo, se incluyen las 10 réplicas

En el caso de los Delphinidae se observa que sus tasas de especiación y extinción presentan un patrón diferente al de los otros Odontoceti. En este caso las tasas de extinción se mantienen casi constantes desde hace 14 Ma, solo con una ligera disminución hacia el Plioceno Tardío, pero en el caso de las tasas de especiación sí se observan mayores variaciones. A lo largo de su historia evolutiva la tasa de especiación siempre es mayor que la de extinción, pero entre finales del Mioceno y

la mitad del Pleistoceno se observa una gran disminución de las tasas de especiación. Posteriormente, presentan un gran aumento hace alrededor de 1 Ma que correspondería a la radiación explosiva del grupo que dio paso a la gran diversidad actual (Figura 8).

En el caso de la riqueza, se observa que fue baja a lo largo del Mioceno desde su origen hace unos 11 Ma (Figura 9). En el Pleistoceno los niveles de riqueza se mantuvieron relativamente constantes hasta el final de este, en el que hubo una explosión que correspondería al origen de las especies actuales, a pesar de que, según el análisis de tasas evolutivas, las tasas de especiación se mantuvieron constantes a partir del Pleistoceno Medio (Figura 8).

#### V.5 Comparación de tasas evolutivas con temperatura y nivel del mar

Se compararon las tasas de especiación y extinción con datos de temperatura y nivel del mar para los últimos 33.33 Ma. Se utilizaron datos cada 0.2 Ma debido a la resolución del análisis de tasas evolutivas.

En el caso de la especiación, según el criterio de información de Akaike, el mejor modelo fue el que considera solo el efecto de dO18 y el nivel del mar (Tabla 3). De acuerdo con los resultados de la regresión, estas variables explican el 38.9% varianza de los valores de tasas de especiación (Tabla 4).

	<b>df</b>	<b>AIC</b>
dO18 + Nivel del mar	4	-943.0831
Nivel del mar	3	-937.3982
Temperatura + Nivel del mar	4	-935.4997
Temperatura	3	-935.4864
dO18	3	-905.35

**Tabla 3.** Comparación de valores de AIC de los modelos para tasas de especiación

<i>Predictors</i>	<b>rate_s</b>		
	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	0.06	0.06 – 0.06	< <b>0.001</b>
d18O	0.00	0.00 – 0.00	<b>0.006</b>
SI	0.00	0.00 – 0.00	< <b>0.001</b>
Observations	99		
R <sup>2</sup> / R <sup>2</sup> adjusted	0.401 / 0.389		

**Tabla 4.** Regresión lineal de tasas de especiación con d18O y nivel del mar (SI)

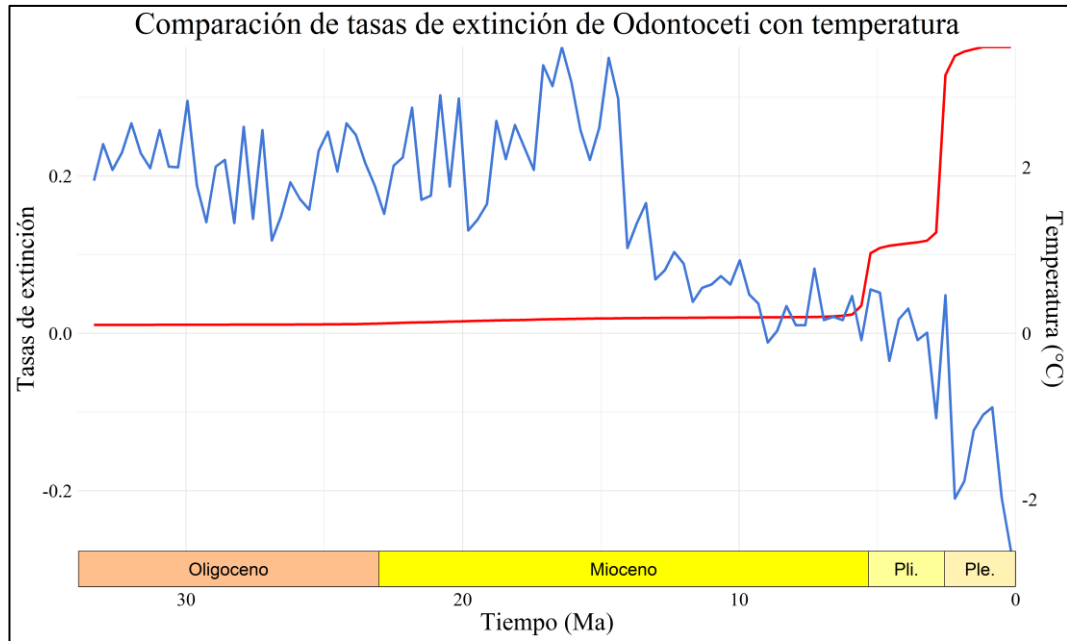
En cambio, en el caso de las tasas de extinción el mejor modelo fue el que considera el efecto tanto de la temperatura como del nivel del mar (Tabla 5). De acuerdo con los resultados del análisis de regresión estas variables explican el 72% de la varianza en los datos de tasas de extinción (Tabla 6). Incluso, al utilizar el modelo que solo considera el nivel del mar se observa que explica el 64.6% de la varianza de los datos (Tabla 7). En las figuras 10 y 11 se puede observar que las tasas de extinción presentan un aumento abrupto cuando los valores de temperatura y nivel del mar a niveles menores a los actuales.

	<b>df</b>	<b>AIC</b>
Temperatura + Nivel del mar	4	-306.0892
dO18 + Nivel del mar	4	-292.1014
Nivel del mar	3	-283.7625
dO18	3	-259.9578
Temperatura	3	-251.6607

**Tabla 5.** Comparación de valores de AIC de los modelos para tasas de extinción

<i>Predictors</i>	<i>Estimates</i>	<b>rate_e</b>	
		<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	0.19	0.17 – 0.21	< <b>0.001</b>
temperature	0.09	0.05 – 0.12	< <b>0.001</b>
SI	-0.01	-0.01 – -0.01	< <b>0.001</b>
Observations	99		
R <sup>2</sup> / R <sup>2</sup> adjusted	0.726 / 0.720		

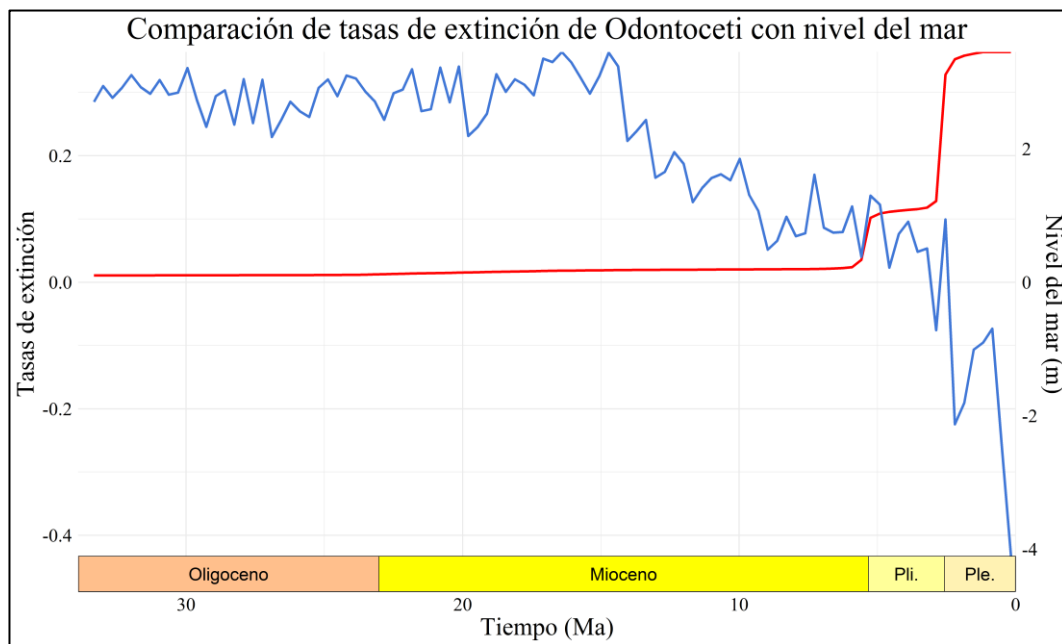
**Tabla 6.** Regresión lineal de tasas de extinción con temperatura y nivel del mar (SI)



**Figura 10.** Comparación entre las tasas de extinción de Odontoceti con temperatura. Las tasas de extinción están en las unidades de Eventos/Millón de años/Linaje. La temperatura es la variación respecto a la actual.

<i>Predictors</i>	<b>rate_e</b>		
	<i>Estimates</i>	<i>CI</i>	<i>p</i>
(Intercept)	0.15	0.14 – 0.17	<0.001
SI	-0.00	-0.00 – -0.00	<0.001
Observations	99		
R <sup>2</sup> / R <sup>2</sup> adjusted	0.650 / 0.646		

**Tabla 7.** Regresión lineal de tasas de extinción de Odontoceti con el nivel del mar (SI)



**Figura 11.** Comparación entre las tasas de extinción de Odontoceti con cambios en el nivel del mar. Las tasas de extinción están en las unidades de Eventos/Millón de años/Linaje. El nivel de mar es la variación respecto al actual.

## VI. DISCUSIÓN

### VI.1 Patrones macroevolutivos de los Odontoceti en los últimos 10 Ma

De acuerdo a los resultados hubo un pico de diversidad hacia el Mioceno, en concordancia con estudios publicados anteriormente (Marx & Uhen, 2010). Pero, de acuerdo con el análisis realizado en este trabajo, el pico de diversidad no se debió a un aumento de las tasas de especiación, sino que estas se mantuvieron casi constantes en el tiempo y la riqueza llegó a un punto máximo que después se vio afectada por aumentos en las tasas de extinción. Por lo tanto, a pesar de que en la riqueza se observa un pico marcado hacia el Mioceno Medio-Tardío, este no se debió a que hubo un aumento de diversificación de nuevas especies.

Por otro lado, en el caso de las tasas de extinción se observan dos incrementos marcados. El primero hacia inicios del Plioceno, y el segundo aun mayor hacia inicios del Pleistoceno. En ambos casos presentan el mismo patrón, primero se da el aumento y posterior al aumento se mantienen en esos valores. Esto se ve reflejado como caídas bruscas en la riqueza.

El programa con el que se realizó este análisis utiliza toda la data de ocurrencias disponible para Odontoceti. Esto es preferible a usar filogenias calibradas temporalmente con fósiles debido a que hasta el momento no existe una filogenia que incluya todas las especies actuales y fósiles de Odontoceti, por lo que las que están disponibles no brindarían toda la información posible. Esto podría afectar las tasas obtenidas ya que podrían ser subestimadas.

Es importante tomar en cuenta que a pesar de que se utilizó la base de datos de fósiles más completa que se podría obtener hoy en día aún existe la posibilidad de una subestimación de las tasas evolutivas. Un caso donde esto es más evidente es en el caso de las especies pelágicas. Por ejemplo, en el caso de los Ziphiidae, cuyos fósiles eran escasos hasta hace unos 20 años, pero recientemente hubo un aumento de géneros descritos basados en nuevos fósiles, varios de ellos colectados en la costa peruana (Bianucci et al., 2024). Además, es posible que exista un sesgo hacia especies que habitaban zonas costeras ya que los fósiles marinos hallados podrían estar representando principalmente especies con este tipo de hábitat. Sin embargo, debido a que en los resultados obtenidos los cambios en las tasas de extinción son abruptos, es probable que incluir especies adicionales no cambiarían estas tendencias o las acentuaría, por lo menos para el análisis que incluye todo Odontoceti. Sin embargo, el análisis de los clados sí se podría ver afectado ya que representaría un mayor porcentaje de la data analizada. Además, se observa que el registro fósil de la mayor parte de clados presentes en los últimos 10 Ma es muy incompleto. Por ejemplo, de acuerdo con el análisis de cambios en la riqueza se muestra que los estimados en algunos grupos es de 0 especies en algunos rangos temporales por la falta de fósiles hallados, como por ejemplo en el caso de Kogiidae y Pontoporiidae. Sin embargo, esto no es posible ya que en ese caso el grupo habría desaparecido y ya no se encontraría presente en la actualidad. Esto demuestra que aún hay un gran vacío de conocimiento respecto a la evolución de clados de Odontoceti actuales, que incluso podría estar relacionado a la falta de descripción de material y no necesariamente porque no se han hallado los fósiles. Para el análisis con PyRate se tomaron los datos a partir de la Paleobiology Database donde solo se

encuentran los fósiles que han sido descritos y publicados en revistas indexadas. Si bien es necesario revisar la información ya que en algunos casos no ha sido actualizada y presentan varios nomen dubium, es la base de datos libre más completa que se tiene de especies fósiles a nivel global. Pero también existen especímenes en exhibiciones de museos, o que fueron mencionados en trabajos de tesis, resúmenes de conferencias o notas informativas que no son consideradas en la base de datos ya que no cuentan con una descripción formal. Este no es el único tipo de vacío de conocimiento de especies fósiles, ya que también se da el caso de especímenes que son incluidos en análisis filogenéticos pero que no son descritos y se suelen dejar solo con el código del museo. Lo que muestra que aún hay trabajo pendiente respecto a la descripción de especies fósiles de cetáceos. Otro gran problema es la falta de soporte morfológico de algunas especies, principalmente porque el holotipo fue descrito a partir de material muy fragmentario y, en algunos casos posteriormente se realizan revisiones exhaustivas de determinados grupos y se encuentra que en realidad se aquellos fósiles se trataban de especies ya descritas.

Por otro lado, en el caso los análisis realizados para las familias de Odontoceti presentes en los últimos 10 Ma se observa que hay grupos que presentan tasas evolutivas con un patrón que no necesariamente refleja lo que se observa en la actualidad. Por ejemplo, en el caso de Lipotidae muestra tasas de diversificación mayores a las de extinción a lo largo de su historia evolutiva. Sin embargo, este clado hoy en día se considera extinto. Previo a esta, *Lipotes* se encontraba en los ríos de China, y su extinción se atribuye a la pesca incidental, por lo que fue principalmente por el factor humano (Pyenson, 2009). Además, las especies de delfines de río son especialmente vulnerables por su hábitat limitado que suele estar

afectado no solo por la pesca, sino también por obras como las represas o hidroeléctricas. Por lo que, en este caso muestra la vulnerabilidad de este clado ante la acción humana.

### VI.2 Patrones macroevolutivos de Delphinidae

En el caso de los patrones macroevolutivos de Delphinidae hay una disminución marcada de las tasas de especiación entre 5 y 1 Ma, pero las tasas de extinción se mantienen casi constantes, contrario a lo que se observa para el análisis que incluyó a todo Odontoceti. Esto podría deberse a una ausencia de especies fósiles registradas para ese rango temporal ya que el cambio es abrupto y después de 1 Ma retorna a niveles similares previo a 5 Ma.

Por otro lado, se estimaba que hubo dos incrementos en la tasa de diversificación de los Delphinidae que dio origen a la diversidad actual (Bianucci, 2013). Esto fue estimado en base a una filogenia molecular calibrada temporalmente. Sin embargo, en el análisis realizado en el presente estudio se observaron dos rangos temporales con altas tasas de diversificación y un rango intermedio de unos 4 Ma con una gran disminución en estas. Sin embargo, en el caso de la riqueza se observan dos aumentos, el primero en el Plioceno medio y otro hacia finales del Pleistoceno.

En el caso de los Delphinidae, una filogenia obtenida a partir de datos moleculares que fue calibrada temporalmente indicó que hubo dos picos de especiación que dieron origen a la diversidad actual. El primero hacia finales del Mioceno y el segundo hacia el Plio-Pleistoceno (Bianucci, 2013; McGowen et al., 2009, p. 200). Pero, en el caso del análisis realizado con PyRate, debido a que trabaja solo a partir de fósiles que fueron hallados, no se obtuvo este patrón. Ya que para el Mioceno solo incluye las 2 especies halladas en Japón. Por lo tanto, no se observa el primer

pico de diversificación que estimaron los datos moleculares. Además, cabe destacar que la filogenia molecular fue publicada previo a la descripción de los fósiles de Japón y el nodo de Delphinidae no fue calibrado por fósiles, y se estimó como edad de divergencia de Delphinidae 10.08 Ma (McGowen et al., 2009). Un análisis filogenético basado en datos moleculares realizado posteriormente dio como resultado una estimación de edad de divergencia de Delphinidae de 12.72 Ma utilizando un modelo de tasas autocorrelacionadas, y difiere en casi 3 Ma con el otro modelo aplicado de tasas independientes con el cual obtuvieron una edad de 9.86 Ma (McGowen et al., 2020). Sin embargo, el resultado de 12.72 Ma del último trabajo sí sería coherente con la edad de *Norisdelphis annakaensis*.

Además, se puede observar que los resultados para el caso de Delphinidae no son tan robustos. Las repeticiones no se superponen entre ellas como en el caso del análisis para todo Odontoceti. Esto puede ser debido a que la reciente diversificación de Delphinidae y falta de registro fósil no permiten obtener buenas estimaciones para sus tasas evolutivas. Además, podría haber un sesgo debido al bajo número de especies fósiles comparando con la gran diversidad actual. Si bien el programa hace una distinción entre las especies fósiles y las actuales, esto solo indica que se generan tasas de extinción ficticias para las especies actuales en el análisis, pero no considera un posible sesgo por la falta de especies fósiles descritas o halladas. Se utilizó este programa para analizar bases de datos de tamaño similar, tanto en el número de ocurrencias como de especies, y sí se obtuvieron buenos resultados. Por lo tanto, la falta de robustez de los resultados para Delphinidae se deben a la misma naturaleza de los datos, la diversificación reciente y posiblemente el gran número de especies actuales.

### VI.3 Evolución de los Delphinidae en Sudamérica

La evolución de los Delphinidae en Sudamérica es aún poco conocida debido a la falta de fósiles registrados e identificados. En el caso de Perú hasta el momento solo se registró la especie fósil *Hemisyntachelus oligodon*, sin embargo, el fósil no ha sido descrito y es más complicado el acceso para poder estudiarlo ya que no se encuentra en Perú sino en el Museo de Historia Natural Karlsruhe, en Alemania. Por otro lado, también reportaron restos de Globicephalinos como fragmentos de mandíbulas o húmeros del Mioceno para el Mioceno (Pilleri & Siber, 1989). Asimismo, en el caso de Chile hay un registro de mención de un Globicephalinae en un resumen presentado en un congreso, sin embargo, no ha sido descrito y es la única referencia de dicho fósil en la literatura (Valenzuela & Brito, 1994).

Por otro lado, la mención de fósiles de Delphinidae pertenecientes a Delphininae es frecuente. Sin embargo, no todas ellas son confiables ya que en el pasado había la tendencia de denominar a fósiles como pertenecientes a los géneros *Tursiops* y *Delphinus*. Revisiones posteriores de estos fósiles identificaron que se trataba de nuevos géneros. Algunos ejemplos incluyen a *Delphinus giulii* ahora denominado *Etruridelphis giulii*, o *Tursiops brochii* que es actualmente denominado como *Hemisyntachelus cortesii* (Bianucci, 1996; Bianucci et al., 2009a). Este caso de asignación inicial de un fósil a un género actual también ocurrió en el caso de un fósil hallado en Perú, *Hemisyntachelus oligodon* que identificado inicialmente *Tursiops oligodon* pero aún no ha sido descrito ni fue incluido en análisis filogenéticos por lo que su asignación a *Hemisyntachelus* no está confirmada.

En la actualidad los Delphinidae son un grupo dominante en el Sistema de Humboldt (SH). Para la costa peruana se registraron 16 de las 38 especies que

existen en la actualidad, y para la costa chilena se reportaron 19 especies, incluyendo a la especie costera endémica *Cephalorhynchus eutropia* (Buscaglia et al., 2020; Reyes, 2009; R.R. et al., 2013). Parte de esta diversidad incluye especies tanto de Globicephalinae como de Delphininae de las que destacan los géneros *Tursiops*, *Delphinus*, *Stenella*, *Grampus*, *Peponocephala*, *Feresa*, *Pseudorca* y *Globicephala*. De los géneros mencionados anteriormente, todos ellos presentan distribución global limitado por los trópicos (Reyes, 2009).

El reporte de los nuevos fósiles de Delphinidae presentados en este trabajo representan la presencia de dos morfotipo diferentes de Delphinidae, asociados a dos clados con diferentes características, los Delphininae y los Globicephalinae. Debido a la alta diversidad morfológica entre poblaciones de las mismas especies de Delphinidae es complicado identificar si los fósiles pertenecen nuevos géneros, en especial considerando el bajo soporte de los nodos en el análisis filogenético. En el caso de MUSM 4746 en el análisis filogenético se encuentra cercano a *Globicephala macrorhynchus* con un soporte de 0.37, considerado bajo. Existe otra especie de este género, *Globicephala melas* que no fue incluida en la filogenia por falta de acceso al material necesario para codificar la especie. A diferencia de *G. macrorhynchus*, *G. melas* no presenta una expansión anterior de los premaxilares que llega a cubrir los maxilares en vista dorsal, al igual que MUSM 4746. Pero el fósil no presenta las crestas premaxilares características de los *Globicephala* que incluso se identificaron en otra especie fósil *Protoglobicephala mexicana* (Aguirre-Fernández et al., 2009). Por lo tanto, MUSM 4746 no se podría asignar a *Globicephala* ni *Protoglobicephala*.

De acuerdo con la filogenia la especie fósil más cercana a MUSM 4746 fue *Arimidelphis sorbinii*. Pero al comparar la morfología no se podría asignar a este género debido a que se diferencian en el número de dientes. En el caso de *Arimidelphis* se estima que presentaba al menos 17 dientes por maxilar, en cambio MUSM 4746 solo presenta 13 alveolos (Bianucci, 2005). Además, la escotadura anteorbital de *Arimidelphis sorbinii* es más ancha y pronunciada en comparación con la de MUSM 4746.

En el caso de MUSM 3740, los géneros actuales más cercanos en el análisis filogenético fueron *Delphinus*, *Tursiops* y *Stenella*. Sin embargo, el soporte de estas relaciones es bajo por lo que no se podría afirmar con certeza a cuál de estas especies sería más cercano a partir de estos resultados. Cabe resaltar que morfológicamente no se podría asignar a *Delphinus* debido a que no presenta los sulcos palatinos pronunciados característicos de este género. Estos sulcos se dan por una extensión anterior en el palatino de los sacos de aire. Tampoco se podría asignar a *Stenella* ya que la proporción del ancho de los premaxilares con los maxilares a la mitad del rostro es mayor a la de especies de *Stenella* (Bianucci et al., 2009a). Además, se diferencia de *Tursiops* en ser menos robusto, presentar dientes de menor tamaño, tener un rostro más delgado y alargado, y una mayor asimetría de los premaxilares.

Asimismo, al comparar a MUSM 3740 con las especies fósiles descritas hasta el momento, no se encuentran similitudes que indicarían que pertenece a uno de ellos. Por ejemplo, actualmente el único fósil de Delphinidae descrito para el hemisferio sur, *Australodelphis mirus* que si bien aún no ha sido incluido en un análisis filogenético, se puede afirmar que MUSM 3740 no pertenece a *Australodelphis*

(Fordyce et al., 2002). Debido a que una característica importante de esta especie es la elevación del vértex, que se asemeja a la de los zifios, pero fue identificado como un Delphinidae debido a la asimetría en los procesos ascendentes de los premaxilares. Además, la forma del rostro también es diferente, ya que *Australodelphis mirus* presenta un rostro ancho a la altura de las escotaduras anteorbitales que se vuelve delgado anterior a los flancos maxilares. En cambio, en MUSM 3740 el rostro no presenta un vértex similar a los zifios ni una variación tan marcada en el ancho anterior a los flancos maxilares.

Otra especie fósil con la que se podría comparar a MUSM 3740 es a *Septidelphis morii*, hallada en el norte de Italia y que sí está incluida en la matriz utilizada en el análisis morfométrico de este trabajo y fue la especie fósil más cercana en la filogenia (Bianucci, 2013). Sin embargo, MUSM 3740 no pertenece a *Septidelphis* debido a que no presenta una apertura del canal mesorostral ancha posterior a la mitad del rostro. Por el contrario, MUSM 3740 posterior a la mitad del rostro no presenta ninguna apertura del canal mesorostral en incluso los premaxilares están en contacto.

De igual manera, al comparar a MUSM 3740 con *Stenella rayi*, una especie fósil hallada en Estados Unidos, una de las características que la distingue del fósil peruano es la apertura del canal mesorostral posterior a la mitad del rostro. Otra especie fósil hallada en la misma formación que *Stenella rayi* es *Lagenorhynchus harmatuki* (Whitmore Jr & Kaltenbach, 2008). Si se compara esta especie con MUSM 3740 la principal diferencia que los distingue es la forma de los nasales. En el caso de la especie fósil los nasales presentan bordes anteriores y posteriores subparalelos, mientras que MUSM 3740 presenta estos bordes paralelos.

Debido a que, en el caso de los Delphininae la radiación de estas especies fue muy reciente e incluso se reportaron casos de hibridación, principalmente con *Tursiops* (Gridley et al., 2018) presentan una gran plasticidad morfológica que se ve reflejada en las diferencias entre poblaciones de la misma especie con diferente tipo de hábitat. Por ejemplo, poblaciones costeras de *Stenella* se diferencian de las poblaciones pelágicas en tener una mayor longitud del cráneo y del rostro (Perrin, 1975). Además, una característica clave para distinguir las especies, el número de dientes también puede llegar a variar entre poblaciones. Por lo tanto, se dificulta aún más la identificación taxonómica del nuevo fósil. Considerando que el soporte de los nodos en la filogenia es bajo en especial en aquellos que muestran la relación entre el fósil y otras especies de Delphinidae. No hay soporte suficiente para establecer si el fósil pertenece a un género actual o si representa un nuevo género extinto. Sería necesaria la revisión de material de todas las especies de *Stenella*, el género más cercano en la filogenia presentada en este estudio, incluso en distintas etapas ontogenéticas para asegurar que las características que distinguen al fósil sean realmente exclusivas de este. Sin embargo, se podría asignar a MUSM como *cf. Stenella*.

Por otro lado, en relación con la ecología de los Delphininae, este clado presenta especies con una dieta principalmente piscívora y que habitan tanto en aguas pelágicas como costeras. Por otro lado, los Globicephalinae presentan formas más robustas y una dieta compuesta principalmente por cefalópodos, aunque también se pueden alimentar de peces (Mansilla et al., 2012). Esta diferencia en la ecología permite que en la actualidad se reportaron que especies de Delphininae y Globicephalinae pueden coexistir en la misma región, como por ejemplo, en el

Mediterráneo ya que suelen estar presentes a diferentes profundidades y tienen distintos tipos de dieta (Giménez et al., 2018). Por lo tanto, se estima que hacia el Plio-Pleistoceno el HCS ya presentaba grupos actuales de Delphinidae con diferentes morfologías y posiblemente dietas. Entonces, el HCS del Plio-Pleistoceno ya poseía los recursos para poder permitir la existencia de este tipo de fauna, esto significaría una abundancia de peces y cefalópodos suficiente para que estas poblaciones pudieran sobrevivir.

#### VI.4 Relación entre los patrones macroevolutivos con cambios ambientales

De acuerdo con los resultados de los análisis las tasas de especiación de los Odontoceti se han mantenido relativamente constantes a lo largo de su historia evolutiva. Esto implicaría que los procesos que dan origen a nuevas especies no están realmente determinados por los factores ambientales o que aquellos que lo controlan se mantienen constantes en el tiempo.

Por otro lado, en el caso de las tasas de extinción sí se observan cambios con dos picos marcados en la historia evolutiva de los Odontoceti que además estarían relacionados con variaciones en el nivel del mar y la temperatura, en especial con las del nivel del mar. Esto significaría que los cetáceos también serían animales vulnerables a cambios en los ecosistemas costeros a pesar de que algunas especies o poblaciones son totalmente pelágicas, como por ejemplo los zifios actuales. Sin embargo, sí existen especies de hábitos costeros exclusivos, e incluso en la actualidad algunas de ellas son endémicas. Por lo tanto, el tipo de especies más vulnerables ante los cambios del nivel del mar serían las costeras, debido a que su hábitat está estrechamente relacionado con este. Y cambios importantes en el nivel del mar podrían significar la pérdida de los hábitats costeros (Pimiento et al., 2017).

Por lo tanto, los picos en las tasas de extinción indicarían que, al igual que la gran extinción de megafauna marina del Plioceno, en el caso de los cetáceos también habría sido influenciada por la pérdida de hábitats costeros (Pimiento et al., 2017). En consecuencia, se puede hacer una comparación con la historia biogeográfica de especies costeras como por ejemplo los pinnípedos y los pingüinos para analizar los mecanismos por los que el nivel del mar afecta las especiaciones, extinciones y su distribución (Ksepka & Thomas, 2012).

## VII. CONCLUSIONES

De acuerdo con los análisis presentados en este trabajo se identifica que la diversidad de Odontocetos de los últimos 10 millones de años está determinada por las tasas de extinción. A su vez estas tasas están correlacionadas con los niveles globales del nivel del mar y temperatura, y explican el 72% de la varianza de los datos. Por lo tanto, de acuerdo con estos resultados, tanto la temperatura como la variación en el nivel del mar tuvieron influenciaron en la variación de las tasas de extinción de los Odontoceti.

Por otro lado, los nuevos fósiles descritos en el presente trabajo representan la primera inclusión de fósiles del hemisferio sur en un análisis filogenético. Además, para la costa peruana del Plio-Pleistoceno representan dos diferentes grupos taxonómicos asociados a diferentes ecologías en los Delphinidae. Estos pertenecen a Delphininae y Globicephalinae, caracterizados por presentar dietas compuestas principalmente por peces y calamares respectivamente. Esta diferencia en nichos ecológicos permite que especies de ambos grupos puedan coexistir en una misma región. Por lo tanto, la presencia de los fósiles indicaría que, en la costa peruana, durante el Pleistoceno, los Globicephalinae y los Delphininae ya habrían coexistido y presentaban características morfológicas muy similares a las de especies actuales.

## VIII. REFERENCIAS BIBIOGRÁFICAS

- Aguirre-Fernández, G., Barnes, L. G., Aranda-Manteca, F. J., & Fernández-Rivera, J. R. (2009). *Protoglobicephala mexicana*, a new genus and species of Pliocene fossil dolphin (Cetacea; Odontoceti; Delphinidae) from the Gulf of California, Mexico. *Boletín de La Sociedad Geológica Mexicana*, 61(2), 245-265.
- Beasley, I., Cherel, Y., Robinson, S., Betty, E., Hagihara, R., & Gales, R. (2019). Stomach contents of long-finned pilot whales, *Globicephala melas* mass-stranded in Tasmania. *PLOS ONE*, 14(1), e0206747.
- Beatson, E. (2007). The diet of pygmy sperm whales, *Kogia breviceps*, stranded in New Zealand: Implications for conservation. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 17, 295-303. <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9039-9>
- Benites-Palomino, A., Aguirre-Fernández, G., Baby, P., Ochoa, D., Altamirano, A., Flynn, J. J., Sánchez-Villagra, M. R., Tejada, J. V., De Muizon, C., & Salas-Gismondi, R. (2024). The largest freshwater odontocete: A South Asian river dolphin relative from the proto-Aazonia. *Science Advances*, 10(12), eadk6320. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adk6320>
- Benites-Palomino, A., Velez-Juarbe, J., Altamirano-Sierra, A., Collareta, A., Carrillo-Briceño, J. D., & Urbina, M. (2022). Sperm whales (Physeteroidea) from the Pisco Formation, Peru, and their trophic role as fat sources for late Miocene sharks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1977), 20220774. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.0774>
- Beyer, R., Singarayer, J. S., Stock, J. T., & Manica, A. (2019). Environmental conditions do not predict diversification rates in the Bantu languages. *Heliyon*, 5(10), e02630. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e02630>
- Bianucci, G. (1996). The Odontoceti (Mammalia, Cetacea) from Italian Pliocene. Systematics and phylogenesis of Delphinidae. *Palaeontogr. Ital.*, 83, 73-167.

- Bianucci, G. (2005). *Arimidelphis sorbinii* a new small killer whale-like dolphin from the Pliocene of Marecchia river (Central Eastern Italy) and a phylogenetic analysis of the Orcininae (Cetacea: Odontoceti). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 111, 329-344. <https://doi.org/10.13130/2039-4942/6324>
- Bianucci, G. (2013). *Septidelphis morii*, n. gen. et sp., from the Pliocene of Italy: New evidence of the explosive radiation of true dolphins (Odontoceti, Delphinidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*.  
<https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/02724634.2013.744757>
- Bianucci, G., Benites-Palomino, A. M., Collareta, A., Bosio, G., De Muizon, C., Merella, M., Di Celma, C., Malinverno, E., Urbina, M., & Lambert, O. (2024). A new Late Miocene beaked whale (Cetacea, Odontoceti) from the Pisco Formation, and a revised age for the fossil Ziphiidae of Peru. *Bollettino Della Società Paleontologica Italiana*, 63(1), 1-20. <https://doi.org/10.4435/BSPI.2024.10>
- Bianucci, G., Geisler, J. H., Citron, S., & Collareta, A. (2022). The origins of the killer whale ecomorph. *Current Biology*, 32(8), 1843-1851.e2.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.02.041>
- Bianucci, G., Pesci, F., Collareta, A., & Tinelli, C. (2019). A new Monodontidae (Cetacea, Delphinoidea) from the lower Pliocene of Italy supports a warm-water origin for narwhals and white whales. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(3), e1645148. <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1645148>
- Bianucci, G., Vaiani, S. C., & Casati, S. (2009a). A new delphinid record (Odontoceti, Cetacea) from the Early Pliocene of Tuscany (Central Italy): Systematics and biostratigraphic considerations. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie - Abhandlungen*, 275-292. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2009/0018>

- Bianucci, G., Vaiani, S., & Casati, S. (2009b). A new delphinid record (Odontoceti, Cetacea) from the Early Pliocene of Tuscany (Central Italy): Systematics and biostratigraphic considerations. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 254, 275-292. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2009/0018>
- Boessenecker, R. W. (2022). Oligocene-Miocene marine mammals from Belgrade Quarry, North Carolina. *Geobios*, 74, 1-19. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2022.08.002>
- Boessenecker, R. W., & Poust, A. W. (2015). Freshwater occurrence of the extinct dolphin *Parapontoporia* (Cetacea: Lipotidae) from the upper Pliocene nonmarine Tulare Formation of California. *Palaeontology*, 58(3), 489-496. <https://doi.org/10.1111/pala.12153>
- Braulik, G. T., I. Archer, F., Khan, U., Imran, M., Sinha, R. K., Jefferson, T. A., Donovan, C., & Graves, J. A. (2021). Taxonomic revision of the South Asian River dolphins (*Platanista*): Indus and Ganges River dolphins are separate species. *Marine Mammal Science*, 37(3), 1022-1059. <https://doi.org/10.1111/mms.12801>
- Buono, M. R., & Vlachos, E. (2022). Breaking the mold: Telescoping drives the evolution of more integrated and heterogeneous skulls in cetaceans. *PeerJ*, 10, e13392-e13392. <https://doi.org/10.7717/PEERJ.13392/SUPP-4>
- Buscaglia, M., Sielfeld, W., & Aguayo-Lobo, A. (2020). Dolphins distributions (Mammalia: Delphinidae) in an upwellings zone (Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia*, 48(2), Article 2.
- Churchill, M., Geisler, J. H., Beatty, B. L., & Goswami, A. (2018). Evolution of cranial telescoping in echolocating whales (Cetacea: Odontoceti). *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 72(5), 1092-1108. <https://doi.org/10.1111/evo.13480>

- Collareta, A., Di Cencio, A., & Ricci, R. (2020). The shark-toothed dolphin *Squalodon* (Cetacea: Odontoceti) from the remarkable Montagna della Majella marine vertebrate assemblage (Bolognano Formation, central Italy). *Carnets de Géologie (Notebooks on Geology)*, 2020(2), 19-28.  
<https://doi.org/10.4267/2042/70716>
- Committee on Taxonomy. (2023). *Society for Marine Mammalogy*. List of Marine Mammal Species and Subspecies. <http://marinemammalscience.org>
- Cooper, L. N., Berta, A., Dawson, S. D., & Reidenberg, J. S. (2007). Evolution of hyperphalangy and digit reduction in the cetacean manus. *Anatomical Record (Hoboken, N.J.: 2007)*, 290(6), 654-672. <https://doi.org/10.1002/ar.20532>
- Cozzi, B., Huggenberger, S., & Oelschläger, H. (2017). Chapter 3—Locomotion (Including Osteology and Myology). En B. Cozzi, S. Huggenberger, & H. Oelschläger (Eds.), *Anatomy of Dolphins* (pp. 33-89). Academic Press.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407229-9.00003-8>
- de Muizon, C. (1994). Are the squalodonts related to the platanistoids. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, 29, 135-146.  
[https://www.researchgate.net/profile/Christian-De-Muizon/publication/291839488\\_Are\\_the\\_squalodonts\\_related\\_to\\_the\\_platanistoids/links/575e912b08ae9a9c955f4c5c/Are-the-squalodonts-related-to-the-platanistoids.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Christian-De-Muizon/publication/291839488_Are_the_squalodonts_related_to_the_platanistoids/links/575e912b08ae9a9c955f4c5c/Are-the-squalodonts-related-to-the-platanistoids.pdf)
- de Muizon, C. (2018). *Odobenocetops*. En B. Würsig, J. G. M. Thewissen, & K. M. Kovacs (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)* (pp. 654-656). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804327-1.00185-0>
- do Amaral, K. B., Danilewicz, D., Zerbini, A., Di Benedetto, A. P., Andriolo, A., Alvares, D. J., Secchi, E., Ferreira, E., Sucunza, F., Borges-Martins, M., de Oliveira Santos, M. C., Cremer, M., Denuncio, P., Ott, P. H., & Moreno, I. B. (2018).

Reassessment of the franciscana *Pontoporia blainvillei* (Gervais & d'Orbigny, 1844) distribution and niche characteristics in Brazil. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 508, 1-12.

<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2018.07.010>

Dubrovo, I. A., & Sanders, A. E. (2000). A new species of *Patriocetus* (Mammalia, Cetacea) from the Late Oligocene of Kazakhstan. *Journal of Vertebrate Paleontology*. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1671/0272-4634%282000%29020%5B0577%3AANSOPM%5D2.0.CO%3B2>

Feyrer, L. J., Stanistreet, J. E., & Moors-Murphy, H. B. (2024). Navigating the unknown: Assessing anthropogenic threats to beaked whales, family Ziphiidae. *Royal Society Open Science*, 11(4), 240058. <https://doi.org/10.1098/rsos.240058>

Fordyce, R. E. (1994). *Waipatia maerewhenua*, new genus and new species (Waipatiidae, new family), an archaic Late Oligocene dolphin (Cetacea: Odontoceti: Platanistoidea) from New Zealand. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, 29, 147-176.

Fordyce, R. E., Quilty, P. G., & Daniels, J. (2002). *Australodelphis mirus*, a bizarre new toothless ziphiid-like fossil dolphin (Cetacea: Delphinidae) from the Pliocene of Vestfold Hills, East Antarctica. *Antarctic Science*, 14(1), 37-54. <https://doi.org/10.1017/S0954102002000561>

Foster, G. L., Lear, C. H., & Rae, J. W. B. (2012). The evolution of pCO<sub>2</sub>, ice volume and climate during the middle Miocene. *Earth and Planetary Science Letters*, 341-344, 243-254. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2012.06.007>

Geisler, J. H., Colbert, M. W., & Carew, J. L. (2014). A new fossil species supports an early origin for toothed whale echolocation. *Nature*, 508(7496), 383-386. <https://doi.org/10.1038/nature13086>

- Geisler, J. H., & Sanders, A. E. (2003). Morphological Evidence for the Phylogeny of Cetacea. *Journal of Mammalian Evolution*, 10(1), 23-129.  
<https://doi.org/10.1023/A:1025552007291>
- Giménez, J., Cañadas, A., Ramírez, F., Afán, I., García-Tiscar, S., Fernández-Maldonado, C., Castillo, J. J., & de Stephanis, R. (2018). Living apart together: Niche partitioning among Alboran Sea cetaceans. *Ecological Indicators*, 95, 32-40.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.020>
- Godfrey, S. J., & Barnes, L. G. (2008). A new genus and species of late Miocene pontoporiid dolphin (Cetacea: Odontoceti) from the St. Marys Formation in Maryland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2), 520-528.  
[https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[520:ANGASO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[520:ANGASO]2.0.CO;2)
- Godfrey, S. J., Barnes, L. G., & Lambert, O. (2017). The Early Miocene odontocete *Araeodelphis Natator* Kellogg, 1957 (Cetacea; Platanistidae), from the Calvert Formation of Maryland, U.S.A. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(2), e1278607. <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1278607>
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774-786. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- Gridley, T., Elwen, S. H., Harris, G., Moore, D. M., Hoelzel, A. R., & Lampen, F. (2018). Hybridization in bottlenose dolphins—A case study of *Tursiops aduncus* × *T. truncatus* hybrids and successful backcross hybridization events. *PLOS ONE*, 13(9), e0201722. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0201722>
- Guo, Z., & Kohno, N. (2021). A new kentriodontid (Cetacea: Odontoceti) from the early to middle Miocene of the western North Pacific and a revision of kentriodontid phylogeny. *PeerJ*, 9, e10945. <https://doi.org/10.7717/peerj.10945>

- Gutstein, C. S., Cozzuol, M. A., & Pyenson, N. D. (2014). The Antiquity of Riverine Adaptations in Iniidae (Cetacea, Odontoceti) Documented by a Humerus from the Late Miocene of the Ituzaingó Formation, Argentina. *The Anatomical Record*, 297(6), 1096-1102. <https://doi.org/10.1002/ar.22901>
- Herbert, T. D., Lawrence, K. T., Tzanova, A., Peterson, L. C., Caballero-Gill, R., & Kelly, C. S. (2016). Late Miocene global cooling and the rise of modern ecosystems. *Nature Geoscience*, 9(11), 843-847. <https://doi.org/10.1038/ngeo2813>
- Hocking, D. P., Marx, F. G., Park, T., Fitzgerald, E. M. G., & Evans, A. R. (2017). A behavioural framework for the evolution of feeding in predatory aquatic mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1850), 20162750. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2750>
- Hooker, S. K. (2018). Toothed Whales (Odontoceti). En B. Würsig, J. G. M. Thewissen, & K. M. Kovacs (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition)* (pp. 1004-1010). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804327-1.00261-2>
- Kelkar, N., Dey, S., Deshpande, K., Choudhary, S. K., Dey, S., & Morisaka, T. (2018). Foraging and feeding ecology of *Platanista*: An integrative review. *Mammal Review*, 48(3), 194-208. <https://doi.org/10.1111/mam.12124>
- Kimura, T., & Barnes, L. G. (2016). New Miocene fossil Allodelphinidae (Cetacea, Odontoceti, Platanistoidea) from the North Pacific Ocean. *Bull. Gunma Mus. Natu. Hist*, 20, 1-58.
- Kimura, T., & Hasegawa, Y. (2020). *Norisdelfhis annakaensis*, A new Miocene delphinid from Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40(1), e1762628. <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1762628>
- Ksepka, D. T., & Thomas, D. B. (2012). Multiple cenozoic invasions of Africa by penguins (Aves, Sphenisciformes). *Proceedings. Biological Sciences*, 279(1730), 1027-1032. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1592>

- Lambert, O., de Muizon, C., & Bianucci, G. (2013). The most basal beaked whale *Ninoziphius platyrostris* Muizon, 1983: Clues on the evolutionary history of the family Ziphiidae (Cetacea: Odontoceti). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 167(4), 569-598. <https://doi.org/10.1111/zoj.12018>
- Lambert, O., Godfrey, S. J., & Fitzgerald, E. M. G. (2018). *Yaquinacetes meadi*, a new latest Oligocene–early Miocene dolphin (Cetacea, Odontoceti, Squaloziphiidae, fam. Nov.) from the Nye Mudstone (Oregon, U.S.A.). *Journal of Vertebrate Paleontology*. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/02724634.2018.1559174>
- Liu, M., Lin, M., & Li, S. (2023). Sperm whales in the waters off China: A glimpse of the past and present. *Water Biology and Security*, 2(3), 100133. <https://doi.org/10.1016/j.watbs.2022.100133>
- Lu, D., Ye, M., & Hill, M. C. (2012). Analysis of regression confidence intervals and Bayesian credible intervals for uncertainty quantification. *Water Resources Research*, 48(9). <https://doi.org/10.1029/2011WR011289>
- Mahfouz, C., Meziane, T., Henry, F., Abi-Ghanem, C., Spitz, J., Jauniaux, T., Bouveroux, T., Khalaf, G., & Amara, R. (2017). Multi-approach analysis to assess diet of harbour porpoises *Phocoena phocoena* in the southern North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 563, 249-259. <https://doi.org/10.3354/meps11952>
- Mansilla, L., Olavarría, C., & Vega, M. A. (2012). Stomach contents of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) from southern Chile. *Polar Biology*, 35(12), 1929-1933. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1222-3>
- Marx, F. G., Hocking, D. P., Park, T., Pollock, T. I., Parker, W. M. G., Rule, J. P., Fitzgerald, E. M. G., & Evans, A. R. (2023). Suction causes novel tooth wear in marine mammals, with implications for feeding evolution in baleen whales. *Journal of*

*Mammalian Evolution*, 30(2), 493-505. <https://doi.org/10.1007/s10914-022-09645-1>

Marx, F. G., Lambert, O., & Uhen, M. D. (2016a). Cetaceans, Past and Present. En *Cetacean Paleobiology* (pp. 1-18). John Wiley & Sons, Ltd.  
<https://doi.org/10.1002/9781118561546.ch1>

Marx, F. G., Lambert, O., & Uhen, M. D. (2016b). Macroevolutionary Patterns. En *Cetacean Paleobiology* (pp. 239-276). John Wiley & Sons, Ltd.  
<https://doi.org/10.1002/9781118561546.ch7>

Marx, F. G., Lambert, O., & Uhen, M. D. (2016c). Morphology. En *Cetacean Paleobiology* (pp. 44-94). John Wiley & Sons, Ltd.  
<https://doi.org/10.1002/9781118561546.ch3>

Marx, F. G., Lambert, O., & Uhen, M. D. (2016d). Phylogeny and Taxonomy. En *Cetacean Paleobiology* (pp. 95-156). John Wiley & Sons, Ltd.  
<https://doi.org/10.1002/9781118561546.ch4>

Marx, F. G., & Uhen, M. D. (2010). Climate, Critters, and Cetaceans: Cenozoic drivers of the evolution of modern whales. *Science*, 327(5968), 993-996.  
<https://doi.org/10.1126/science.1185581>

McGowen, M. R., Spaulding, M., & Gatesy, J. (2009). Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3), 891-906. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.08.018>

McGowen, M. R., Tsagkogeorga, G., Álvarez-Carretero, S., dos Reis, M., Struebig, M., Deaville, R., Jepson, P. D., Jarman, S., Polanowski, A., Morin, P. A., & Rossiter, S. J. (2020). Phylogenomic Resolution of the Cetacean Tree of Life Using Target Sequence Capture. *Systematic Biology*, 69(3), 479-501.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syz068>

- Merella, M., Collareta, A., Granata, V., Casati, S., & Bianucci, G. (2022). New remains of *Casatia Thermophila* (Cetacea, Monodontidae) from the Lower Pliocene marine vertebrate-bearing locality of Arcille (Tuscany, Italy). *RIVISTA ITALIANA DI PALEONTOLOGIA E STRATIGRAFIA*, 128(1). <https://doi.org/10.54103/2039-4942/15459>
- Murakami, M., Shimada, C., Hikida, Y., & Soeda, Y. (2014). *Eodelphinus kabatensis*, a replacement name for *Eodelphis kabatensis* (Cetacea: Delphinoidea: Delphinidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(5), 1261-1261. <https://doi.org/10.1080/02724634.2014.938159>
- Murakami, M., Shimada, C., Hikida, Y., Soeda, Y., & Hirano, H. (2014). *Eodelphis kabatensis*, a new name for the oldest true dolphin *Stenella kabatensis* Horikawa, 1977 (Cetacea, Odontoceti, Delphinidae), from the upper Miocene of Japan, and the phylogeny and paleobiogeography of Delphinoidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(3), 491-511. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.816720>
- Nascimento, F. F., Reis, M. D., & Yang, Z. (2017). A biologist's guide to Bayesian phylogenetic analysis. *Nature ecology & evolution*, 1(10), 1446-1446. <https://doi.org/10.1038/S41559-017-0280-X>
- Ochoa, D., Salas-Gismondi, R., DeVries, T. J., Baby, P., de Muizon, C., Altamirano, A., Barbosa-Espitia, A., Foster, D. A., Quispe, K., Cardich, J., Gutiérrez, D., Perez, A., Valqui, J., Urbina, M., & Carré, M. (2021). Late Neogene evolution of the Peruvian margin and its ecosystems: A synthesis from the Sacaco record. *International Journal of Earth Sciences*, 110(3), 995-1025. <https://doi.org/10.1007/s00531-021-02003-1>
- Perrin, W. (1975). Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the Eastern Pacific and Hawaii. *Scripps Institution of Oceanography*.

- [https://www.semanticscholar.org/paper/Variation-of-spotted-and-spinner-porpoise-\(genus-in-Perrin/39800435f930185660208c4526ca00d7ddaf4c89](https://www.semanticscholar.org/paper/Variation-of-spotted-and-spinner-porpoise-(genus-in-Perrin/39800435f930185660208c4526ca00d7ddaf4c89)
- Pillari, G., & Siber, H. J. (1989). Neuer delphinid (Cetacea, Odontoceti) aus der Pisco-Formation Perus. *Beiträge zur Paläontologie der Cetacean Perus*, 167-175.
- Pimiento, C., Griffin, J. N., Clements, C. F., Silvestro, D., Varela, S., Uhen, M. D., & Jaramillo, C. (2017). The Pliocene marine megafauna extinction and its impact on functional diversity. *Nature Ecology & Evolution* 2017 1:8, 1(8), 1100-1106. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0223-6>
- Plön, S., & Baird, R. W. (2022). Dwarf Sperm Whale, *Kogia sima* (Owen, 1866). En K. Hackländer & F. E. Zachos (Eds.), *Handbook of the Mammals of Europe* (pp. 1-14). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-65038-8\\_91-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-65038-8_91-1)
- Pyenson, N. D. (2009). Requiem for *Lipotes*: An evolutionary perspective on marine mammal extinction. *Marine Mammal Science*, 25(3), 714-724. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2008.00266.x>
- Pyenson, N. D., & Sponberg, S. N. (2011). Reconstructing Body Size in Extinct Crown Cetacea (Neoceti) Using Allometry, Phylogenetic Methods and Tests from the Fossil Record. *Journal of Mammalian Evolution*, 18(4), 269-288. <https://doi.org/10.1007/s10914-011-9170-1>
- Pyenson, N. D., Vélez-Juarbe, J., Gutstein, C. S., Little, H., Vigil, D., & O’Dea, A. (2015). *Isthminia panamensis*, a new fossil inioid (Mammalia, Cetacea) from the Chagres Formation of Panama and the evolution of ‘river dolphins’ in the Americas. *PeerJ*, 3, e1227. <https://doi.org/10.7717/peerj.1227>
- Rambaut, A., & Drummond, A. J. (2012). *FigTree version 1.4. 0.*

- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. (2018). Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5), 901-904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Reyes, J. (2009). *Ballenas, Delfines y Otros Cetáceos del Peru. Una Fuente de Información.*
- Rohling, E. J., Foster, G. L., Gernon, T. M., Grant, K. M., Heslop, D., Hibbert, F. D., Roberts, A. P., & Yu, J. (2022). Comparison and Synthesis of Sea-Level and Deep-Sea Temperature Variations Over the Past 40 Million Years. *Reviews of Geophysics*, 60(4), e2022RG000775. <https://doi.org/10.1029/2022RG000775>
- R.R., R., Crespo, E., Dans, S., T.A., J., Karczmarski, L., K., L., O’Corry-Crowe, G., Pedraza, S., Rojas-Bracho, L., Secchi, E., Slooten, E., Smith, B., J.Y., W., & K., Z. (2013). *Cephalorhynchus eutropia.*
- Santos, M. B., Pierce, G. J., Herman, J., López, A., Guerra, A., Mente, E., & Clarke, M. R. (2001). Feeding ecology of Cuvier’s beaked whale (*Ziphius cavirostris*): A review with new information on the diet of this species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(4), 687-694. <https://doi.org/10.1017/S0025315401004386>
- Schorr, G. S., Falcone, E. A., Moretti, D. J., & Andrews, R. D. (2014). First Long-Term Behavioral Records from Cuvier’s Beaked Whales (*Ziphius cavirostris*) Reveal Record-Breaking Dives. *PLOS ONE*, 9(3), e92633. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092633>
- Silvestro, D., Salamin, N., & Schnitzler, J. (2014). PyRate: A new program to estimate speciation and extinction rates from incomplete fossil data. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(10), 1126-1131. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12263>
- Simões, T. R., Vernygora, O., Caldwell, M. W., & Pierce, S. E. (2020). Megaevolutionary dynamics and the timing of evolutionary innovation in reptiles. *Nature*

*Communications* 2020 11:1, 11(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17190-9>

Steinhorsdottir, M., Coxall, H. K., de Boer, A. M., Huber, M., Barbolini, N., Bradshaw, C. D., Burls, N. J., Feakins, S. J., Gasson, E., Henderiks, J., Holbourn, A. E., Kiel, S., Kohn, M. J., Knorr, G., Kürschner, W. M., Lear, C. H., Liebrand, D., Lunt, D. J., Mörs, T., ... Strömberg, C. a. E. (2021). The Miocene: The Future of the Past. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 36(4), e2020PA004037.

<https://doi.org/10.1029/2020PA004037>

Suchard, M. A., Lemey, P., Baele, G., Ayres, D. L., Drummond, A. J., & Rambaut, A. (2018). Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evolution*, 4(1), vey016. <https://doi.org/10.1093/ve/vey016>

Trifinopoulos, J., Nguyen, L.-T., von Haeseler, A., & Minh, B. Q. (2016). W-IQ-TREE: A fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research*, 44(W1), W232-W235. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw256>

Turvey, S. T., Pitman, R. L., Taylor, B. L., Barlow, J., Akamatsu, T., Barrett, L. A., Zhao, X., Reeves, R. R., Stewart, B. S., Wang, K., Wei, Z., Zhang, X., Pusser, L. t, Richlen, M., Brandon, J. R., & Wang, D. (2007). First human-caused extinction of a cetacean species? *Biology Letters*, 3(5), 537-540.

<https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0292>

Valenzuela, E., & Brito, J. L. (1994). Procedencia y datacion reliminar de un delfinido fosil del genero Globicephala. *Congreso Geologico Chileno*, 7, 548-550.

Velez-Juarbe, J. (2023). New heterodont odontocetes from the Oligocene Pysht Formation in Washington State, U.S.A., and a reevaluation of Simocetidae (Cetacea, Odontoceti). *PeerJ*, 11, e15576. <https://doi.org/10.7717/peerj.15576>

Viglino, M. (2019). *Sistemática, filogenia y paleobiología de Notocetus vanbenedeni del Mioceno temprano de Patagonia y la evolución de los Platanistoidea*

(*Mammalia, Cetacea, Odontoceti*) [Universidad de Buenos Aires].

<https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/80311>

- Vilstrup, J. T., Ho, S. Y., Foote, A. D., Morin, P. A., Krebs, D., Krützen, M., Parra, G. J., Robertson, K. M., de Stephanis, R., Verborgh, P., Willerslev, E., Orlando, L., & Gilbert, M. T. P. (2011). Mitogenomic phylogenetic analyses of the Delphinidae with an emphasis on the Globicephalinae. *BMC Evolutionary Biology*, *11*(1), 65. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-65>
- Watwood, S. L., Miller, P. J. O., Johnson, M., Madsen, P. T., & Tyack, P. L. (2006). Deep-diving foraging behaviour of sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Journal of Animal Ecology*, *75*(3), 814-825. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01101.x>
- Westerhold, T., Marwan, N., Drury, A. J., Liebrand, D., Agnini, C., Anagnostou, E., Barnet, J. S. K., Bohaty, S. M., De Vleeschouwer, D., Florindo, F., Frederichs, T., Hodell, D. A., Holbourn, A. E., Kroon, D., Lauretano, V., Littler, K., Lourens, L. J., Lyle, M., Pälike, H., ... Zachos, J. C. (2020). An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years. *Science*, *369*(6509), 1383-1387. <https://doi.org/10.1126/science.aba6853>
- Whitmore Jr, F. C., & Kaltenbach, J. A. (2008). Neogene Cetacea of the Lee Creek Phosphate Mine, North Carolina. *Virginia Museum of Natural History Special Publication*, *14*(14), 181-269.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. (2001). Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, *292*(5517), 686-693. <https://doi.org/10.1126/science.1059412>